

게이팅 스프링 가설을 적용한 전정기관 유모세포의 반강성 메커니즘 모델

임고은⁷ * · 박수경^{*}

Modeling Negative Stiffness Mechanism of Vestibular Hair Cell by Applying Gating Spring Hypothesis to Inverted Pendulum Array

Koeun Lim and Sukyung Park

Key Words : Hair Cell (유모세포), Negative Stiffness (반강성 메커니즘), Gating Spring Hypothesis (게이팅 스프링 가설)

Abstract

Vestibular hair cells, the sensory receptors of vestibular organs, selectively amplify miniscule stimuli to attain high sensitivity. Such selective amplification results in compressive nonlinear sensitivity, which plays an important role in expanding dynamic range while ensuring robustness of the system. In this study, negative stiffness mechanism, a mechanism responsible for the selective amplification by vestibular hair cells, is applied to a simple mechanical system consisting of an array of inverted pendulums. The structure and working principle of the system have been inspired by gating spring hypothesis proposing that opening and closing of transduction channels contributes to the global stiffness of vestibular hair bundle. Parameter study was carried out to analyze the effect of each parameter on the compressive nonlinearity of suggested model.

기호설명

n : 반전진자(inverted pendulum)의 개수
 K_θ : 진자의 추축강성 (pivotal stiffness)
 κ : 팁링크(tip-link) 스프링의 강성
 m_i : i 번째 진자의 질량
 L_i : i 번째 진자의 길이
 θ_i : i 번째 진자의 각(angular)변위
 d_0 : 진자 사이의 간격
 h_0 : 팁링크 양단의 높이 차
 δ : 게이팅 간격(gating distance)

Δl : 팁링크의 인장길이
 $\alpha_{i,i+1}$: i 와 $i+1$ 번째 진자 사이의 팁링크의 각도
 $\gamma_{i,i+1}$: i 와 $i+1$ 번째 진자 사이의 기하학적 상수 (geometric coefficient)
 $f_{CHi,i+1}$: i 와 $i+1$ 번째 진자 사이에 작용하는 채널 게이팅 힘(channel gating force)
 $P_{Oi,i+1}$: i 와 $i+1$ 번째 진자 사이에 위치한 채널의 열림 분포
 \hat{A} : 무차원화(normalized)된 변수 및 매트릭스

1. 서론

전정기관은 인체 두부의 움직임 및 중력을 감지하는 생체 가속도계로써 그 수용기(sensory receptor)는 유모세포의 섬모번들(hair bundle)로 구성되어 있다. 섬모번들은 점성율(damping ratio ~10,

⁷ 회원, 한국과학기술원(기계공학부)
E-mail : maahnii@kaist.ac.kr
TEL : (042)869-3271 FAX : (042)869-5230
* 한국과학기술원 기계공학부

normalized)이 높고 노이즈가 지배적인 환경에서 작동함에도 불구하고 80dB 에 달하는 넓은 대역에서 0.5mg 의 높은 감도를 유지하는 특성을 가진다¹. 이러한 고감도 광대역 특성은 미세자극에 대한 선택적 증폭으로 유발되는 압축적 비선형 감도 (compressive nonlinear sensitivity)로 인해 획득되는데, 이는 곧 작은 자극에는 더 민감해지고 큰 자극에 대해서는 둔감해지는 현상을 야기한다^{2,3}.

본 연구에서는 섬모변들의 비선형적 증폭의 원인으로 밝혀진 반강성 메커니즘의 원리를 섬모변들의 수직적 배열 및 구조에서 찾고, 이를 반진진자 어레이(inverted pendulum array)로 구성된 기계적 시스템에 적용하여 반강성 메커니즘을 정량적으로 분석하고자 한다. 시스템의 구성요소 및 모델 파라미터들은 Hudspeth & Howard 에 의해 제시된 게이팅 스프링 가설(gating spring hypothesis)에 근거하여 선택되었다⁴. 각 파라미터가 선택적 증폭에 미치는 영향을 정량적으로 해석하기 위하여 시스템의 무차원화된 비선형 감도를 비교하였다. 연구결과, 섬모변들의 선택적 증폭은 구조에 의해 최적화를 이루며 질량, 크기, 강성 등의 물리값의 절대치에는 상대적으로 둔감하다는 것을 밝혀내었다.

2. 모델링 및 분석

2.1 게이팅 스프링 가설에 근거한 반강성 메커니즘의 기계적 모델

섬모변들의 전체적인 강성은 Fig. 1 의 섬모변들의 구조에서 볼 수 있듯이 섬모의 피벗구조에서 비롯되는 피벗강성(pivotal stiffness)과 섬모 사이를 이어주는 팁링크(tip-link)의 강성에 의해 결정된다. 팁링크의 또 다른 역할은 팁링크 끝에 위치해있는 기전변환채널(mechanoelectrical transduction channel)을 여닫는 것으로써, 기계적 자극을 채널의 개거율(open probability)로 바꾸어준다. Hudspeth & Howard 의 게이팅 스프링 가설(gating spring hypothesis)은 이러한 채널의 개거율의 변화가 섬모변들의 전체적인 강성을 변화시키는 효과를 야기함을 제안한다⁴.

게이팅 스프링 가설에 의하면 섬모변들의 전체적인 강성의 변화에 기여하는 주요 구성요소는 팁링크와 열림·닫힘 두 상태가 가능한 채널이다. Fig. 2 는 게이팅 스프링 가설 및 섬모변들의 구조를 반영한 반강성 메커니즘의 기계적 모델이며, 식(1)과 같은 무차원 운동방정식을 가진다.

$$\hat{\mathbf{J}}\ddot{\hat{\boldsymbol{\theta}}} = -\omega_0^2 \hat{\mathbf{K}}_\theta \hat{\boldsymbol{\theta}} + \omega_0^2 \{ \hat{\mathbf{G}} + \hat{\mathbf{F}}_{CH} \} - 2\omega_0 \hat{\boldsymbol{\zeta}} \dot{\hat{\boldsymbol{\theta}}} + \omega_0^2 \hat{\mathbf{T}}_{ext} \quad (1)$$

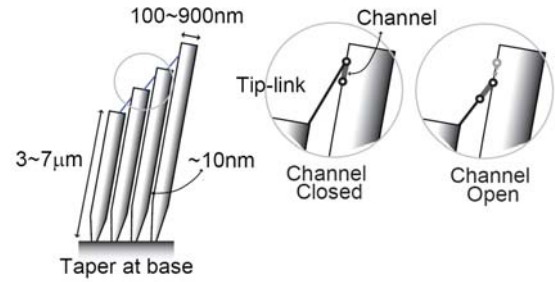


Fig. 1 Structure of the hair bundle and the principle of gating spring hypothesis. Tip-link elongates due to the deflection of the hair bundle, eventually pulling the transduction channel open. Sudden shrinkage of tip-link results in the decrease in hair bundle's global stiffness.

$\hat{\mathbf{J}}$ 는 무차원 질량관성모멘트(mass moment of inertia)이며, ω_0 는 변들 전체 질량 $\sum m_i$ 과 추축강성에 의해 결정되는 고유주파수(eigen frequency)이다. 식(1)에서 시스템의 전체적인 강성에 기여하는 항들은 선형항인 $\hat{\mathbf{K}}_\theta \hat{\boldsymbol{\theta}}$ 와 비선형항인 $\hat{\mathbf{G}} + \hat{\mathbf{F}}_{CH}$ 이다. $\hat{\mathbf{G}}$ 는 중력에 의한 가속도 행렬이며, $\hat{\mathbf{F}}_{CH}$ 은 게이팅의 스위칭(Fig. 2 의 회색 상자)으로 인해 발생하는 게이팅 힘이 진자 어레이의 회전운동에 기여하는 토크로써 식(2)와 같다.

$$\hat{\mathbf{F}}_{CH}(\hat{\boldsymbol{\theta}}_i, \hat{\boldsymbol{\theta}}_{i+1}) = \begin{bmatrix} -(\hat{L}_1 - \hat{h})\hat{\gamma}_{12}\hat{f}_{CH12} \\ \hat{L}_i\hat{\gamma}_{i,i-1}\hat{f}_{CHI-1,i} - (\hat{L}_i - \hat{h})\hat{\gamma}_{i,i+1}\hat{f}_{CHI,i+1} \\ \hat{L}_n\hat{\gamma}_{n,n-1}\hat{f}_{CHn-1,n} \end{bmatrix} \quad (2)$$

$$\hat{f}_{CHI,i+1}(\hat{\boldsymbol{\theta}}_i, \hat{\boldsymbol{\theta}}_{i+1}) = \kappa \{ (1 - \hat{P}_{Oi,i+1})\Delta\hat{L}_{i,i+1} + \hat{P}_{Oi,i+1}\Delta\hat{L}'_{i,i+1} \} \quad (3)$$

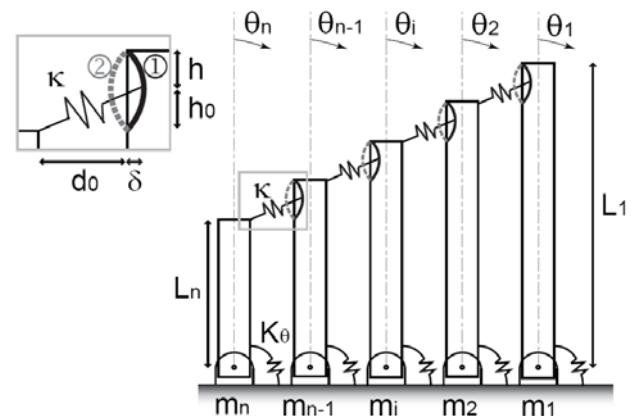


Fig. 2 A negative stiffness mechanism model inspired by gating spring hypothesis. The system consists of an array of inverted pendulums interconnected by tip-link springs of common stiffness \mathcal{K} . One end of tip-link is connected to bistable switch, analogous to transduction channel having closed (1) and open (2) states. Each pendulum has common pivotal stiffness \mathcal{K}_θ .

$$\hat{P}_{O_{i,i+1}}(\hat{\theta}_i, \hat{\theta}_{i+1}) = \begin{cases} 0 & \text{when } \hat{\kappa} \Delta \hat{l}_{i,i+1}(\hat{\theta}_i, \hat{\theta}_{i+1}) \leq 2\hat{E}_G(\hat{\delta}) \\ 1 & \text{when else} \end{cases} \quad (4)$$

$$\hat{f}_{i,i+1}(\hat{\theta}_i, \hat{\theta}_{i+1}) = \cos(\hat{\alpha}_{i,i+1}(\hat{\theta}_i, \hat{\theta}_{i+1}) + \hat{\theta}_i) \quad (5)$$

식(3)의 $\hat{f}_{CH_{i,i+1}}$ 는 각 게이트의 스위칭으로 인해 발생하는 게이팅 힘으로써 틱링크 스프링에 의해 각 진자에 그 힘이 전달된다. $\hat{f}_{CH_{i,i+1}}$ 는 게이트의 여단힘 상태, 혹은 개거울 $\hat{P}_{O_{i,i+1}}$ 에 따라 그 힘의 방향 및 크기가 달라지는데, $\hat{P}_{O_{i,i+1}}$ 는 식(4)에서와 같이 게이트의 두 상태 사이의 에너지 차인 $\hat{E}_G(\hat{\delta})$ 및 틱링크의 강성 $\hat{\kappa}$ 에 의해 결정된다. 여기서 1 의 값을 갖는 $\hat{P}_{O_{i,i+1}}$ 는 채널이 열린 상태임을 나타내며 0 의 값을 갖는 $\hat{P}_{O_{i,i+1}}$ 는 채널이 닫힌 상태임을 나타낸다. 식(5)의 $\hat{f}_{i,i+1}$ 는 틱링크 스프링이 경사를 이루며 i 번째 진자의 게이트와 i+1 번째 진자를 $\hat{\alpha}_{i,i+1}$ 의 기울기로 연결하는 데서 발생하는 기하학적 상수이다.

게이팅 스프링 가설에 의하면 게이팅 힘에 의한 증폭은 각 $\hat{P}_{O_{i,i+1}}$ 가 0 에서 1 으로 바뀌는 순간 발생한다. 게이팅 스프링 가설에 의한 섬모번들의 경우 자극의 크기가 0 에 가까울수록 증폭의 정도가 가장 크다는 것은 그 시점에서 채널의 열림이 즉시 발생함을 의미한다. 식(4)에 의하면 채널이 최초로 열리기 시작하는 점 $\hat{\theta}_{1open}$ 는 $\Delta \hat{l}_{12}(\theta_{1open}, \theta_2)_{threshold} = 2\hat{E}_G(\hat{\delta}) / \hat{\kappa}$ 에 의해 결정되는데, 그것은 곧 $\hat{\theta}_{1open}$ 의 값이 클수록 증폭이 시작되는 시점이 늦어짐을 뜻한다. $\hat{\theta}_{1open}$ 을 0 에 가깝게 튜닝하기 위하여 $\Delta \hat{l}_{i,i+1}$ 와 $\hat{\theta}_i$ 에 오프셋을 적용하여 $\hat{\theta} = \mathbf{0}$ 에서 진자어레이의 전체적인 \hat{P}_{Ototal} 이 0.5 가 되도록 만들어주었다.

2.2 모델 파라미터 선택의 기준

Martin et. al.에 의해 측정된 섬모번들의 기계적 물성치에 따르면 $\hat{\kappa}$ 와 \hat{K}_θ 가 섬모번들의 전체적인 강성에 기여하는 비율은 $\sim 1:1$ 이다⁴. $\hat{\kappa}$ 와 \hat{K}_θ 의 비를 비롯하여 고려할 주요 파라미터들로는 섬모번들의 전체적인 강성 \hat{K}_{total} , 고유주파수를 결정짓는 \hat{m}_i , 그리고 틱링크의 기울기 $\hat{\alpha}_{i,i+1}$ 를 결정해주는 \hat{d}_0 와 \hat{h}_0 의 비가 있다. 이러한 파라미터

들의 변화가 시스템의 압축적 비선형 감도에 어떠한 영향력을 미치는지 확인하기 위하여 자극의 크기에 대한 무차원 감도를 비교했다.

3. 결과 및 토의

3.1 파라미터 스터디(Parameter Study)

3.1.1 \hat{m}_i 에 대한 파라미터 스터디

관성센서의 소형화에서 발생하는 주요 문제점 중 하나는 소형화로 인한 관성효과의 감소이다. 하지만 본 연구의 일환인 질량의 변화에 대한 파라미터 스터디에서 반강성 메커니즘 모델의 비선형 감도가 질량의 변화에 둔감함이 밝혀졌다. 이는 섬모번들이 구조의 최적화를 통하여 초소형화로 인한 관성효과 감소를 극복해냈음을 시사한다.

3.1.2 \hat{K}_{total} 에 대한 파라미터 스터디

Fig. 3 은 $\hat{\kappa}$ 와 \hat{K}_θ 의 비를 1:1 로 유지한 채 전체적인 강성 \hat{K}_{total} 을 변화시켰을 때 나타나는 비선형 감도의 변화이다. Fig. 3 에서 볼 수 있듯이, 비선형 감도의 절대적 최대치는 전체 시스템의 강도가 작을수록 큰 것을 볼 수 있지만 비선형 감도의 상대적 비율 S_{max}/S_{min} 는 전체 시스템의 강도가 클수록 증가함을 볼 수 있다. S_{max}/S_{min} 는 선택적 증폭을 정량적으로 보여줄 수 있는 값으로써 비선형 감도의 절대적 최대치보다 시스템의 동적 특성을 더 잘 반영한다. 이러한 시스템의 전체적

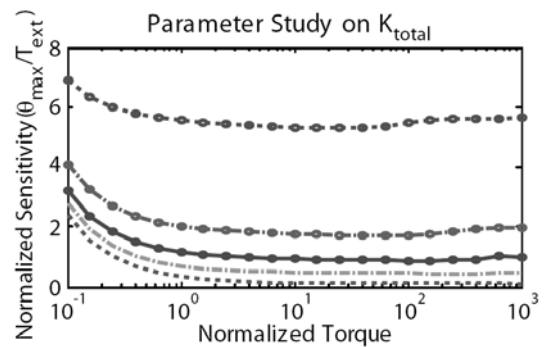


Fig. 3 Change in normalized sensitivity with respect to the change in total stiffness \hat{K}_{total} of negative stiffness model. The ratio of contribution of $\hat{\kappa}$ and \hat{K}_θ on \hat{K}_{total} is kept 1:1. Solid line with o-marker is the result with the default parameter taken from the hair bundle. Dotted line with o-marker, dash-dot with o-marker, dotted line only, and dash-dot only are the results having 0.1, 0.5, 2, 10 times the default parameter, respectively.

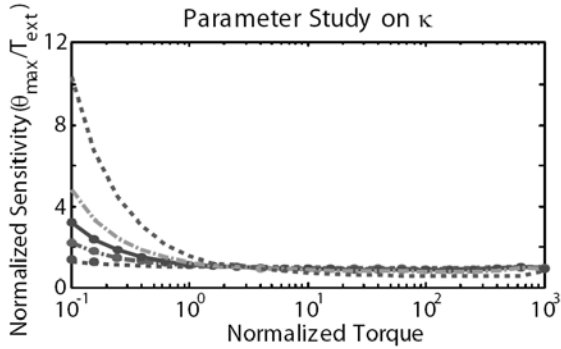


Fig. 4 Change in normalized sensitivity with respect to the change in total stiffness \hat{K} of negative stiffness model. The effect of change in ratio of \hat{K} and \hat{K}_θ contributing to \hat{K}_{total} is observed. Solid line with o-marker indicates $\hat{K} : \hat{K}_\theta = 1:1$. Dotted line with o-marker, dash-dot with o-marker, dotted line only, and dash-dot only are the results having 0.1:1, 0.5:1, 2:1, and 10:1, respectively.

인 강성의 증가에 따른 S_{max}/S_{min} 의 증가는 \hat{K} 와 \hat{K}_θ 의 비를 1:1로 고정한 채 전체적인 강성 \hat{K}_{total} 을 변화시킴으로 인해 결과적으로 \hat{K} 의 값이 증가함에 기인한 결과이다(3.1.3 참조).

3.1.3 $\hat{K} : \hat{K}_\theta$ 에 대한 파라미터 스터디

Fig. 4는 \hat{K} 와 \hat{K}_θ 의 비가 시스템의 비선형 감도에 미치는 영향을 나타내는 것으로써 $\hat{K} : \hat{K}_\theta$ 가 증가할수록 미세자극에 대한 선택적 증폭의 정도가 증가함을 볼 수 있다. 이는 \hat{K} 가 증가함에 따라 식(3)의 채널 힘이 증가하기 때문인데, \hat{K} 의 과도한 증가는 시스템 전체의 응답성을 떨어뜨리는 결과를 초래하기 때문에 시스템 전체의 응답성을 적절한 선으로 유지하면서 선택적 증폭효과를 최대화 하는 최적화가 요구된다. Fig. 4는 그 최적화점이 $\hat{K} : \hat{K}_\theta = 1:1$ 에 존재함을 보여준다.

3.1.4 $\hat{h}_0 : \hat{d}_0$ 에 대한 파라미터 스터디

팁링크 스프링은 길이가 다른 진자 사이를 $\hat{\alpha}_{i,i+1}$ 의 기울기로 연결함으로써 진자 팁 간의 상대적 변위(shear)를 감지한다. 이때 $\hat{\alpha}_{i,i+1}$ 의 각도가 클수록 팁링크의 길이변화가 크지만 동시에 $\hat{\alpha}_{i,i+1}$ 가 작을수록 팁링크의 길이변화가 진자의 각변위로 변환이 많이 되기 때문에 그 사이에 최적화된 $\hat{\alpha}_{i,i+1}$ 값이 존재하며 그에 따른 $\hat{h}_0 : \hat{d}_0$ 도 존재한다.

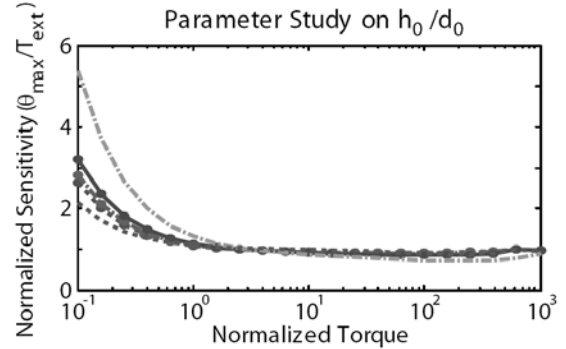


Fig. 5 Change in normalized sensitivity with respect to the change in $\hat{h}_0 : \hat{d}_0$ of the negative stiffness model. Solid line with o-marker indicates $\hat{h}_0 : \hat{d}_0 = 1:1$. Dotted line with o-marker, dash-dot with o-marker, dotted line only, and dash-dot only are the results having 0.1:1, 0.5:1, 2:1, and 10:1, respectively.

Fig. 5는 $\hat{h}_0 : \hat{d}_0 = 2:1$ 일 때 비선형 감도가 최대임을 보여줌으로써 그러한 최적화점이 존재함을 시사한다.

4. 결론

본 연구에서는 섬모변들 모사 모델의 각 파라미터가 선택적 증폭에 미치는 영향을 정량적으로 해석하기 위하여 시스템의 무차원화된 비선형 감도를 비교하였다. 그 결과 섬모변들의 선택적 증폭은 구조에 의해 최적화를 이루며 질량, 크기, 강성 등의 물리값의 절대치에는 상대적으로 둔감하다는 것을 밝혀내었다. 이러한 구조에 의한 최적화가 초소형 관성센서에 적용되면 관성효과 감소 문제를 해소할 뿐 아니라 감도 및 대역 향상에 기여하리라 기대된다.

참고문헌

- (1) Oman, E., Merfeld, D. and Wall C. *Quantitative Vestibular Physiology*.
- (2) Martin, P. and Hudspeth, A. J., 2001, "Compressive nonlinearity in the hair bundle's active response to mechanical stimulation," *Proc Natl Acad Sci USA*, Vol. 98, pp. 14386~91.
- (3) Lim, K. and Park, S., 2006, "A conceptual model of micro inertial sensor mimicking amplifying mechanism of the hair cells," *Key Engineering Materials*, Vol. 326-328, pp. 827~830.
- (4) Martin, P., Mehta, A. D. and Hudspeth, A. J., 2000, "Negative hair-bundle stiffness betrays a mechanism for mechanical amplification by the hair cell," *Proc Natl Acad Sci USA*, Vol. 97, pp. 12026~31.