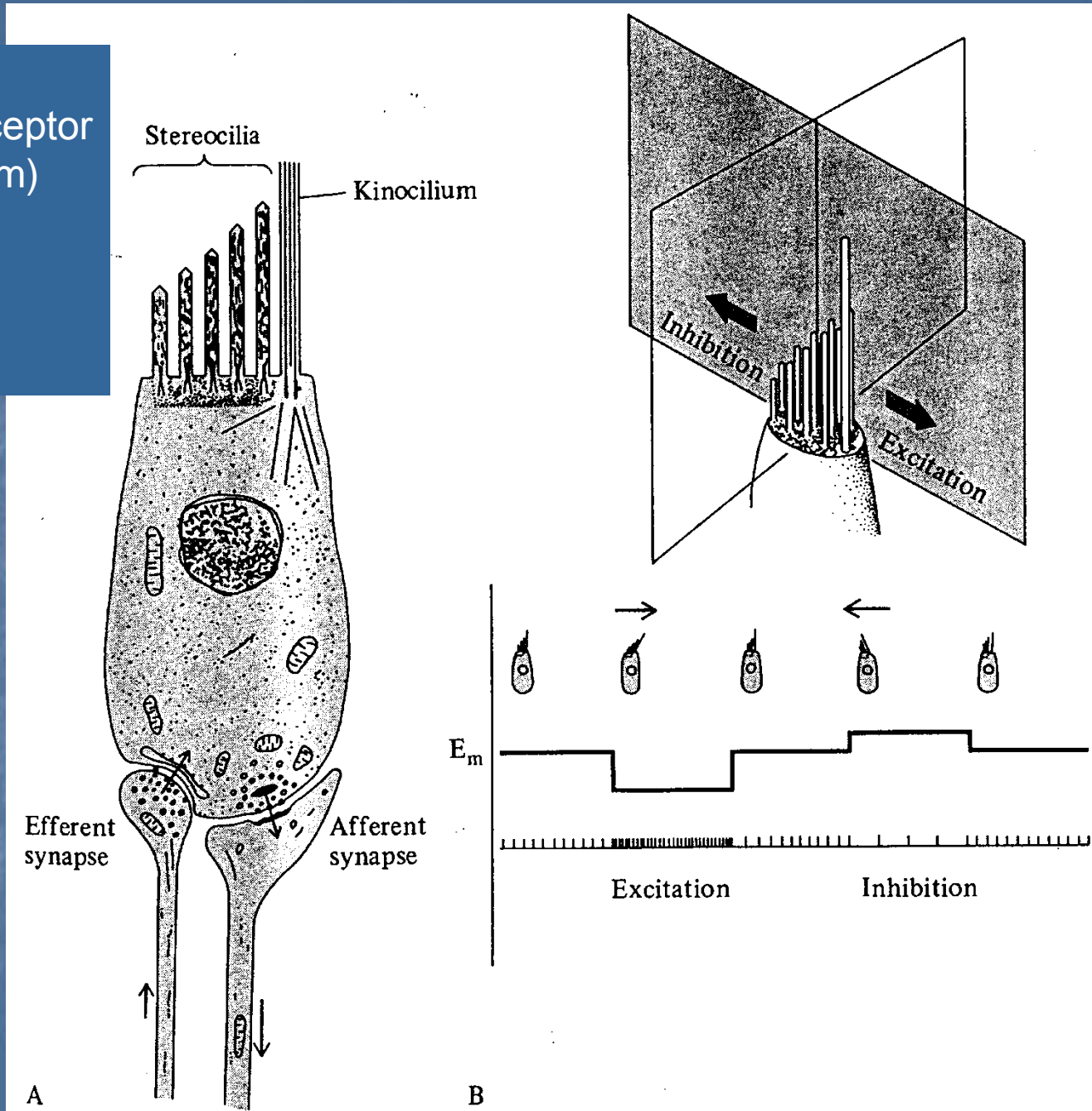


# Sluch a rovnováha



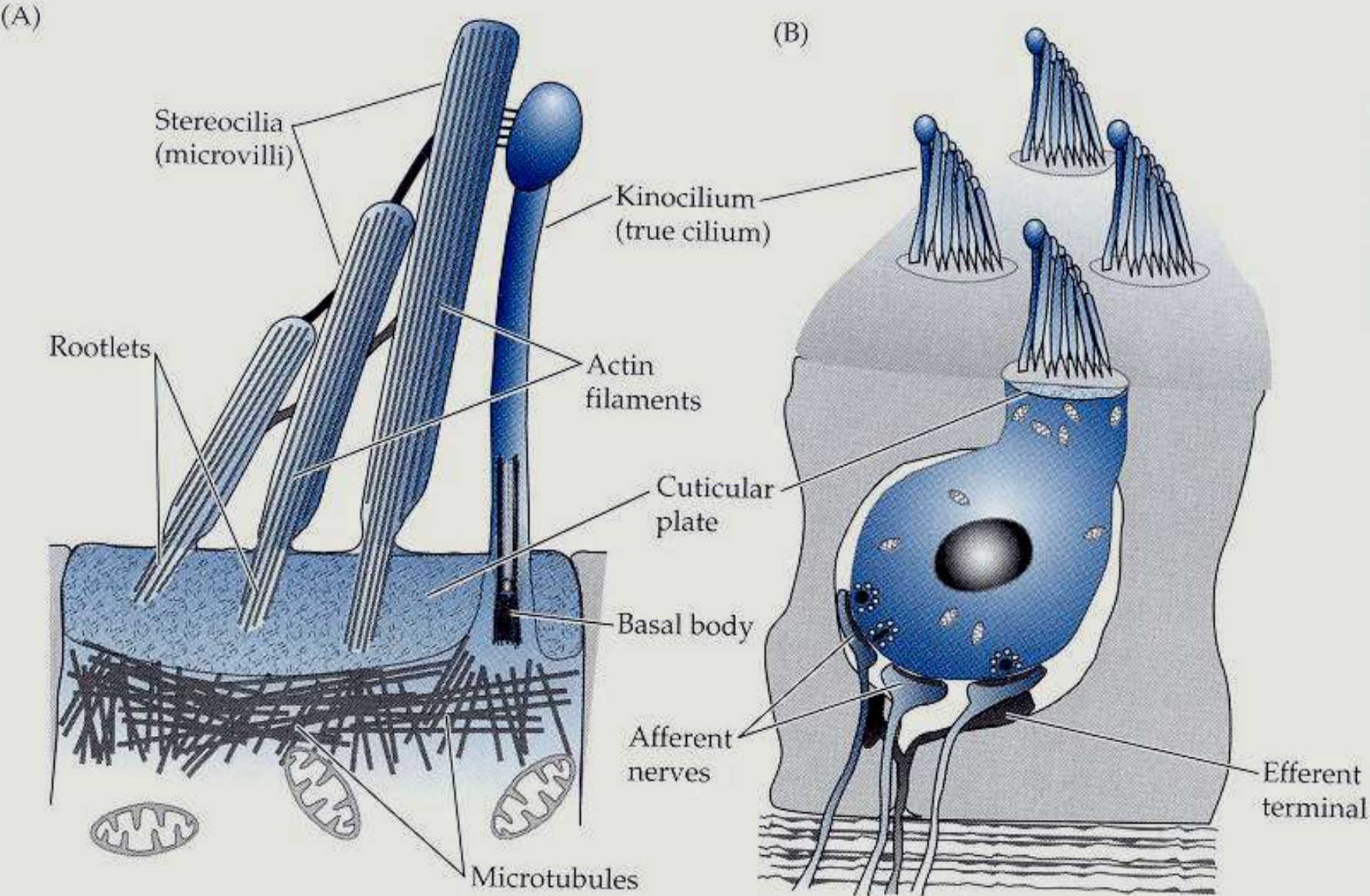
Vlásoková buňka:  
Mimořádný mechanoreceptor  
obratlovců ( $10^{-10} - 10^{-12}\text{m}$ )

postranní čára  
vestibulární aparát  
Cortiho orgán



Ze všech mechanoreceptorů je patrně nejpodivuhodnějším vlásková buňka. Bylo spočítáno, že v lidském uchu vl.b. zachytí pohyb jen desetiny nm. Jeden mechanoreceptor je třídou sám o sobě, hlavně kvůli podivuhodnému a propracovanému mechanismu transdukce a významu pro smysly rovnováhy a sluchu. Je jím vlásková buňka, exkluzivně obratlovčí, kterou nalezneme na třech místech: v orgánu postranní čáry ryb, ve vestibulárním aparátu vnitřního ucha, kde detekuje pohyb a polohu a konečně v kochlei, orgánu sluchu.

# Anatomie a terminologie



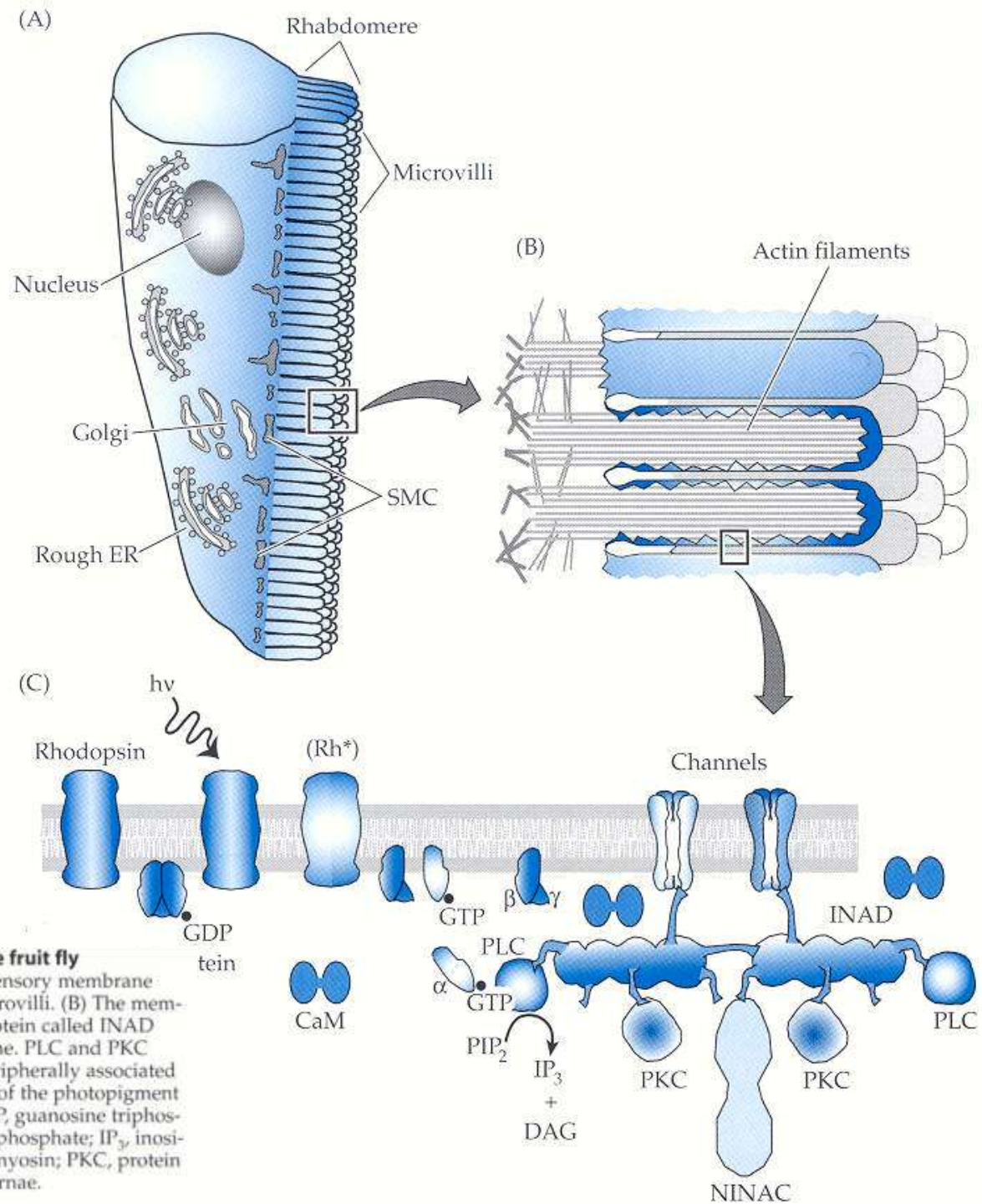
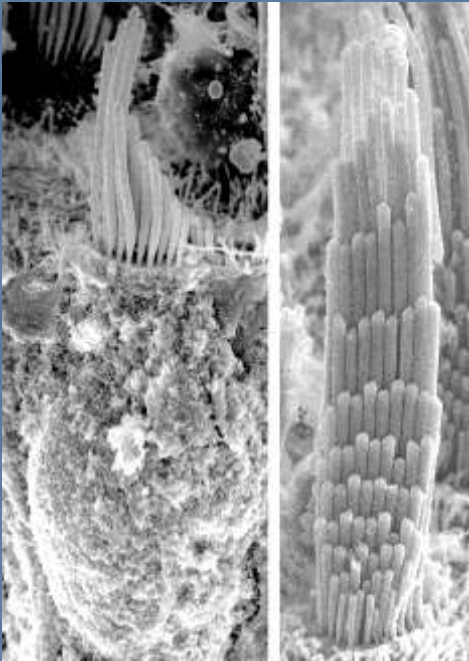
Stereocilie, nešťastný název. Jsou to mikrovili, které nemají atributy cilií. U savců kinocilium atrofuje během vývoje a u zralé buňky není.

Stereocilie jsou tuhé a sklápí se jako závory v pantu v bodě uchycení.

Sekundární receptory, glutamát nejčastěji.

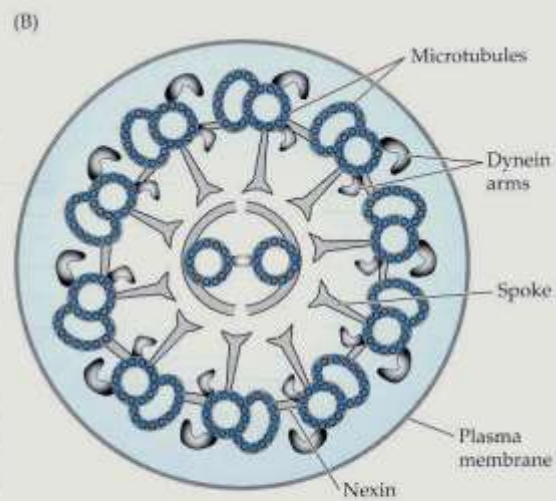
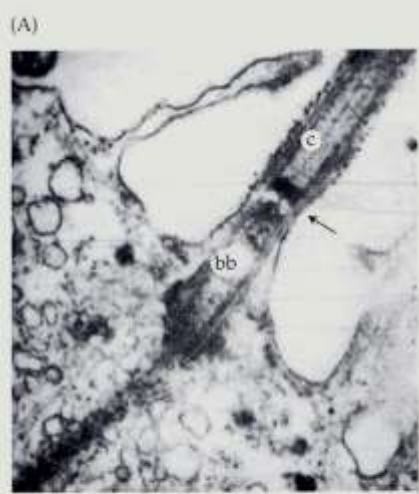
Anatomie a fyziologie v.b.: Z kutikulárního plátu na distální straně raší skupina až 60 vlásků. Jsou 2 typů. Stereocilie a jediné kinocilium. 50 nebo 60 stereocilií jsou svazky aktinových mikrofilament obalených membránou, zatímco jediné vysoké kinocilium je pravá imobilní brva. Na elektronmikroskopických snímcích je patrné, že špičky stereocilií jsou spojeny dohromady jemnými polypeptidovými vlákny.

# Mikrovily



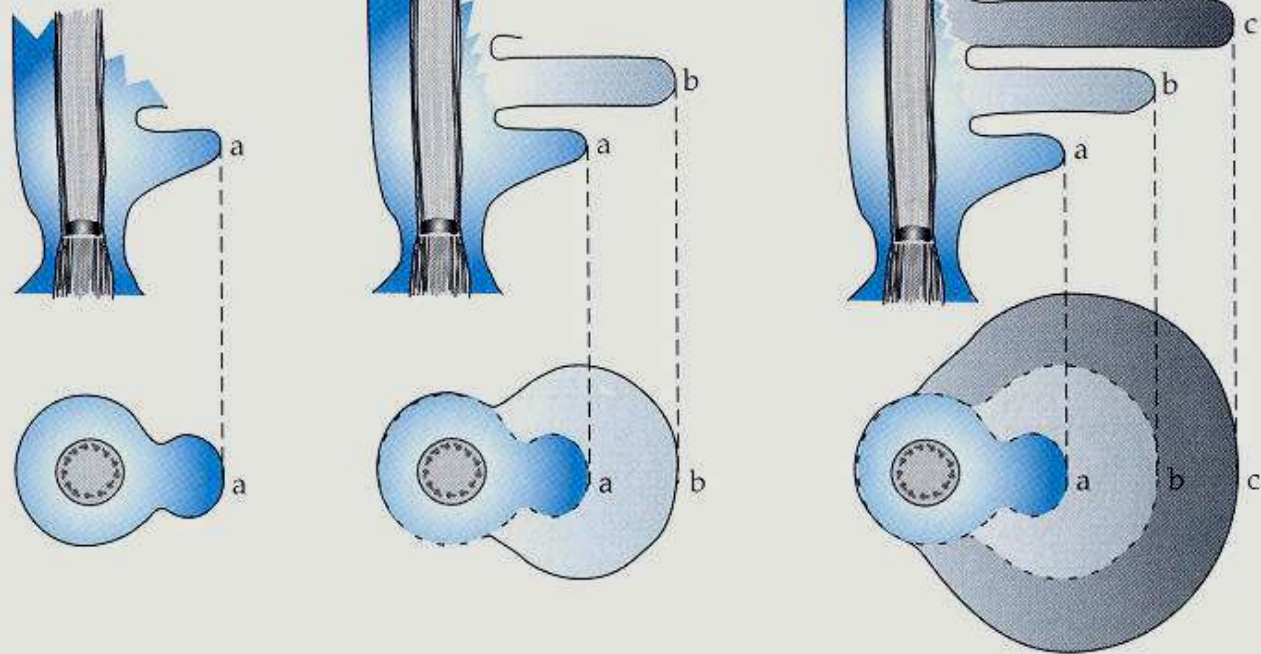
## Organization of sensory membrane of a photoreceptor in the fruit fly

***Drosophila*** (A) Anatomy of a *Drosophila* photoreceptor. The sensory membrane forms a structure, called a rhabdomere, composed of 50,000 microvilli. (B) The membrane of the microvillus is highly organized by a scaffolding protein called INAD (C), which binds to proteins in the cytosol and plasma membrane. PLC and PKC proteins are shown as if cytosolic but are likely to be at least peripherally associated with the plasma membrane. Abbreviations: Rh<sup>\*</sup>, activated form of the photopigment rhodopsin; GDP, guanosine diphosphate; CaM, calmodulin; GTP, guanosine triphosphate; PLC, phospholipase C; PIP<sub>2</sub>, phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate; IP<sub>3</sub>, inositol 1,4,5-triphosphate; DAG, diacylglycerol; NINAC, a form of myosin; PKC, protein kinase C; ER, endoplasmic reticulum; SMC, submicrovillar cisternae.



# Cilie, řasinky

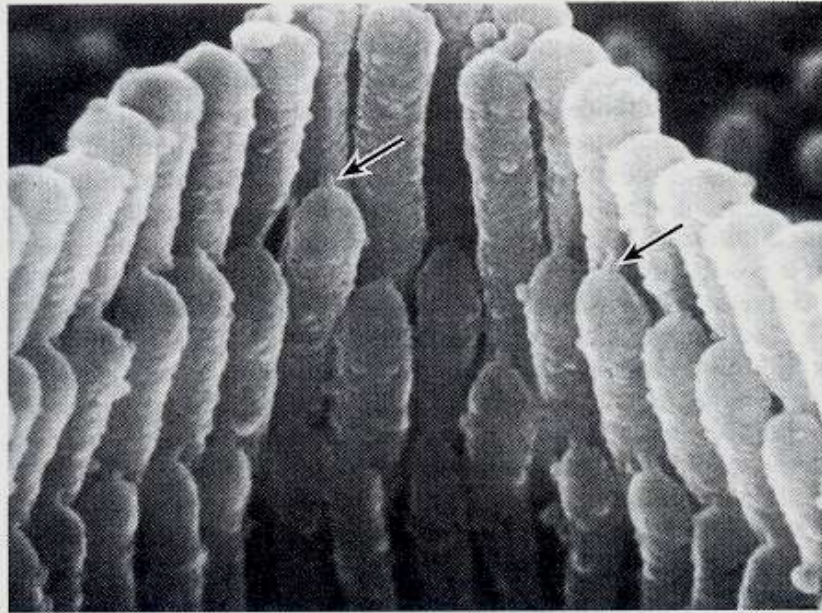
**Figure 2.3**  
**Cilium** (A) Structure of a cilium from a sea urchin embryo. Note the basal body (bb) at the base of the cilium (c). Magnification 22,000 $\times$ . (B) Schematic drawing of a cross section of cilium. (A from Chakrabarti et. al., 1998.)



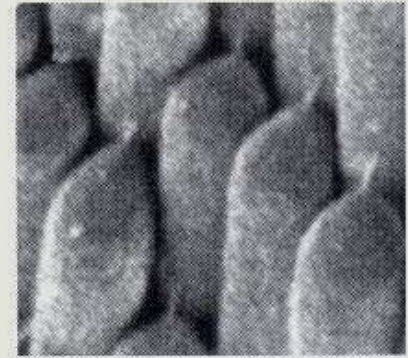
**Figure 2.4**  
**Formation of disks of a rod photoreceptor** Disks are initiated at the base of the rod outer segment adjacent to a cilium. (After Steinberg, 1980.)

Kde jsou  
kanály?  
Na bázi?  
Ne, Tip links  
Ca na vrcholcích

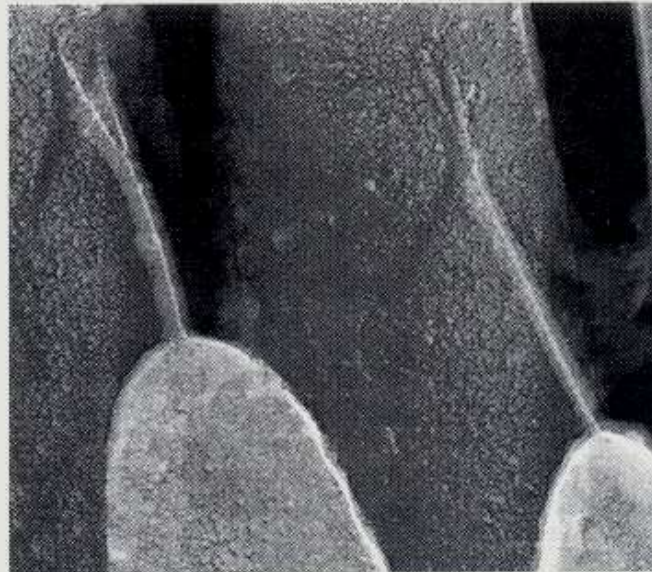
(A)



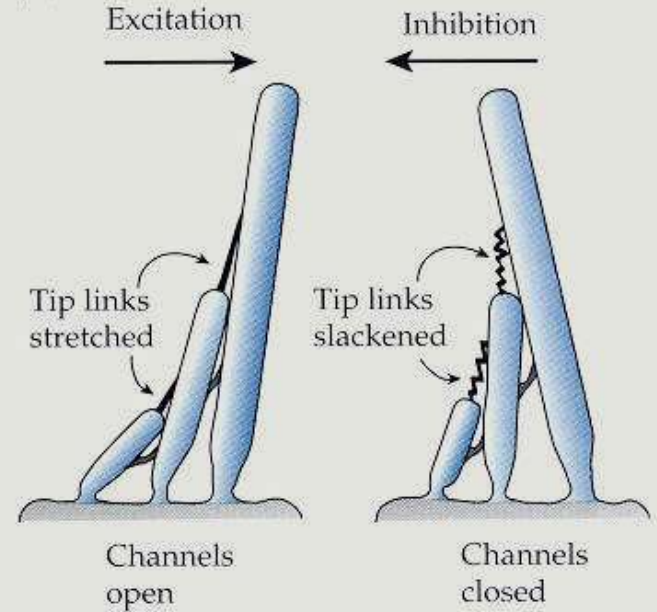
(B)



(C)



(D)

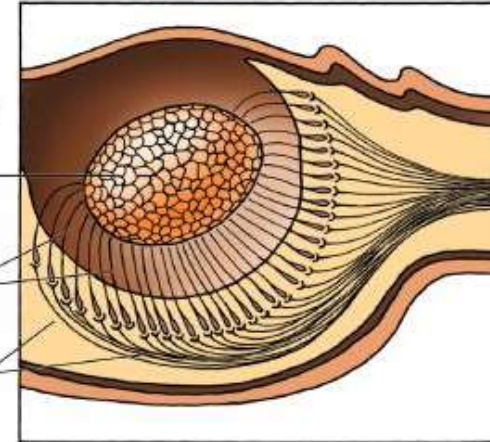
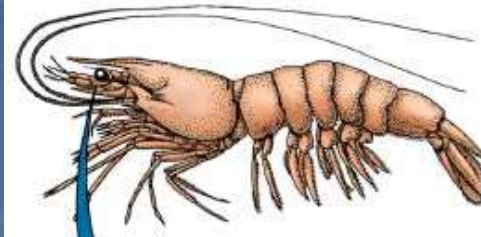


Zpoždění < 40us –  
ionotropní



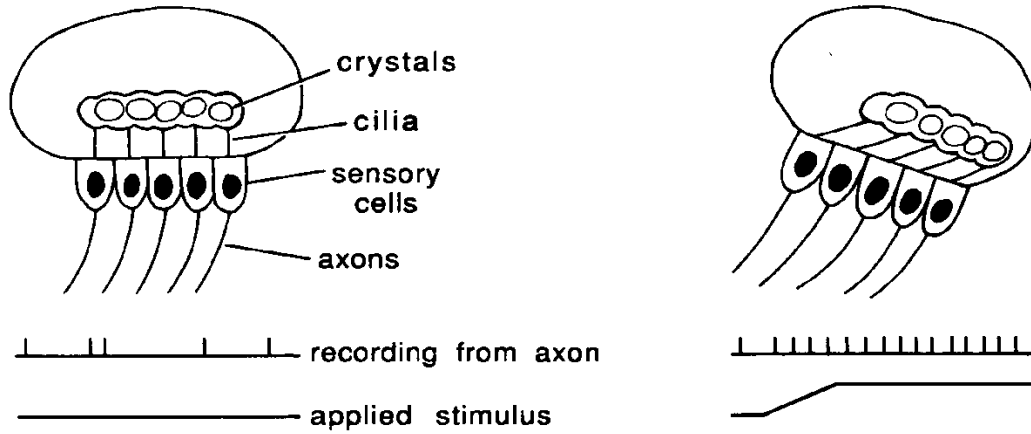
Zpoždění vl.b. je mimořádně krátké, méně než 40 mikros při pokojové teplotě. To je příliš rychlé na metabotropní kaskádu. Musí to být ionotropní transdukce, kanály samotné musí být citlivé. Kde jsou? V úvahu připadá báze stereocilií. Měření vstupu Ca při dráždění ukázala, že nejvíc se ho objevilo na vrcholcích. Vysvětlení se nabízelo po zjištění (1984), že stereocilie jsou mnohočetně propojeny na vrcholcích se svými sousedy sítí spojů – tip links. Jsou i jiné spoje držící svazek pohromadě a udržující jeho tuhost.

Statokinetické čidlo – vestibulární aparát  
 Obratlovci: evolučně staré  
 2 typy informací, 2 principy detekce

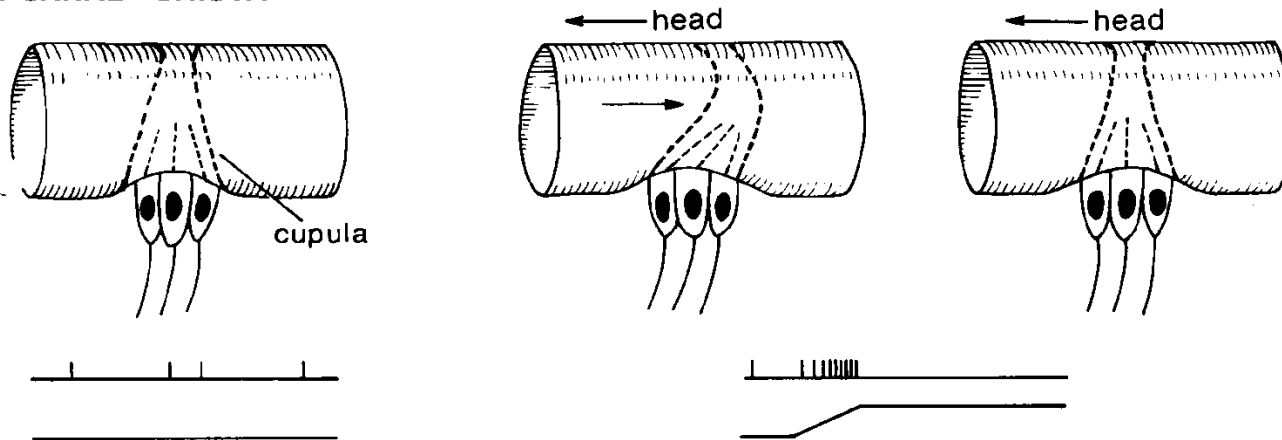


© 1998 Sinauer

**A. STATOCYST - MACULA**



**B. CANAL - CRISTA**

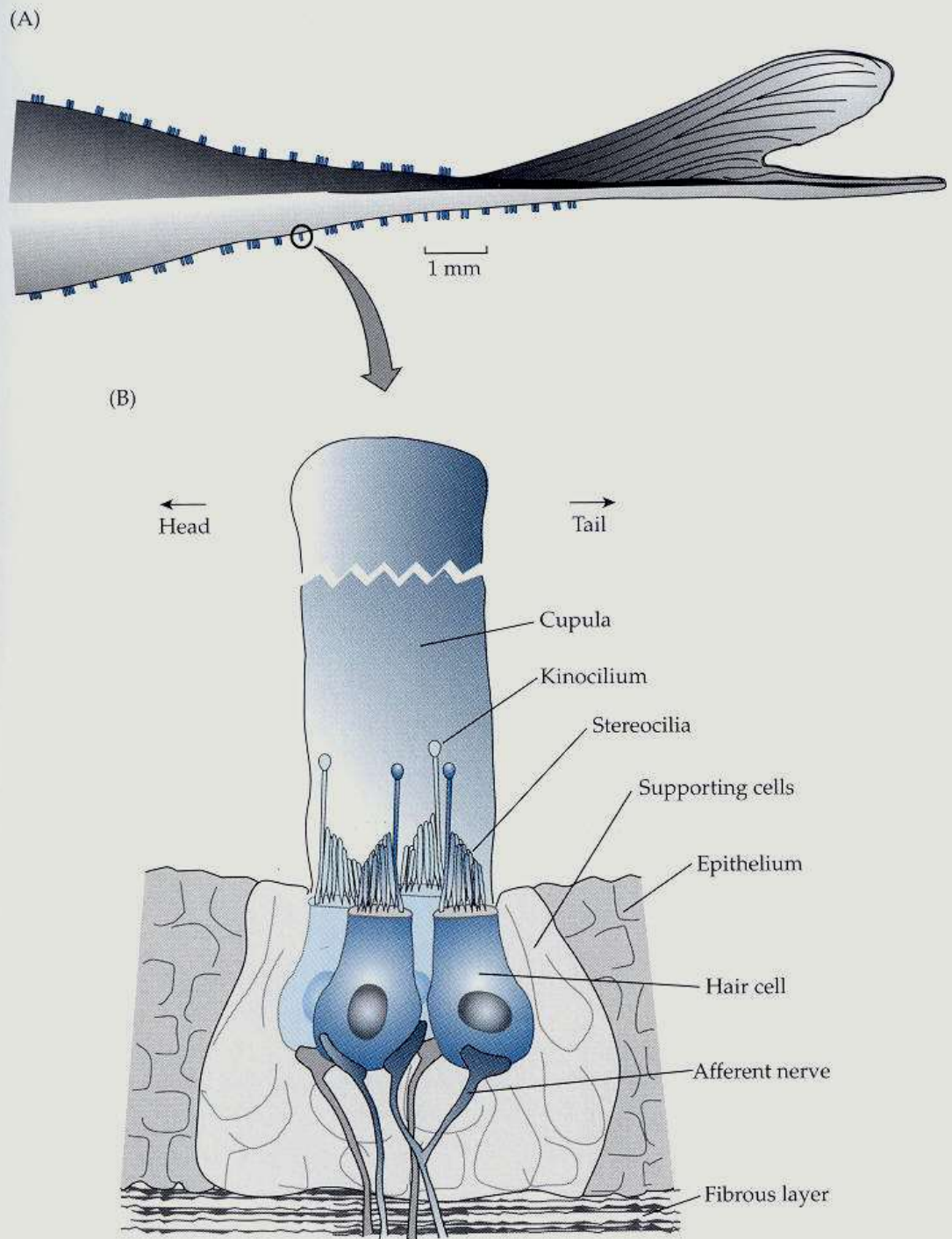


Většina zvířat má vyvinutý smyslový orgán – vestibulární aparát, který je specializovaným smyslem pro rovnováhu. Detekuje polohu a pohyb hlavy v prostoru. Za běžných okolností si signály z VS neuvědomujeme – jejich význam je v následujících funkcích: 1) reflexní reakce udržující hlavu a trup ve vzpřímené a vyvážené poloze, 2) vestibulookulomotorický reflex umožňuje udržet oči fixované na nazíraný objekt při změnách polohy hlavy.

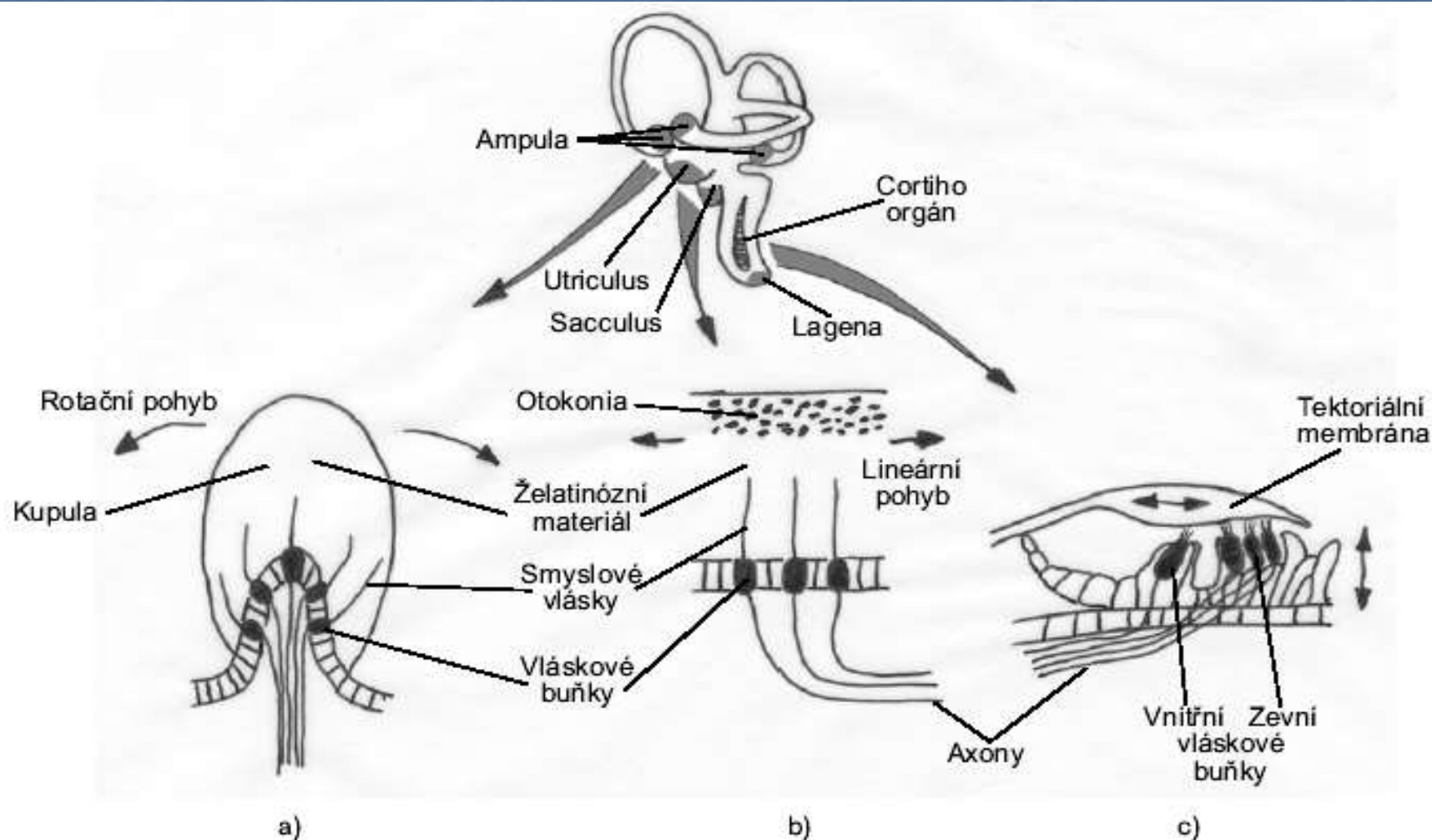
## Orgán postranní čáry

Smyslem tohoto systému je detekovat vibrace okolní vody, což umožňuje detekci kořisti, predátora nebo i objektů v okolí, což má blízko k echolokaci. Něco jako hmat na dálku. Receptory jsou vláskové b. zvané neuromasty obklopené epiteliálními bb. a opatřené želatinózní čepičkou. Z kanálek se vyvinulo jak savčí ucho, tak elektroreceptory. Naproti tomu se už nikdy znovu neobjevil u savců, kteří se do vody vrátili sekundárně.

[Video](#)

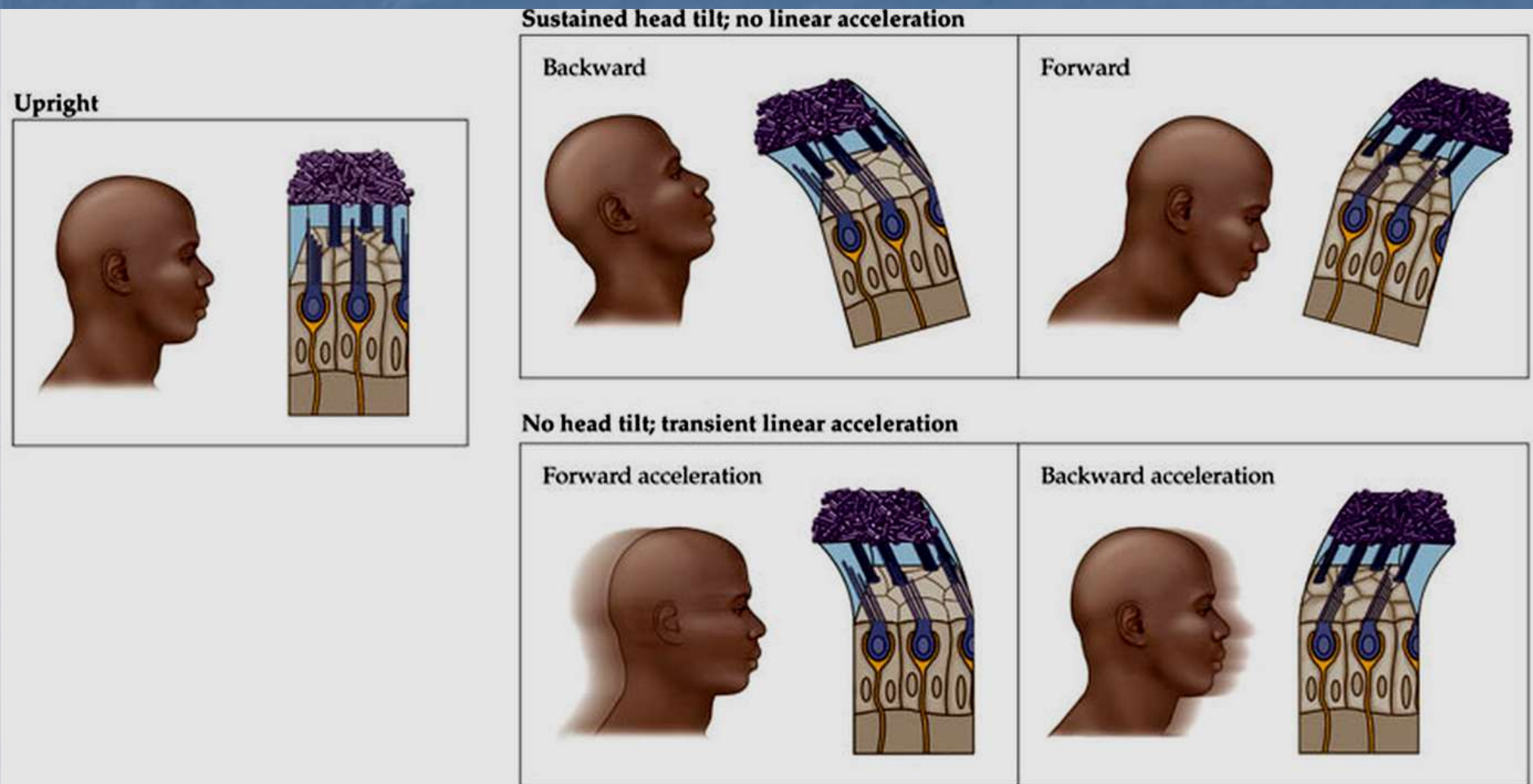


Primárně statokinetické čidlo – vestibulární aparát  
Sekundárně lagena se sluchovou funkcí



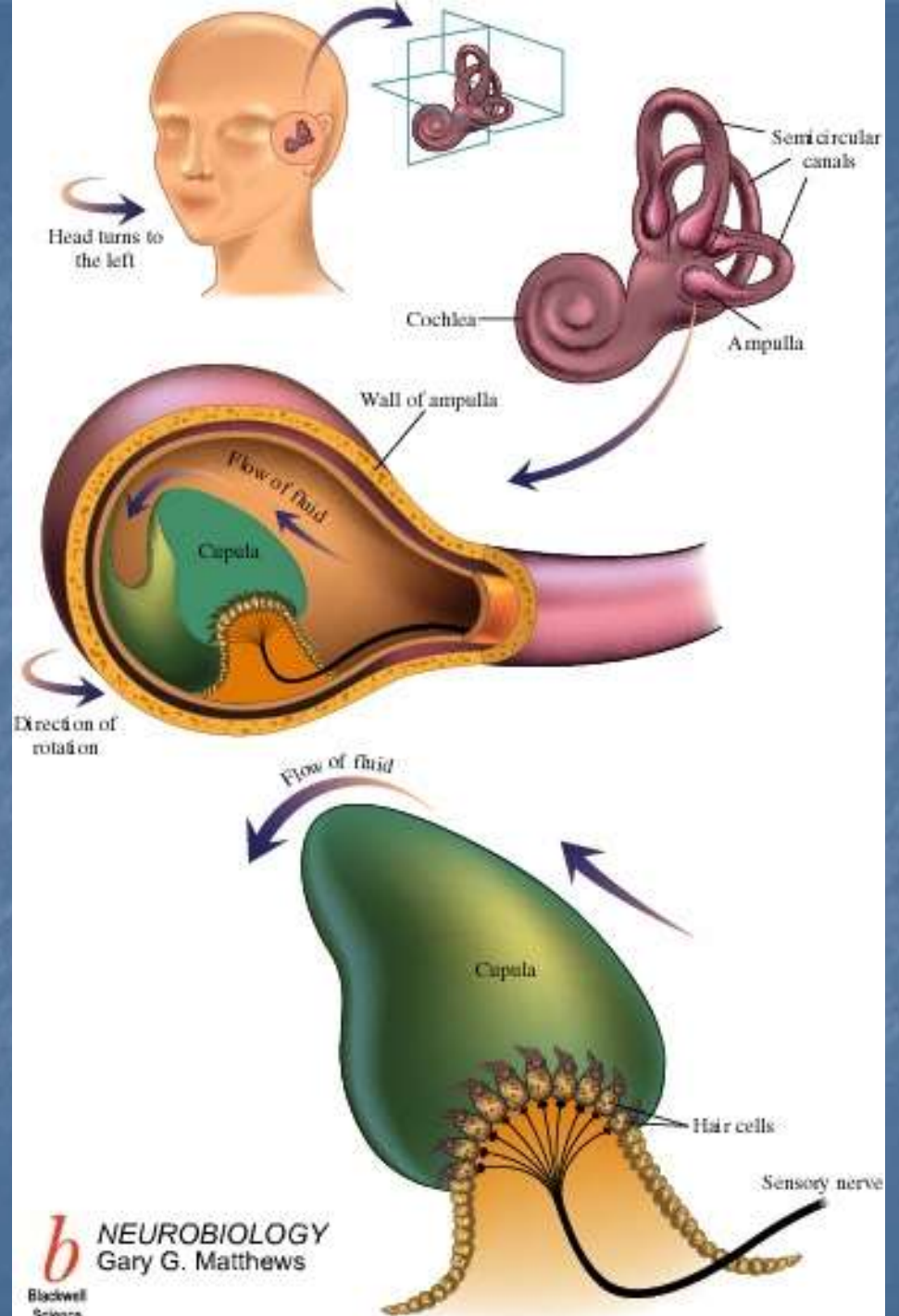
Obr. 16.4. Vlásokové buňky a stavba vnitřního ucha obratlovců (ptáka). Sluchové ústrojí je ve spojení se statokinetickým. Polokruhové chodby s váčky (ampulami), v nichž se pohybuje želatinózní kupula, detekují rotační zrychlení (a). Lineární zrychlení a gravitaci detekují tři políčka vlásokových buněk (utrículus, sacculus, lagena) s krystalky v želatinózní čepičce (b). Třetí orgán – Cortiho – slouží jako sluchový (c).

# Gravitace a lineární zrychlení způsobí pohyb kupuly utrikulu a sakulu



**Figure 1** Forces acting on the head result in displacement of the otoconia. This example illustrates displacement of the utricular macula. For each of the head tilts and linear accelerations, some set of hair cells will be maximally excited, whereas another set will be maximally inhibited, according to the orientation of the hair cells. Note that head tilts and linear accelerations—when matched in direction and magnitude—produce similar otoconial movement, demonstrating that the otolith organs respond to both gravity and linear acceleration.

Rotační zrychlení způsobí ohyb kupuly v ampulách polokruhovitých chodeb

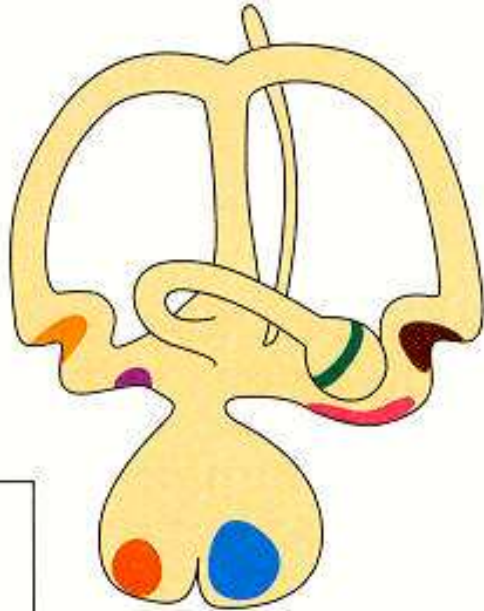


Primárně statokinetické čidlo – vestibulární aparát  
Sekundárně lagena se sluchovou funkcí

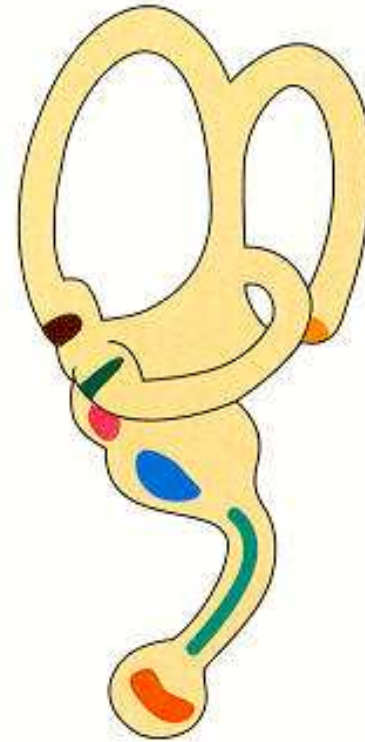
Fish (Myxine)



Frog



Bird



Mammal



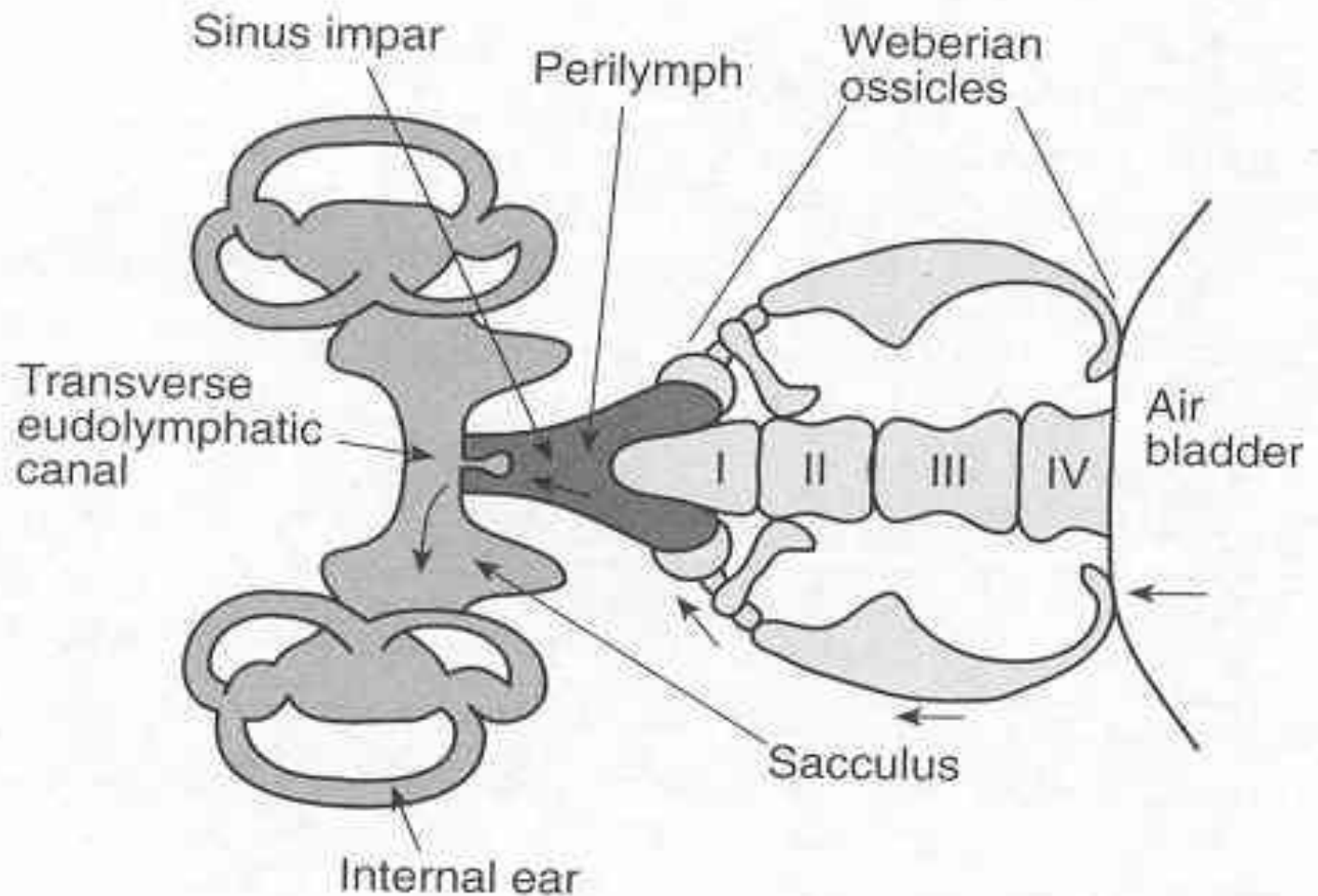
lagena

KEY

- |  |                   |
|--|-------------------|
|    | Anterior crista   |
|    | Lateral crista    |
|    | Posterior crista  |
|  | Macula communis   |
|  | Macula lagenae    |
|  | Macula neglecta   |
|  | Macula sacculi    |
|  | Macula utricula   |
|  | Papilla basilaris |



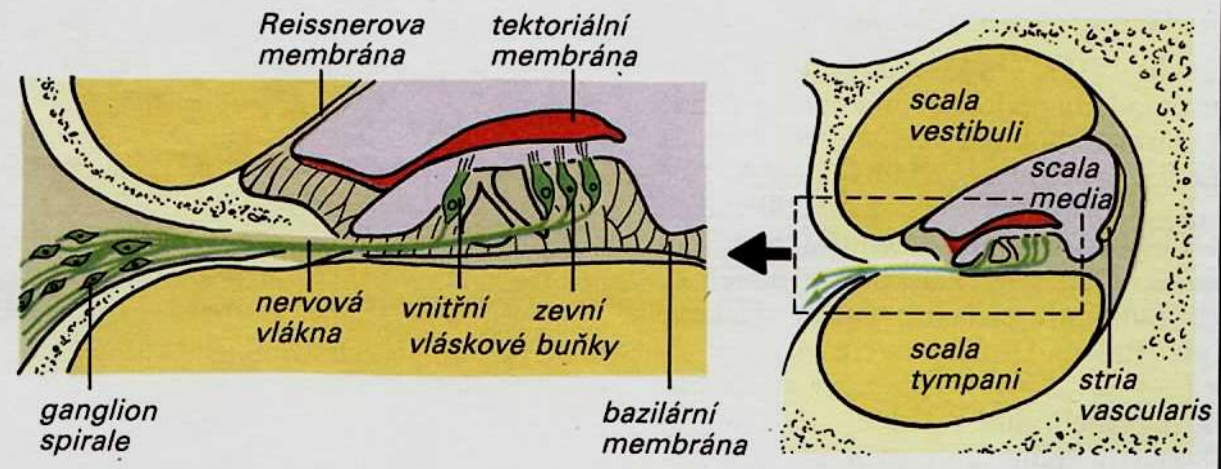
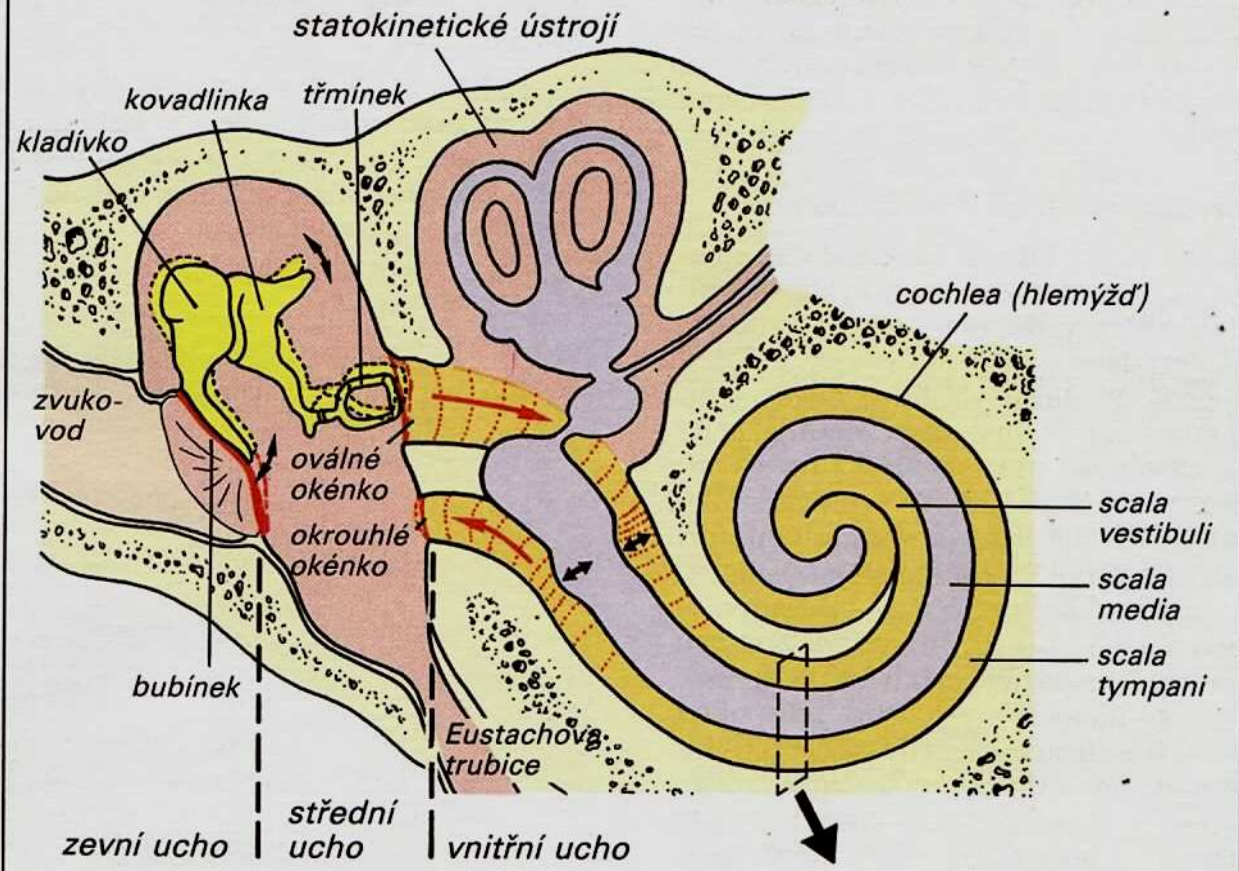
Sluch  
kaprovitých ryb  
Jak přenést  
vibrace na  
endolymfu.  
Ještě bez lageny.



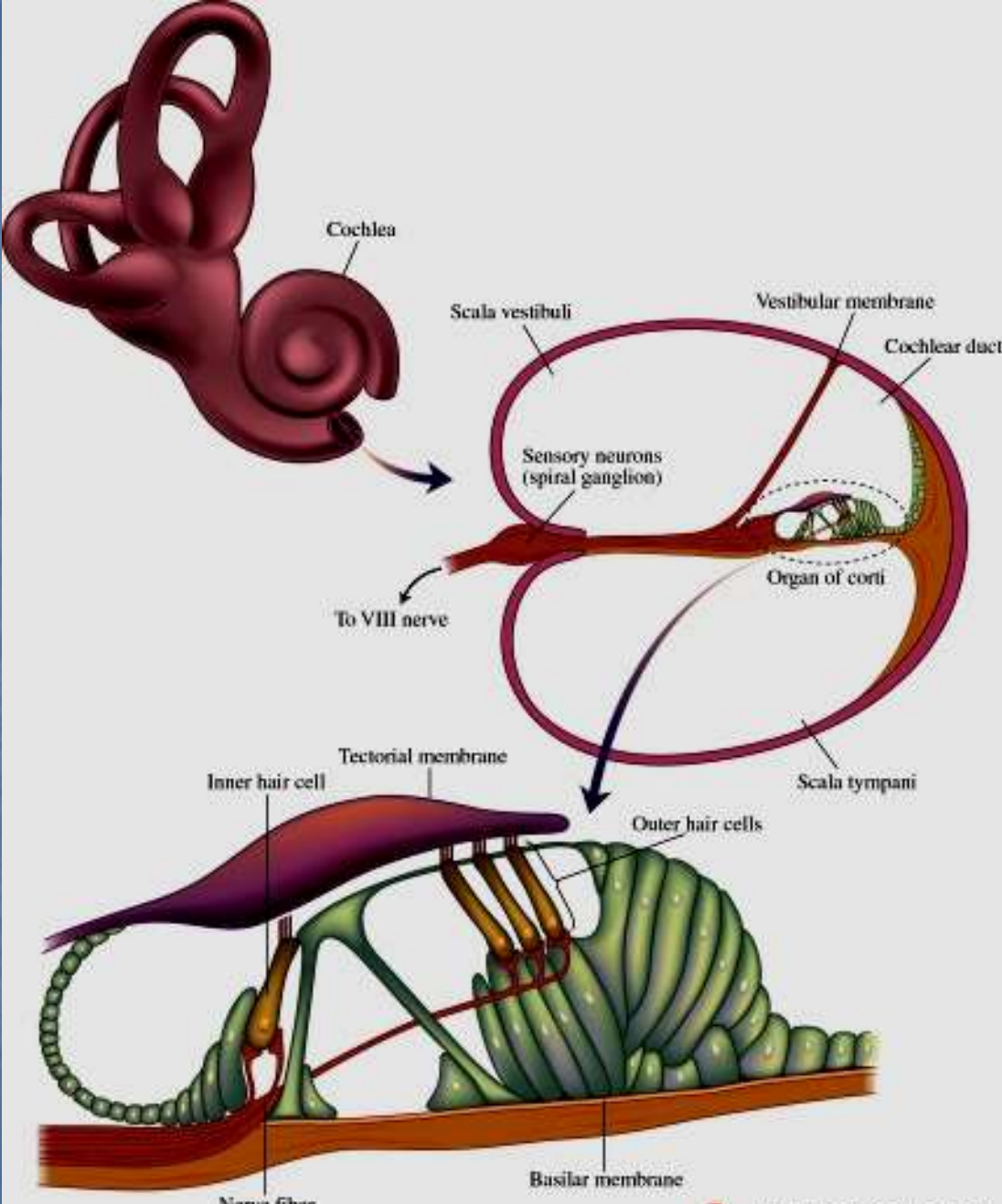
**Figure 8.10** Weberian ossicles. The figure shows a horizontal section through the anterior region of the body of a carp (*Cyprinus carpio*). The arrows indicate the direction of vibrations from the swim bladder to the sacculus. I, II, III, and IV indicate the four vertebrae from which the ossicles are derived. Modified from Romer, 1970

**Sluch ptáků a savců**

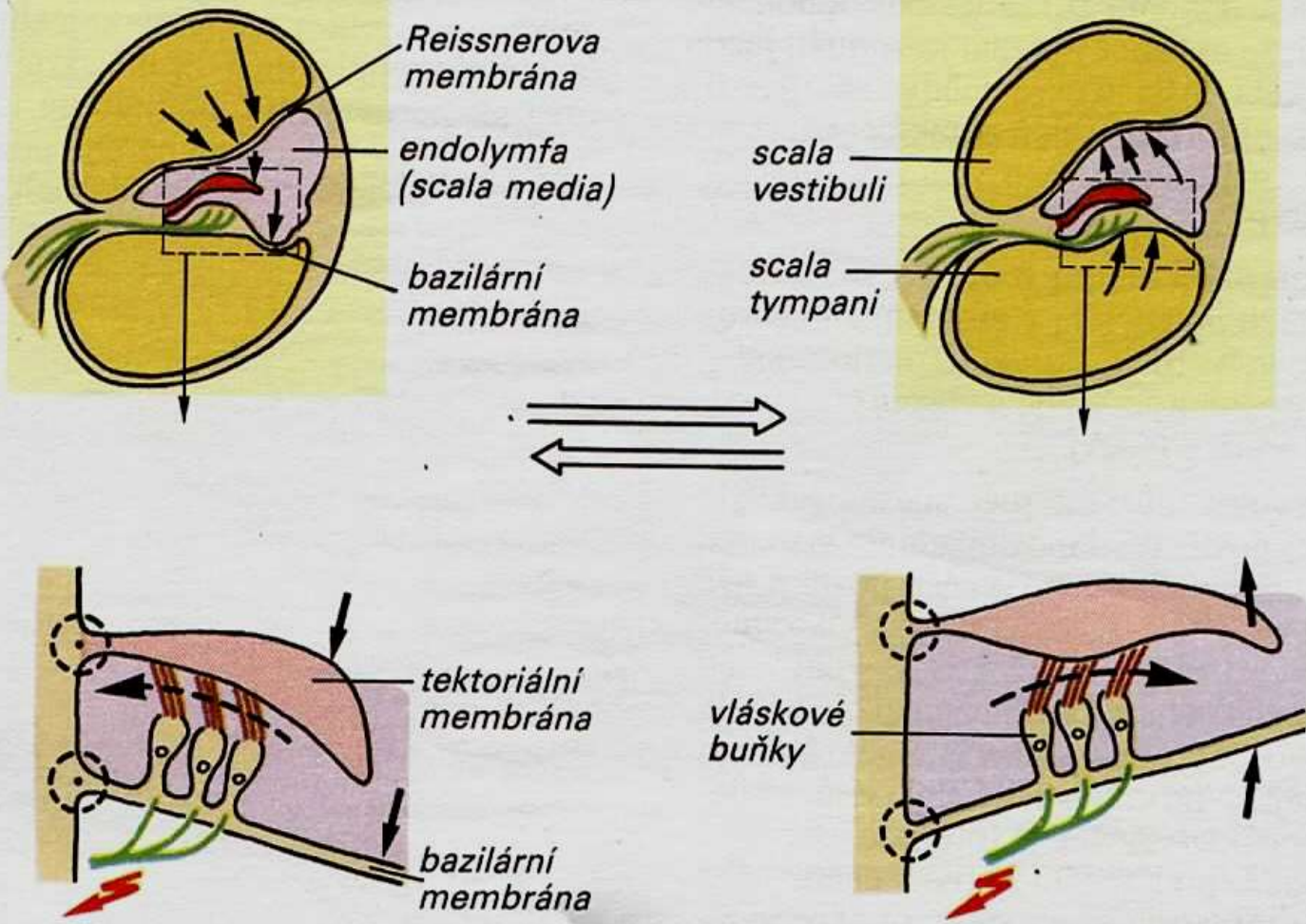
**Kůstky: převod ze vzduchu do kapaliny. 22x silnější Svaly: m.tensor tympani a m.stapedius**



Sluch ptáků a savců



Sluch ptáků a savců



Pohyb anim.

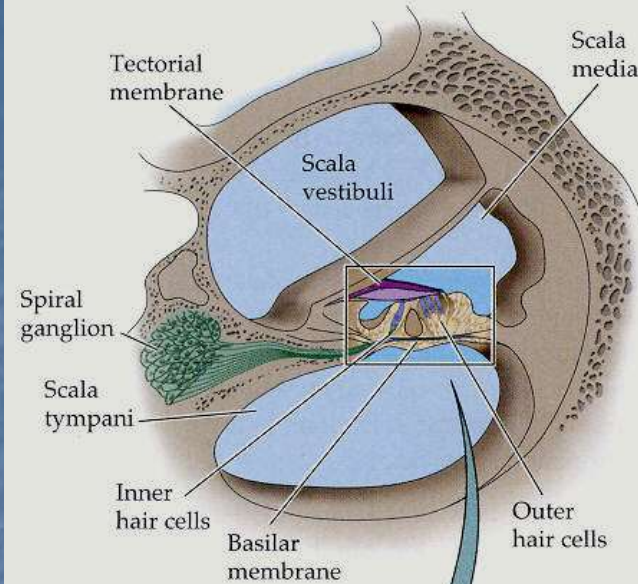
# Sluchový aparát savců Vnitřní ucho

[Animace ear.](#)

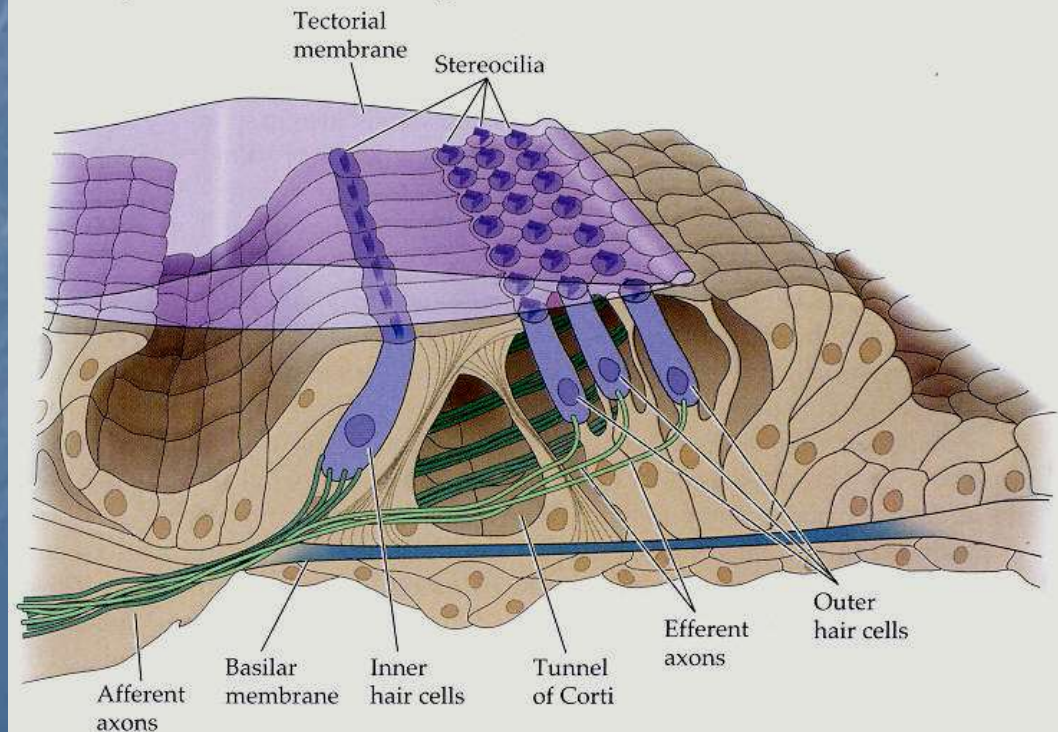
[http://highered.mcgraw-hill.com/olc/dl/120108/bio\\_e.swf](http://highered.mcgraw-hill.com/olc/dl/120108/bio_e.swf)

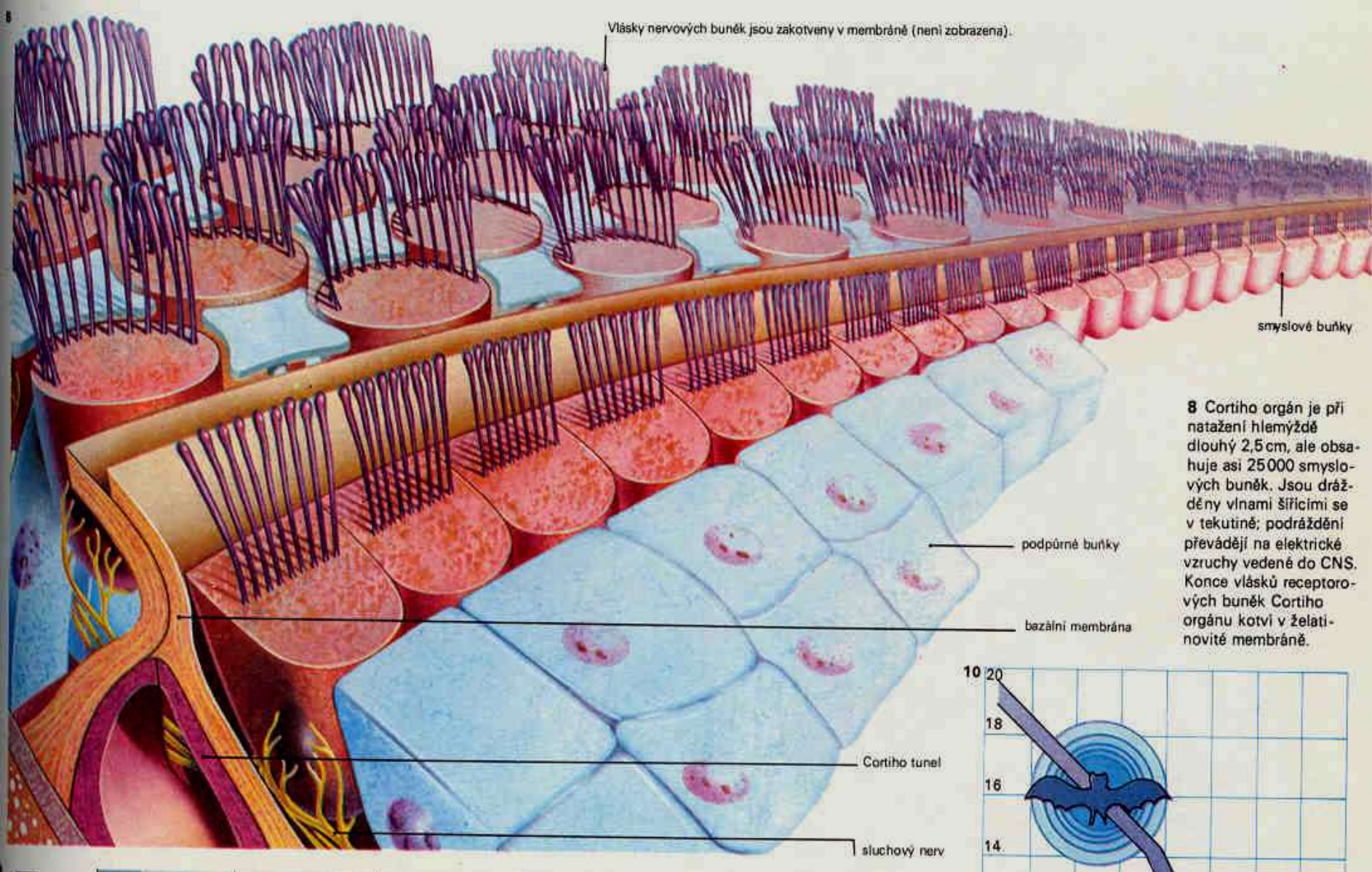
Tektoriální membrána

(a) A cross section through the cochlea

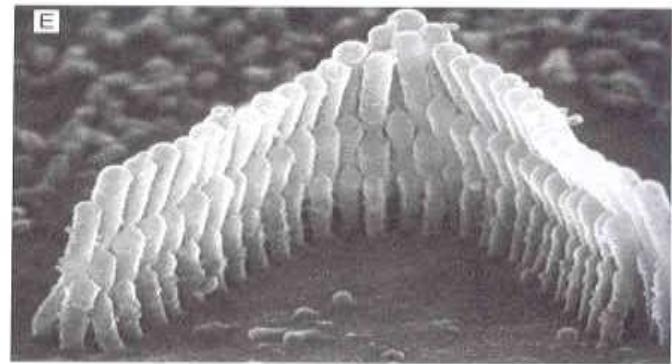
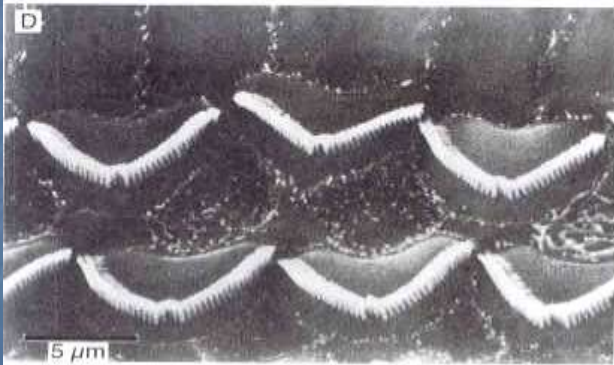
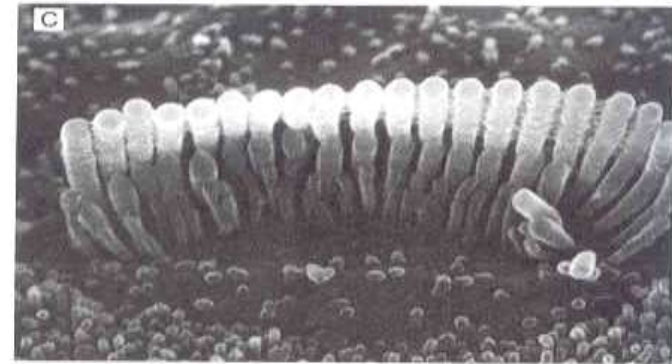
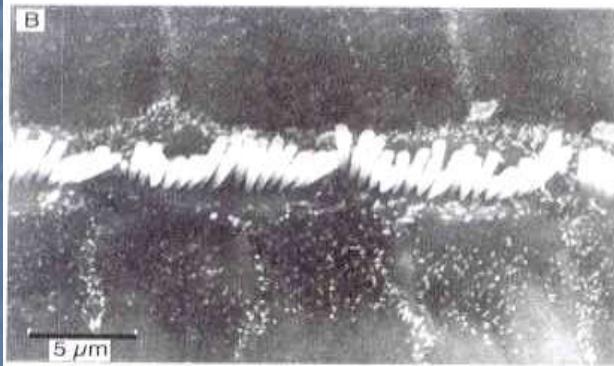
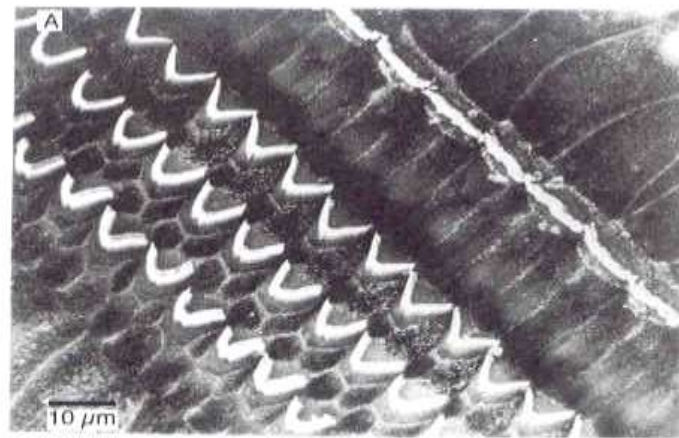


(b) The organ of Corti





Cortiho orgán: 25.000 vláskových buněk ve dvou řadách



Cortiho orgán: 25.000 vláskových buněk ve dvou řadách

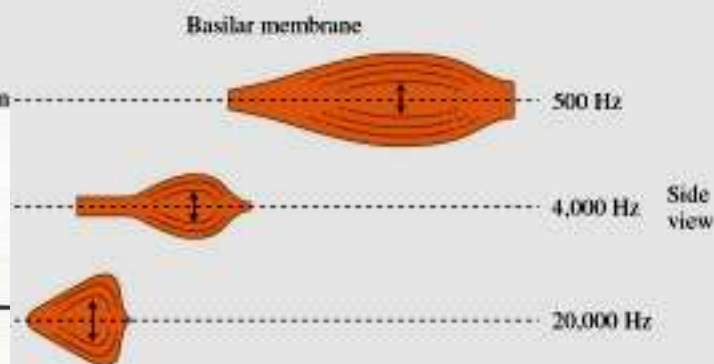
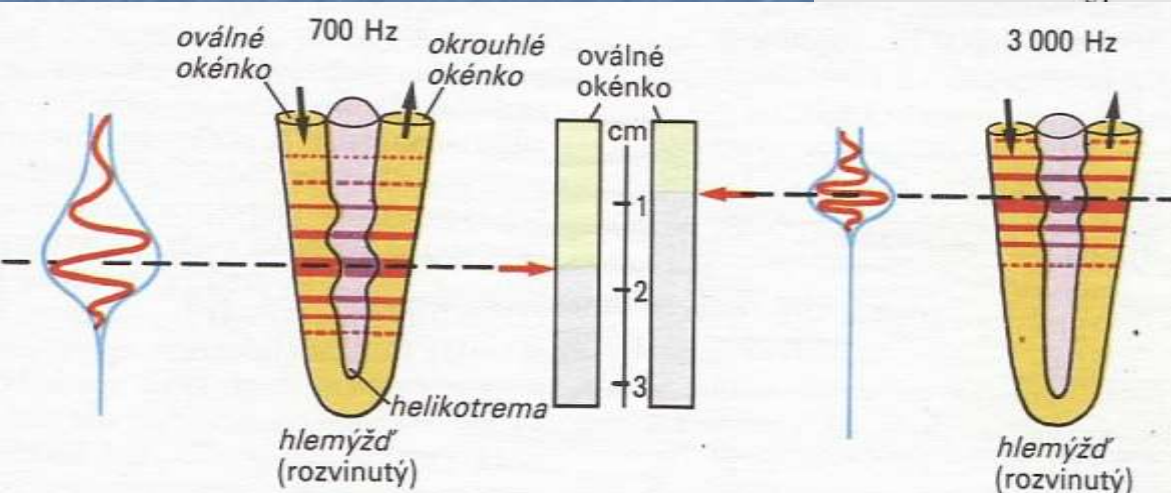
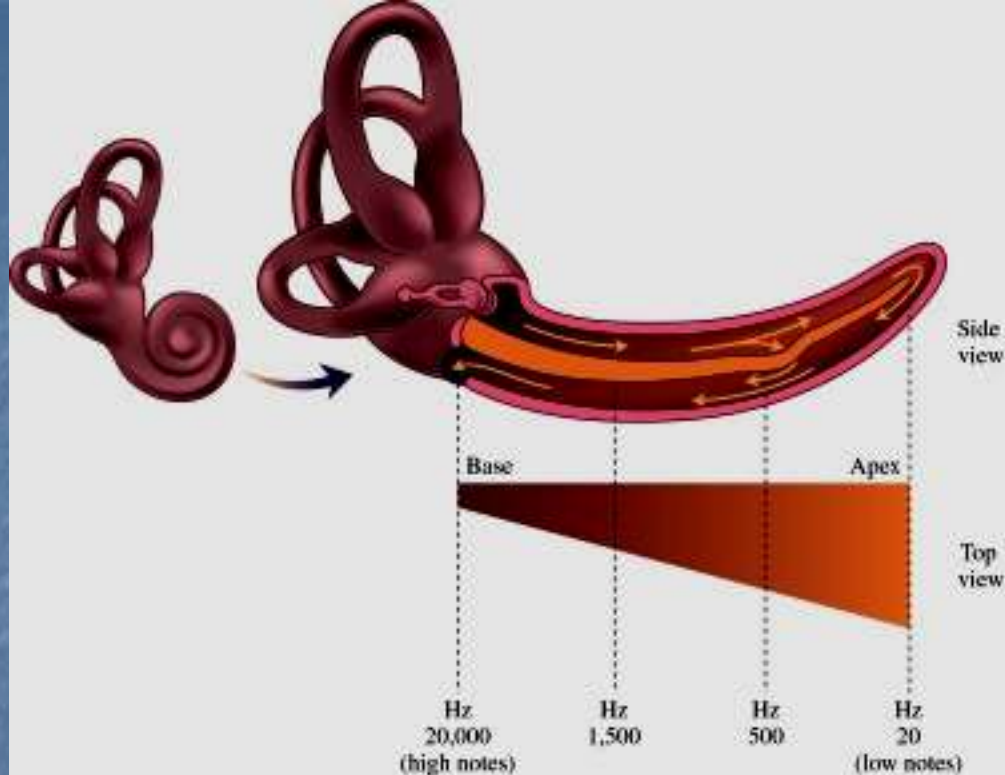
## Zobrazení frekvence

Problém: max frekvence AP je mnohem nižší než max. frekvence zvuku

Člověk rozliší 1000Hz  
Od 1003Hz

[JSB v uchu](#)

[Video](#)





VNITŘNÍ

VNĚJŠÍ  
„mlčící většina“

VNITŘNÍ

VNĚJŠÍ

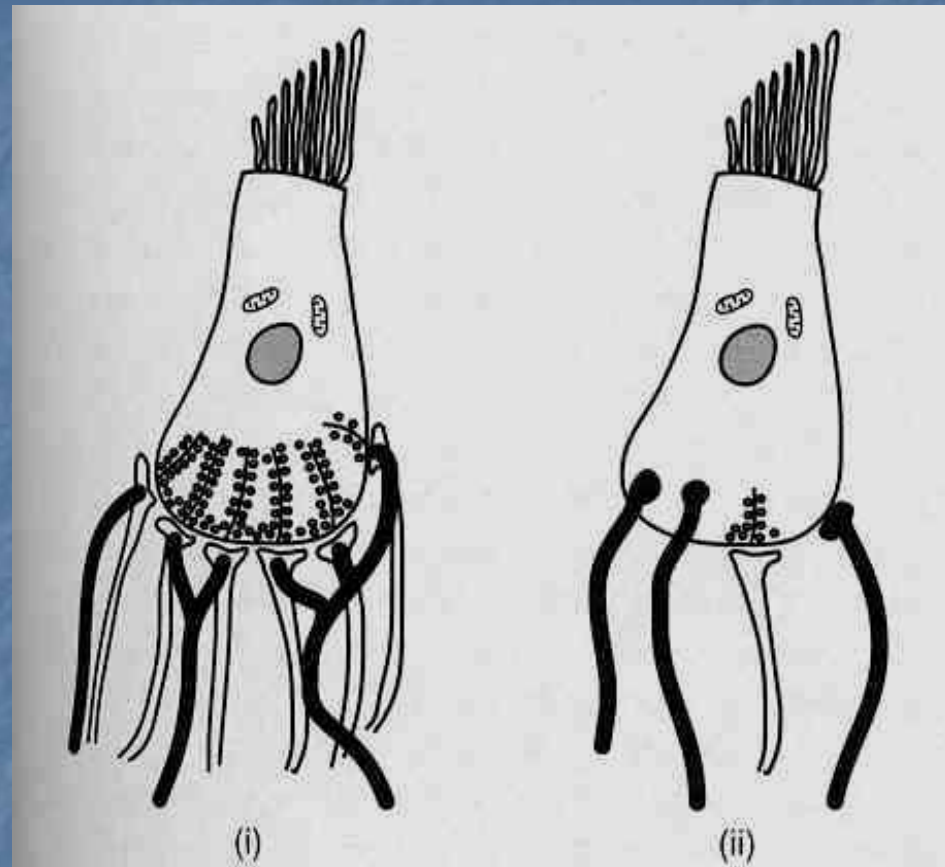
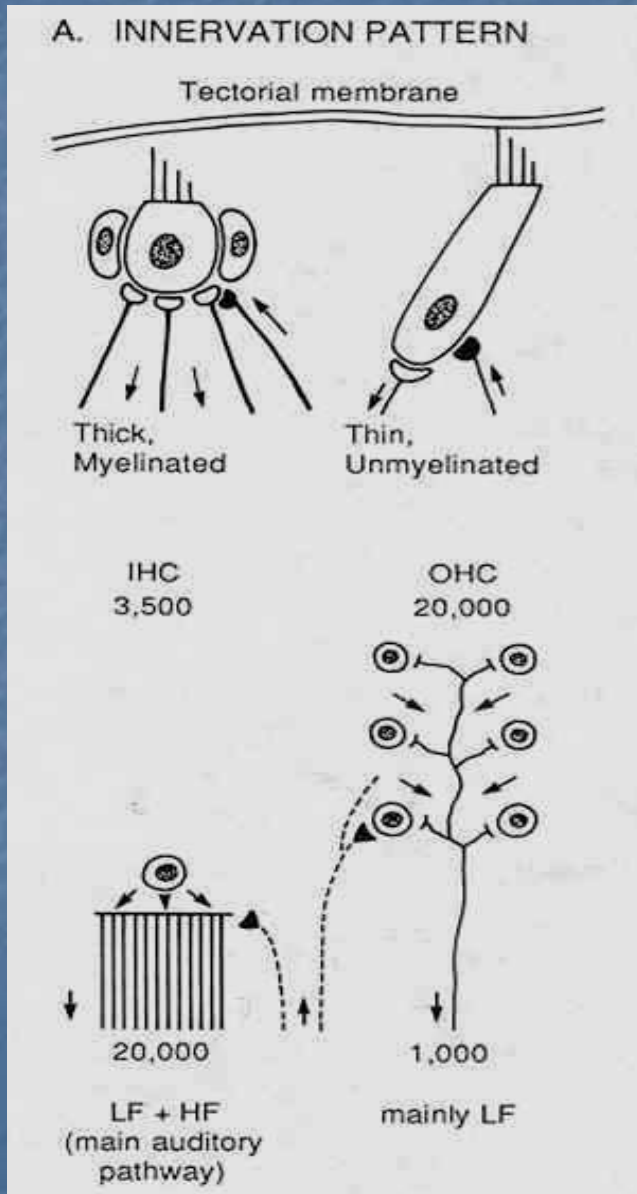
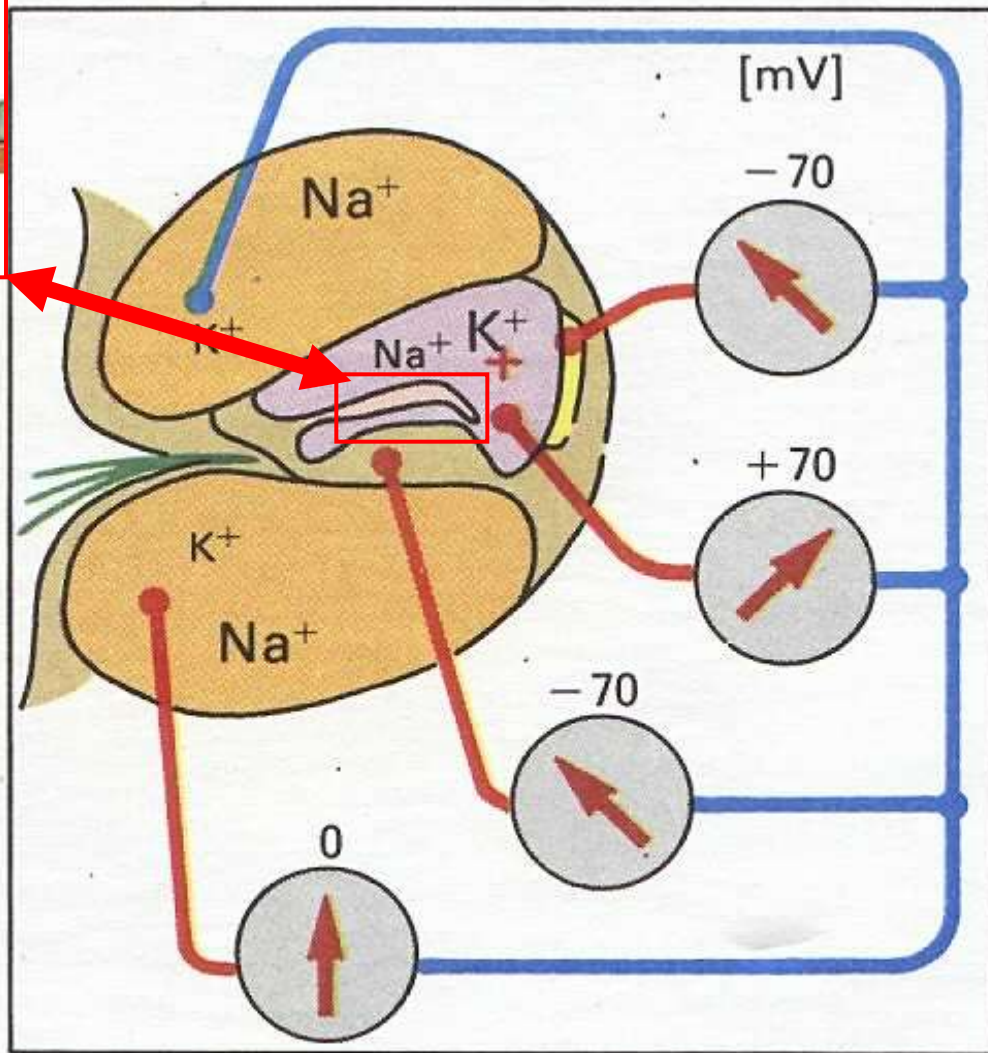
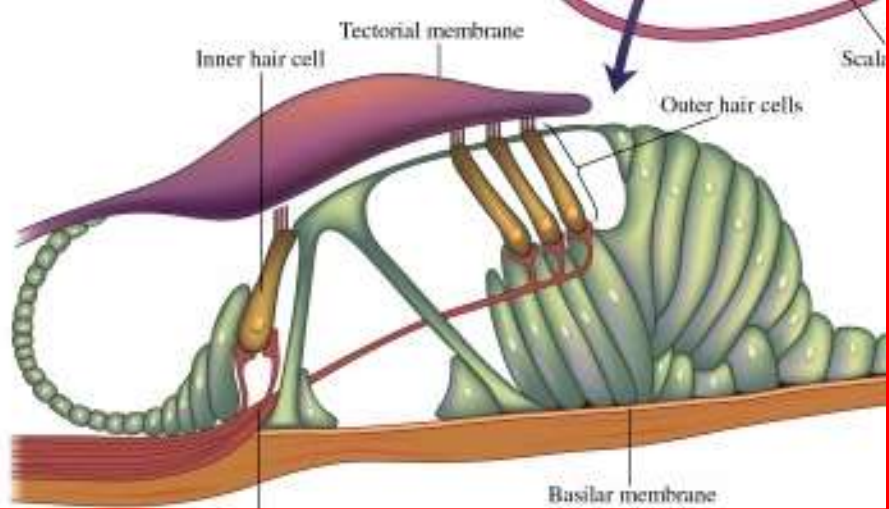


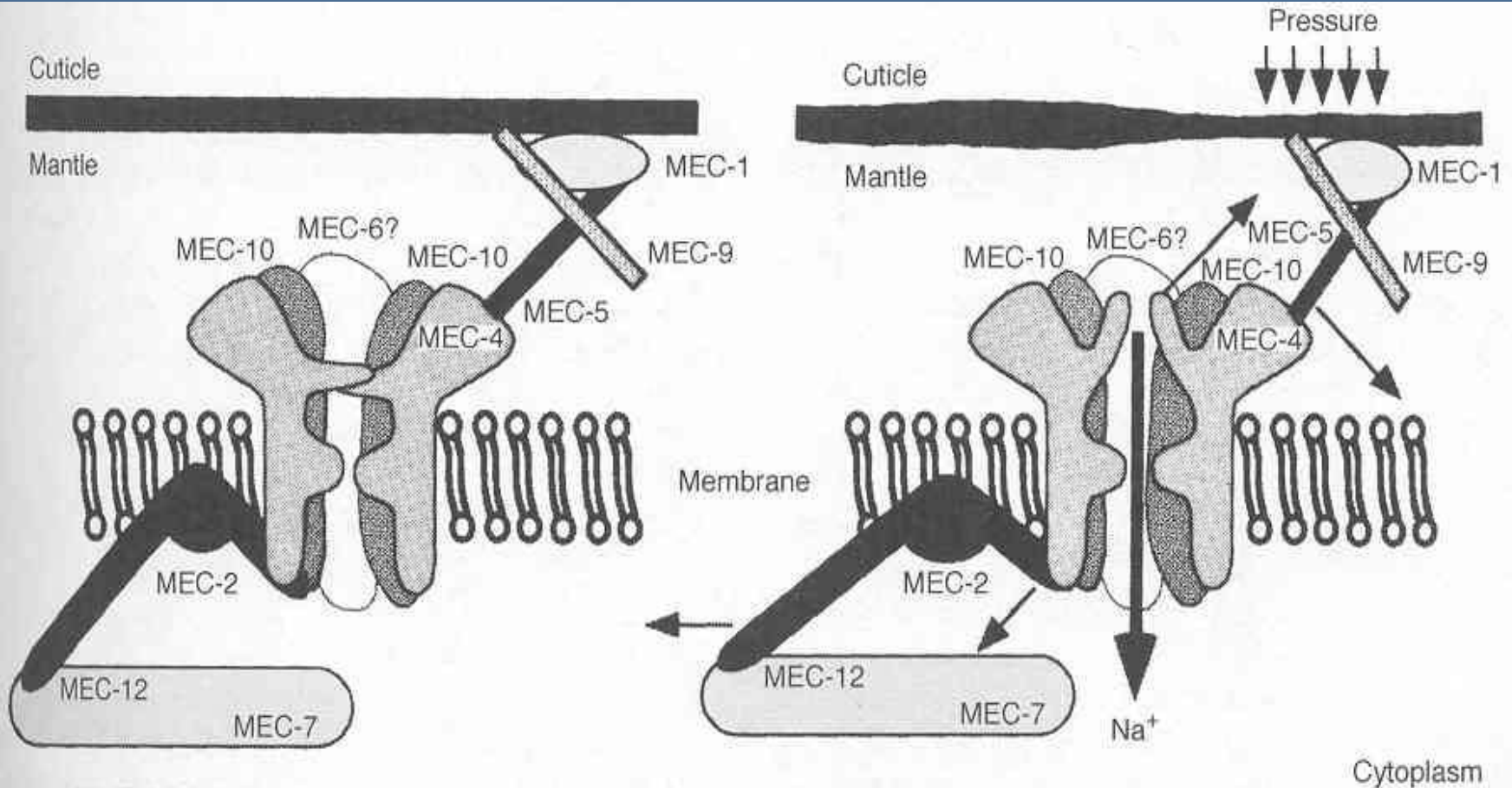
Figure 8.16 Innervation of inner and outer hair cells in the organ of Corti. The schematic figure shows afferent fibres (white) and efferent fibres (black). (i) Inner hair cell. The efferent fibres make synaptic contact with the dendritic endings of the afferent fibres. (ii) Outer hair cell. The efferent fibres synapse directly on the hair cell which makes rather few synapses (only one shown) with sensory (afferent) fibres



**C. Kochleární potenciály a rozložení elektrolytů v oddílech hlemýždě**

Potenciál v kochleji  
 Zvláštní složení endolymfy ( $K^+$ ).  
 Velká hnací síla 140mV pro kationty  
 – snadný vznik receptorové odezvy

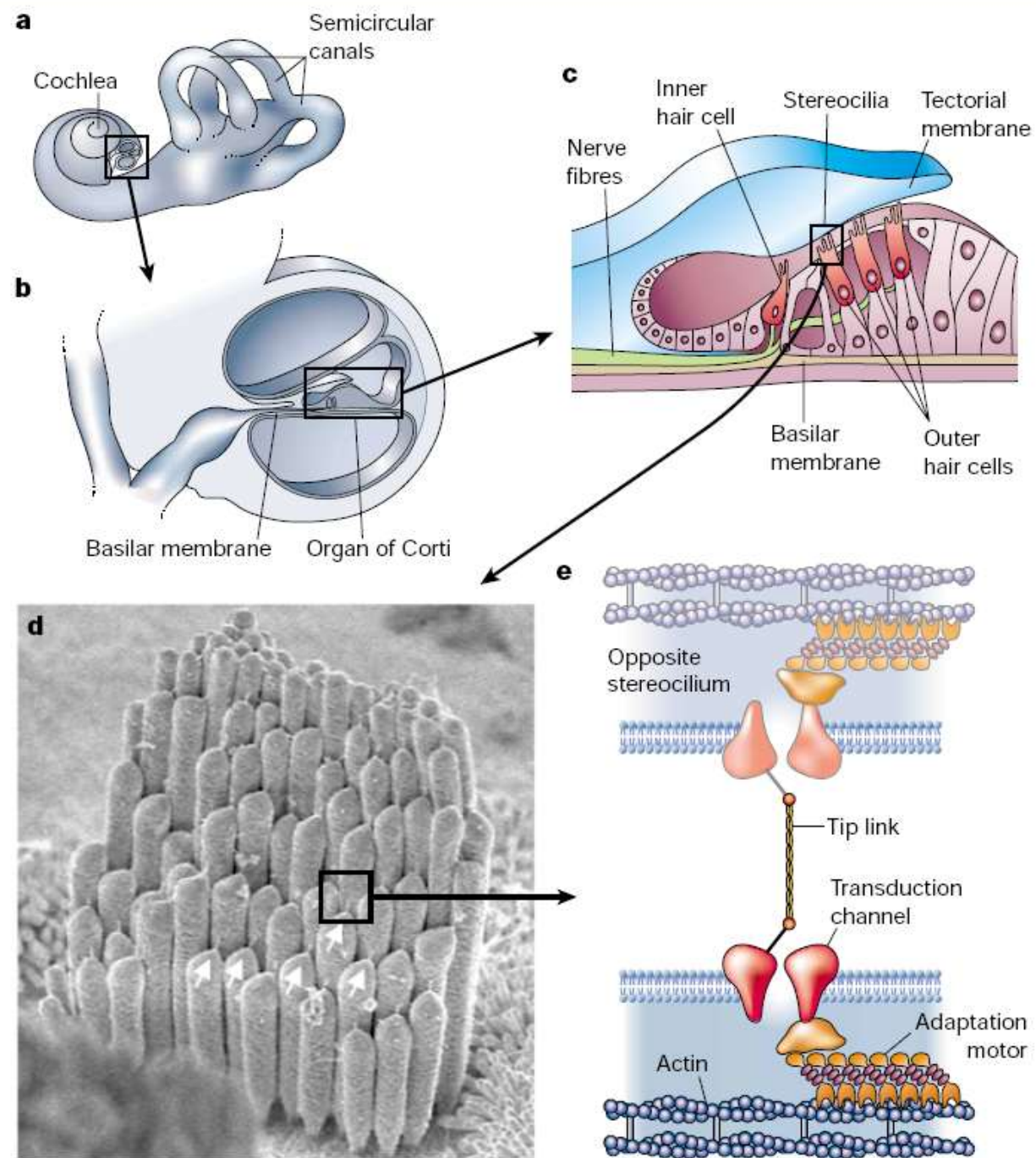
## Nemáme mutantní linie vláskových buněk jako u hád'átka.



**Figure 7.6** Conceptual model of *C. elegans* touch receptor. Explanation and nomenclature in text. From N. Tavernarakis and M. Driscoll, 1997, 'Molecular modelling of mechanotransduction in the nematode *Caenorhabditis elegans*', *Annual Review of Physiology*, 59, 679. With permission, from the *Annual Review of Physiology*, Volume 59, ©1997, by Annual Reviews www.annualreviews.org

Analýza vrozených vad dokázala příbuznost proteinů vl. buněk a bezobratlých

**Figure 4** Inner-ear structure and hair-cell transduction model. **a**, Gross view of part of the inner ear. Sound is transmitted through the external ear to the tympanic membrane; the stimulus is transmitted through the middle ear to the fluid-filled inner ear. Sound is transduced by the coiled cochlea. **b**, Cross-section through the cochlear duct. Hair cells are located in the organ of Corti, resting on the basilar membrane. **c**, Sound causes vibrations of the basilar membrane of the organ of Corti; because flexible hair-cell stereocilia are coupled to the overlying tectorial membrane, oscillations of the basilar membrane cause back-and-forth deflection of the hair bundles. **d**, Scanning electron micrograph of hair bundle (from chicken cochlea). Note tip links (arrows). **e**, Proposed molecular model for hair-cell transduction apparatus.



Obecný molekulární  
Princip mechanorecepce

## Obrovská adaptabilita a citlivost - pohyby v kochle

- Dva druhy adaptace modifikující mechanické vlastnosti
- Kochleární zesilovač – vnější buňky savců

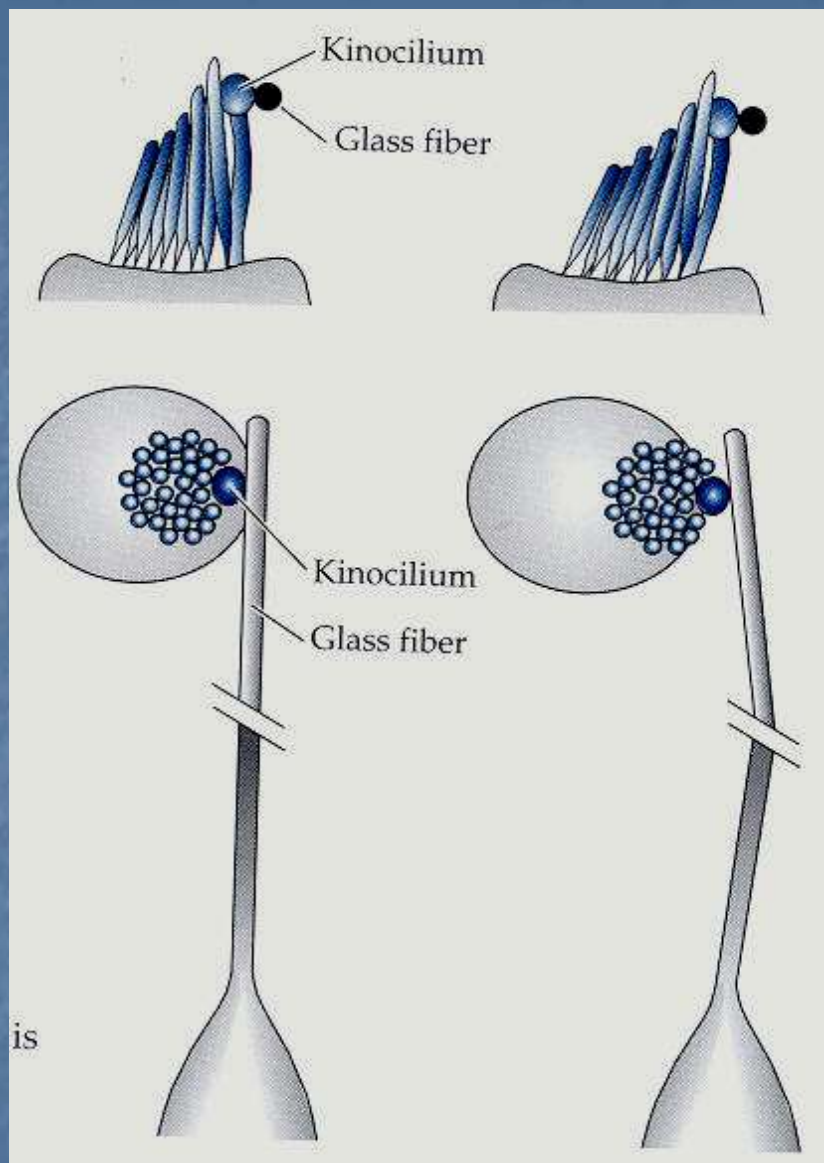
Dva druhy adaptace: rychlá a pomalá, obě stojí na intracelulárních změnách Ca, různé mechanismy.

Rychlá: během milisekundy, konstantní síla vede k rychlému poklesu proudu. Ten je svázán s rychlým pohybem svazku v opačném směru směrem ke klidové poloze svazku. Při otevření vnější silou Ca proudí do buňky, ten zavře část kanálů, proud klesne. Má to mechanickou korelaci: svazek se pohne zpět od kinocilie.

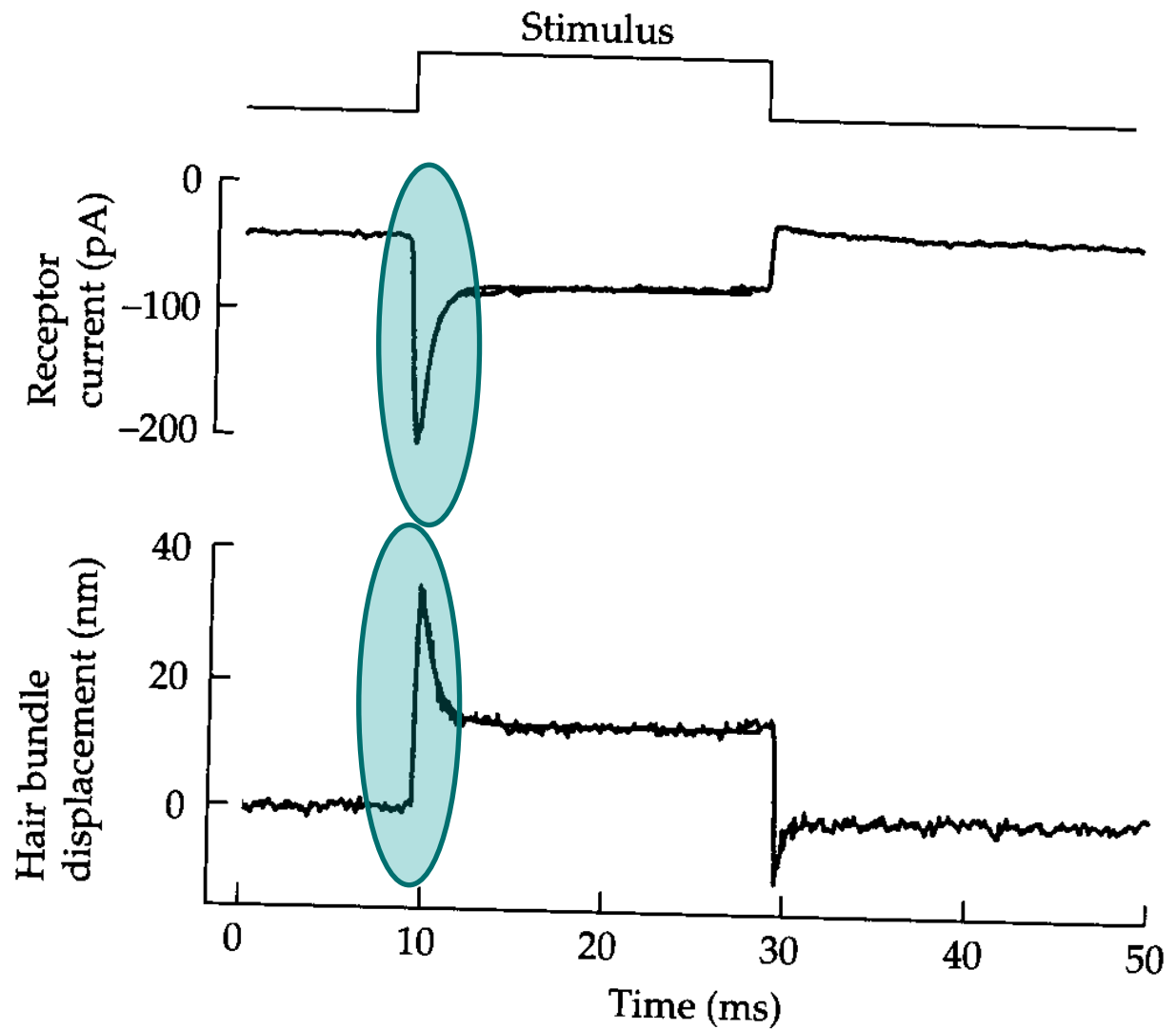
Pomalá: Pomalé uvolnění tenze vrátkovacích spojů. Stereocilie obsahují nejen aktin ale, i myosin – adjustace tenze. Celý operační rozsah buňky se přesune, takže transdukce bude nejcitlivější v této nové oblasti.

Rychlá adaptace:

Testy tuhosti  
a měření pohybu  
vlásků

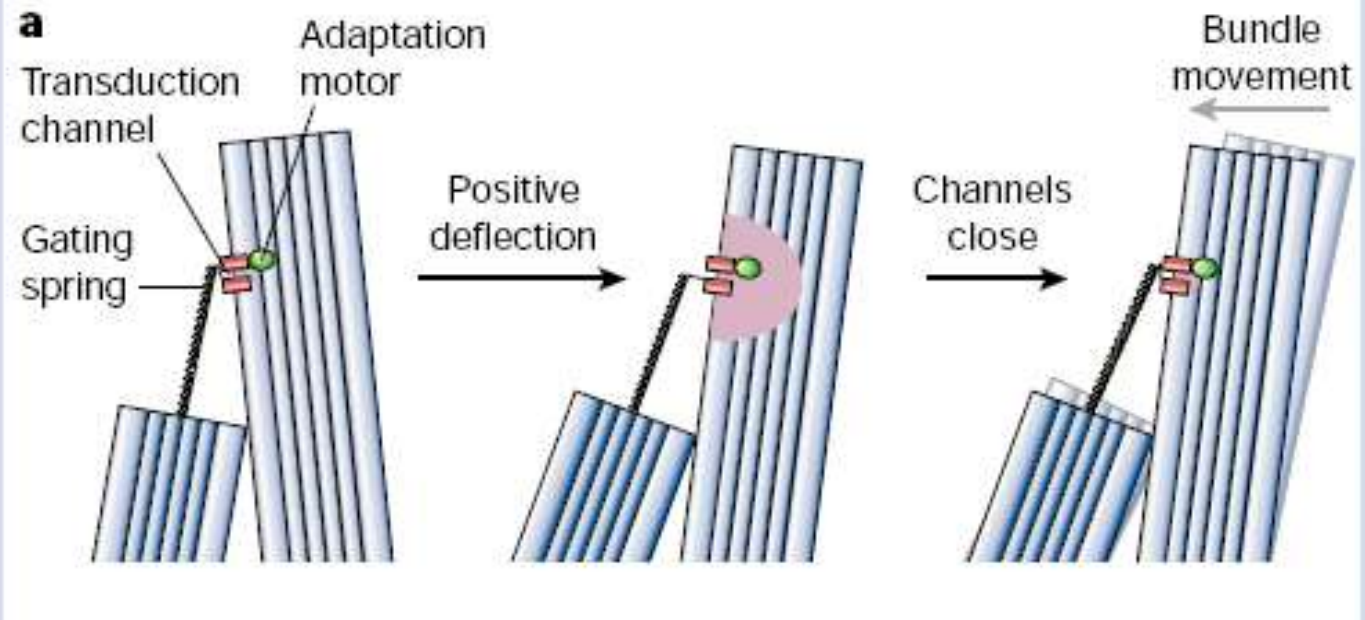


Rychlá adaptace:  
Protipohyb uzavírající  
kanály a tlačící svazek zpět.



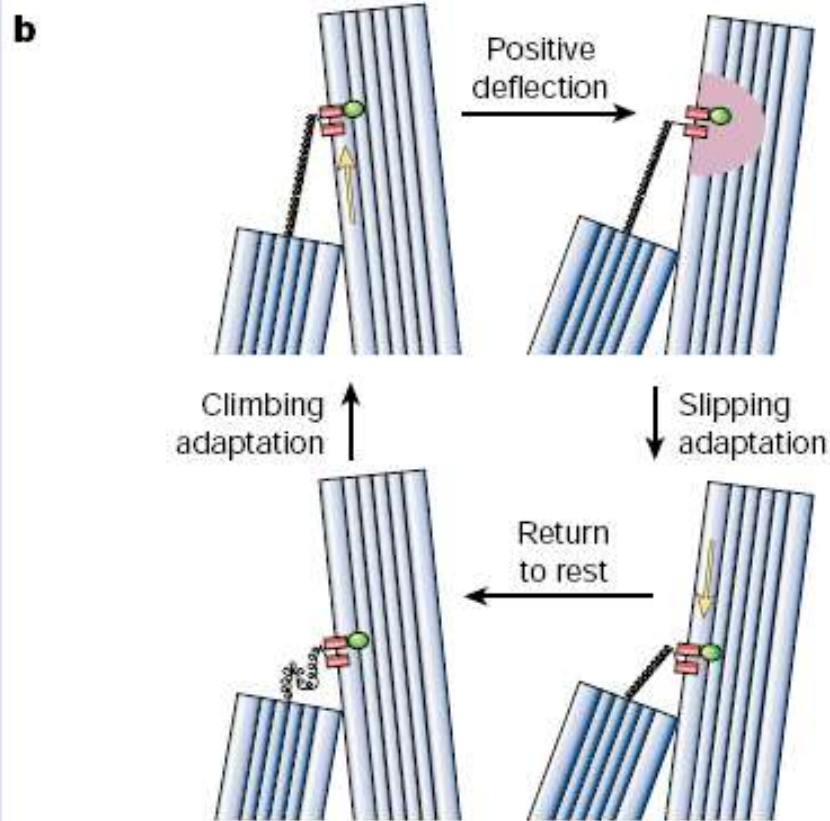


Rychlá – Ca do buňky,  
Část kanálů se zavře,  
Svazek se pohne zpět  
Od kinocilie



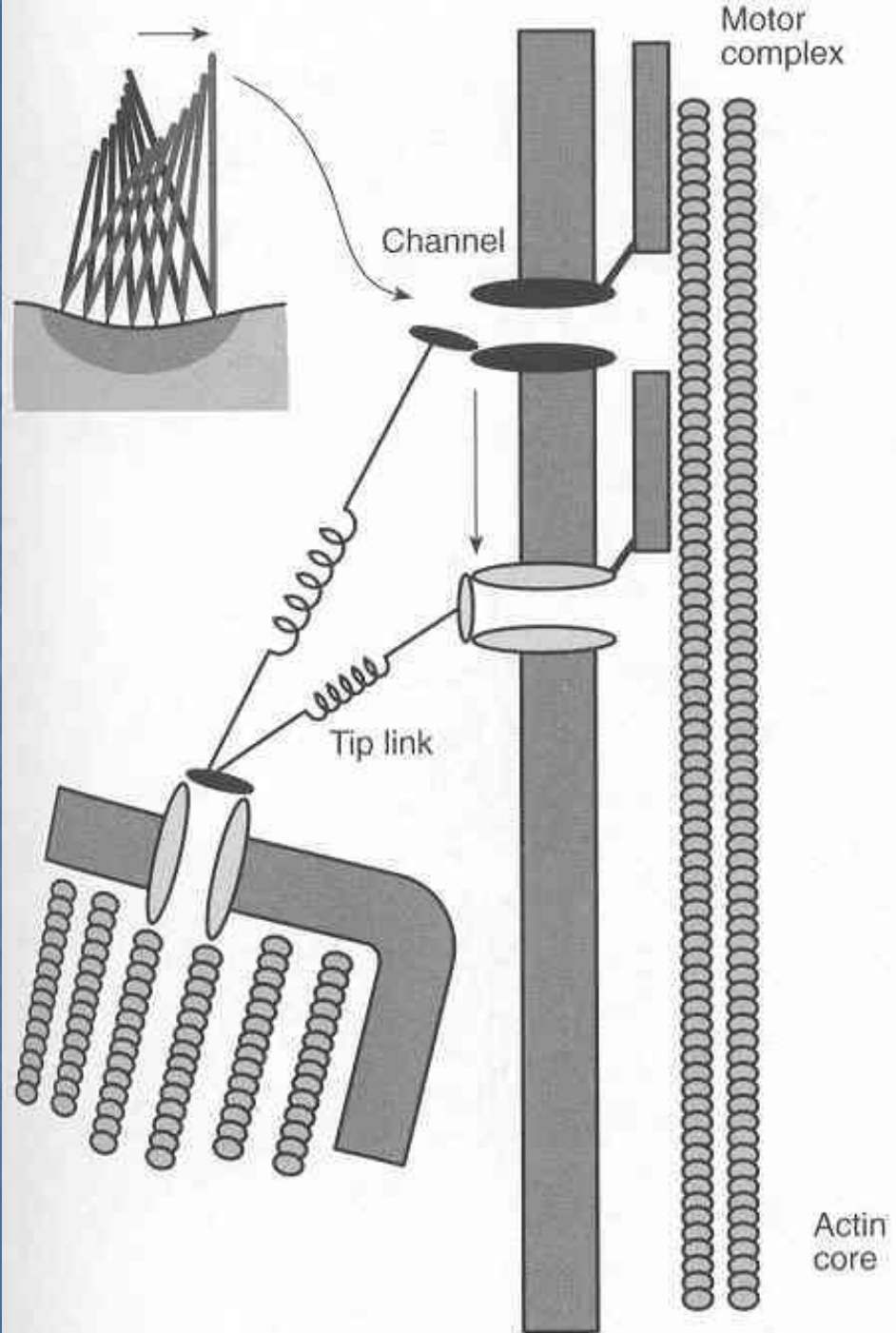
Pomalá – uvolnění tenze  
vrátkovacích spojů

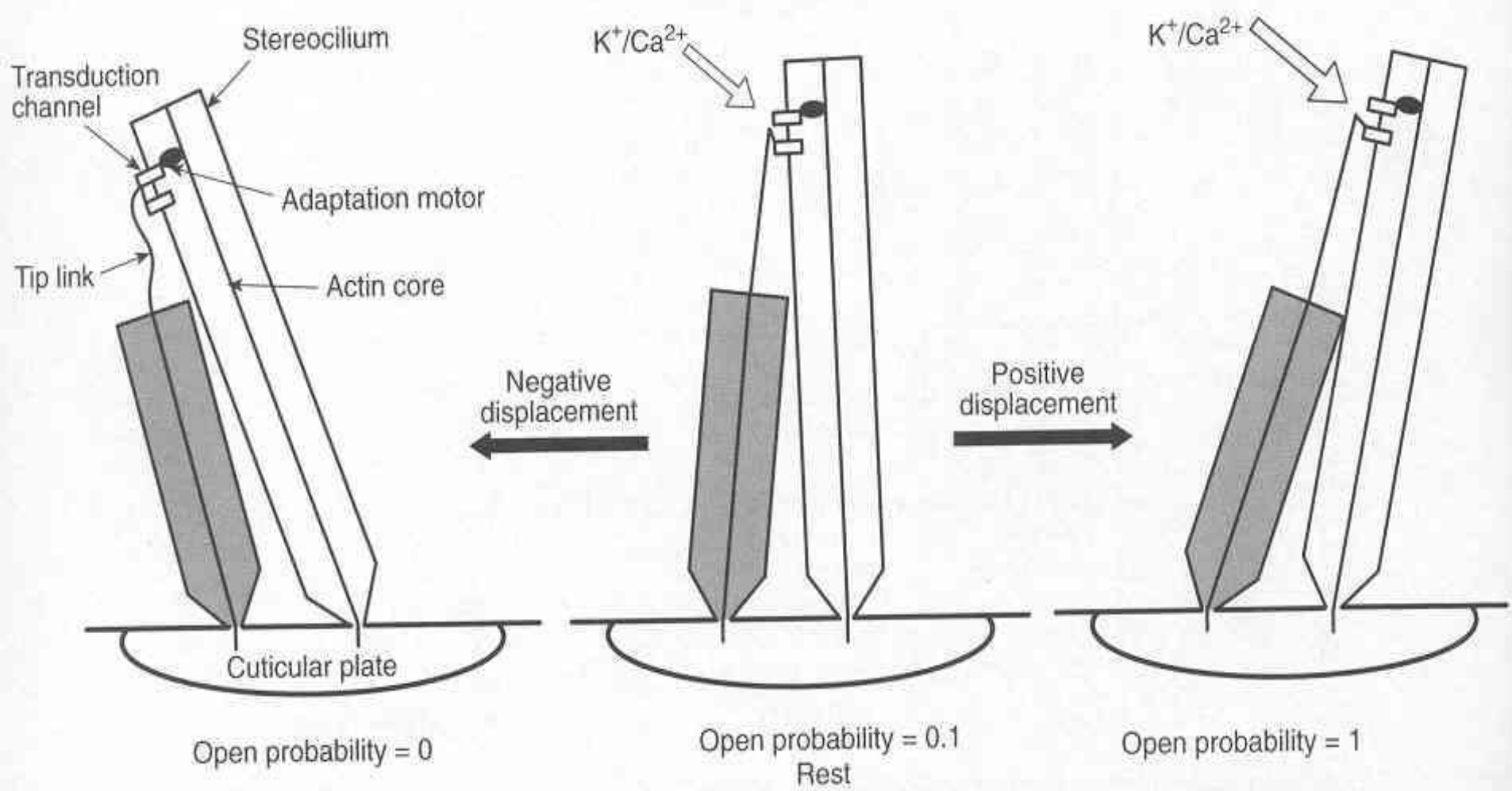
Obě závislé na  $Ca^{2+}$



**Box 2 Figure** Hair-cell transduction and adaptation. **a**, Transduction and fast adaptation. At rest (left panel), transduction channels spend ~5% of the time open, allowing a modest  $Ca^{2+}$  entry (pink shading). A positive deflection (middle) stretches the gating spring (drawn here as the tip link); the increased tension propagates to the gate of the transduction channel, and channels open fully. The resulting  $Ca^{2+}$  flowing in through the channels shifts the channels' open probability to favour channel closure (right). As the gates close, they increase force in the gating spring, which moves the bundle back in the direction of the original stimulus. **b**, Transduction and slow adaptation. Slow adaptation ensues when the motor (green oval) slides down the stereocilium (lower right), allowing channels to close. After the bundle is returned to rest (lower left), gating-spring tension is very low; adaptation re-establishes tension and returns the channel to the resting state.

Pomalá adaptace  
Řízená Ca



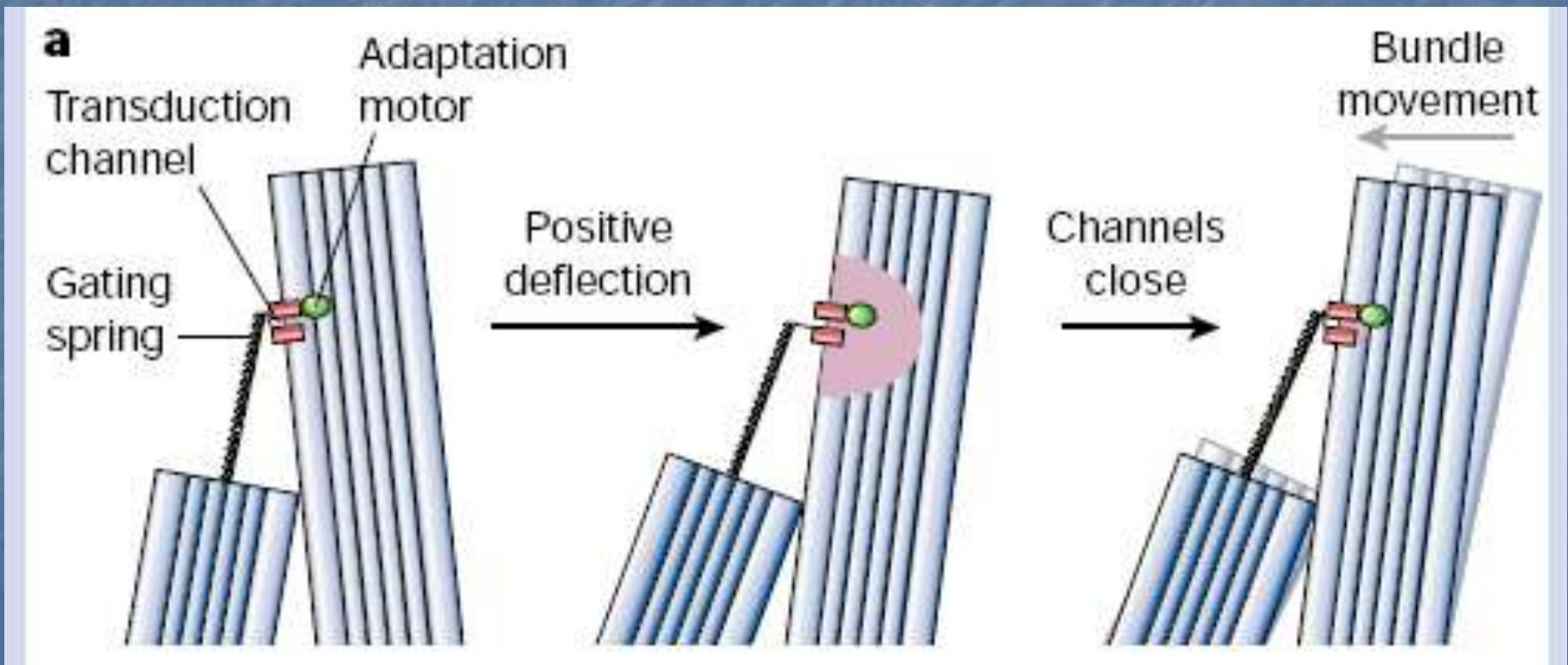


Pomalá – uvolnění tenze  
 vrátkovacích spojů

# Kochleární zesilovač vnějších buněk Kempovy otoakustické emise

2 teorie:

A) Pohyb svazků stereocílií  
díky mechanismu „rychlé adaptace“

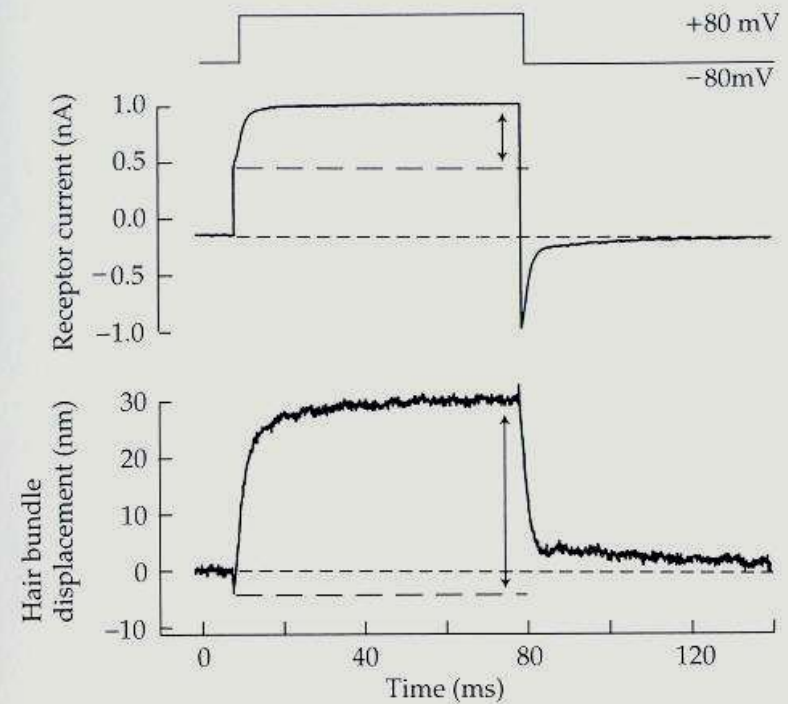


Otevření kanálů  
vyvolá pohyb celého svazku  
a influx kationtů. Nastává depolarizace.  
Ca pak kanály inhibuje a pohne vláskem.

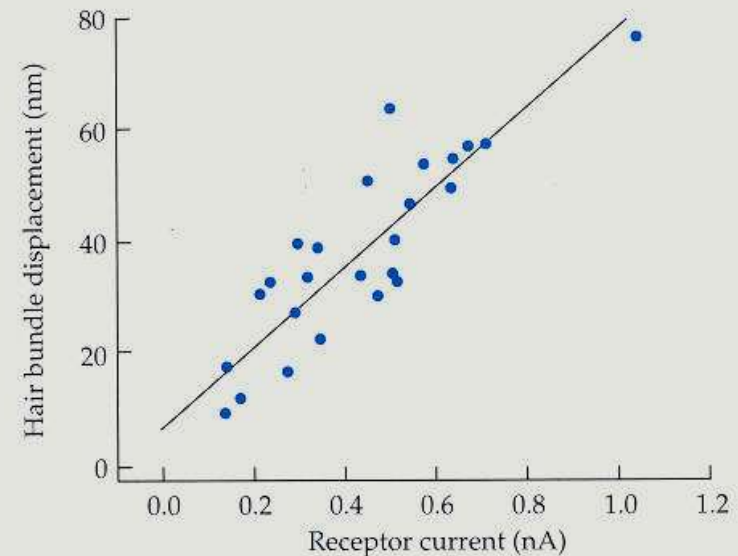
Platí i obráceně: depolarizace  
vede k pohybu vlásků – základ  
pro aktivní pohyby svazku.

Důkaz elektro-mechanického  
spřažení

(A)



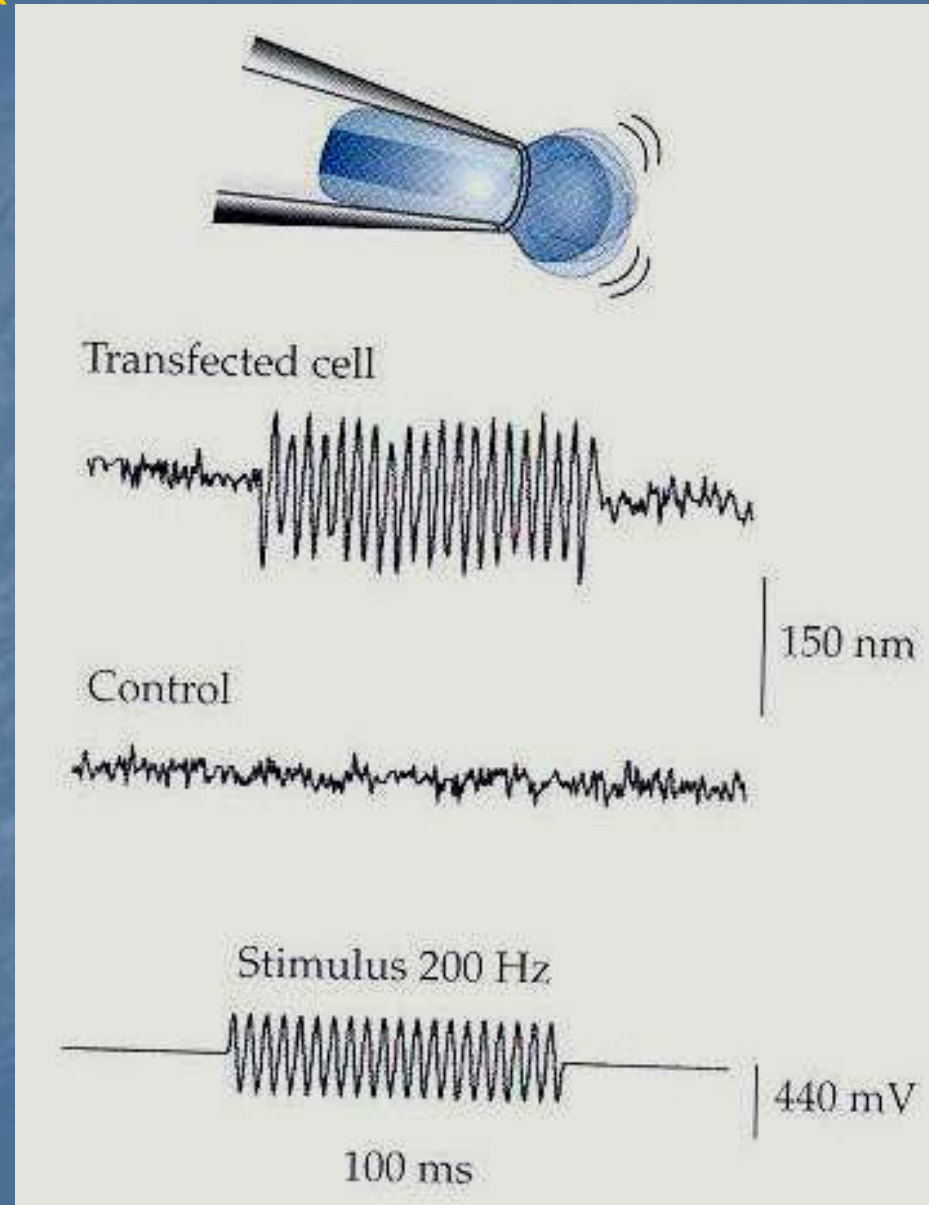
(B)



# Kochleární zesilovač vnějších buněk Kempovy otoakustické emise

2 teorie:

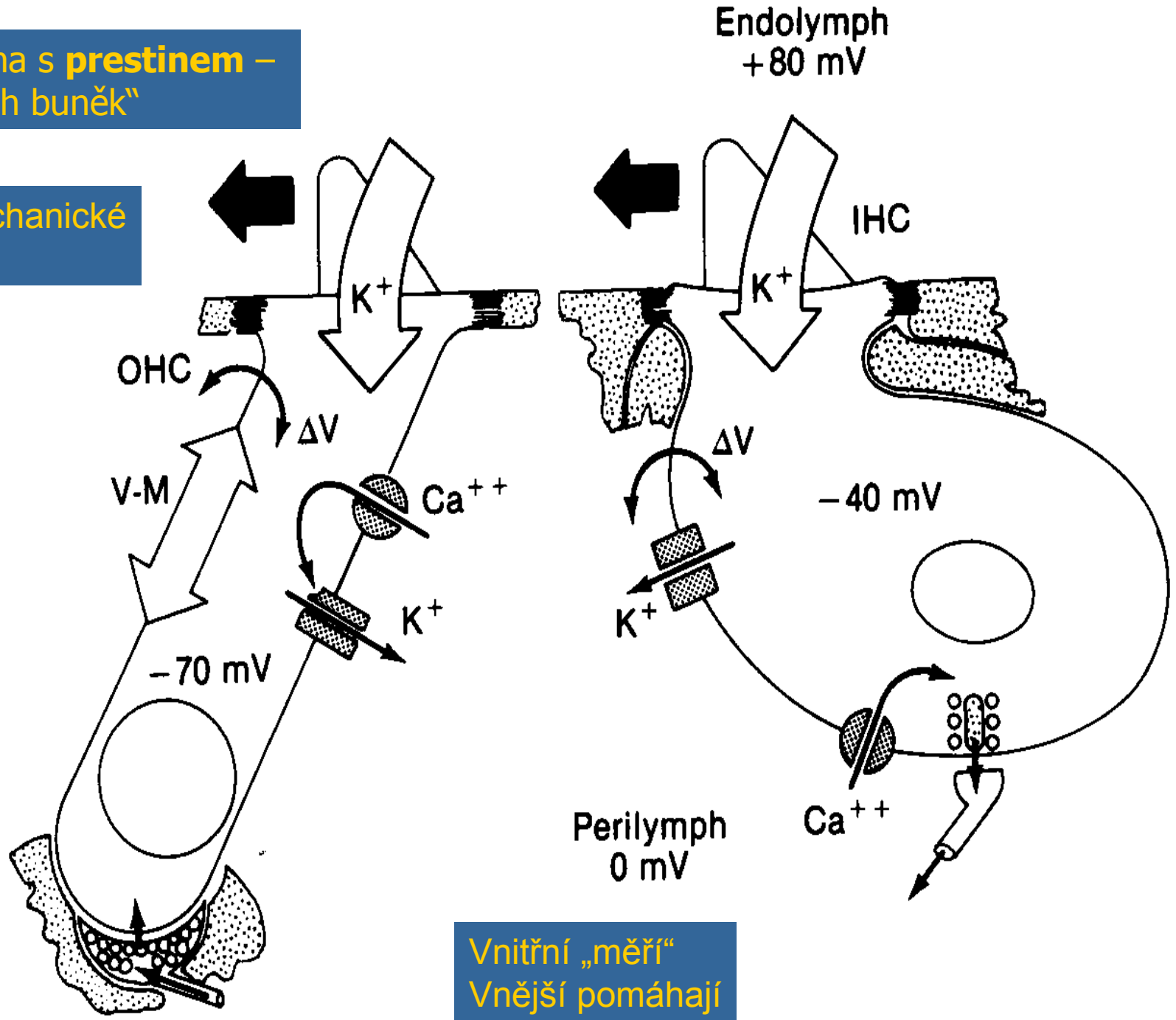
B) Membrána s **prestinem** –  
pohyb celých buněk



„Tancující“ membrána

B) Membrána s **prestínem** –  
pohyb celých buněk”

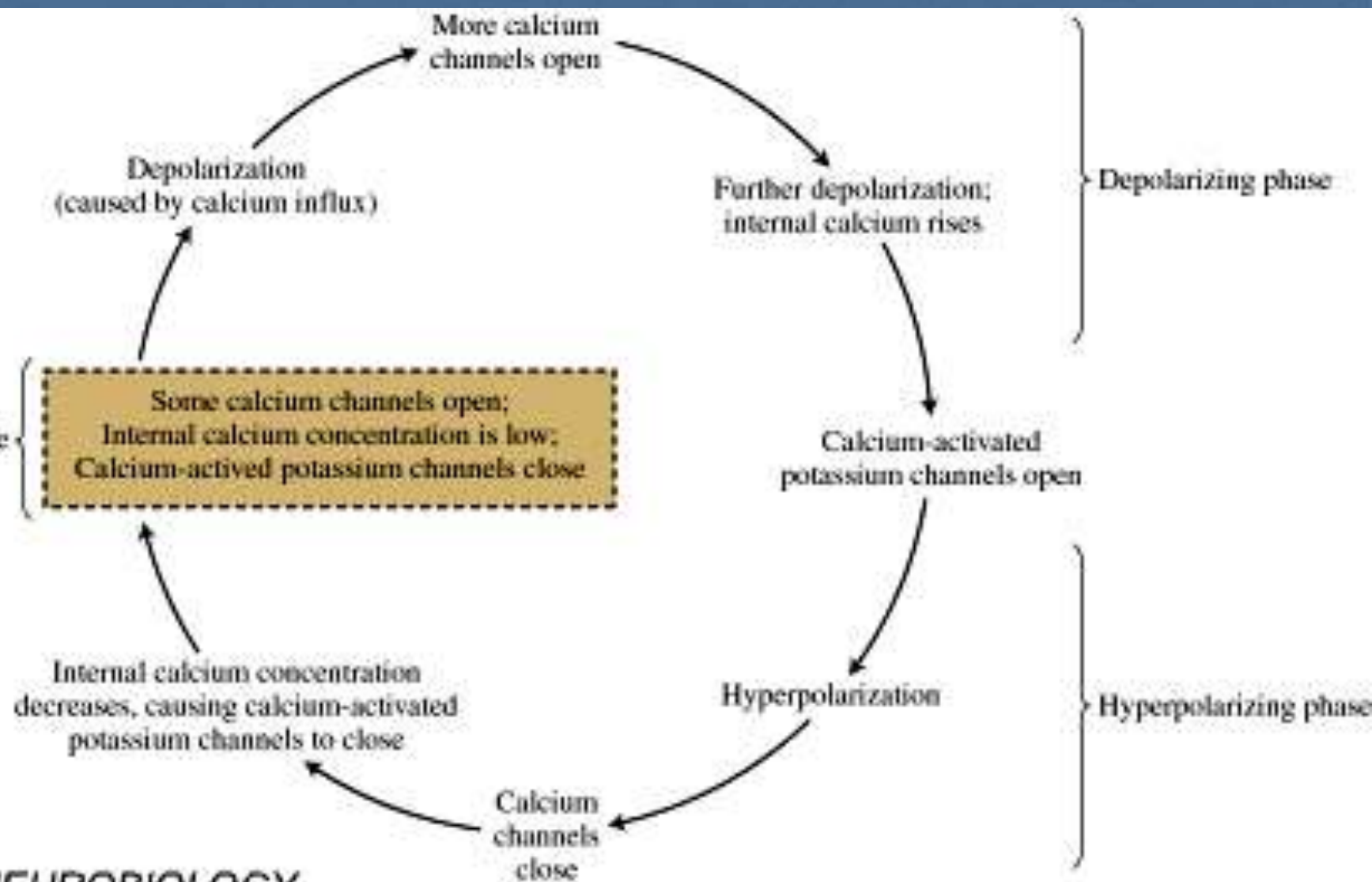
Elektro-mechanické  
spřažení



Vnitřní „měří“  
Vnější pomáhají



Resting state



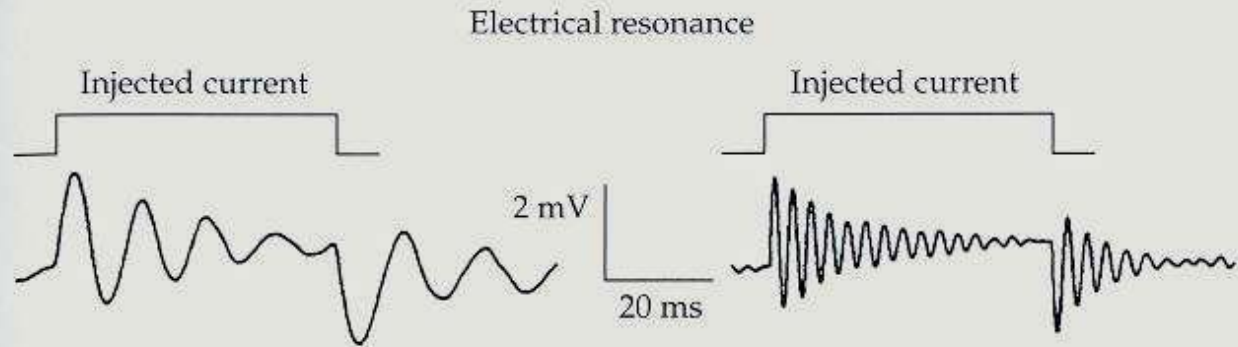
**NEUROBIOLOGY**  
Gary G. Matthews

Blackwell  
Science

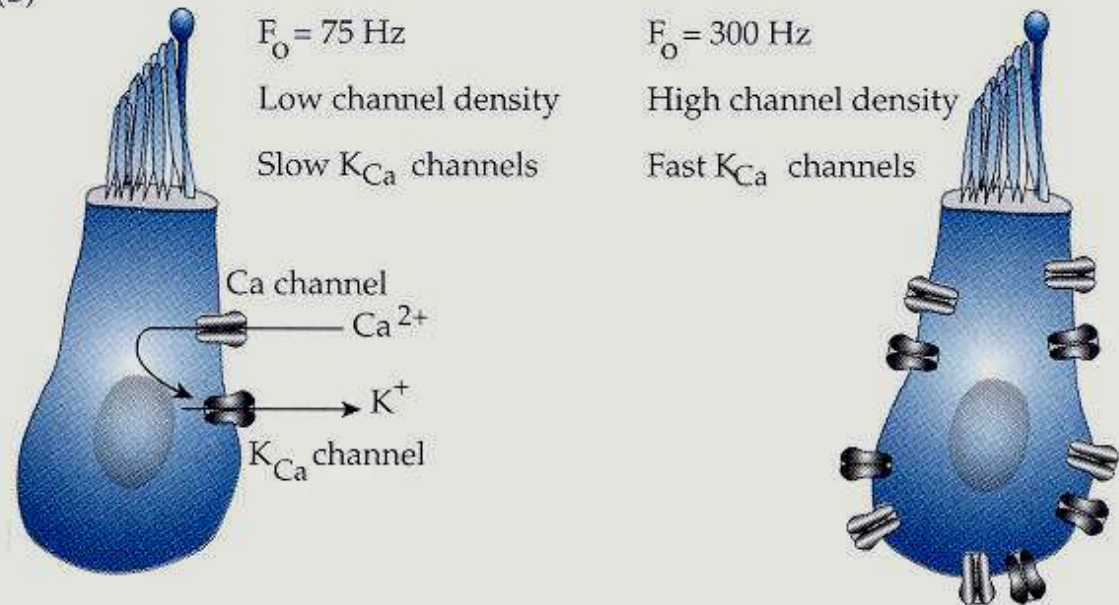
Elektrická rezonance  
bez nutnosti mechanické  
Mimo savce

Vlastnosti kanálů určují  
rezonanční frekvenci

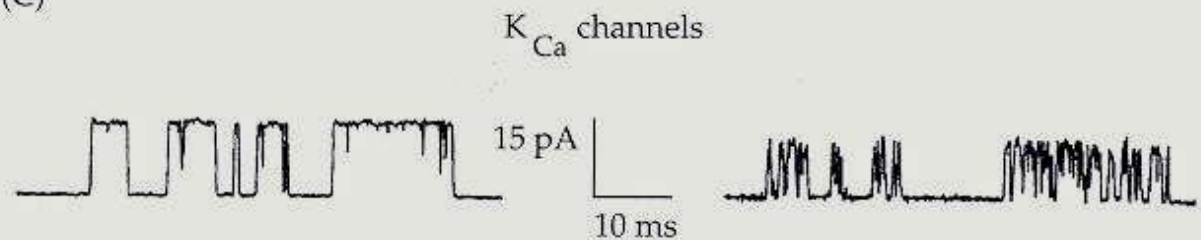
(A)



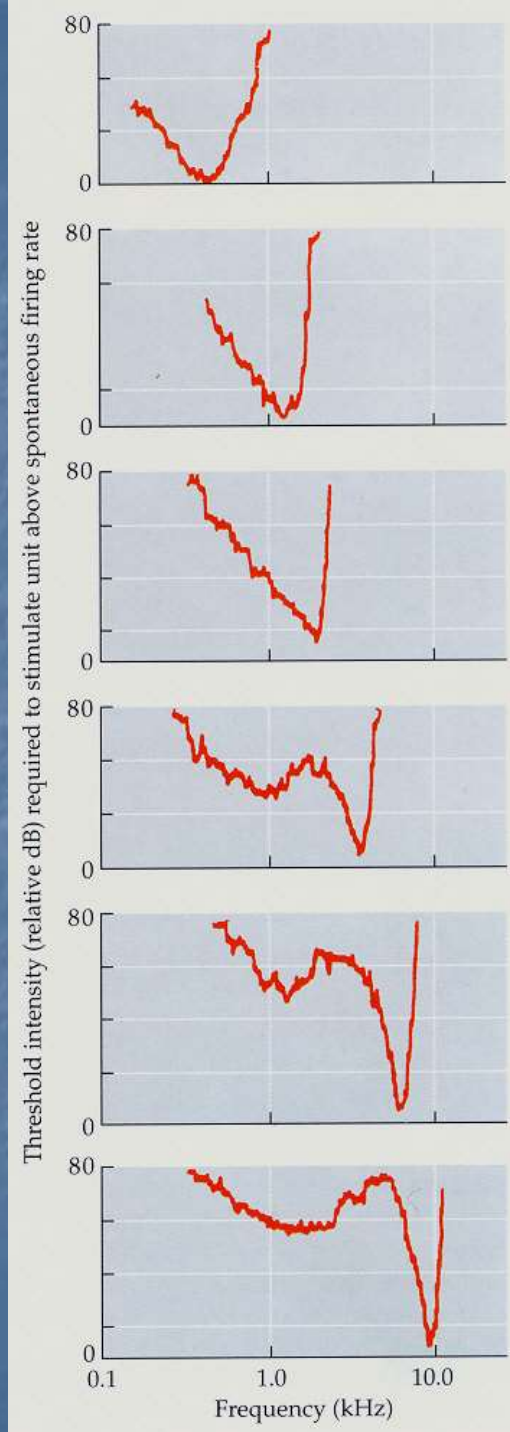
(B)



(C)



Hraniční spektrální citlivost pro  
různá vlákna sluchového nervu  
- Každý má své frekvenční optimum



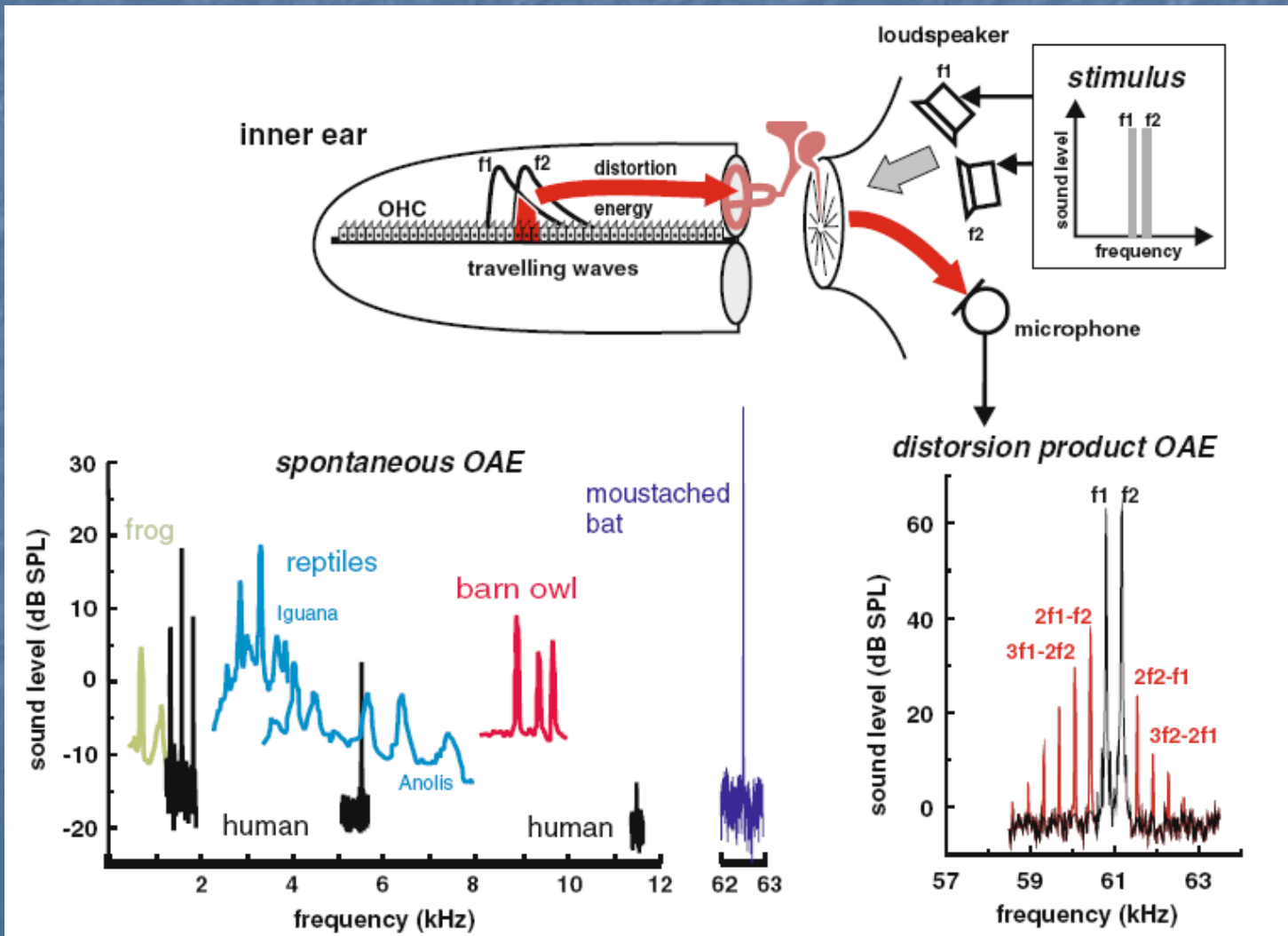
Před dvaceti lety se zdálo, že je to jasné: elektrická stimulace vnějších buněk způsobila protažení a zkrácení. Podstata je taková, že proudy vznikající ohybem vlásků způsobí elektromechanickým spřažením aktivní rezonanci vlastní buňky ve stejné frekvenci jakou má dopadající zvuk. Strategická pozice vnějších buněk by zesílila lokální vibrace Cortiho orgánu a přes přenos kapalinou i vnitřní buňky.

Na molekulární úrovni se předpokládalo, že je tento mechanismus založen na motorovém proteinu zvaném prestin. Basolaterální strana vnějších vb je na něj bohatá. Může měnit tvar tak rychle jak se může měnit napětí na membráně – až do stovek kHz. Jenže to je jen *in vitro*.

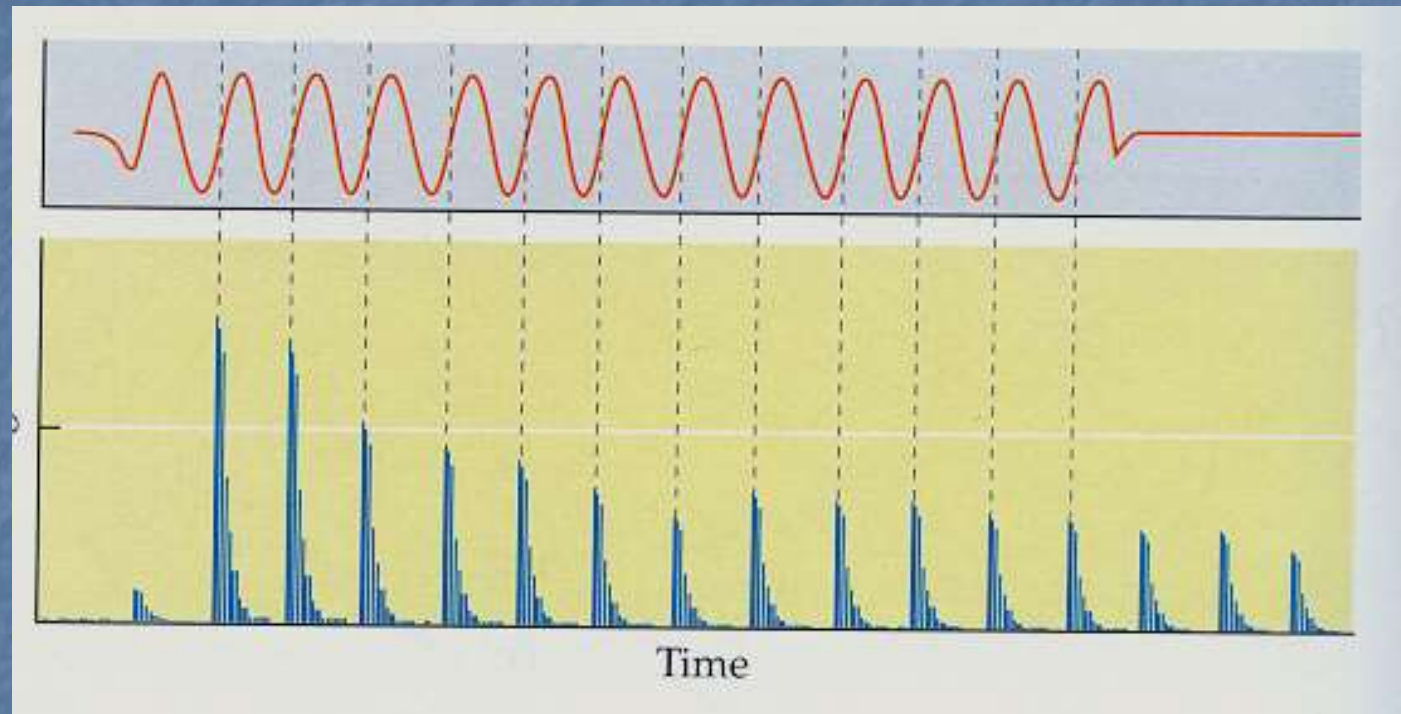
**Hlavní komponentou kochleárního zesilovače jsou tedy asi svazky vlásků spíše než buňka samotná a prestin v membráně.**

Tato síla je produktem otevírání a zavírání iontových kanálů. Jde o podobný děj, jakým se iontové proudy přizpůsobují trvalému ohybu vlásků. Tato Ca dependentní adaptace je v savčích vnějších vláskových buňkách nesmírně rychlá a pomáhá jim nejlépe odpovídat na zvukové frekvence příslušející jejich poloze v kochleji.

# Otoakustické emise, 2008



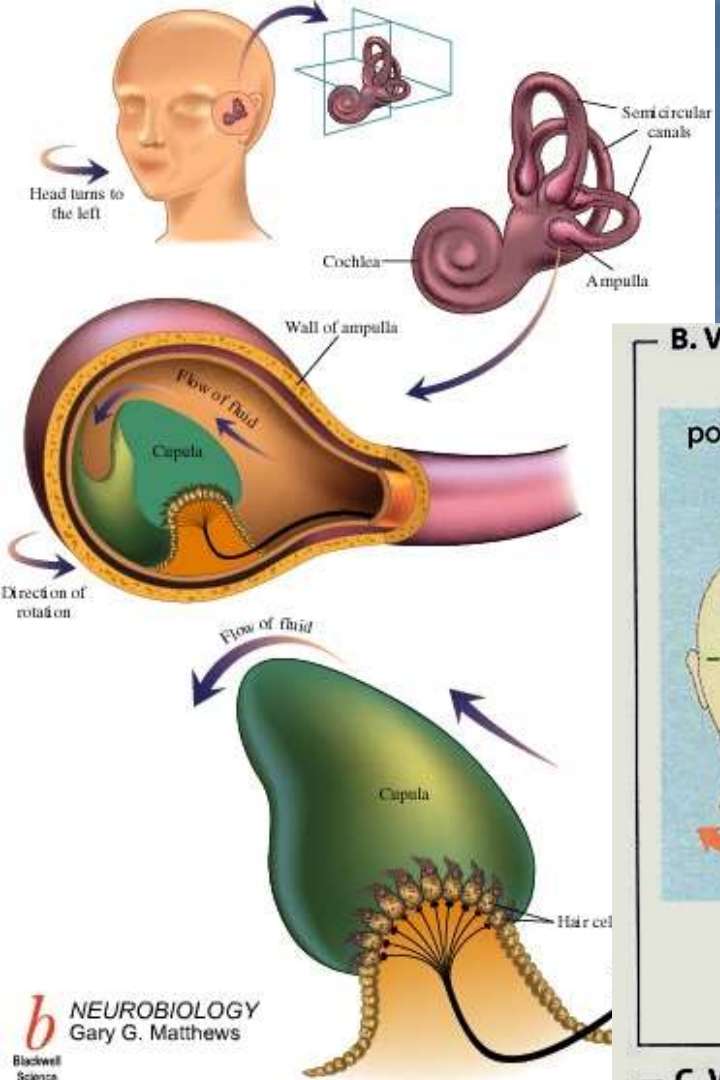
Kromě lokalizace k kochlei existuje i Časový kód  
Neuron může „poznat“ fázi nízkých frekvencí –  
Omezeno ale refrakterní periodou  
pod 1 kHz



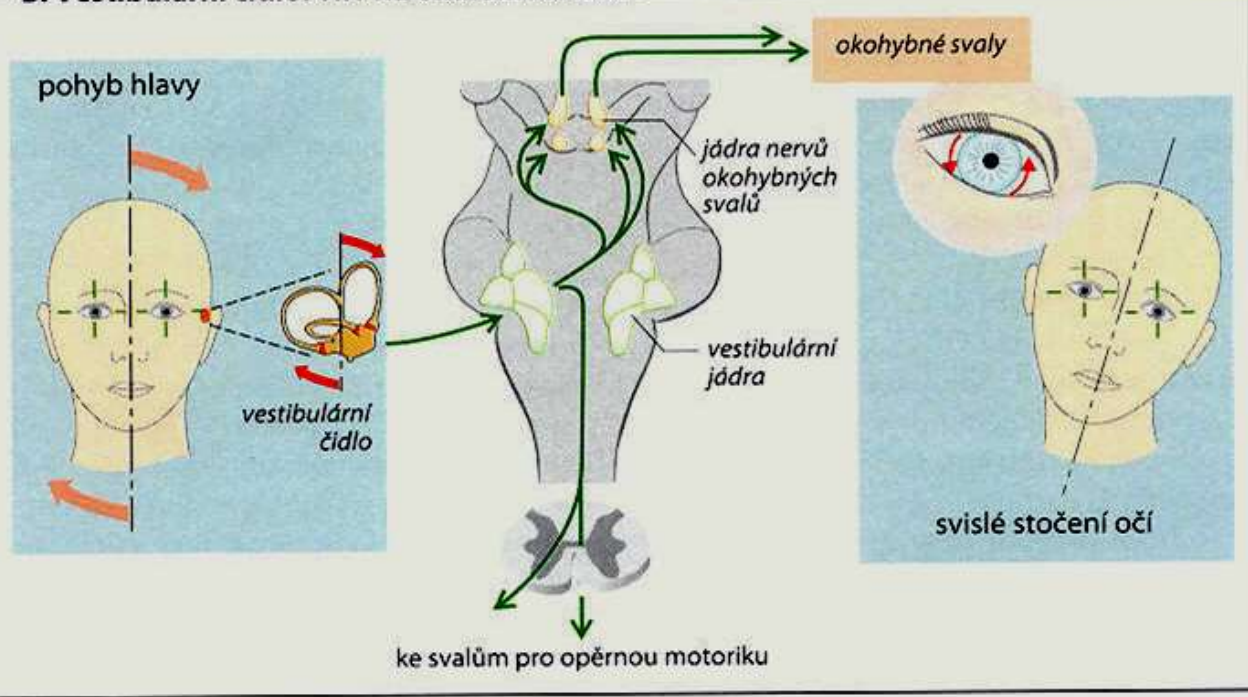
# Rovnováha Vedení a zpracování signálu

## Nervus vestibulocochlearis – VIII. hlavový nerv

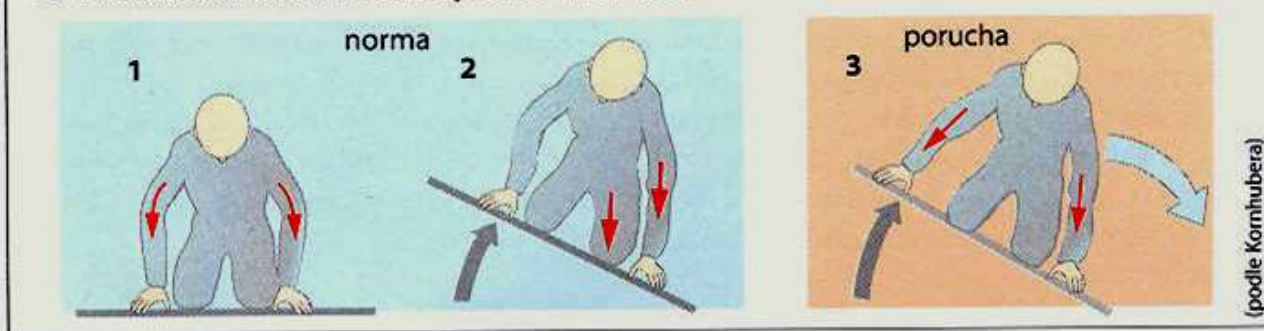
Oba nervové provazce společně vstupují jako sluchově rovnovážný nerv mezi most a mozeček



### B. Vestibulární čidlo: vliv na okulomotoriku



### C. Vestibulární čidlo: vliv na opěrnou motoriku



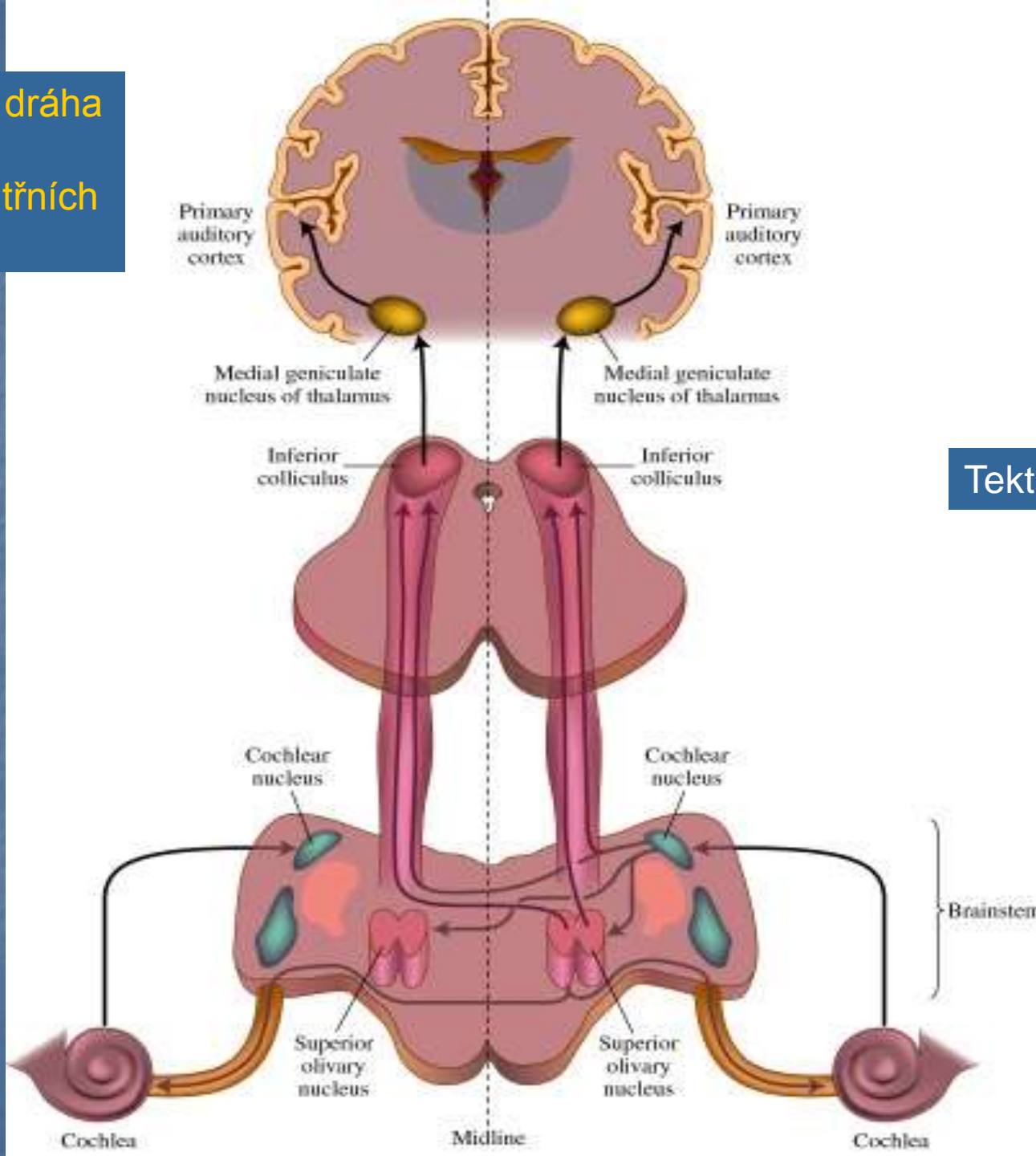
Za významné se považují tyto projekce:

- 1- k míšním somatickým motoneuronům – zabezpečují reflexní udržování vzpřímeného postoje
- 2- do kůry vestibulárního mozečku a z něho – pro mozečkovou kontrolu vzpřímené polohy těla
- 3- k motorickým jádrům očních svalů – vestibulookulomotorický reflex. Jeho význam se projeví u rotujících obrazů prostředí, kdy se detaily velmi rychle ztratí.
- 4- spoje se zrakovou kůrou a s proprioreceptory ve svalech – integrace informací o orientaci a pohybu
- 5 - přes talamus do mozkové kůry – zřejmě umožňující vědomé rozeznávání polohy hlavy v prostoru



# Sluchová dráha

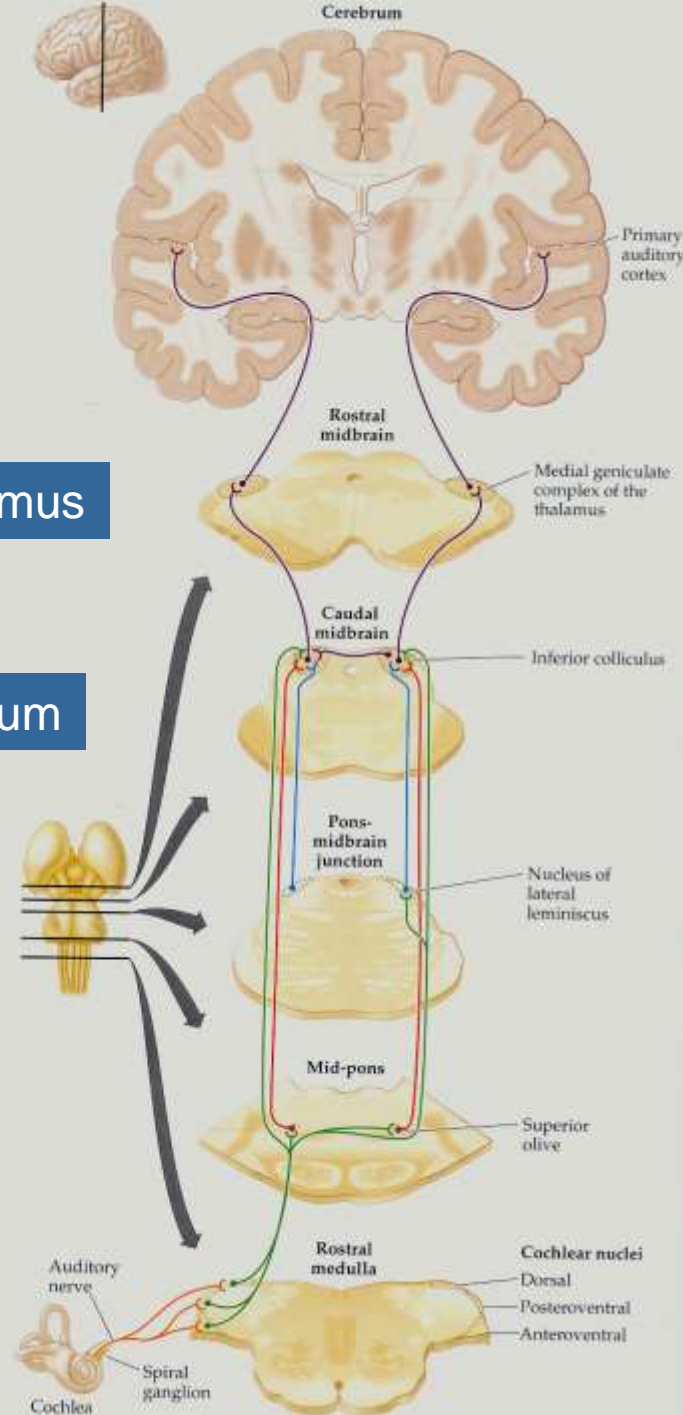
90% z vnitřních v.b.



Tektum

Pons Varoli

**FIGURE 9.20** Schematic of auditory system pathways. Not all pathways are shown. Although there are two parallel pathways, note that information from both ears comes together very early in the auditory system, at the superior olives.



Talamus

Tektum

Pons Varoli

## Sluchová dráha

### 1. Kochleární jádra

Některé neurony citlivé na výšku, nástup, jiné na sérii. Laterální inhibice. Šum/signál.

2. Horní oliva – křížení nutné pro lokalizaci. Analýza koincidence

3. Inf. coll. – spodní hrbolek Tektum

4. Geniculate komplex – poslední před kůrou. Mnoho eferentních vláken.

5. Prim a sec. Kůra

Ve srovnání se zrakem mnoho práce ještě před kůrou ve kmeni – Savci nejprve pouze noční. Až řeč lokalizována do kůry.

Mezencefalón -

Střední mozek:

Původně sensorické, asociační  
a motorické centrum

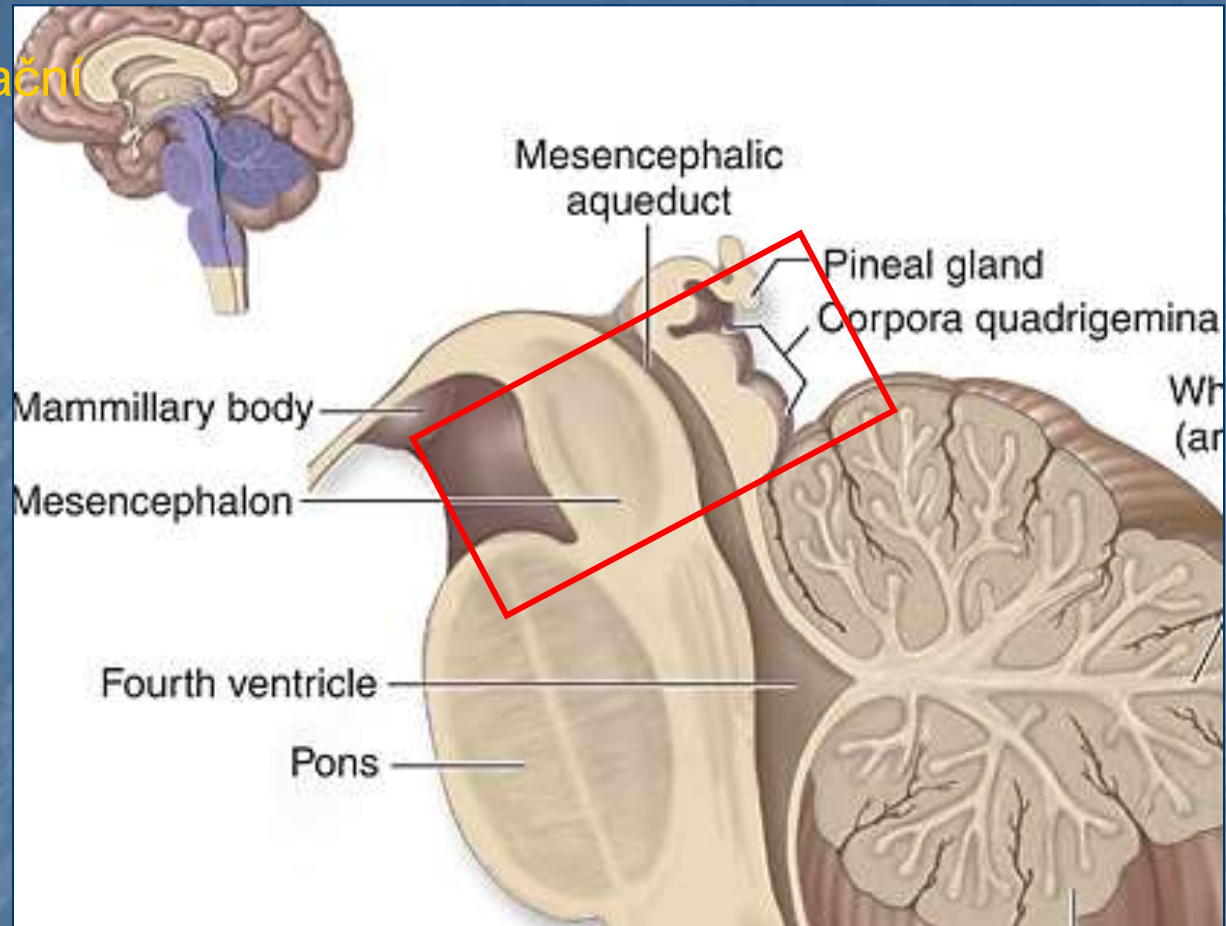
Savci: Tegmentum, Tectum  
(čtverohrbolí)

Tegmentum:  
Substantia nigra

Tectum:  
Superior colliculus -  
dříve zrakový nerv, pak  
zrakové prostorové reflexy

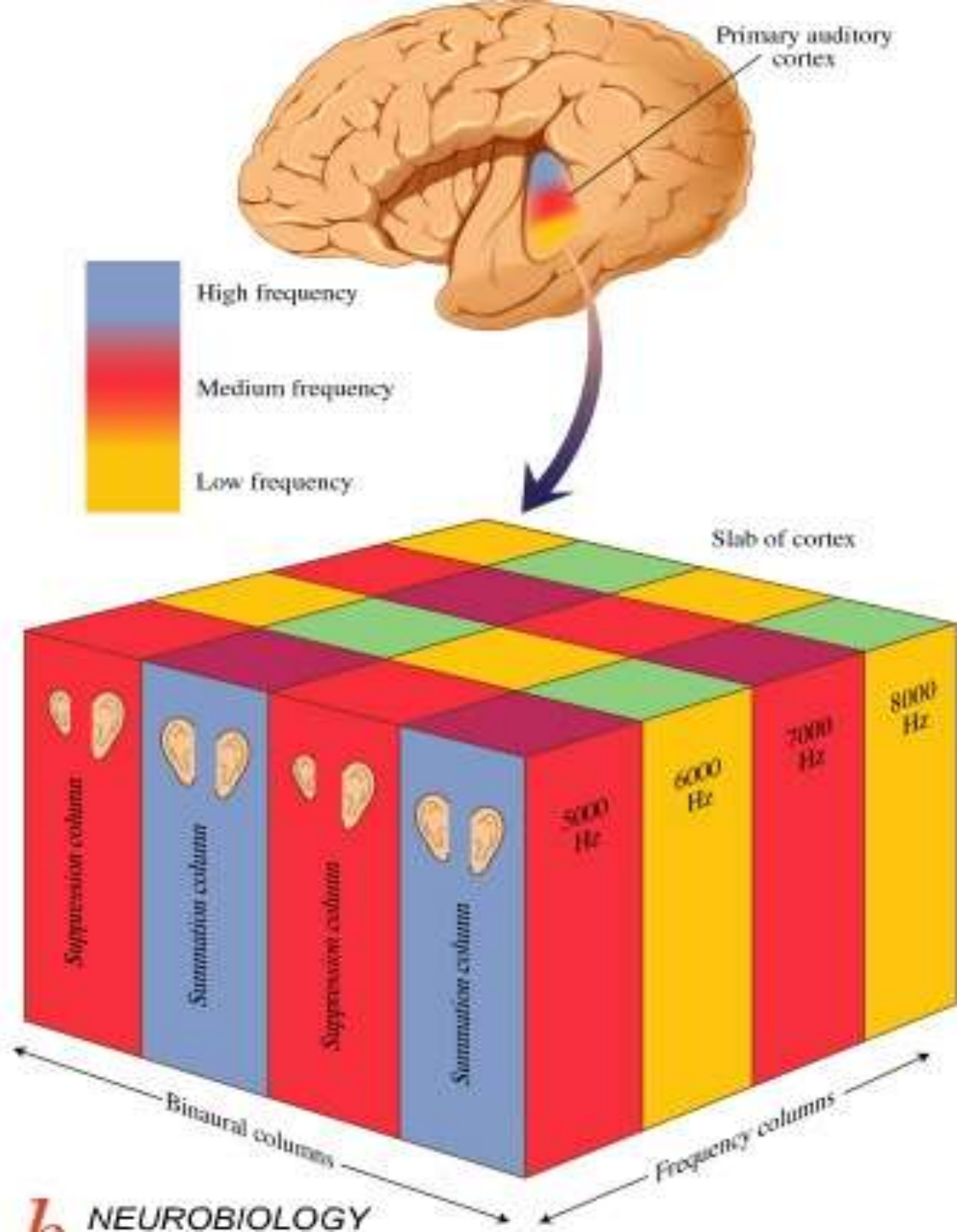
Inferior colliculus –  
sluchové reflexy

n.okohybný  
n.kladkový



## Tonotopická a bilaterální organizace primární kůry Neurony citlivé na modulované frekvence nebo volání

Některé sloupce sumují aktivitu z obou uší, jiné reagují na vstup jen z jednoho ucha a umlkají, přicházejí-li vstupy z obou. Jsou zde bb, které nereagují jen na určité čisté tóny ale jsou naladěny na specificky modulované frekvence stoupavé nebo klesavé. Podobně jako to uvidíme u zrakové kůry, jsou tu buňky aktivované zcela specifickými druhy volání – v primární kůře makaků. Dokonce voláními individuálních jedinců.

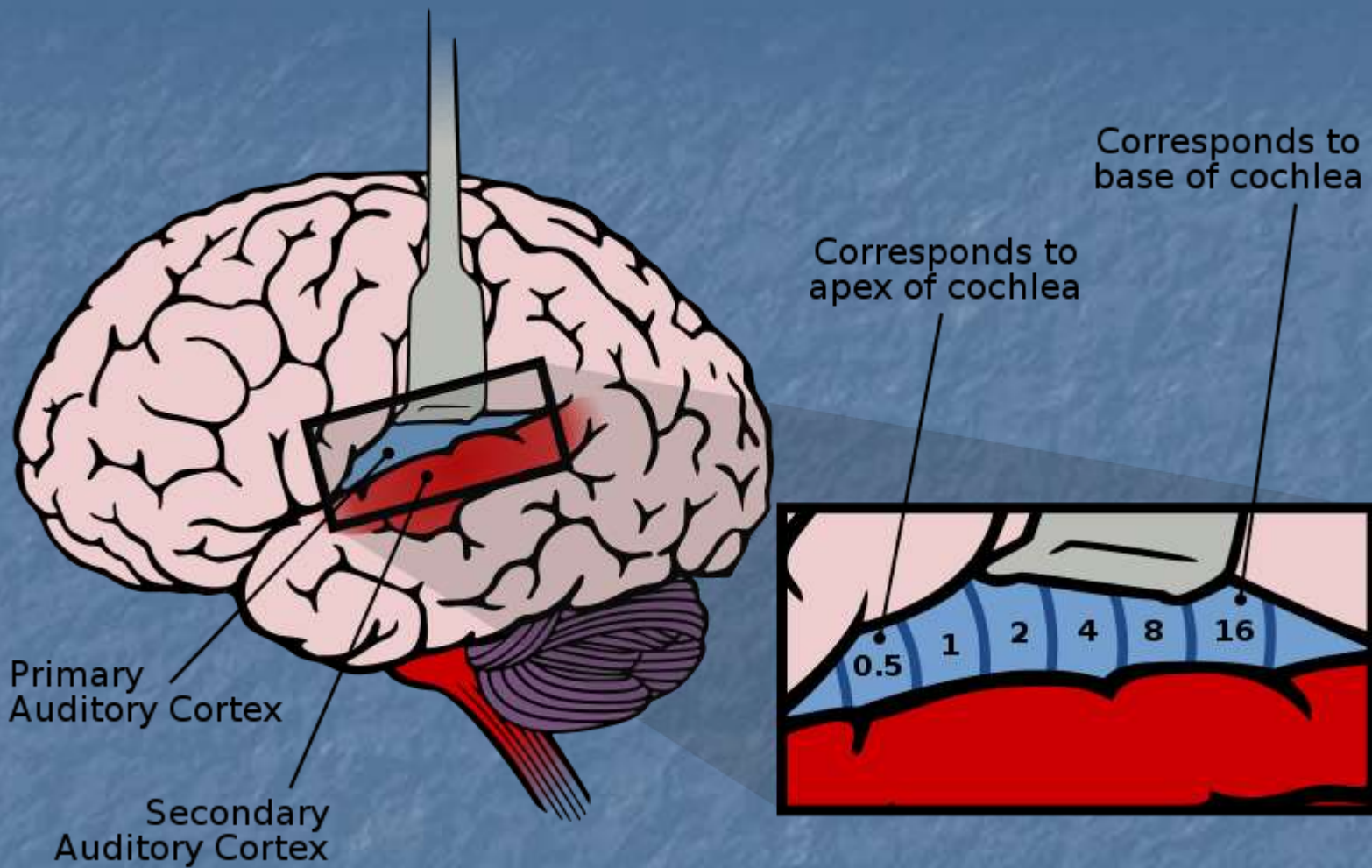


## Primární a sekundární sluchová kůra:

Ví se, že: odstranění primární sluchové kůry nevede ani k hluchotě ani k oslabení sluchu. Také není porušeno vnímání ani diskriminace jednoduchých tónů. Rozlišování intenzity a výšky je zřejmě funkcí vyšších podporových center. Vymizí ale schopnost detekovat krátce trvající zvuk. Zdravý postřehne už 40ms, postižená osoba potřebuje prodloužení až na 95ms. Je tu neschopnost rozlišit dva krátce po sobě navazující zvuky a neschopnost rozlišit časové pořadí několika zvuků. Objevují se také poruchy v rozlišení složitějších zvukových vzorců. Postižený člověk např. nedokáže detekovat drobnou změnu ve dvou rychle zahráných sekvencích několika tónů nebo není schopen rozlišit podobné hlásky jako ba-pa, da-ta, sa-za apod.

Poškození sekundární sluchové kůry způsobuje sluchovou agnózi. Jde o neschopnost porozumět slyšenému.

Primární sluchová kůra se tedy zřejmě uplatňuje v analýze místa zdroje zvuku a složitějších zvukových vzorců jako jsou fonémy (významotvorné hlásky v jazyce) nebo zvukové komunikační signály u zvířat. Sekundární sluchová kůra má tedy vztah k porozumění slyšeného, především řeči a ke sluchové paměti.

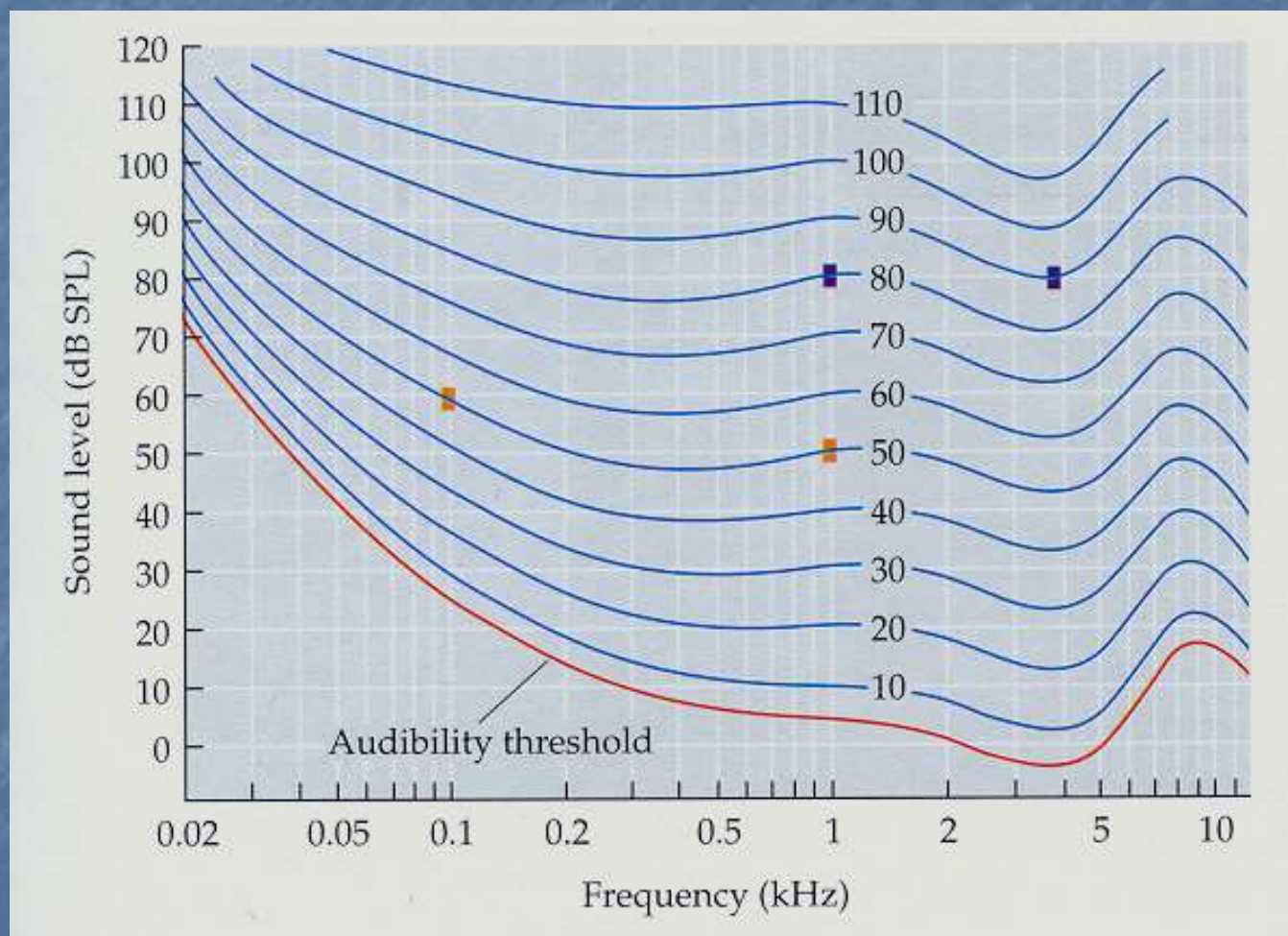


## Psychoakustika:

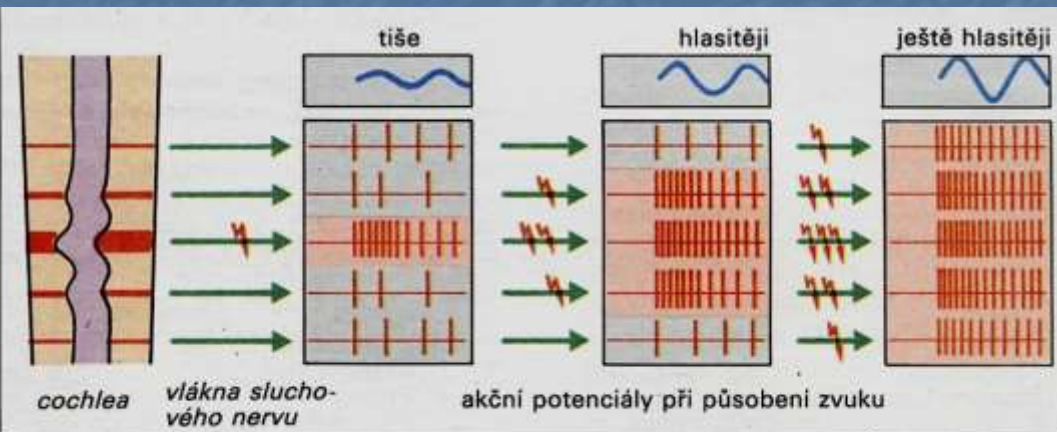
Hlasitost není totéž co intenzita

a frekvence není totéž co výška tónu (nestoupe lineárně)

Izofony

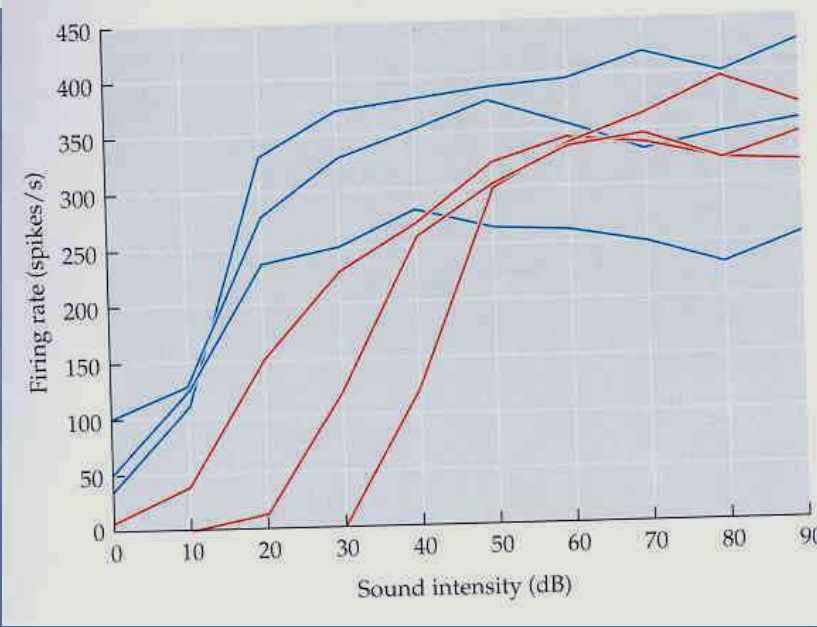
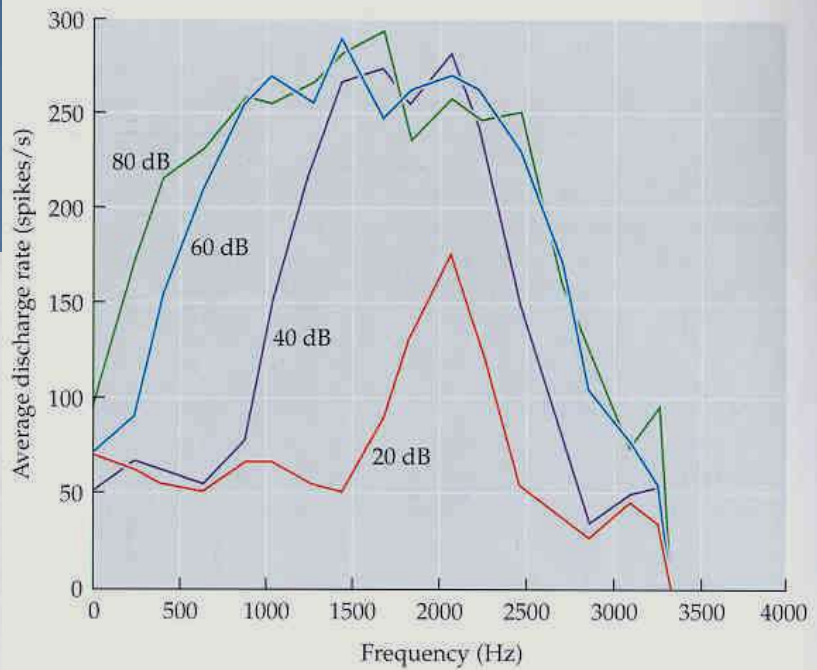


# Určení hlasitosti zvuku



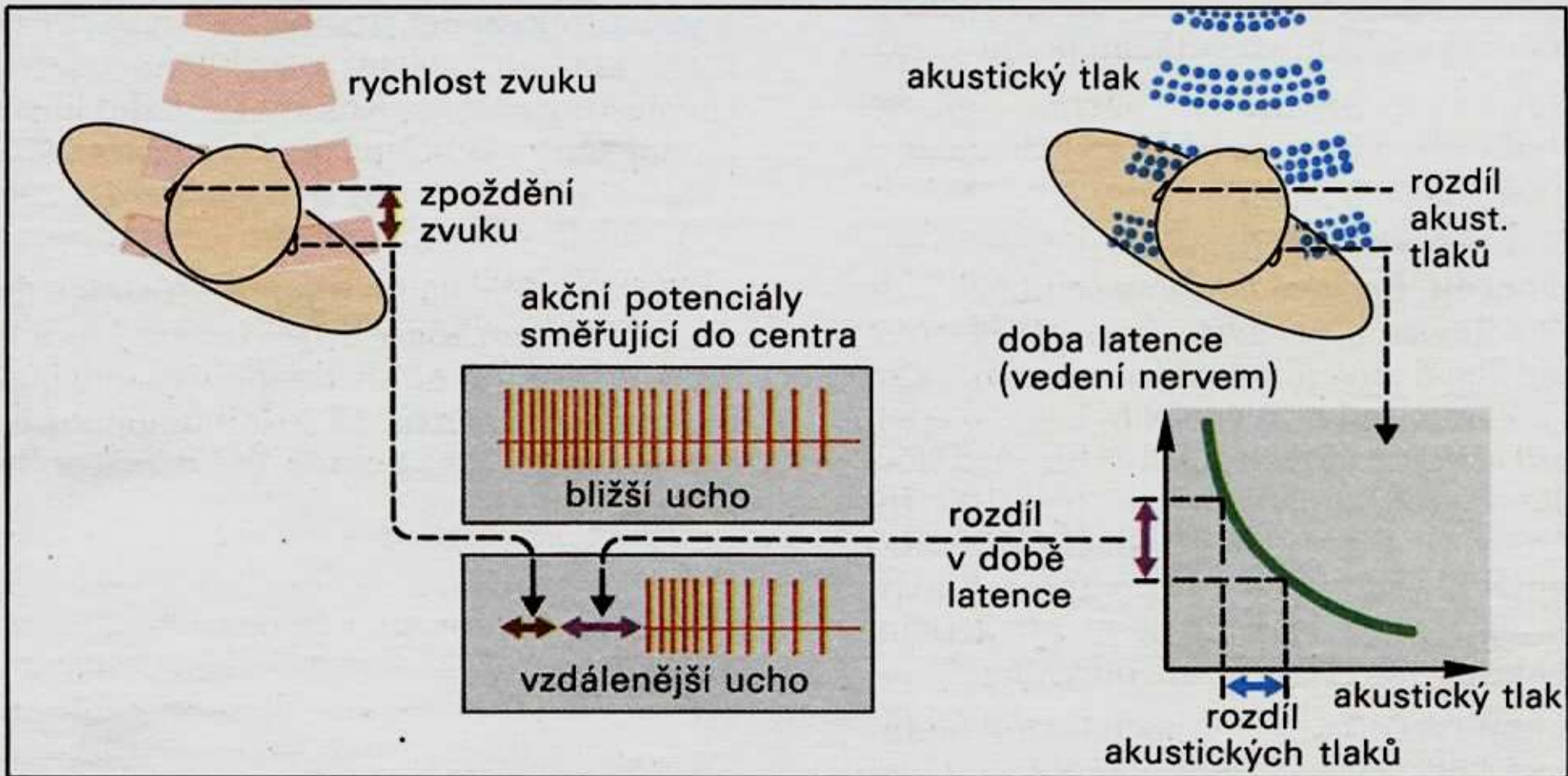
A. „Hlasitá a tichá“ informace ve sluchovém nervu (zvuková frekvence nezměněna)

Poznáme 1dB ze 100dB  
 Důležité-odhaduje se z toho směr zvuku  
 Čím hlasitější, tím větší rozsah zabere.  
 Vlákna sl. nervu specializovaná na určitou hlasitost.





## Určení směru zvuku – dva klíče

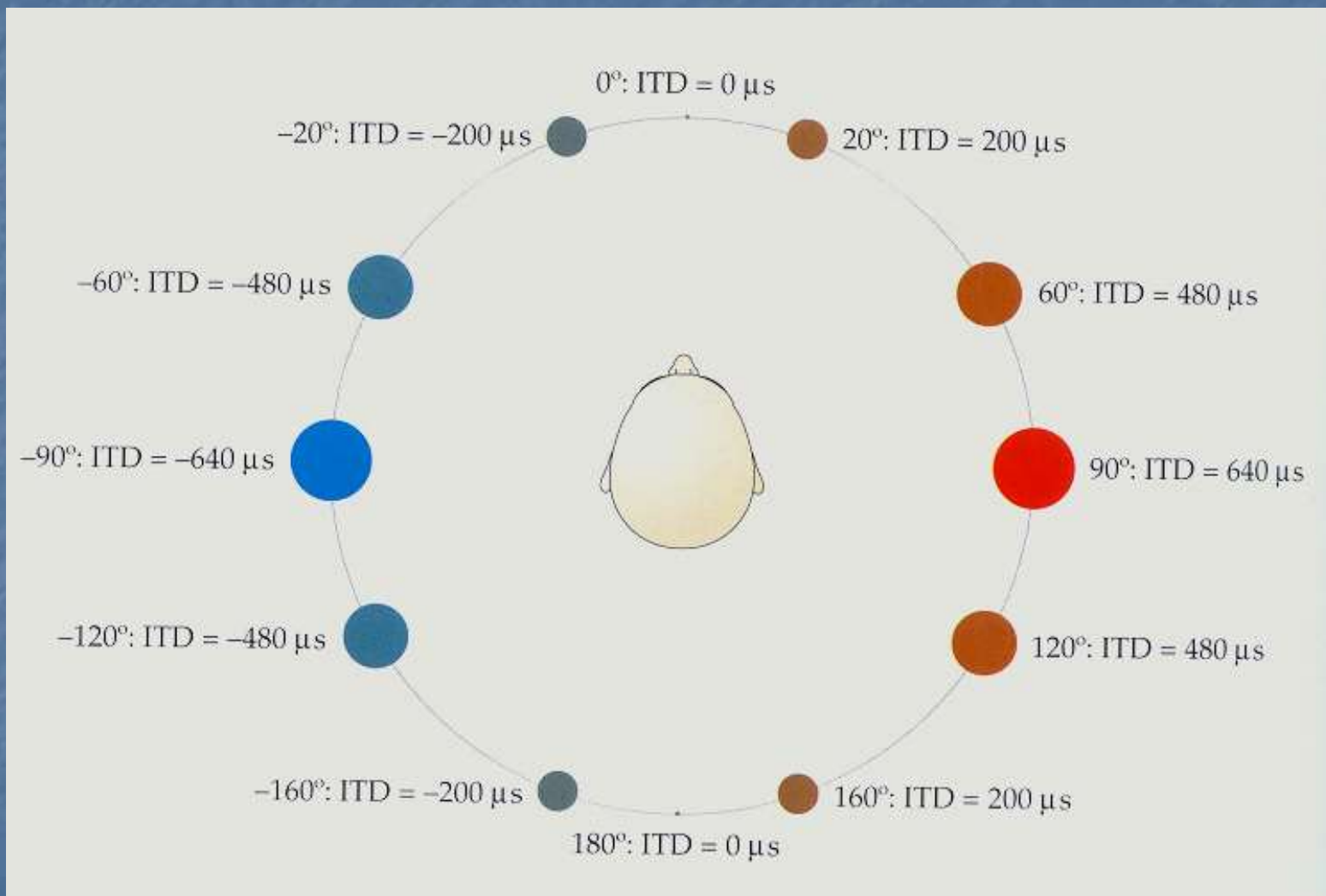


### B. Prostorové slyšení: zpoždění zvuku a rozdíl latencí

Za optimálních podmínek dokáže člověk lokalizovat v horizontální rovině zvukový zdroj s přesností na  $4^\circ$ , což odpovídá asi  $10\mu\text{s}$ . Ve směru vertikálním je tato detekce méně přesná.

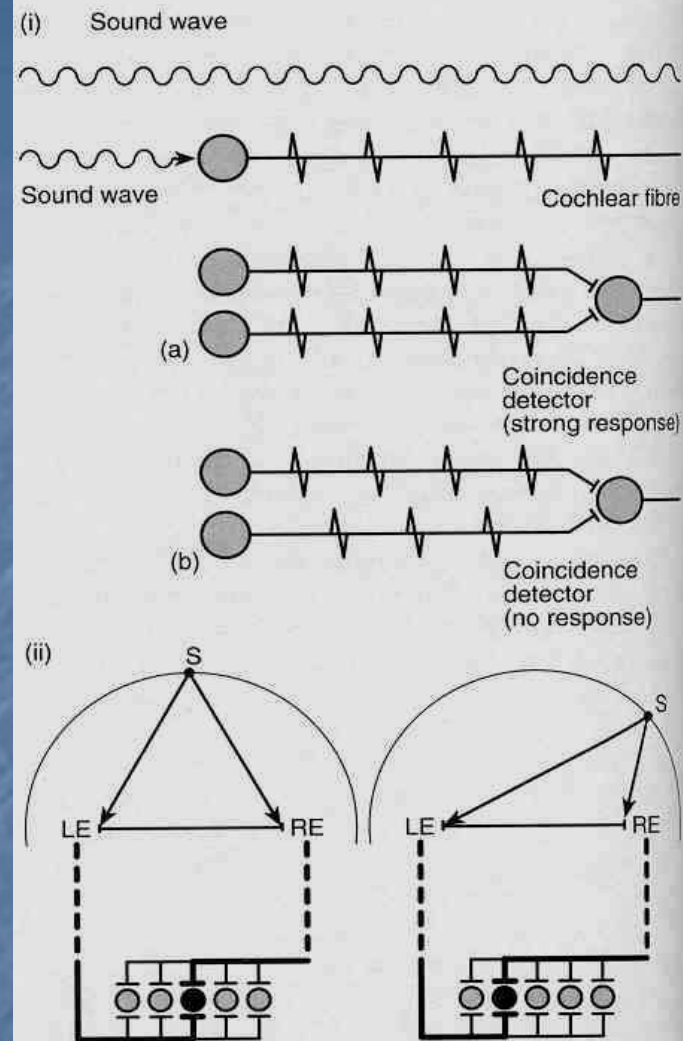
Časový klíč spočívá v tom, že určitá fáze akustické vlny dorazí k jednomu uchu dříve než je druhému. Používá se pro lokalizaci nižších frekvencí zvuku, zhruba do  $2\text{kHz}$ , kdežto intenzitní je nezbytný pro lokalizaci zvuků o vyšších frekvencích.

## Prostorové slyšení – časový klíč



# Koincidenční detektor

Simultánně  
Offset



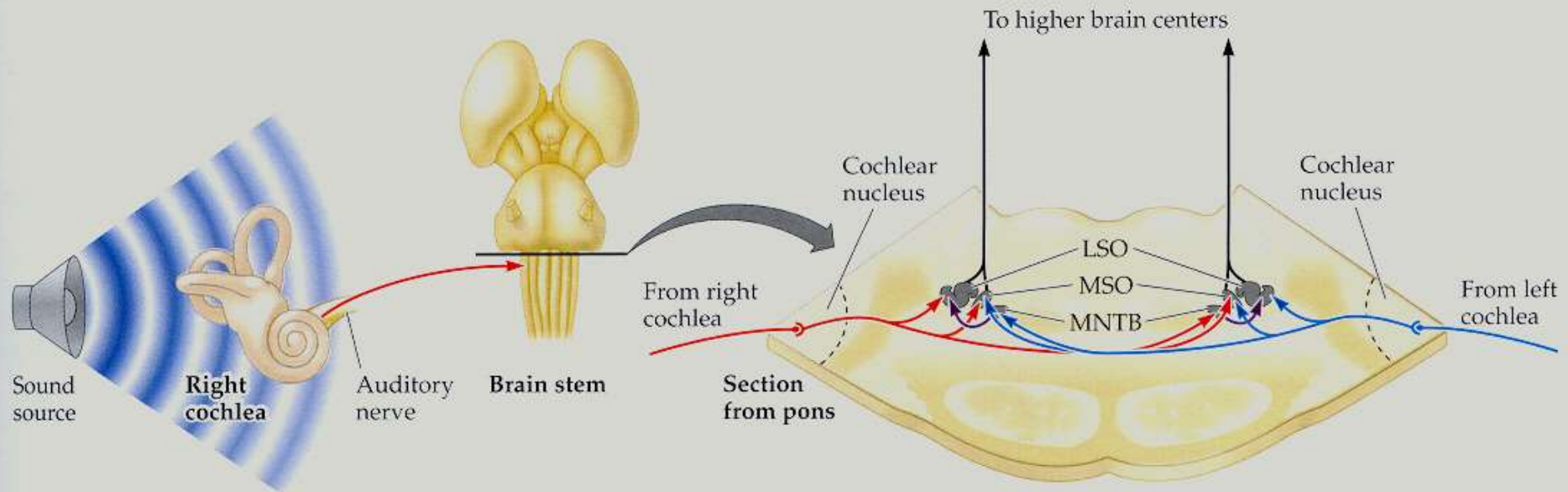
**Figure 9.8** (i) Phase locking and coincidence detection. The cochlear fibre fires in response to every second peak in the sound wave. (a) If cochlear fibres from opposite ears converge on a coincidence detector the latter will fire if the two signals are delivered within a few tens of microseconds of each other; (b) if the time differential is greater the detector will respond only weakly or not at all. (ii) The principle of source location by way of interaural time differences (ITDs). A sound source (S) equidistant from the two ears will stimulate a certain coincidence detector (dark circle); a sound source further from one ear than the other will stimulate a different coincidence detector. LE = left ear; RE = right ear. Further explanation in text. After Konishi, 1993

Ve středním mozku jsou skupiny neuronů fungující jako koincidenční detektory. Jsou aktivovány jen tehdy, dorazí-li signály z obou uší přibližně ve stejnou dobu. Soví koincidenční detektor je schopen zjistit rozdíly 10 mikros. Jiná buňka bude tedy aktivní při poloze zvuku  $10^\circ$  jiná při  $20^\circ$ . Tvoří tak vlastně mapy zvukového prostoru. Má se za to, že informace z této zvukové mapy je porovnávána s mapou zrakovou. Obě dráhy (časová i intenzitní) se slévají dohromady.

Mají ale ještě významnou větev do optického tekta, odkud řídí pohyby hlavy a oči při upřeném pohledu na kořist. Na vyšší úrovni v koncovém mozku se ale mapový, uspořádaný charakter ztrácí. Koncový mozek a sluchová kůra mají asi na práci komplexnější úkoly jako je identifikace zdroje, výběr jednoho zvuku na pozadí dalších, určení upření pozornosti při dalších stimulech jiných modalit, vybavení zvuků a jejich významů z minulosti atd.

Specifické buňky reagují na nástup zvuku, výšku, klesání a stoupání, intenzitu polohu v prostoru, pohyb určitým směrem

Po jediné synapsi se už dráhy kříží – na rozdíl od zraku. Synapse zdržují.



Medial Superior Olives (MSO) – časový rozdíl  
Lateral Superior Olives (LSO) – intenzitní rozdíl

Vzdálenost zdroje –

hlasitost  
spektrální složení zvuku



**FIGURE 10.11** The relative amounts of direct and reverberant energy coming from the listener's neighbor and the singer will inform him of the relative distances of the two sound sources.

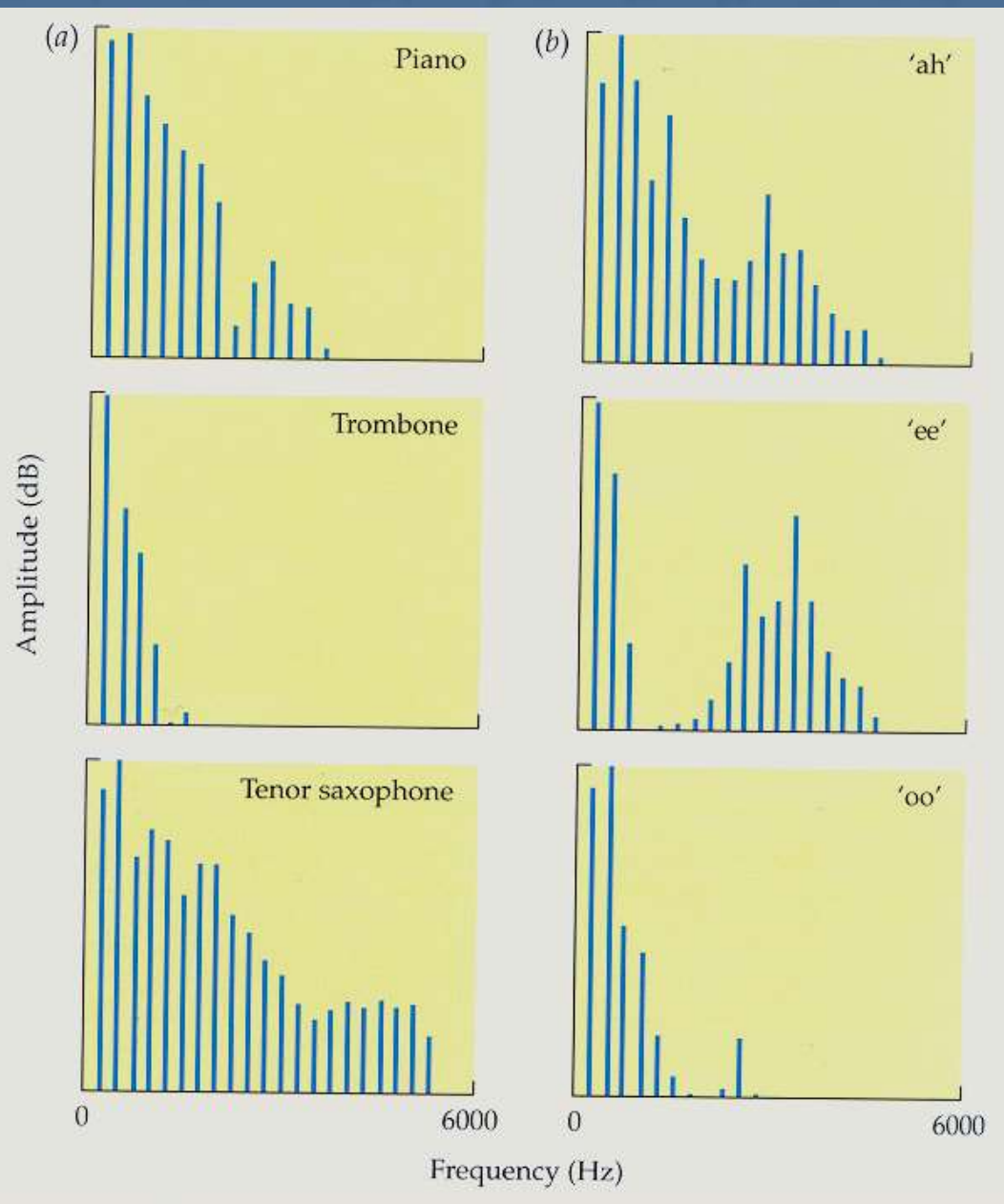
more like a "boom." Note that this auditory cue is analogous to the visual depth cue of atmospheric perspective (more distant objects look more blurry).

A final distance cue stems from the fact that, in most environments, the

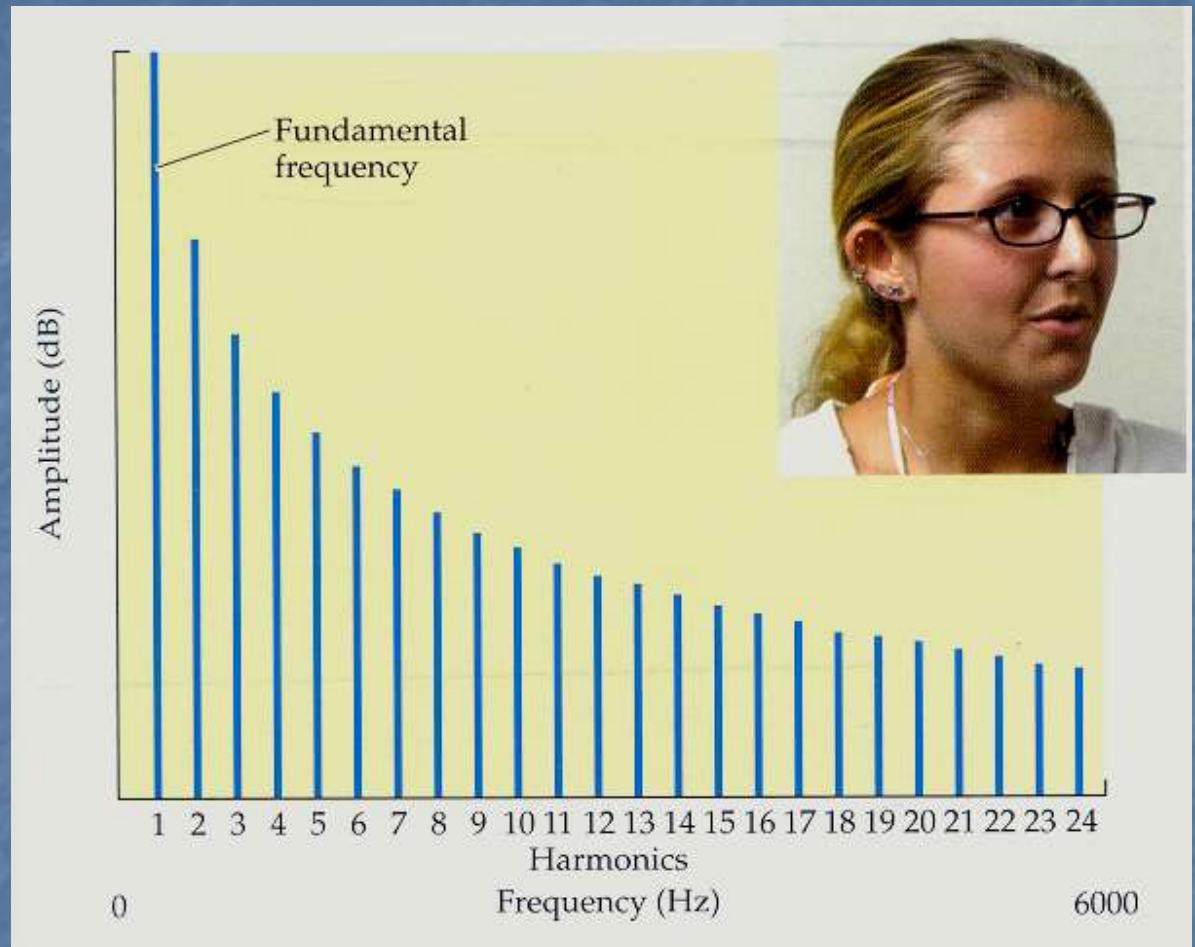
# Barvy zvuku

Komplexní tóny a  
Fourierova analýza zvuku

Barvu tónů určuje spektrum



## Harmonické frekvence



Většina zvuků má harmonické frekvence.

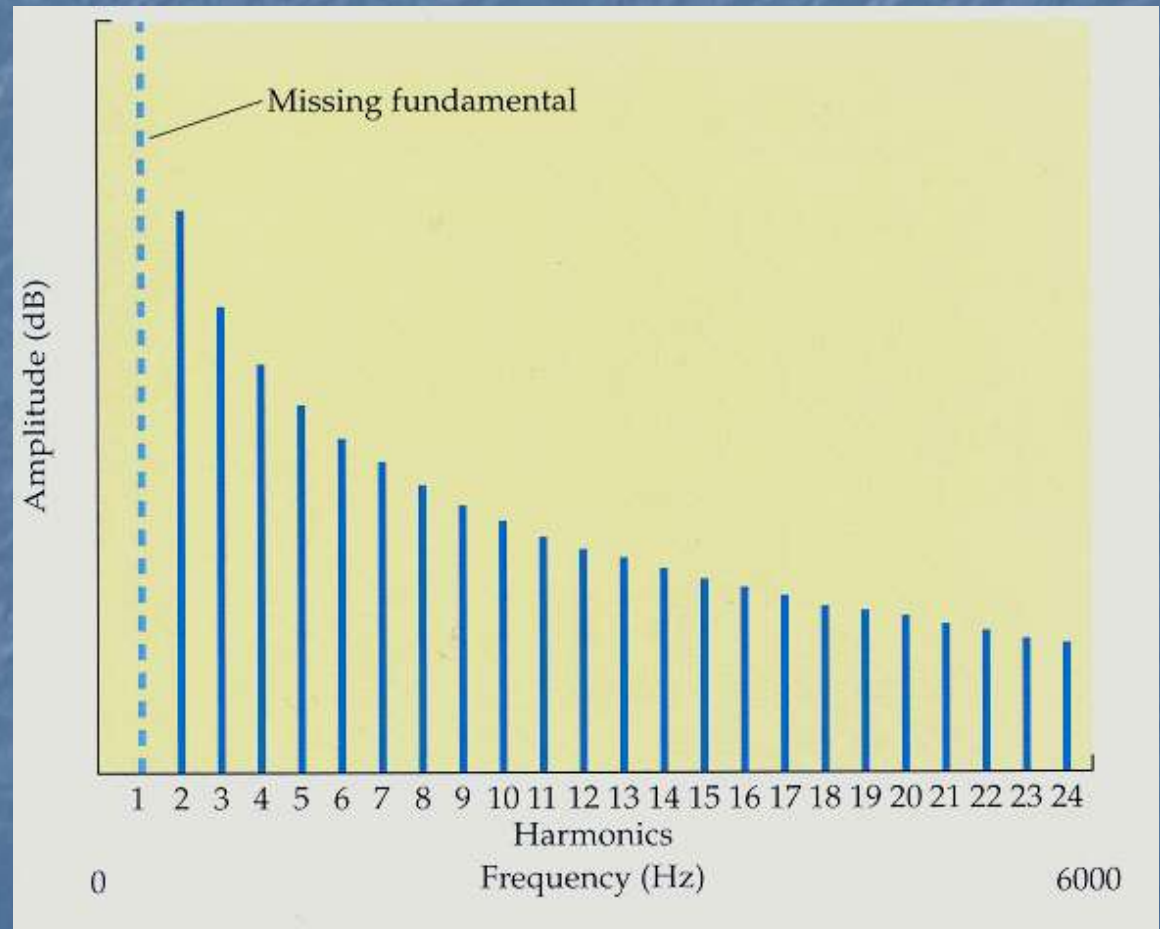


## Harmonické frekvence

Výška tónu zůstane beze změny i když hlavní frekvence chybí!

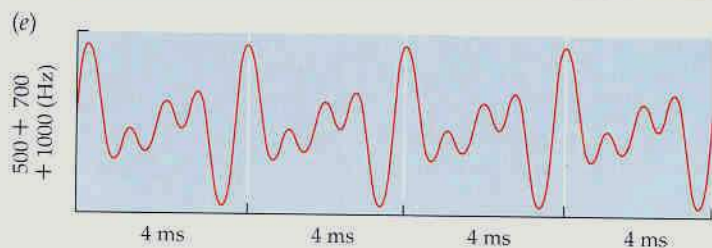
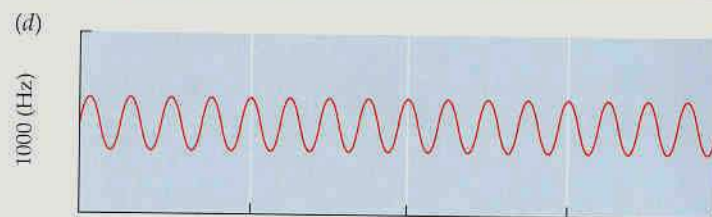
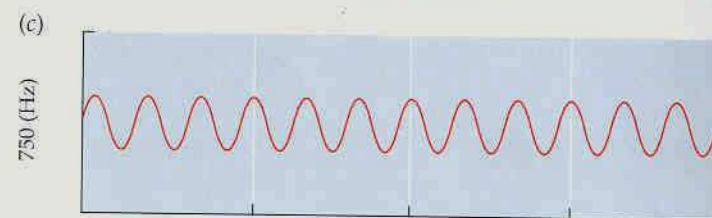
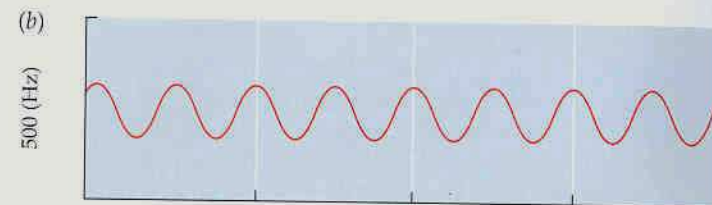
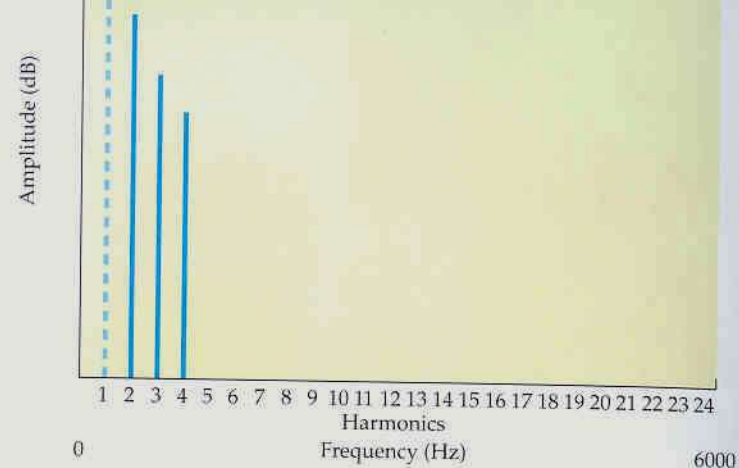
Důležitější je vztah mezi harmonickými.

Základní slyšená frekvence je nejmenší společný dělitel všech komponent



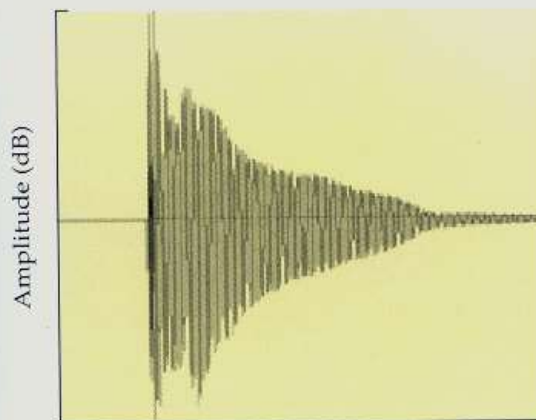
Harmonické frekvence  
Výška tónu zůstane beze  
změny i když hlavní frekvence  
chybí!

Po součtu se hlavní frekvence  
objeví.



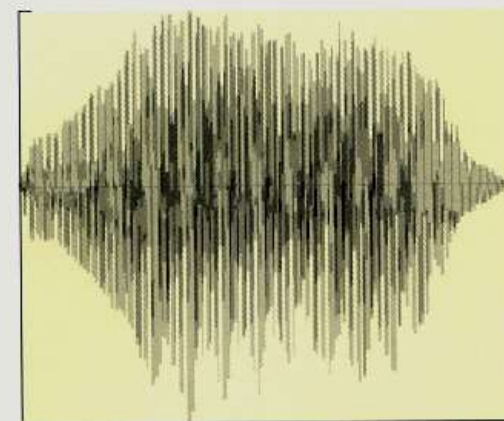
Proud (stream) zvuku  
Nástup a konec zvuku rozhodují  
o vjemu. Jsou velmi důležité pro  
rozlišení hlásek ( bill x will ).

(a) Violin (pluck)



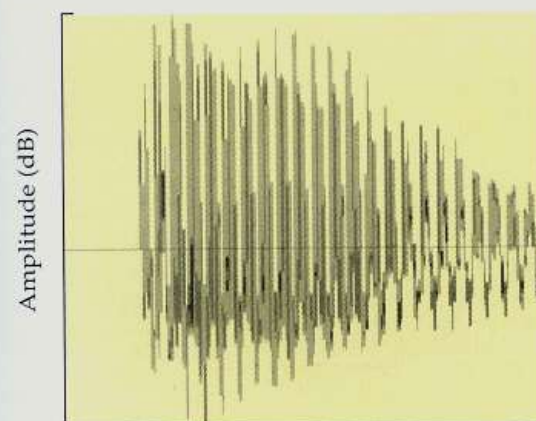
Time

(b) Violin (bow)



Time

(c) Speech ('ba')



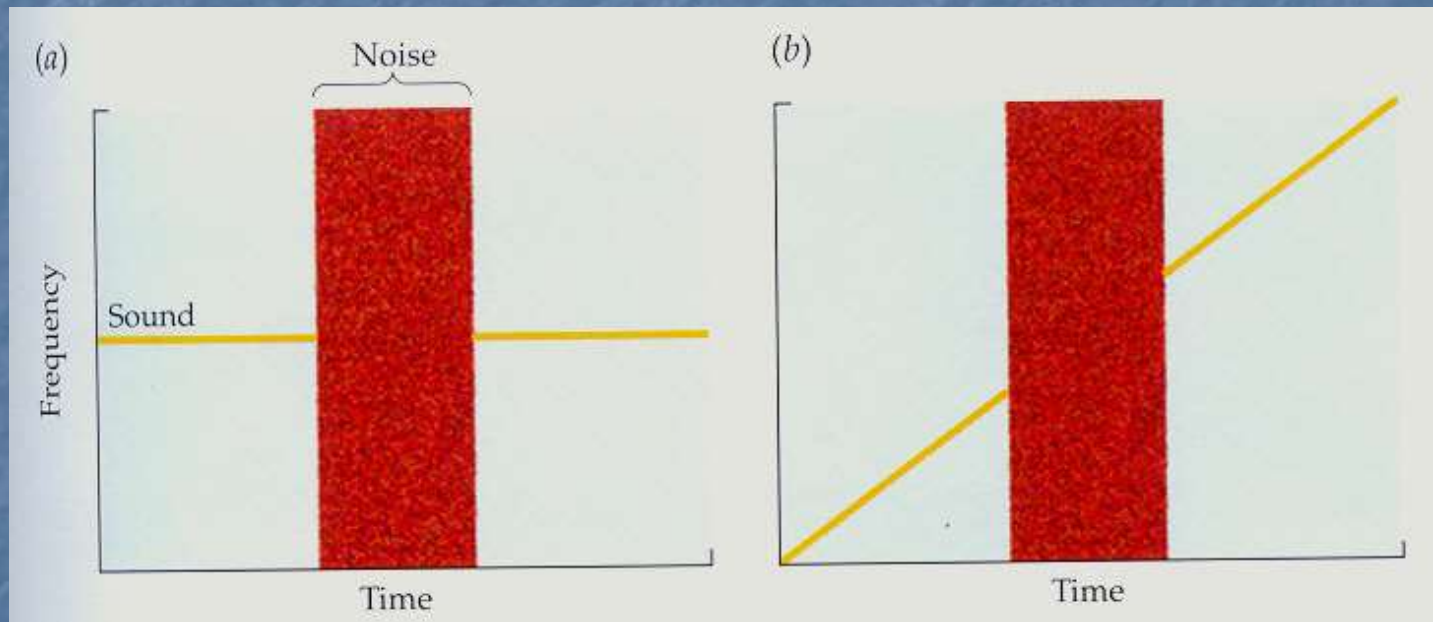
Time

(d) Speech ('wa')

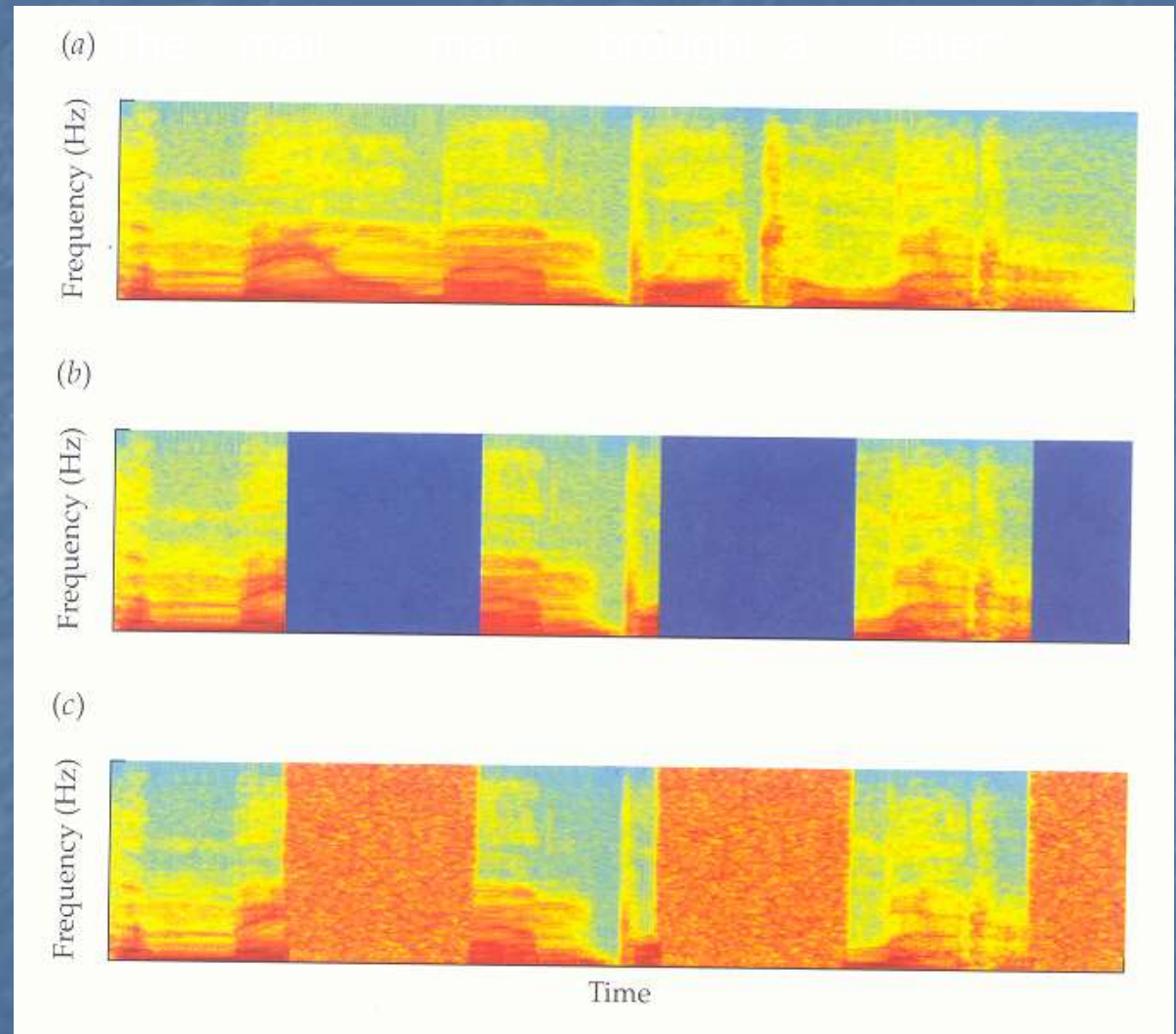


Time

V reálném světě se objekty překrývají.  
Interpolací dosahujeme efekt doplnění – kontinuita zvuku



Přerušení věty – šum vadí porozumění méně než ticho. Ticho zvuk „roztrhá“

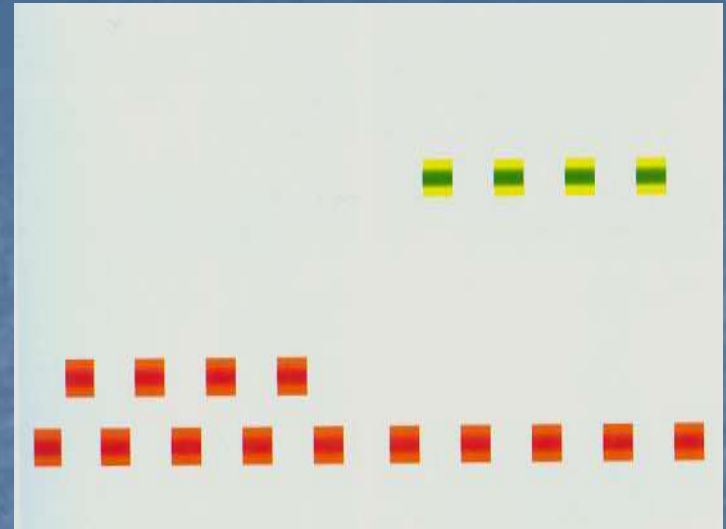


# auditory stream segregation

Rozlišování různých zdrojů zvuků-segregace.  
Těžší než u zraku – vše v jednom.  
Prostorová, spektrální a časová segregace.  
Grouping - seskupování

Dvě samostatné „linky“ –  
dva samostatné zdroje (proudy) zvuku

Dvě samostatné melodie

A musical score for a piece titled "This Musical Illusion in D Minor". The score is written on four staves in treble clef. The music features a complex sequence of notes. Red circles are placed above certain notes, and blue circles are placed above others. These circles represent the two distinct auditory streams mentioned in the text: one stream of red notes and one stream of blue notes. The notes are arranged in a way that creates an illusion of two separate melodies.

**FIGURE 10.20** This musical illusion, "This Musical Illusion in D Minor" utilizes the stream segregation effect. The red notes (red) are heard as one stream, and the blue notes (blue) are heard as another stream.

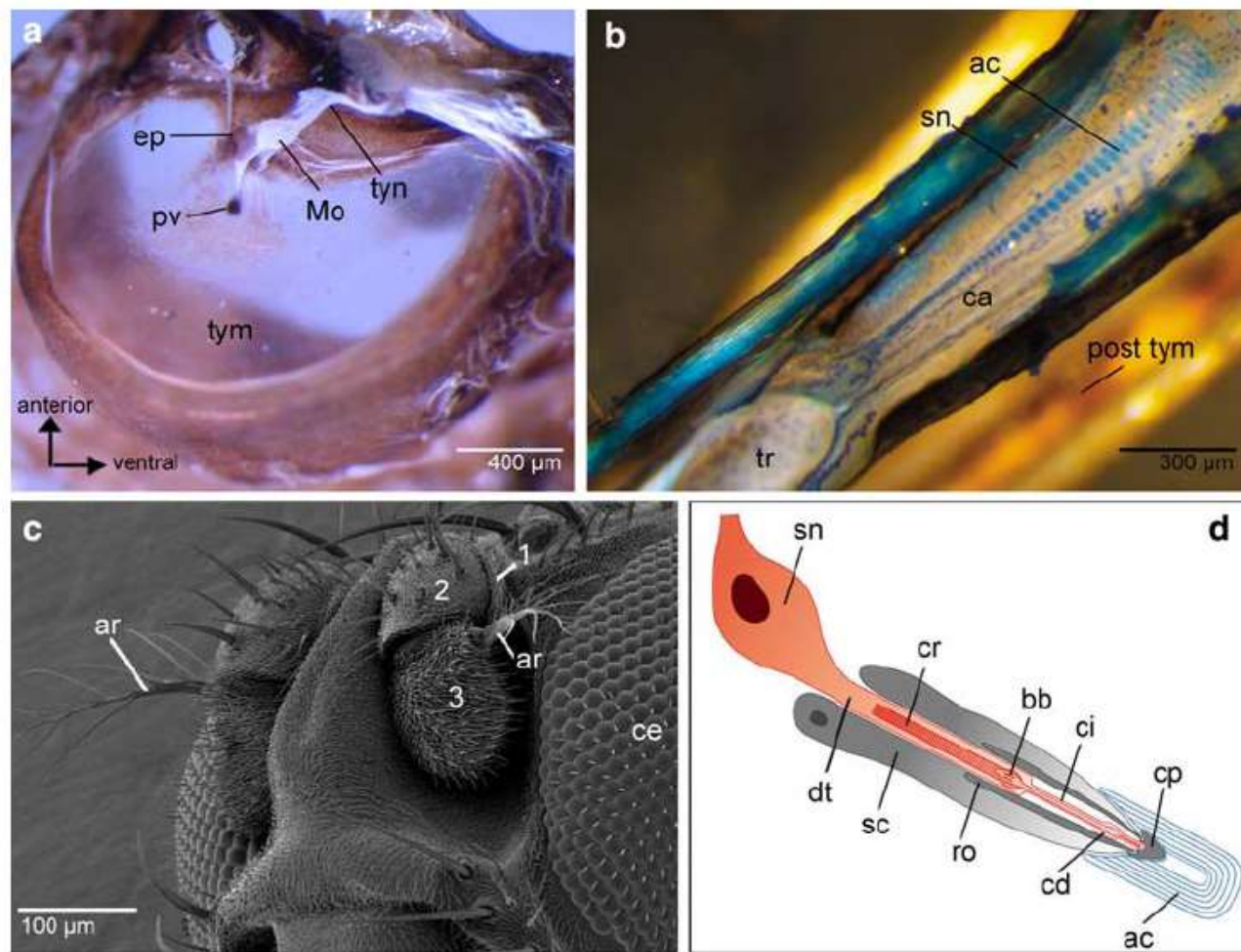
## Kategorizovaná percepce

Jde o obecný jev smyslového vnímání: stimuly, které jsou fyzikálně kontinuální, jsou přitom vnímány jen jako několik málo odlišných kategorií.

### Lateralizace sluchu psů

Dogs predominantly use their right ears when listening to other dogs, but use their left ears when hearing threatening stimuli (like a thunderstorm). (Siniscalchi et al. 2008);

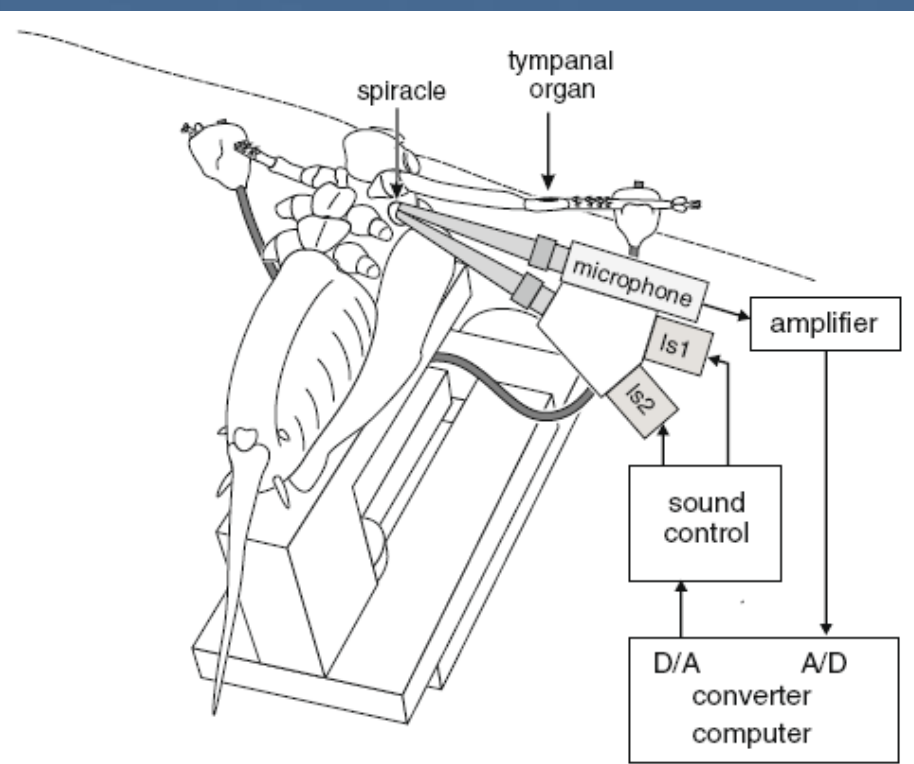
### Lateralizace sluchu člověka ?



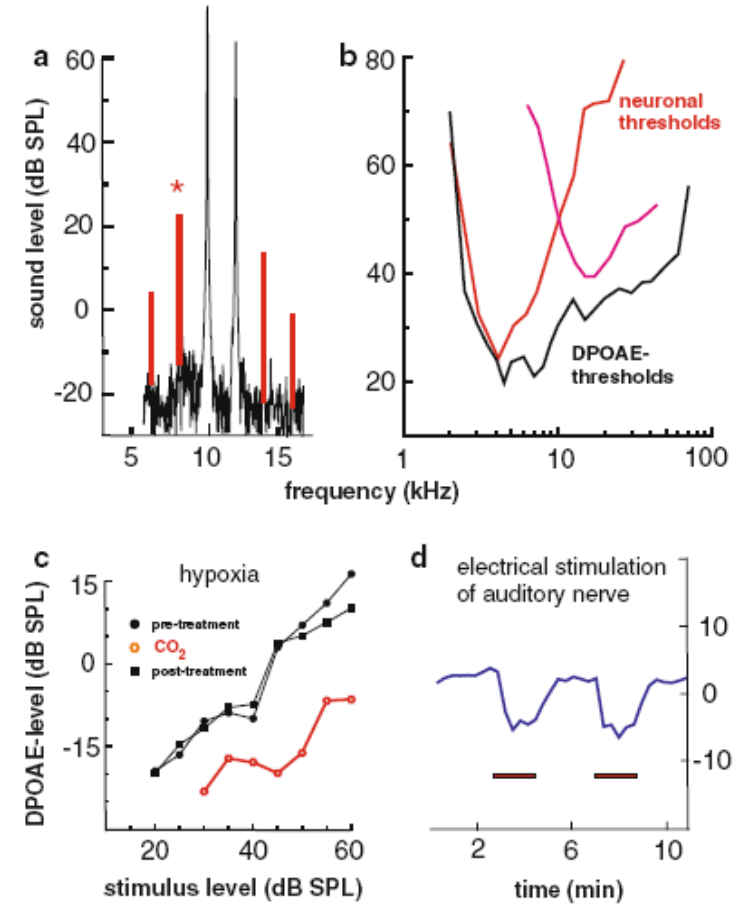
**Fig. 2** Important anatomical features of auditory organs in insects. **a** Tympanal organ in the first abdominal segment of the locust (*Locusta migratoria*), inside view. The relatively large tympanum (tym) spans across a cuticular ring. The peripheral sensory ganglion (Müller's organ, MO) lies near the anterior edge, from where sensory dendrites reach out to sclerotized attachment points on the tympanum. The dendrites in the pyriform vesicle (pv) insert in a relatively thin membrane region, those of the elevated process (ep) in a thicker region; tyn tympanal nerve. **b** Tympanal organ of tropical bushcricket (*Mecopoda elongata*) in the opened foreleg tibia and after impregnation with methylene blue. The characteristic crista acustica (ca) extends along a branch of the acoustic trachea (tr). It comprises ca. 40 scolopial

sensory neurons and is part of a larger mechanosensory organ complex in the insect leg; sn sensory neurons; ac attachment cells; post tym posterior tympanum. **c** Scanning electronmicrograph of *Drosophila* head showing the two antennal hearing organs next to the compound eyes (ce). The branched arista (ar) is firmly attached to the third antennal segment (3); both oscillate in the acoustic near-field (see also Fig. 7); 1, 2, 3 segments of left antenna. **d** Schematic representation of a single scolopidium with bipolar sensory neuron and accessory cells. The dendrite (dt) of the sensory neuron (sn) runs out into a ciliated terminal (ci); cd ciliary dilatation; ac attachment cell; sc scolopale cell; cr ciliary root; bb basal body; ro rod; cp scolopidial cap



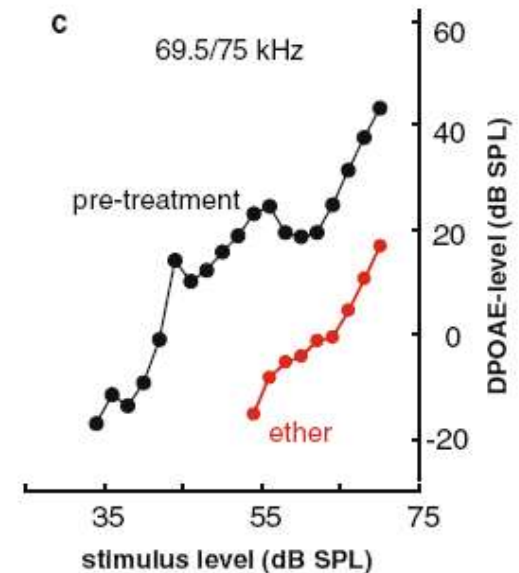
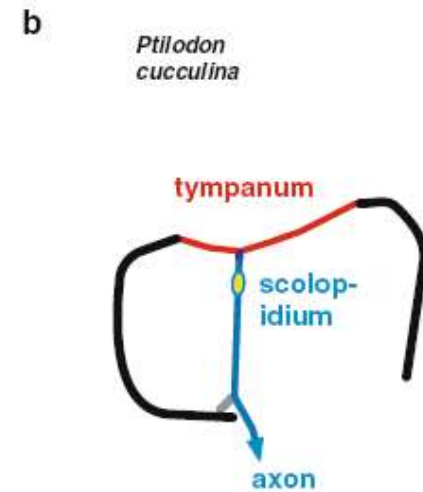
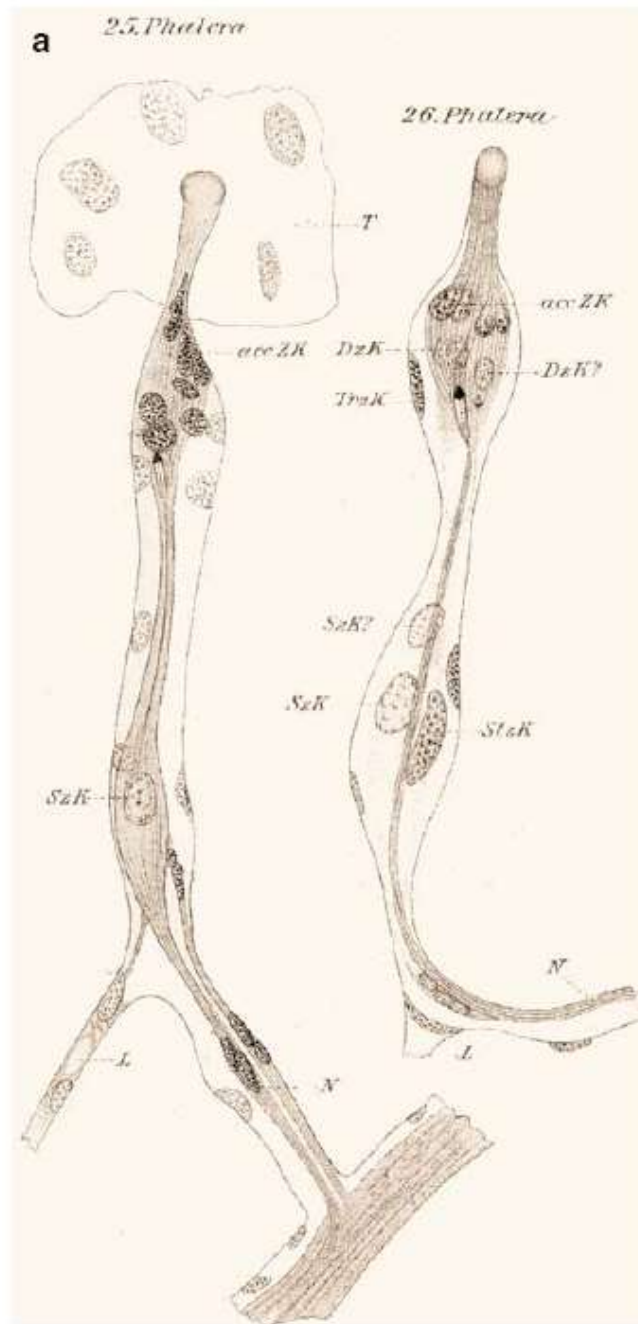


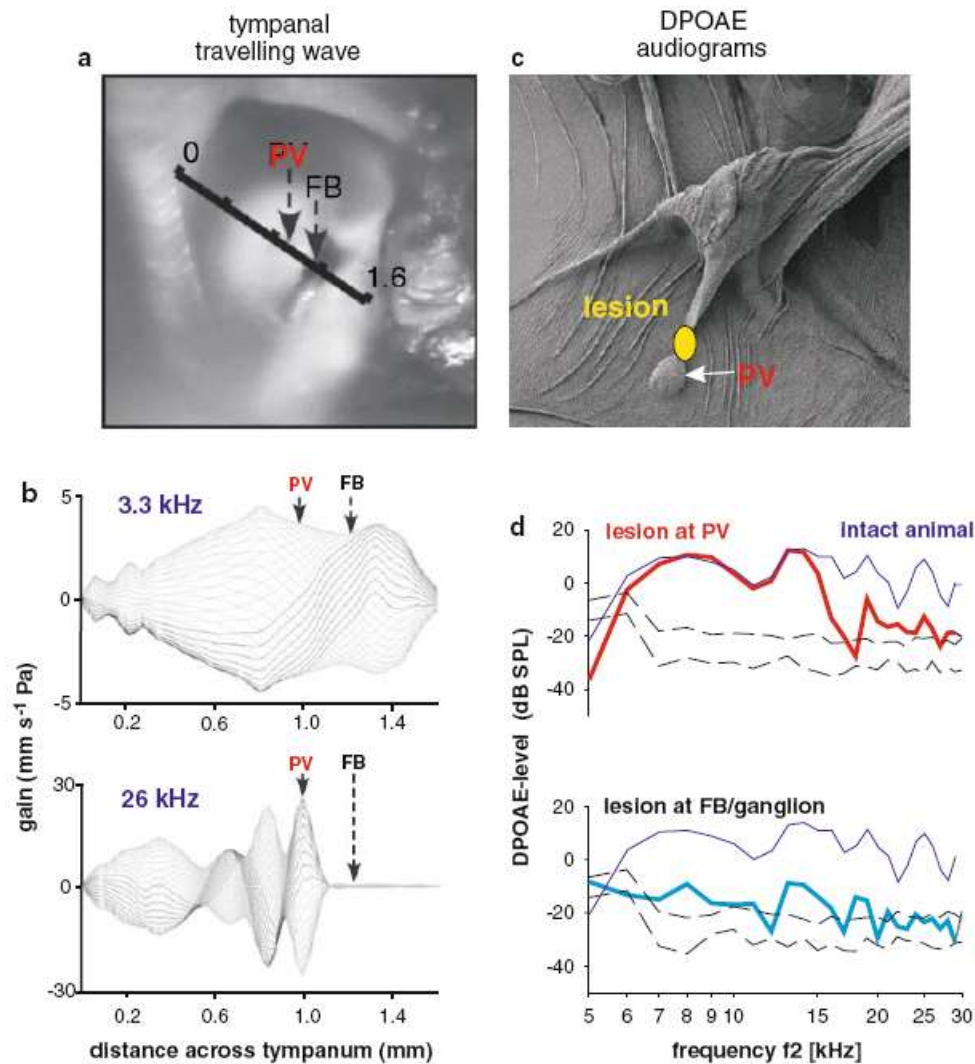
**Fig. 3** Recording DPOAEs in the bushcricket *Mecopoda elongata*, experimental setup. The insect is secured to a metal holder and the forelegs fixed to two supports with beeswax. For acoustic stimulation, two pure-tone signals are generated via D/A-conversion and fed into two loudspeakers (Is1, Is2) following calibration and power amplification. Separation of the two stimulus channels is essential to preclude distortions in the technical sound-producing system. The resulting sound signal, which consists of the two stimuli as well as the DPOAE, is recorded via a microphone, then amplified and fed into a A/D converter. Sound-producing and sound-recording channels are gathered into a coupling device, whose tip is adapted to the diameter of the opening of the acoustic trachea (spiracle) in the prothorax of *Mecopoda*. One advantage of this arrangement is that the stimulating/recording device is applied to the prothoracic spiracle while the tympanal organ with its crista acustica remains freely accessible for experimental manipulations.



**Fig. 4** DPOAE-measurements in the tympanal organ of the locust. **a** DPOAE-spectrum following two-tone stimulation with 10 and 12 kHz; distortion products (*peaks in red*) reach sound intensities that are clearly distinguishable from background noise. Asterisk denotes  $2f_1 - f_2$  distortion product. **b** Auditory threshold curves determined electrophysiologically for two groups of neurons (*in red*; adapted from Römer 1976) and expressed as sound intensity sufficient to elicit DPOAEs (*in black*; adapted from Kössl and Boyan 1998b) within the normal hearing range of locusts. **c** Reduction of DPOAE-levels following CO<sub>2</sub>-treatment demonstrates the importance of active metabolic processes for generation of otoacoustic emissions (adapted from Kössl and Boyan 1998a, b). **d** Brief electrical stimulation of the auditory nerve (*horizontal bars*) causes transient reduction of emission levels (acoustic stimuli: 10.5/12 kHz with 60/50 dB SPL; electrical nerve stimulation: bipolar pulses of 10  $\mu$ A, pulse frequency 200 Hz, pulse duration 2 ms; modified from Möckel et al. 2007).

**Fig. 5** The metathoracic tympanal organ of notodontid moths has only one auditory neuron; nonetheless, the ear produces distinct DPOAEs in the high frequency range. **a** Detailed drawings of Eggers (1919; plate 23) demonstrate that the tympanal scolopidium of the buff-tip (*Phalera bucephala*) comprises only one sensory neuron (*T* tympanum; *N* tympanal nerve; *L* ligament; remaining labels denote putative cell nuclei). **b** Schematized representation of the tympanal organ of notodontids; the scolopidial dendrite is attached to the tympanum. **c** DPOAE growth-functions in tympanal organ of another notodontid, the maple-prominent (*Ptilodon cucullina*), before and after treatment with ether acting as an anesthetic; the two sound stimuli were at 69.5 kHz (*f*<sub>1</sub>) and 75 kHz (*f*<sub>2</sub>) (modified from Kössl et al. 2007)

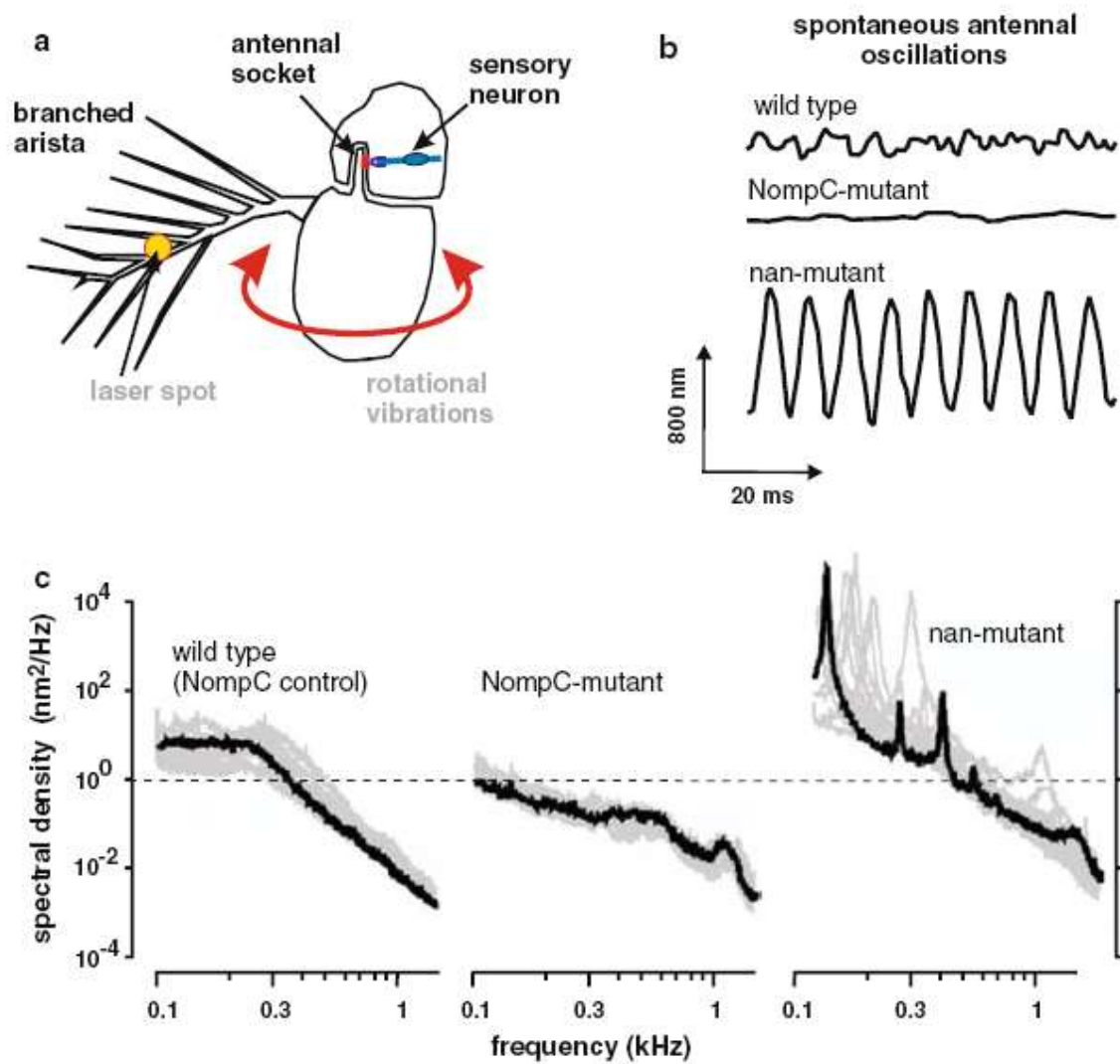


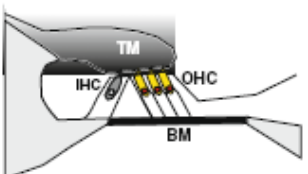

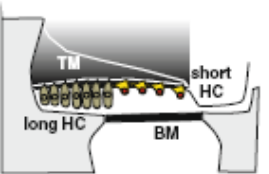

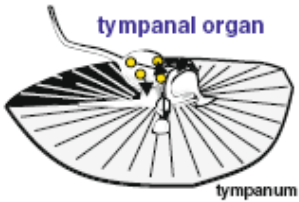
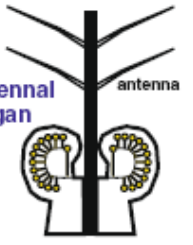
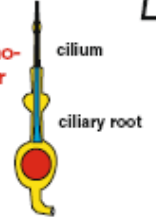


**Fig. 6** Müller's organ of *Locusta migratoria*; travelling waves and DPOAEs before and after lesions. **a** External view of tympanum; *diagonal line* indicates measuring points (in mm) for laser-vibrometric recordings of tympanic vibrations. *Arrows* mark position of pyriform vesicle (PV) and of folded body (FB). **b** Stimulation with pure tones generates vibration patterns that resemble travelling waves across measuring points. Low frequency stimulation (at 3.3 kHz) causes displacements of PV and FB, while high-frequency stimulation (at 26 kHz) generates amplitude maxima at the PV without displacing FB. **c** Internal view of locust tympanum showing Müller's organ and PV (scanning electronmicrograph). The PV was severed from Müller's organ by setting a lesion through the dendritic attachments (*yellow spot*).

**d** DPOAE-levels at sound stimuli of constant intensity and varying frequency ( $f_2$ ), i.e., so-called DP-gram ( $f_2/f_1$  ratio maintained at 1.08; L1/L2 of 60/50 dB SPL). *Upper*: following a lesion at PV, DPOAE-levels above ca. 15 kHz (*red curve*) drop nearly to noise level (*dashed black lines* noise level expressed as the average ( $\pm 1SD$ )). *Lower*: subsequent lesion of FB and of Müller's organ itself (in the same preparation) cause a marked reduction of DPOAE-levels across the entire frequency range. The results indicate that high-frequency DPOAEs are only generated as long as the connection between sensory neurons and PV remains intact (**a,b** modified from Windmill et al. 2005; **c,d** modified from Möckel et al. 2007)

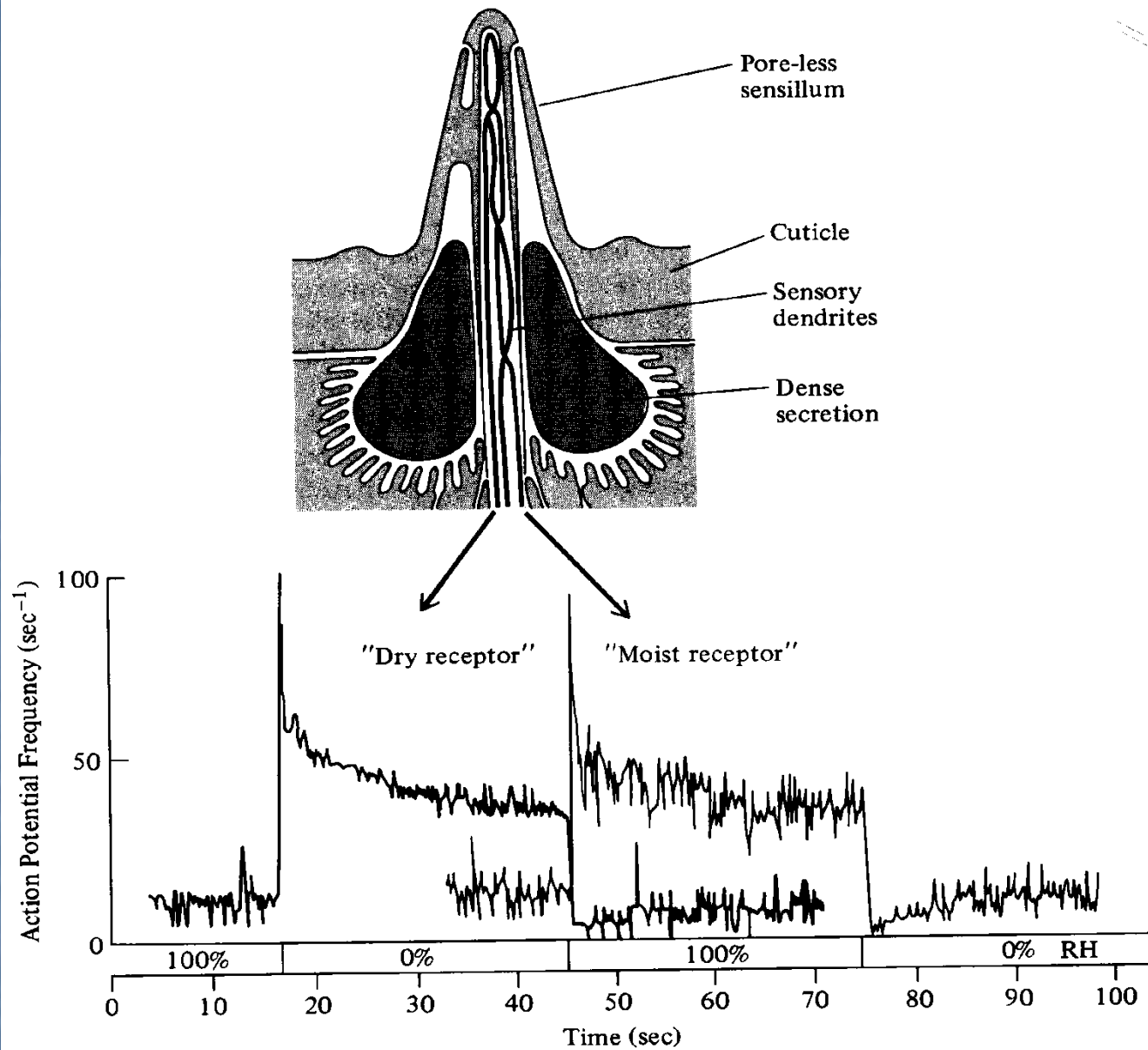
**Fig. 7** Vibrating antennal ear of *Drosophila*. **a** Schematic representation of the two distal antennal segments with branched arista and arrangement of laser-vibrometric measurements (adapted from Göpfert et al. 2005). Near-field sound vibrations of the arista rotate the third antennal segment relative to the second. **b** Time course of spontaneous (“self-sustained”) antennal oscillations in nan-mutant (having deficient TRPV channels); by comparison, in animals with deficient NompC TRP-channels spontaneous activity is reduced below that found in wild type flies. **c** Power spectra of such oscillations in the same *Drosophila* strains. *Black traces*, spectrum obtained for one arista; *gray*, spectra from additional specimens of the same strain (**b**, **c** adapted from Göpfert et al. 2006)



	mammals	sauropsids	insects	
	 	 	  	
hearing range	10 Hz - >200 kHz	80 Hz - 11 kHz	1 kHz - 100 kHz	100 - 1000 Hz
spontaneous OAE	some species 0.5 - 62 kHz up to 40 dB SPL	some species 0.8 - 11 kHz up to 25 dB SPL	?	spontaneous vibrations 100 - 1000 Hz
DPOAE-sensitivity	ca. -3 dB SPL	ca. 10 dB SPL	ca. 12 dB SPL	?
cell soma motility	70 kHz	negative	?	?
motile cilia/ stereovilli	≤ 3 kHz (force generation)	bis ~3 kHz (electr. evoked OAE)	?	?

**Fig. 8** Comparing the ears of mammals, sauropsids, and insects: fundamental anatomical and bio-acoustical parameters. Hearing ranges are indicated without considering infra-sound perception. DPOAE-sensitivities are listed for minimal stimulus-levels that are just sufficient to evoke DPOAEs of  $-10$  dB SPL. *IHC* inner hair cell; *OHC* out-

er hair cell; *TM* tectorial membrane; *BM* basilar membrane. Data sources: Frank et al. 1999 (motility of OHC-somata); Ricci et al. 2002 (motile stereovilli in mammalian cochlea); Manley et al. 2001 (electrically evoked OAEs in reptiles); Manley et al. 1993 (DPOAEs in lizards). See text for detailed discussion



**FIGURE 7-18** The "cold-moist-dry" triad sensory sensillum of the cockroach contains three bipolar sensory neurons; one neuron of the hygroreceptor responds to high humidity ("moist" receptor) and one to low humidity ("dry" receptor). The receptor cavity of the poreless sensillum is filled with a dense secretion. (Modified from Yokohari and Tateda 1976; Schaller 1978.)