



EVROPSKÁ UNIE  
Evropské strukturální a investiční fondy  
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,  
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY

# **BIOMECHANICS :**

# **INTRODUCTION TO HEARING**

**JAN ŠVEC**

**Department of Biophysics, Faculty of Science,  
Palacký University Olomouc, CZ**

**Univerzita Palackého jako komplexní vzdělávací instituce**

**CZ.02.2.69/0.0/0.0/16\_015/0002337**

# SLUCH (úvod) / HEARING (introduction)

**JAN ŠVEC**

**Katedra experimentální fyziky, Př.F. UP Olomouc**

## **Literatura / Literature:**

tyto přednášky a doplňková literatura / these lectures and additional literature:

Sedláček K. Základy audiologie, Praha: Státní zdravotnické nakladatelství, 1956.

Mrázková E, Mrázek J, Lindovská M. Základy audiologie a objektivní audiometrie. Medicínské a sociální aspekty sluchových vad, Ostrava: Ostravská univerzita, Zdravotně sociální fakulta, 2006.

Palková Z. Fonetika a fonologie češtiny, Praha: Universita Karlova, vydavatelství Karolinum, 1994.

*Young ED. Physiological acoustics. In: Springer handbook of acoustics, T. D. Rossing (ed), New York, NY: Springer, 2007, p. 429-458.*

*Moore BCJ. Psychoacoustics. In: Springer handbook of acoustics, T. D. Rossing (ed), New York, NY: Springer, 2007, p. 459-502.*

# SLUCH

Orgánem sluchu je ucho.

Ucho reaguje na změny tlaku prostředí (je to velice citlivý mechanoreceptor) a převádí je na nervové impulsy, které jsou poté analyzovány v mozku.

Lidské ucho vnímá zvukové vlny v rozsahu frekvencí c. **20 – 16 000 Hz** (20 000 Hz u mladých lidí).

U zvířat jsou tyto frekvenční rozsahy jiné.  
(Kočka: 60 – 65 000 Hz, pes: 15 – 50 000 Hz,  
možnost použití ultrazvukové píšťalky).

Některá zvířata využívají ultrazvuk k orientaci  
(netopýr).

# HEARING

The organ responsible for hearing is an EAR.

Ear responds to changes of air pressure (it is a highly sensitive mechanoreceptor) and transfers them into neural impulses that are then analyzed by brain.

Human ear perceives sound waves in the frequency range c. **20 – 16 000 Hz** (20 000 Hz in young people).

Animals have different ranges of hearing.  
(Cat: 60 – 65 000 Hz, dog: 15 – 50 000 Hz, hearing ultrasonic signals).

Some animals use ultrasound for orientation purposes (bats, dolphins,...).

# ZÁKLADY PSYCHOAKUSTIKY

Psychoakustika studuje vztahy mezi fyzikálními vlastnostmi zvuků a jejich percepčními atributy.

## Příklady:

Akustický tlak **vs.** Hlasitost

Frekvence **vs.** Výška tónu

Frekvenční spektrum **vs.** Kvalita zvuku (tmavý, světlý, kulatý, ostrý, a pod.)

Akustický tlak **vs.** Práh slyšení

Akustický tlak & frekvence **vs.** Sluchové pole

# BASICS OF PSYCHOACOUSTICS

Psychoacoustics studies relationships between the physical characteristics of sounds and their perceptual attributes.

## Examples:

Sound Pressure **vs.** Loudness

Frequency **vs.** Pitch height

Frequency Spectrum **vs.** Sound Quality (dark, bright, round, sharp...)

Sound Pressure **vs.** Hearing Threshold

Sound Pressure & Frequency **vs.** Hearing Range

# VNÍMÁNÍ PODNĚTU: FECHNER-WEBEROVA POUČKA

(Sedláček, 1956, str.60)

Pro vyjádření závislosti mezi intenzitou podnětu a intenzitou počitku se uvádí vztah, který objevili Fechner a Weber:

Aby bylo možno rozpoznat změnu intenzity podnětu ( $\Delta I$ ), musí se být tato změna úměrná výchozí intenzitě ( $I$ ). Čím větší je intenzita podnětu ( $I$ ), tím větší změnu ( $\Delta I$ ) je třeba provést aby ji bylo možno postřehnout.

Matematicky vyjádřeno:  $(\Delta I / I) = K$ , kde  $K$  je konstanta.

Minimální postřehnutelná změna intenzity ( $\Delta I / I$ ) se nazývá **Diference limen**.

Z této poučky také vyplývá, že hlasitost zvuku je úměrná logaritmu poměru intenzity zvuku k intenzitě sluchového prahu a vyjádřit tuto poučku ve zjednodušené formě:

**Intenzita počitku je úměrná logaritmu intenzity podnětu.**

# STIMULUS vs. PERCEPTION: FECHNER-WEBER RULE

(Sedláček, 1956, p.60)

The intensity of stimulus has been related to the intensity of sensation by the rule discovered by Fechner and Weber:

To perceive a difference in the intensity of stimulus ( $\Delta I$ ), this stimulus shall be proportional to original intensity ( $I$ ). The larger is the stimulus intensity ( $I$ ), the larger change of intensity ( $\Delta I$ ) is needed to be perceivable.

Mathematically:  $(\Delta I / I) = K$ , where  $K$  is a constant.

The minimal perceivable difference in intensity ( $\Delta I / I$ ) is called **Diference limen**.

From this rule it can be derived that sound perception is proportional to the logarithm of Sound Intensity related to Hearing threshold or simply:

**Intensity of sensation is proportional to the logarithm of the intensity of the stimulus.**

# FECHNER-WEBEROVA POUČKA (Sedláček, 1956, str.60)

Podle poučky Fechnerovy-Weberovy vzrůstá tedy hlasitost po určitých kvantech, a nikoli spojitě. Tyto relativní minimální přírůstky hlasitosti jsou na všech hladinách stejné právě tak jako poměr  $\frac{\Delta I}{I}$ . Sečteme-li všechny minimální přírůstky hlasitosti od prahové intenzity až k intenzitě  $I$ , dostaneme celkovou hlasitost.

Tuto úvahu je možno vyjádřit ve vzorcích:

$$dH = c \cdot \frac{dI}{I} \text{ *) ,}$$

kde  $dH$  znamená minimální přírůstek hlasitosti ( $H$ ),  $\frac{dI}{I}$  je právě definovaný pojem difference limen pro intenzitu a  $c$  je konstanta úměrnosti vyjadřující přímou závislost. Z diferenciálu hlasitosti  $dH$  můžeme provést integraci minimálních přírůstků obvyklým integrálním počtem, když integrujeme od sluchového prahu ( $I_0$ ) k intenzitě  $I$ :

$$\int_{H_0}^H dH = c \cdot \int_{I_0}^I \frac{dI}{I} = c \cdot (\ln I - \ln I_0)$$

$$H = c \cdot (\ln I - \ln I_0) = c \cdot \ln \frac{I}{I_0} .$$

\*) Pro výpočet na místo  $\Delta I$  a  $\Delta H$  použijeme diferenciálů  $dI$  a  $dH$ .

Odvození  
logaritmického  
vztahu pro  
percepční děje.

Z integrace vychází, že hlasitost nějakého zvuku je úměrná přirozenému logaritmu poměru intenzity zvuku k intenzitě sluchového prahu. Logaritmus přirozený si můžeme převést vynásobením příslušným modulem na logaritmus dekadický a pak logaritmus poměru intenzity k intenzitě prahu dává hladinu nad prahem sluchu v decibelech.

# VNÍMÁNÍ PODNĚTU: FECHNER-WEBEROVA POUČKA

(Sedláček, 1956, str.60)

Podle F-W poučky vnímáme přírůstek intenzity tónu po určitých kvantech. Tyto minimální přírůstky jsou úměrné hodnotě minimálního přírůstku intenzity (diference limen)  $\Delta I/I$ .

Tedy pro vjem minimálního přírůstku intenzity  $\Delta X$  platí:

$$\Delta X = c * \Delta I/I$$

(kde  $c$  je konstanta vyjadřující přímou úměrnost a  $\Delta I/I$  je diference limen pro intenzitu).

Vjem finální intenzity tónu  $X$  dostaneme sečtením všech minimálních přírůstků od prahu sluchu  $I_0$ .

$$X = \sum(\Delta X) = \sum(c * \Delta I/I).$$

Po převedení na integrál dostaneme

$$X = c * \int_{I_0}^I \frac{dI}{I} = c * (\ln I - \ln I_0) = c * \ln \frac{I}{I_0}$$

Tedy vjem intenzity tónu je úměrný logaritmu poměru intenzity zvuku k intenzitě prahu zvuku.

# STIMULUS vs. PERCEPTION: FECHNER-WEBER RULE

(Sedláček, 1956, str.60)

Fechner-Weber rule says that we perceive the increase in intensity by quanta. These quantal increases in intensity are proportional to the minimum perceivable intensity increase (difference limen)  $\Delta I/I$ .

The perception of minimum intensity increase  $\Delta X$  can be expressed as:

$$\Delta X = c \cdot \Delta I/I$$

(where  $c$  is a proportionality constant and  $\Delta I/I$  is the difference limen for intensity).

The perception of the final intensity can be obtained as a sum over all the minimal intensity increases from the intensity threshold  $I_0$ :

$$X = \Sigma(\Delta X) = \Sigma(c \cdot \Delta I/I)$$

Transferring this to an integral we get:

$$X = c \int_{I_0}^I \frac{dI}{I} = c [\ln(I) - \ln(I_0)] = c \ln \frac{I}{I_0}$$

So the perception of the intensity is related to the logarithm of the ratio of intensity to the intensity threshold.

# Hladina akustické intenzity a Hladina akustického tlaku

Na základě Fechner-Weberovy poučky byly zavedeny objektivní veličiny s jednotkou decibel [dB]

**Hladina akustické intenzity**  $L_I$  (*SIL*, sound intensity level)

$$L_I = 10 \log (I / I_0) \text{ [dB]}$$

**Hladina akustického tlaku**  $L_p$  (*SPL*, sound pressure level).

$$L_p = 10 \log (p^2/p_0^2) = 20 \log (p/p_0) \text{ [dB]}$$

kde  $I_0 = 10^{-12} \text{ W/m}^2$  a  $p_0 = 2 \cdot 10^{-5} \text{ Pa}$  jsou prahové hodnoty akustické intenzity a akustického tlaku.

Pozn:  $I = p \cdot v = p \cdot p / Z_0 \sim p^2$  (kde  $v$  je akustická rychlost molekul vzduchu a  $Z_0$  je akustická impedance)

# Sound Intensity Level and Sound Pressure Level

Based on Fechner-Weber rule the following measures were introduced with the unit of decibel [dB]:

**Sound Intensity Level**  $L_I$  (*SIL*, Hladina akustické intenzity)

$$L_I = 10 \log (I / I_0) \text{ [dB]}$$

**Sound Pressure Level**  $L_p$  (*SPL*, Hladina akustického tlaku).

$$L_p = 10 \log (p^2/p_0^2) = 20 \log (p/p_0), \text{ [dB]}$$

where  $I_0 = 10^{-12} \text{ W/m}^2$  and  $p_0 = 2 \cdot 10^{-5} \text{ Pa}$  are threshold (mimimum perceivable) values of sound intensity and sound pressure.

Note:  $I = p \cdot v = p \cdot p / Z_0 \sim p^2$  (where  $v$  is particle velocity and  $Z_0 = \rho c / A$  is acoustic impedance)

# PRÁH SLYŠENÍ

Nejnižší slyšitelná hladina akustického tlaku při absenci jiných zvuků.

Získána průměrováním výsledků od mnoha mladých lidí.

Platí pro čisté tóny (sinusový signál).

0 dB odpovídá:

1) intenzitě zvuku  $10^{-12} \text{ W/m}^2$  a

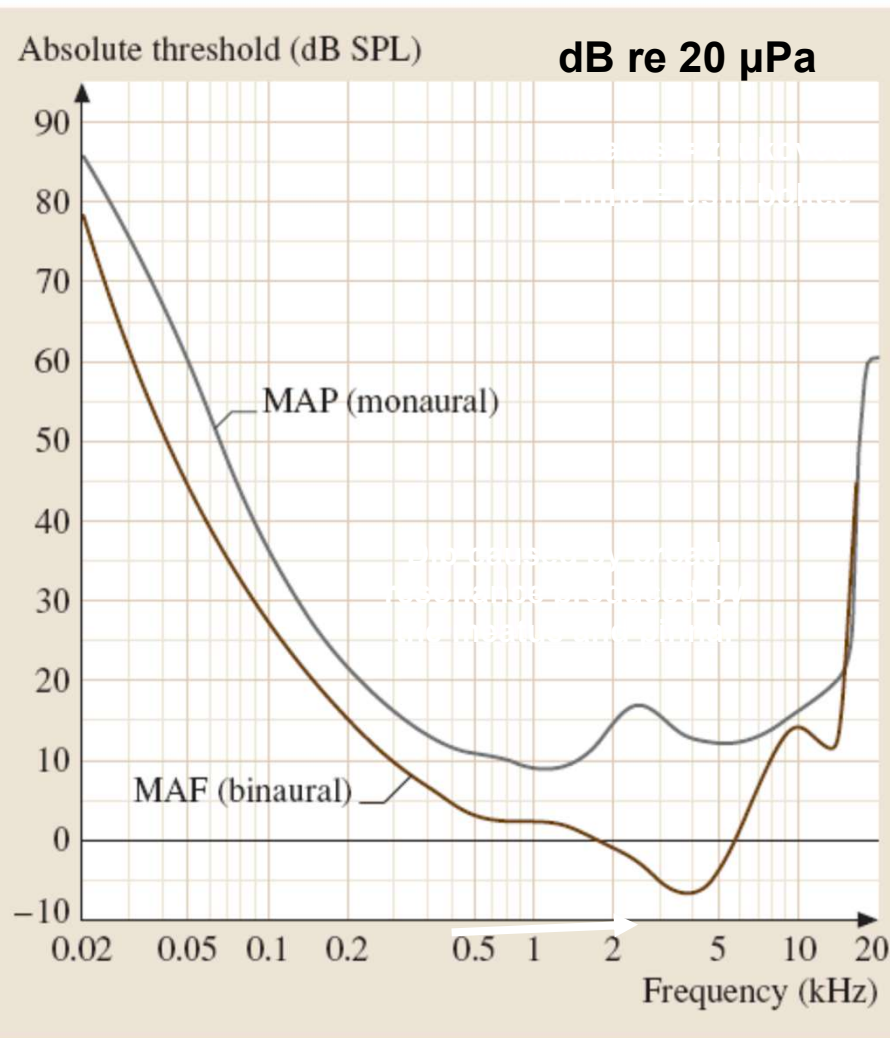
2) akust. tlaku  $20 \text{ } \mu\text{Pa}$ .

Největší citlivost sluchu je kolem **3-4 kHz**.

**MAP** (minimum audible pressure / minimální slyšitelný tlak): Hladina akustického tlaku měřená v bodě blízko bubínku. [MONAURAL]

**MAF** (minimum audible field / minimální slyšitelné pole): měření hladiny akustického tlaku bylo provedeno poté co byl posluchač odstraněn ze zvukového pole, v místě středu hlavy [BINAURAL].

Pozn: Zvukové pole je oblast pružného prostředí (typ. vzduchu) obsahující zvukové vlny



**Fig. 13.1** The minimum audible sound level as a function of frequency. The *solid curve* shows the minimum audible field (MAF) for binaural listening published in an International Standards Organization (ISO) standard [13.1]. The *dashed curve* shows the minimum audible pressure (MAP) for monaural listening [13.2]

Moore BCJ. Psychoacoustics. In: Springer handbook of acoustics, T. D. Rossing (ed), New York, NY: Springer, 2007, p. 459-502.

# HEARING THRESHOLD

The lowest audible level of a sound in the absence of any other sounds.

Obtained by measuring and averaging results from many young listeners.

Obtained for pure tones (sinusoidal signals).

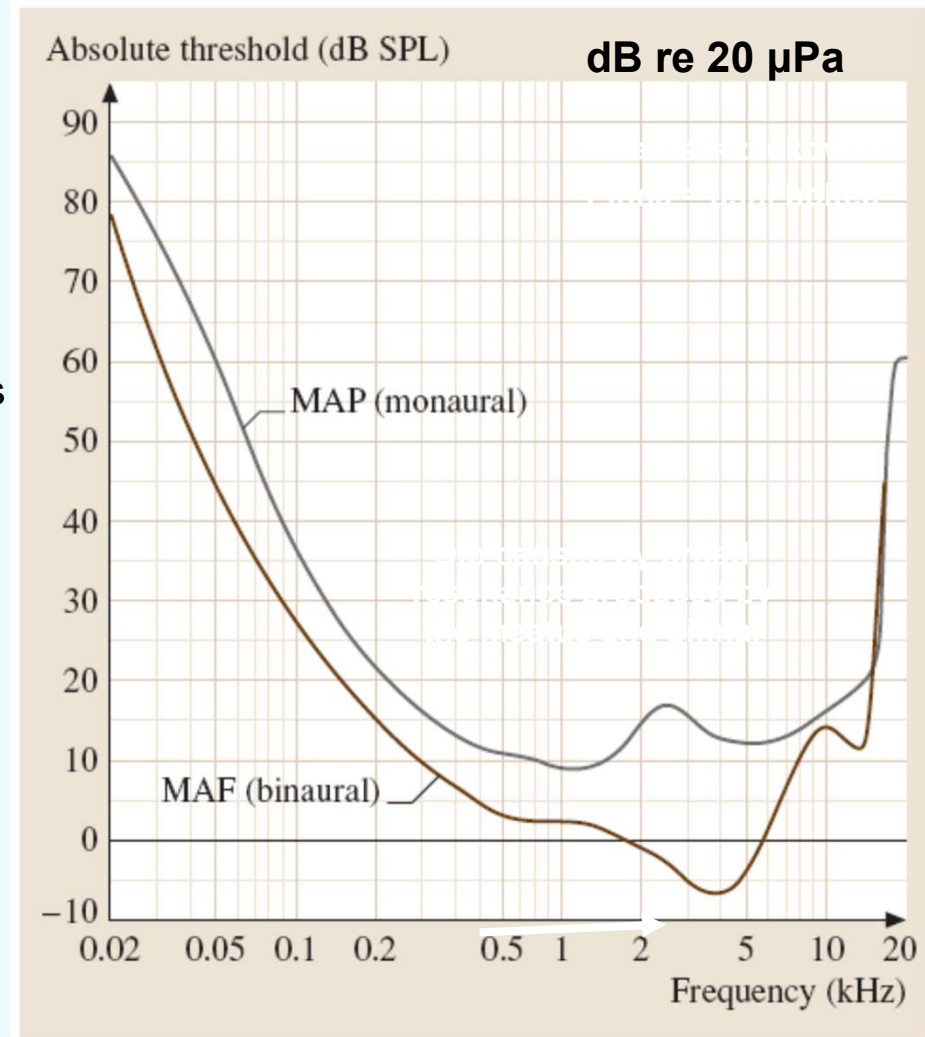
0 dB corresponds to:

- 1) sound intensity of  $10^{-12} \text{ W/m}^2$  and
- 2) acoustic pressure  $20 \text{ } \mu\text{Pa}$ .

Human ear is most sensitive around **3-4 kHz** (here the sounds of lowest intensity can be perceived)

**MAP** (minimum audible pressure): the sound level measured at a point close to the eardrum. [MONAURAL]

**MAF** (minimum audible field): the measurement of sound level was made after the listener had been removed from the sound field, at the point which was previously at the center of the listener's head [BINAURAL].

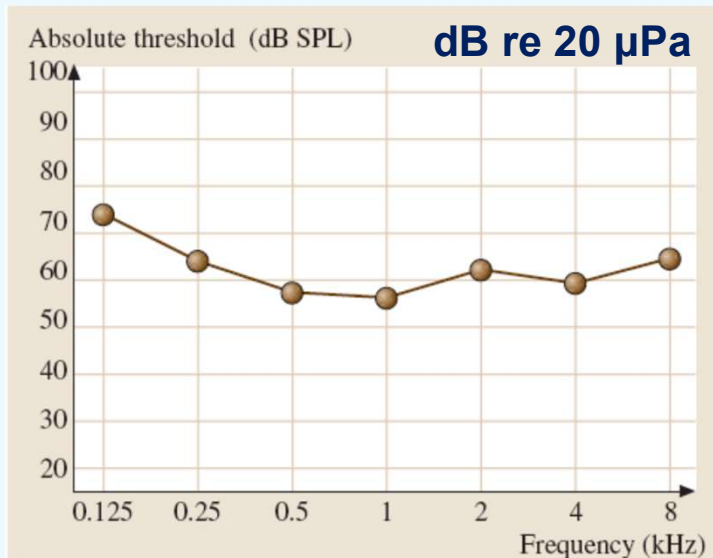


**Fig. 13.1** The minimum audible sound level as a function of frequency. The *solid curve* shows the minimum audible field (MAF) for binaural listening published in an International Standards Organization (ISO) standard [13.1]. The *dashed curve* shows the minimum audible pressure (MAP) for monaural listening [13.2]

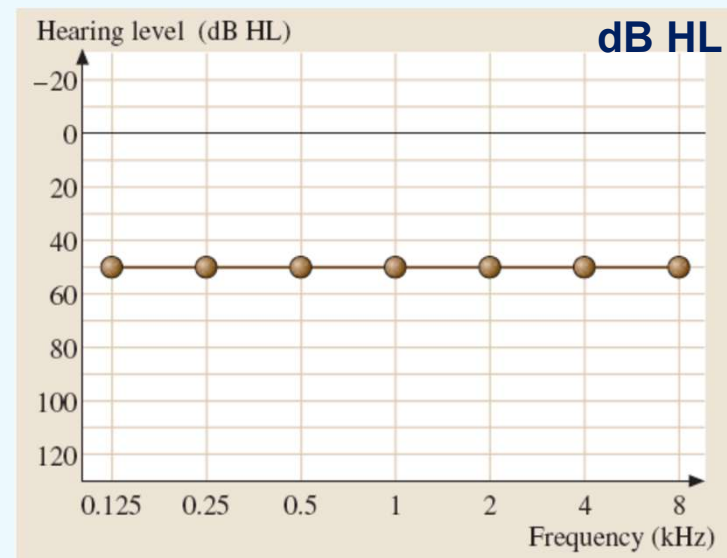
# HEARING THRESHOLD: TWO WAYS OF PLOTTING PRÁH SLUCHU: DVA ZPŮSOBY GRAFICKÉHO VYJÁDŘENÍ

Patient with hearing loss of 50 dB /

Pacient se ztrátou sluchu 50 dB



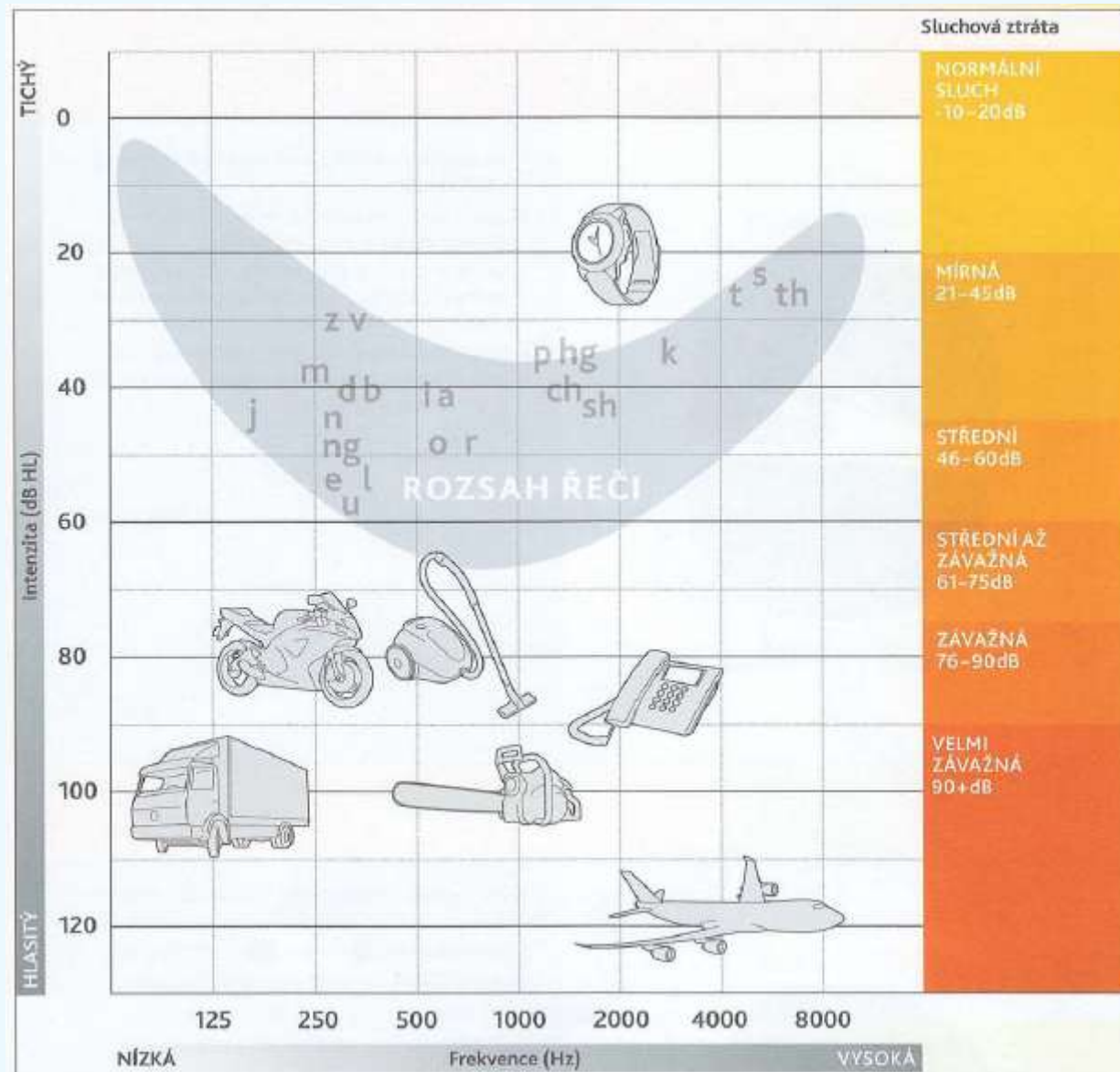
Absolute levels /  
Absolutní hladiny



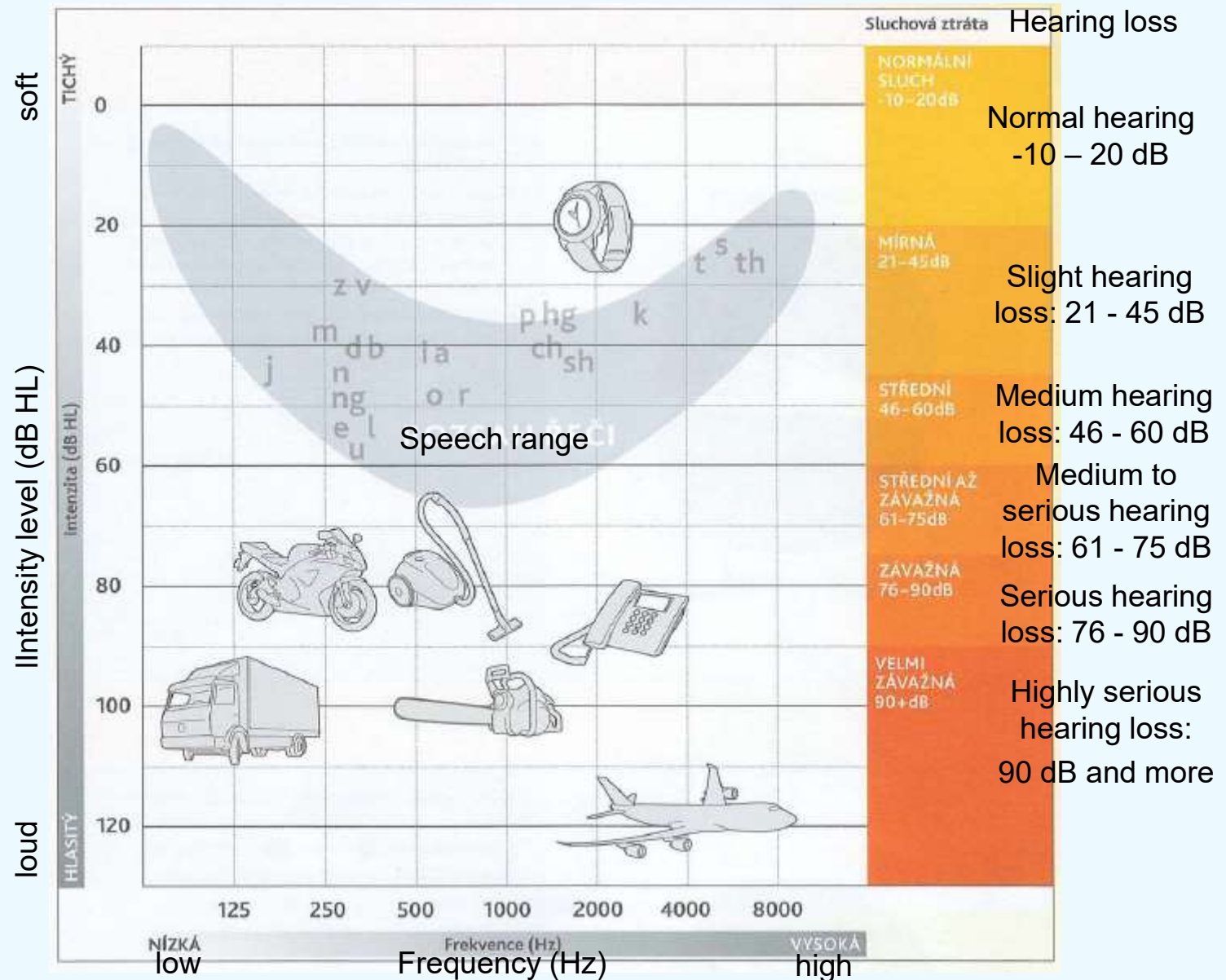
Levels with respect to MAP – clinical  
AUDIOGRAM

Hladiny vztažené k minimálnímu  
slyšitelnému tlaku – klinický  
AUDIOGRAM (dB HL = dB hearing level)

# VYJÁDŘENÍ HLADIN RŮZNÝCH ZVUKŮ FORMOU AUDIOGRAMU



# EXPRESSING LEVELS OF VARIOUS SOUNDS USING AN AUDIOGRAM



# SLUCH, SLUCHOVÉ POLE ČLOVĚKA

Frekvenční a dynamický rozsah sluchového vnímání se graficky zobrazuje ve formě tzv. **sluchového pole**.

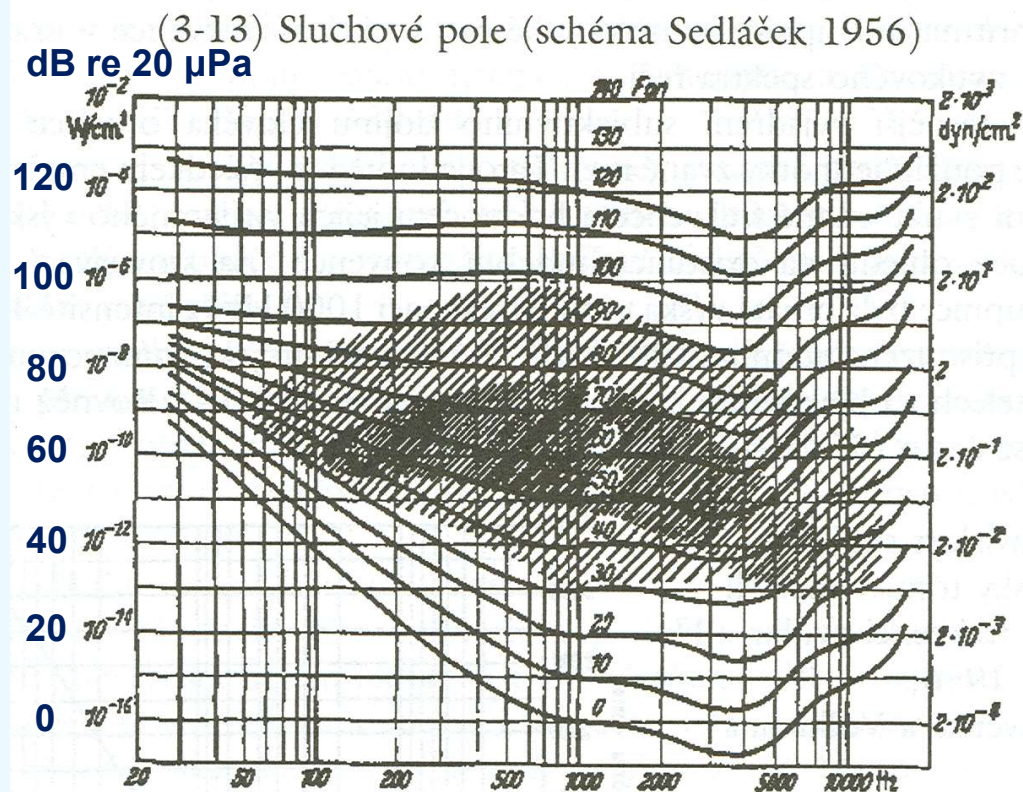
Nejnižší křivka na obr. udává nejtisší možné zvuky, které ucho zaregistruje - tzv. **sluchový práh pro čisté tóny**.

Hodnota **0 dB** je práh sluchu na frekvenci 1000 Hz a odpovídá intenzitě  $10^{-12}$  W/m<sup>2</sup> a akustickému tlaku 20 μPa.

Ucho je nejcitlivější v oblasti kolem **3-4 kHz**.

Kolem **120 dB** je **práh nepříjemného poslechu**. Nad ním už zvuk vyvolává hmatové vjemy. Tato hladina odpovídá intenzitě kolem 1 W/m<sup>2</sup> a ak. tlaku kolem 20 Pa.

Kolem **130 dB** je **práh bolesti**.



křivky: hladiny stejné hlasitosti (nejnižší je práh slyšení);  
šrafovaní: oblast, jíž využívá řeč (š.husté) a hudba (š.řídké)

Dynamický rozsah 120 dB je obrovský a odpovídá poměru intenzit  $10^{12} : 1$  neboli 1 000 000 000 000 : 1 !!!

# HEARING RANGE IN HUMANS

The frequency and dynamic range of human perception can be displayed graphically in a form of a „hearing field“.

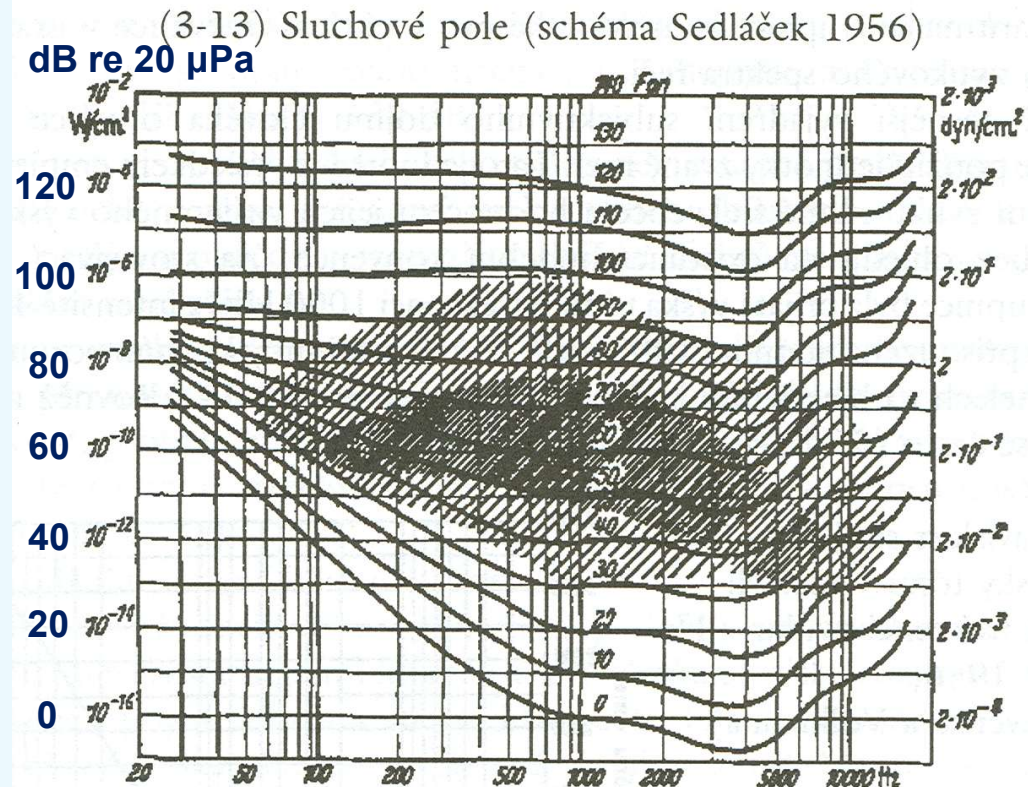
The lowest curve in the fig. corresponds to the hearing threshold for pure tones.

The level of 0 dB is the hearing threshold at 1000 Hz and corresponds to the intensity of  $10^{-12}$  W/m<sup>2</sup> and acoustic pressure of 20  $\mu$ Pa.

The ear is most sensitive around 3-4 kHz.

Around 120 dB is the threshold of unpleasantness – sounds above this level cause tactile sensations in the ear. This level corresponds to the intensity of c.1 W/m<sup>2</sup> and to acoustic. pressure c. 20 Pa.

Around 130 dB there is the threshold of pain.



křivky: hladiny stejné hlasitosti (nejnižší je práh slyšení);  
šrafovaní: oblast, jíž využívá řeč (š.husté) a hudba (š.řídké)

The dynamic range of 120 dB is enormous. It corresponds to the ratio of intensities of  $10^{12}$  :1 or 1 000 000 000 000 : 1 !!!

# Hladina akustického tlaku vs. Hladina hlasitosti

Citlivost lidského ucha je různá pro různé frekvence.

Pro zohlednění tohoto jevu se zavedla veličina **hladina hlasitosti**.

Jednotkou hladiny hlasitosti je 1 **fón [Ph] (angl. Phon)**.

Velikosti hladin hlasitosti a hladin akustického tlaku jsou totožné na referenční frekvenci 1000 Hz.

Pro zvuky s různými frekvencemi byly stanoveny **hladiny stejné hlasitosti**.

# Sound Pressure Level vs. Loudness Level

The sensitivity of human ear varies with frequency.

To account for this, **Loudness Level** was introduced.

The unit of Loudness Level is **Phon [Ph]**.

The Loudness Levels and SPLs are identical at the reference frequency of 1000 Hz.

For the sounds at different frequencies, the **Equal Loudness Contours** were derived.

# HLADINY STEJNÉ HLASITOSTI

Křivky stejné hlasitosti na obrázku odpovídají čistým tónům, které jsou uchem vnímány stejně hlasitě na různých frekvencích – používají se pro vyjádření tzv. **Hladin hlasitosti** tónu.

Tyto křivky byly odvozeny psychoakustickými experimenty s velkým množstvím lidí, kteří porovnávali hlasitosti zvuků o různé frekvenci.

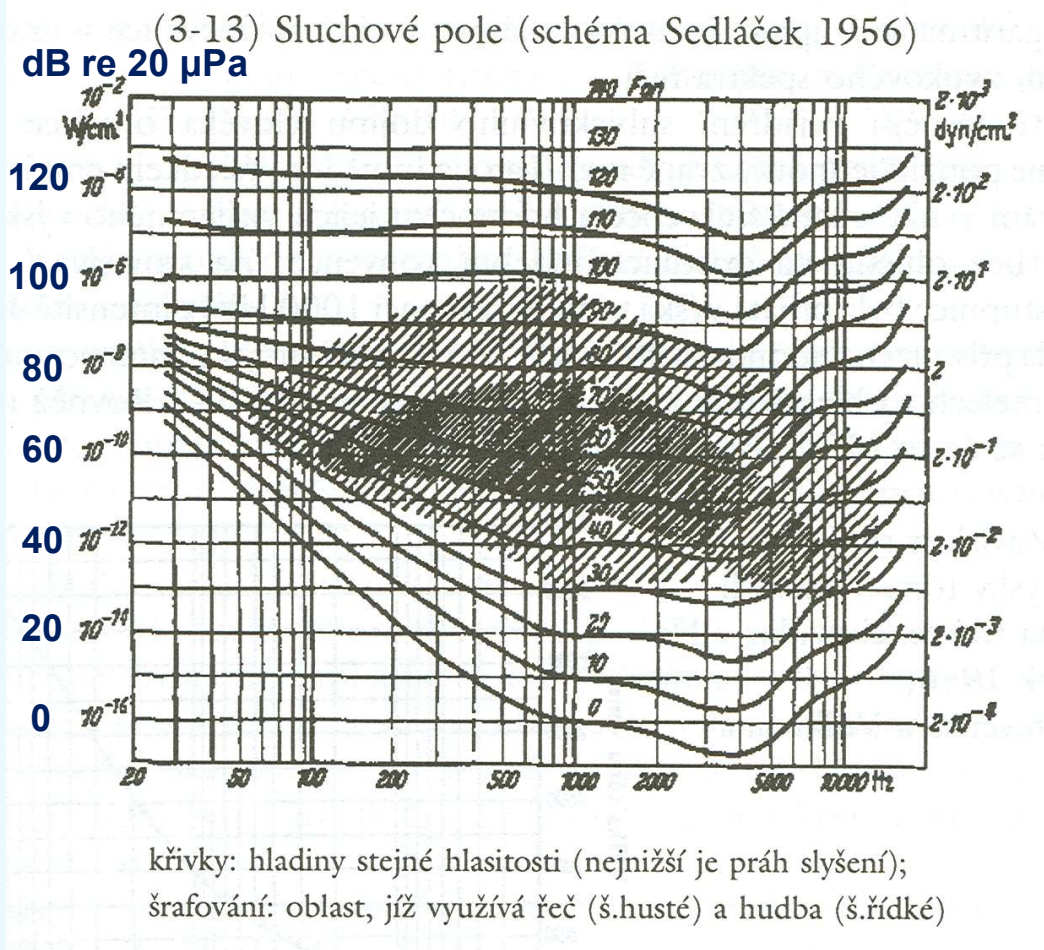
Hlasitost tónu měří subjektivní vjem síly zvuku.

Jednotkou hladiny hlasitosti je **fon** [Ph].

Na rozdíl od intenzity a akustického tlaku, které jsou objektivními fyzikálními veličinami je hladina hlasitosti veličina subjektivní.

Na frekvenci 1000 Hz je hodnota hladiny hlasitosti ve fonech stejná jako hladina akustického tlaku v dB.

**Hladiny stejné hlasitosti jsou mezinárodně uznávány a standardizovány v mezinárodních normách.**



# EQUAL LOUDNESS CONTOURS

The **equal loudness curves** were derived from the pure (sinusoid) tones of different frequencies which are perceived to be equally loud.

These are used to define the **Loudness Levels**.

The curves were derived from psychoacoustic experiments on large amount of healthy young subjects who compared loudness of tones of various frequencies.

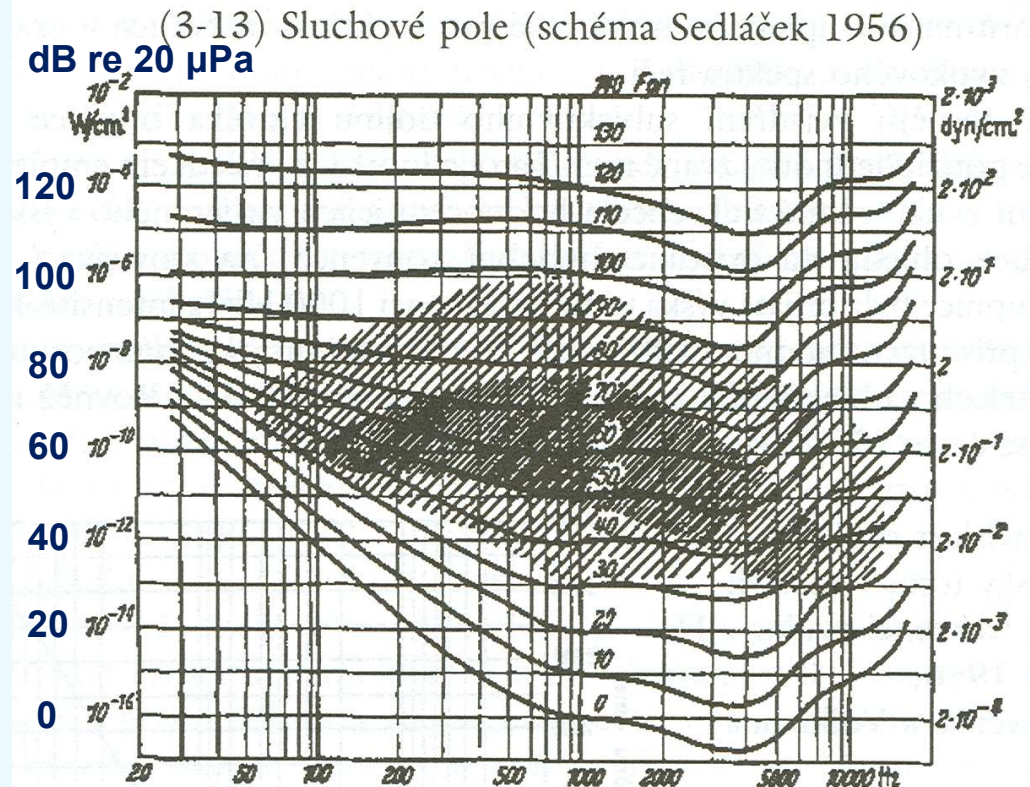
The loudness level measures the subjective perception of the sound intensity.

Unit of the Loudness Level is a **phon** [Ph].

In contrast to Sound Intensity and Sound Pressure which are objective measures, the Loudness Level is a subjective measure.

At the frequency of 1000 Hz the Loudness Level in phons is equal to the Intensity Level in dB.

**The equal loudness curves are internationally standardized.**



křivky: hladiny stejné hlasitosti (nejnižší je práh slyšení);  
šrafování: oblast, jíž využívá řeč (š.husté) a hudba (š.řídké)

# SLUCHOVÉ ÚSTROJÍ

Člení se na 3 části:

- 1) **Vnější** ucho (boltec a zvukovod)
- 2) **Střední** ucho (bubínek, sluchové kůstky,...)
- 3) **Vnitřní** ucho (struktura hlemýždě)

Vnější a střední ucho slouží pro zachycení a vedení zvukových vln.  
Vnitřní ucho zpracovává zvukový signál do podoby sluchového podnětu.

Předěl mezi vnějším a středním uchem tvoří **bubínek**.

Předěl mezi středním a vnitřním uchem tvoří **oválné** a **okrouhlé** okénko.

# THE HEARING ORGAN

It is divided to 3 parts:

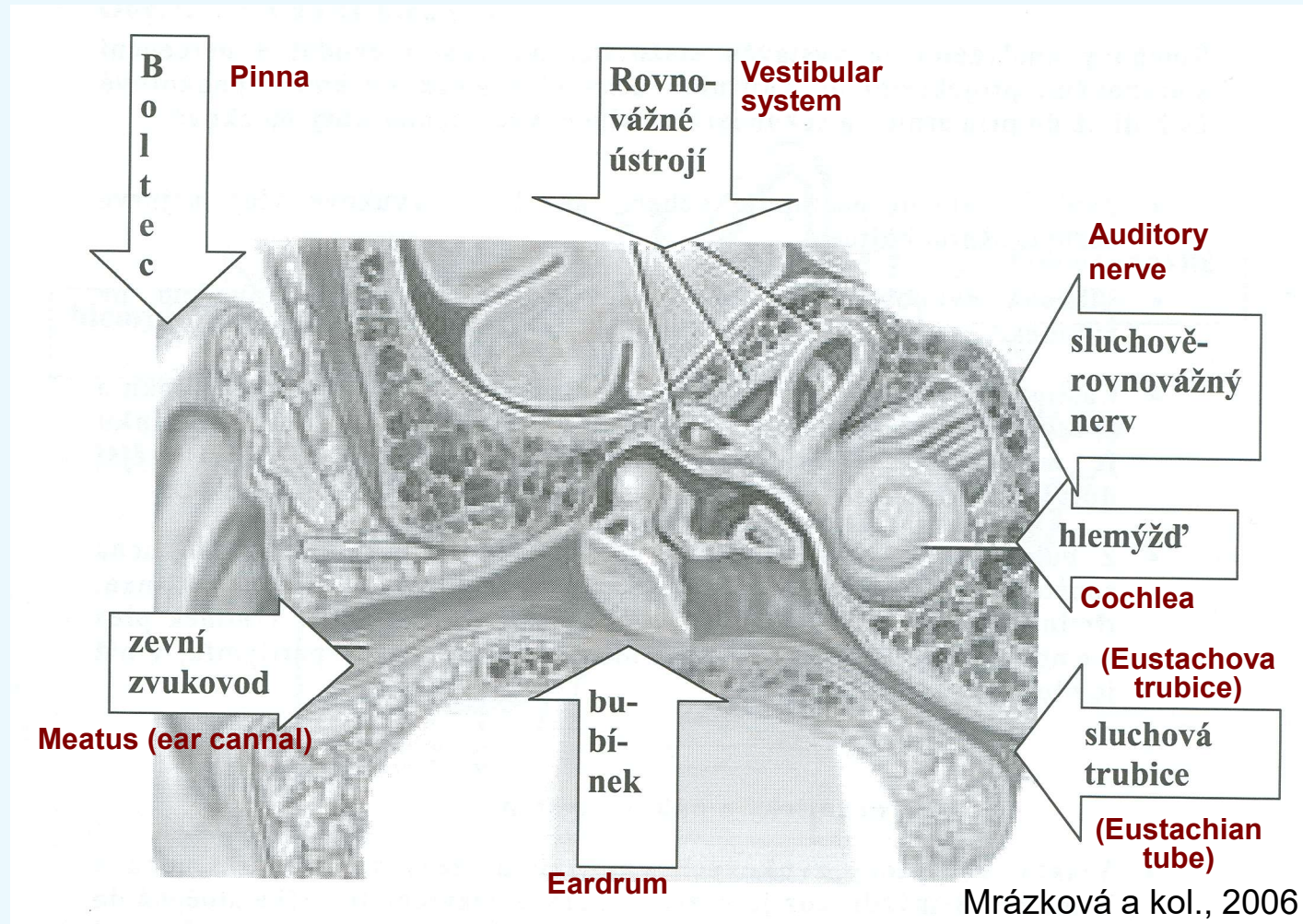
- 1) **Outer** Ear (pinna [boltec] and meatus [zvukovod])
- 2) **Middle** Ear (ear drum [bubínek], ear bones [sluchové kůstky],...)
- 3) **Inner** Ear (labyrinth, cochlea [hlemýžd'])

The outer and middle ear serve to capture and transmit the sound waves. The inner ear converts the sound signal to the neural signals that go to the brain.

The boundary between the outer and middle ear is created by the **ear drum**.

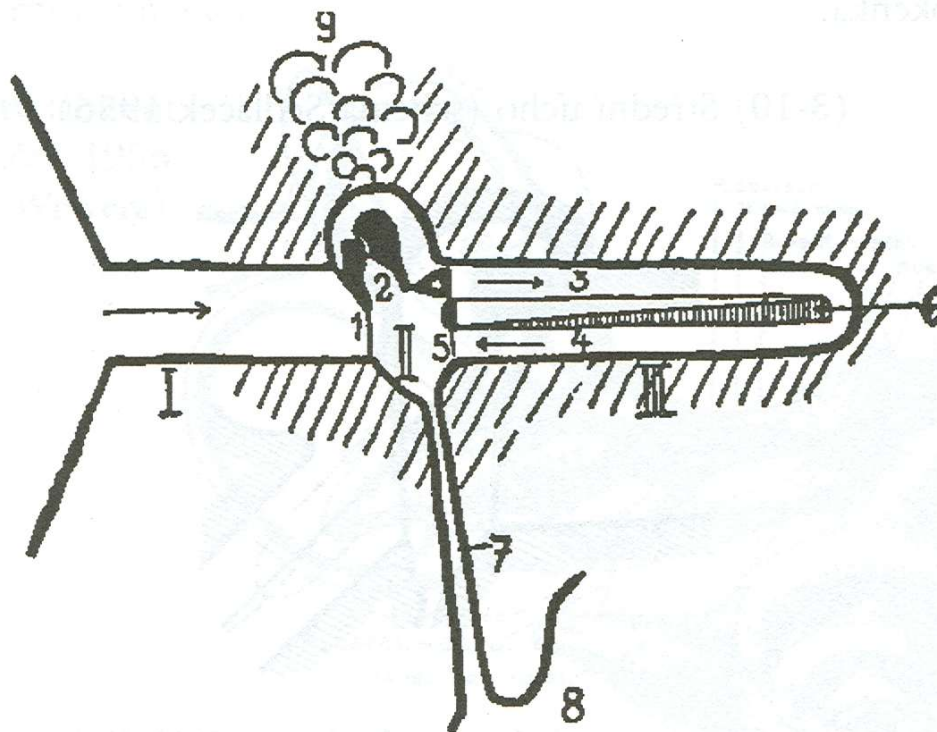
The boundary between the middle and inner ear is created by the **oval** and **round** windows.

# SLUCHOVÉ ÚSTROJÍ / THE HEARING ORGAN



# SLUCHOVÉ ÚSTROJÍ – SCHÉMA

(3-9) Schéma činnosti tří částí sluchového ústrojí (Hála-Sovák 1962)



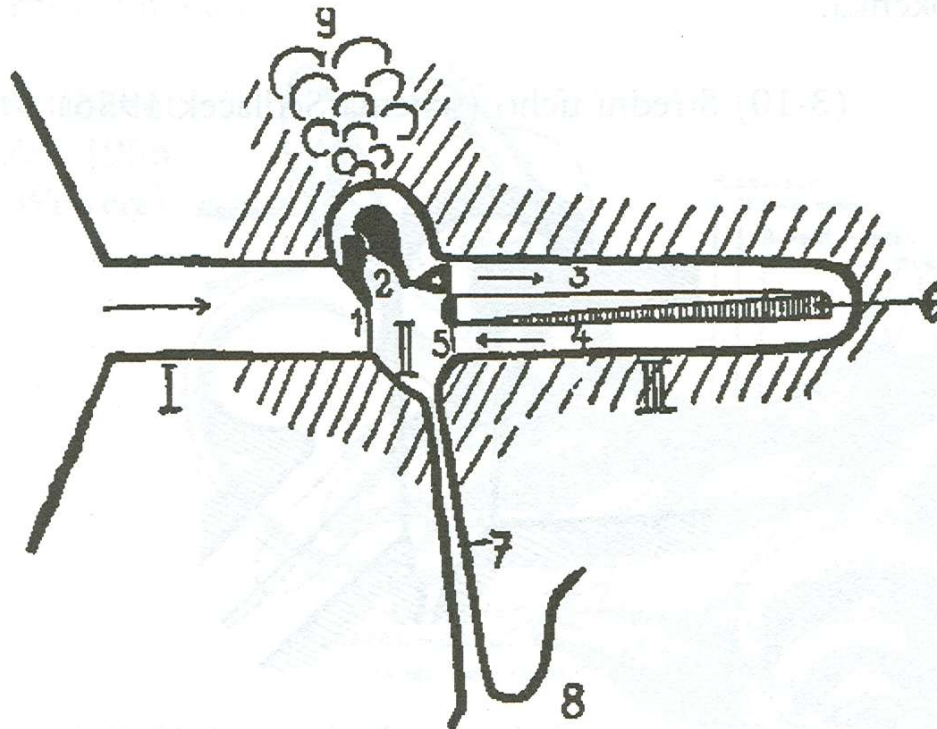
Palková 1994, str. 91

I. Zevní ucho: přívod zvuku; II. střední ucho: převod zvuku, postup zvukových vln řetězem kůstek;  
III. vnitřní ucho: přeměna zvukové energie v energii nervovou;

1-bubínek, 2-sluchové kůstky, 3-scala vestibuli, 4-scala tympani, 5-okrouhlé okénko, 6-blanité hlemýžď a basilární membrána (závit hlemýžďe je ve schématu rozvinut), 7-Eustachova trubice, 8-nosohltan, 9-sklípky v kosti spánkové

# THE HEARING ORGAN - SCHEMATIC

(3-9) Schéma činnosti tří částí sluchového ústrojí (Hála-Sovák 1962)

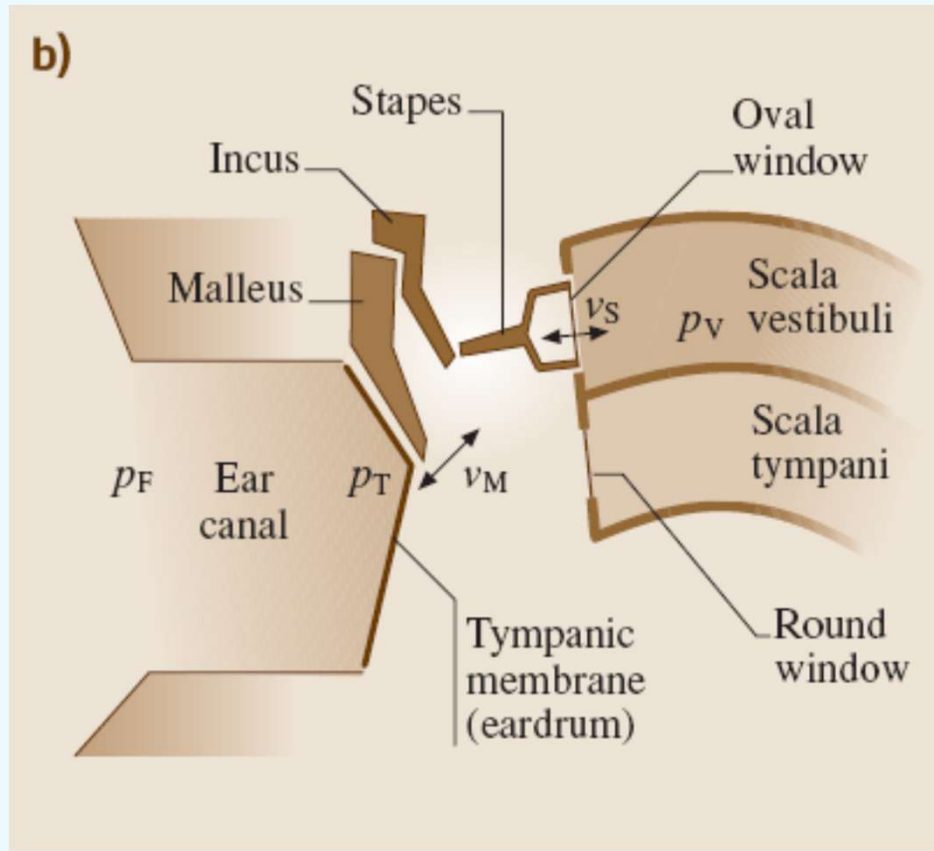


Palková 1994, str. 91

**I. Outer ear** – sound inlet, **II. Middle ear** – sound transfer through the system of ear bones, **III. Inner ear** – conversion of the sound energy into neural energy

1 – ear drum, 2 – ear bones, 3 – scala vestibuli, 4 – scala tympani, 5 – round window, 6 – membranous cochlea and basilar membrane (the cochlea is uncoiled here), 7 – Eustachian tube, 8 – nasopharynx, 9 – sinuses in the temporal bone

# EAR STRUCTURE - SCHEMATIC



$p_F$  = sound pressure of external sound field

$p_T$  = sound pressure at the ear drum

$v_M$  = vibration velocity of the malleus

$v_S$  = vibration velocity of the stapes

$p_V$  = sound pressure in the scala vestibuli (fluid)

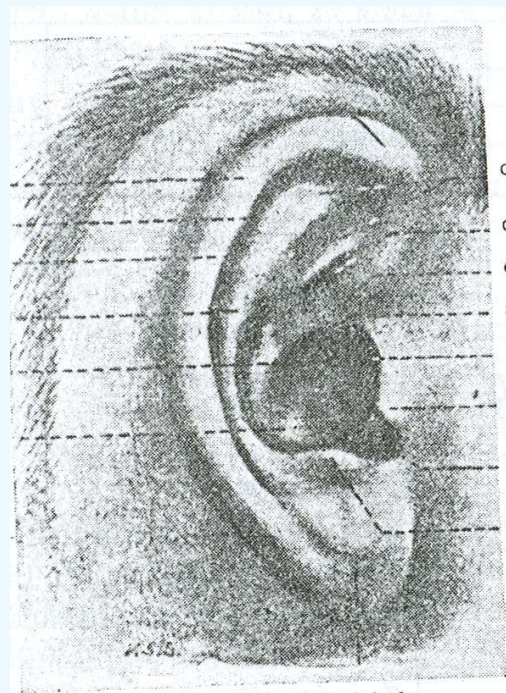
Fig. 12-1: E. D. Young. Physiological acoustics. In: Springer handbook of acoustics, edited by T. D. Rossing, New York, NY: Springer, 2007, p. 429-458.

# VNĚJŠÍ UCHO

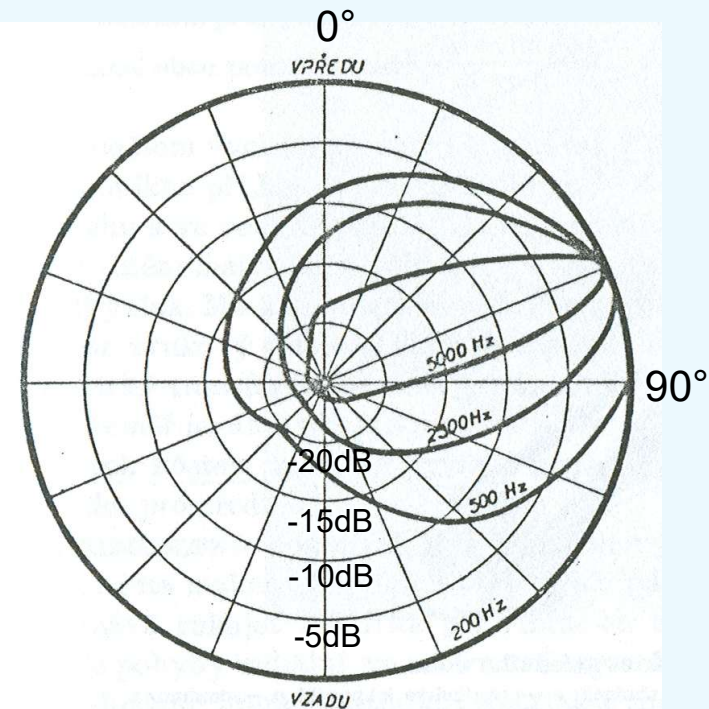
Vnější ucho tvoří boltec a zvukovod. Zachycuje zvukové vlny a vede je k membráně bubínku. Tvarování boltce má směrový účinek a částečně se podílí na tom, že si uvědomujeme směr, odkud zvukové vlnění přichází.

Zvukovod je dlouhý 2-3 cm a uplatňuje se také jako rezonátor.

(Cvičení: jakou rezonanční frekvenci lze očekávat od zvukovodu, uvažujeme-li, že se jedná o polouzavřenou trubici?)



Obr. 34. Konfigurace boltce  
(podle Přecechtěla).



Obr. 35. Směrový účinek ucha.

Diagram znázorňuje, jak ucho (pravé) zachycuje tóny různých frekvencí z různých směrů. Do 200 Hz není směrový účinek, při vyšších frekvencích je optimální směr se strany a poněkud zepředu. (Podle Trögera.)

# OUTER EAR

Includes the pinna and the ear canal. It captures the sound waves and leads them to the eardrum membrane.

The shape of the pinna has a directional effect and contributes partially to the fact that we can recognize the direction from which the sound comes.

The ear canal is 2-3 cm long and works also as a resonator.

(Exercise: at what frequency can the resonances of the ear canal be expected? Take into account that it is a half closed tube, similarly to a vocal tract)



Fig.34: Pinna shape

Sedláček, 1956, pp. 77-8

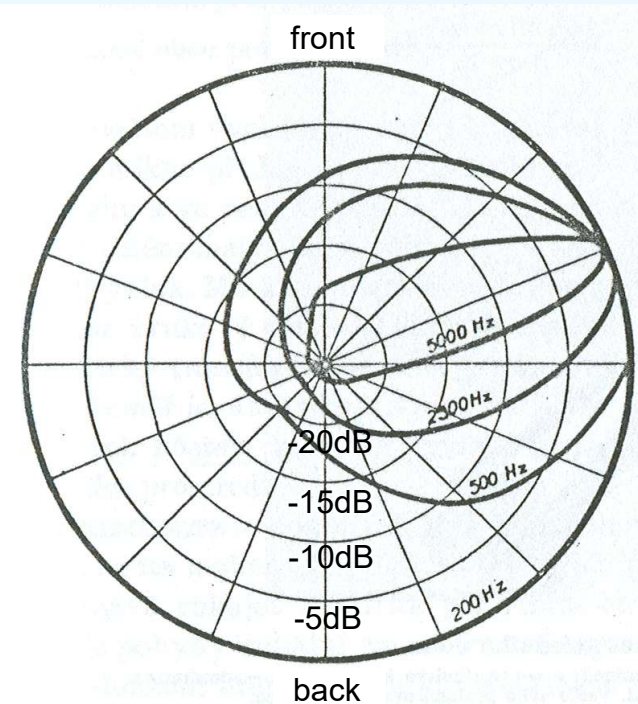
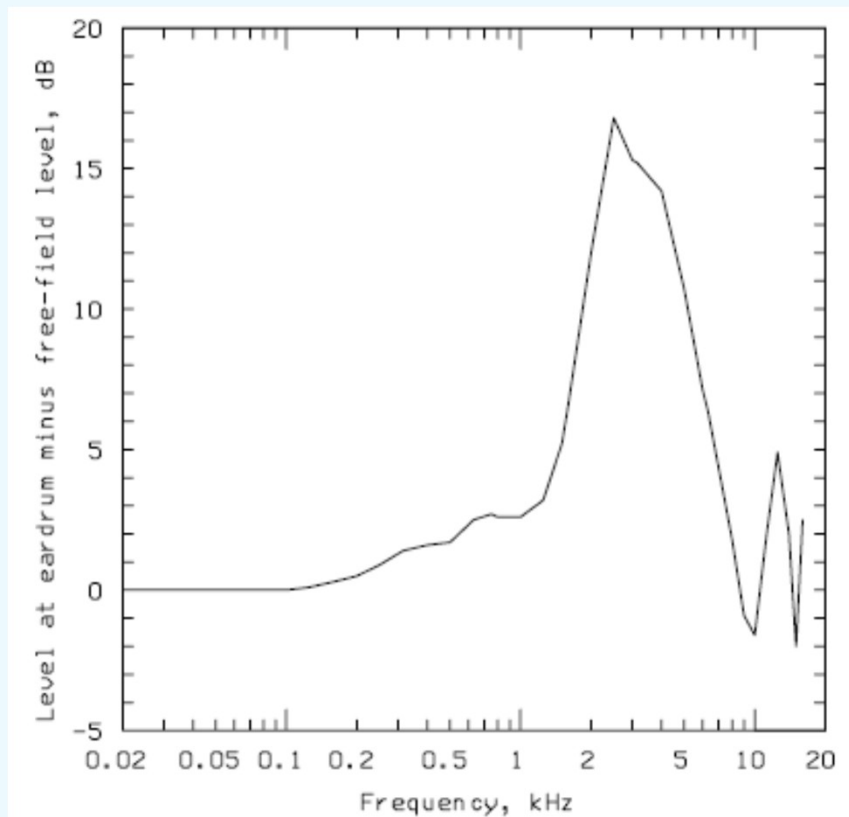


Fig.35: Ear directionality. The diagram shows how the right ear captures tones of different frequencies from different directions, Below 200 Hz there is no directional effect, at higher frequencies, the optimal most sensitive direction is from the side, slightly from the front.

# REZONANCE ZVUKOVODU

## – RESONANCE OF THE OUTER EAR CANAL



ANSI S3.4-2007 American National Standard Procedure for the Computation of Loudness of Steady Sounds, Melville, NY: Acoustical Society of America, 2007.

Free-field to eardrum transfer function:

Measured as the ratio between the acoustic pressure at the ear drum and the acoustic pressure of the external sound field.

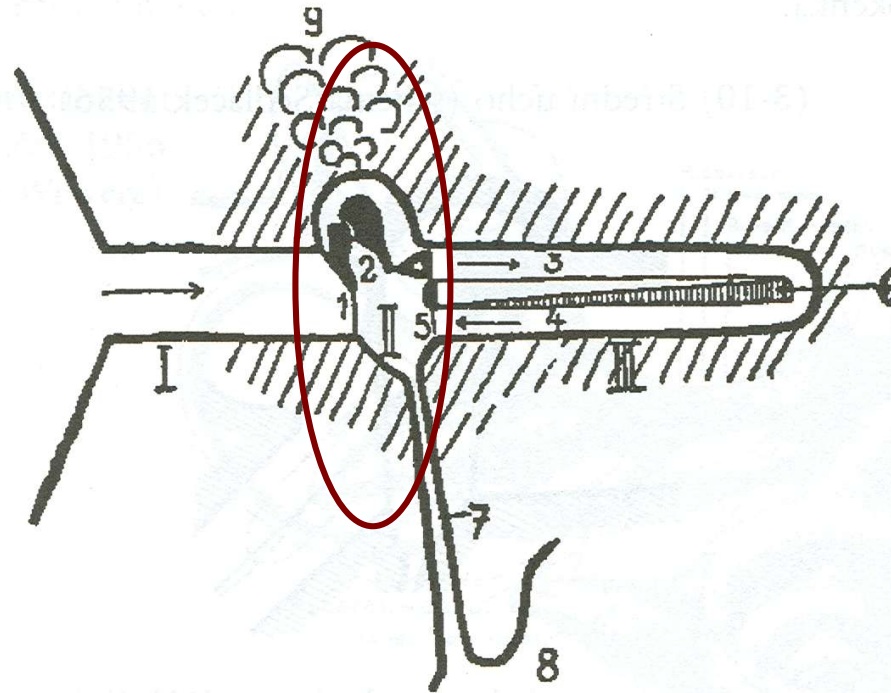
$$R = p_T / p_F$$

Shows a broad resonance peak between 2-5 kHz.

For most frequencies the  $p_T$  is higher than  $p_F$ .

# STŘEDNÍ UCHO / MIDDLE EAR

(3-9) Schéma činnosti tří částí sluchového ústrojí (Hála-Sovák 1962)



Palková 1994, str. 91

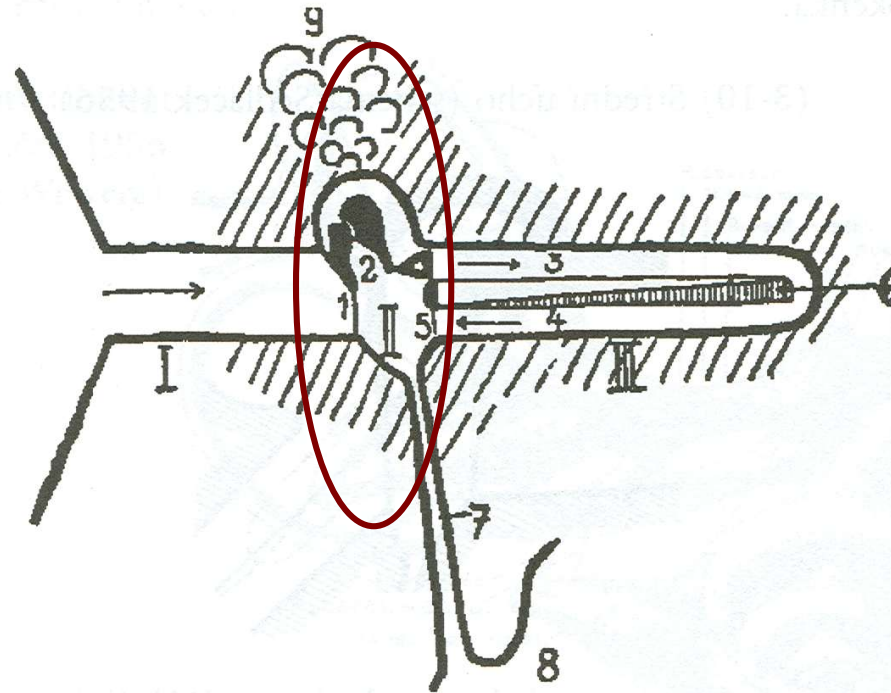
## I. Outer ear, II. Middle ear, III. Inner ear

I. Zevní ucho: přívod zvuku; II. střední ucho: převod zvuku, postup zvukových vln řetězem kůstek;  
III. vnitřní ucho: přeměna zvukové energie v energii nervovou;

1-bubínek, 2-sluchové kůstky, 3-scala vestibuli, 4-scala tympani, 5-okrouhlé okénko, 6-blanitý hlemýžď a basilární membrána (závit hlemýžďe je ve schématu rozvinut), 7-Eustachova trubice, 8-nosohltan, 9-sklípky v kosti spánkové

# STŘEDNÍ UCHO / MIDDLE EAR

(3-9) Schéma činnosti tří částí sluchového ústrojí (Hála-Sovák 1962)



Palková 1994, str. 91

**I. Outer ear, II. Middle ear, III. Inner ear**

**I. Outer ear** – sound inlet, **II. Middle ear** – sound transfer through the system of ear bones, **III. Inner ear** – conversion of the sound energy into neural energy

1 – ear drum, 2 – ear bones, 3 – scala vestibuli, 4 – scala tympani, 5 – round window, 6 – membranous cochlea and basilar membrane (the cochlea is uncoiled here), 7 – Eustachian tube, 8 – nasopharynx, 9 – sinuses in the temporal bone

# STŘEDNÍ UCHO

- štěrbinovitá dutina mezi uchem vnějším a vnitřním.
- vyplněna vzduchem a vpředu je Eustachovou trubicí spojena s nosohltanem. Eustachova trubice vyrovnává tlak vzduchu v bubínkové dutině přes tlak v nosohltanu s tlakem vnějšího prostředí. (Běžně je uzavřena – ochrana proti infekci. Otevírá se např. při žvýkání a zívání).
- na straně zvukovodu tvoří její stěnu bubínek – kónická membrána vtažená směrem do středního ucha.
- na druhém konci bubínkové dutiny se v kostěné stěně labyrintu nacházejí dvě okénka krytá pružnou blankou: horní oválné a spodní okrouhlé.
- uvnitř dutiny je řetěz tří středoušních kůstek, od bubínku v pořadí kladívko, kovádlínka a třmínek. Tyto kůstky jsou pevně spojené a při výchýlení působí jako jednotná páka.

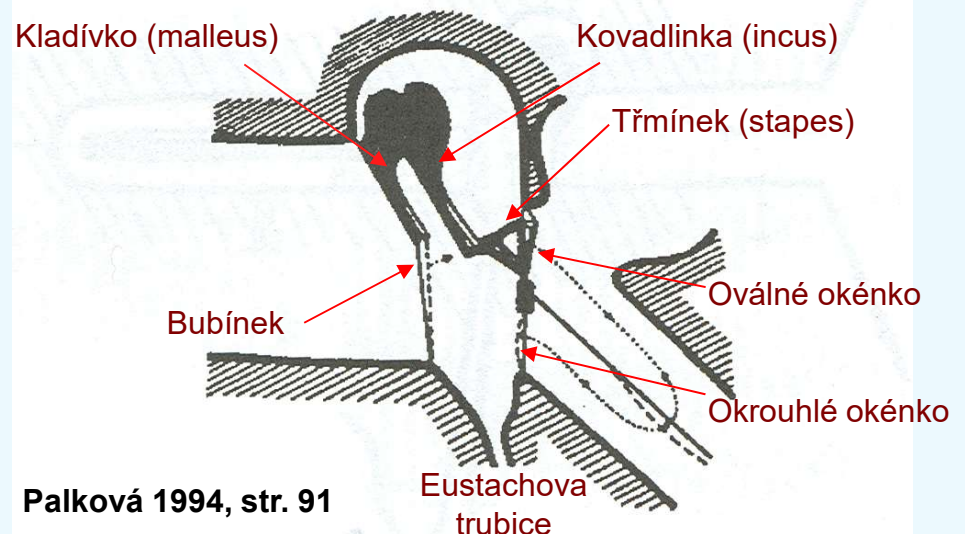
Kladívko je upevněno k bubínku a třmínek je plošně upevněn k oválnému okénku.

Na kůstky se upínají dva středoušní svaly, které umožňují **snížit citlivost sluchu** při vysokých hladinách zvuku :

*M.tensor tympani* – napínač bubínku, táhne bubínek směrem dovnitř a zvyšuje jeho napětí. Kontrahuje se kolem 110 dB, stah je však jen krátký.

*M.Stapedius* – třmínkový sval - přes krátkou šlachu se upíná na krček třmínku. Stahuje se při zvucích nad 80 dB, zvyšuje tuhost převodního systému, zhoršuje přenos zejména nízkých rekvencí, trvá tak dlouho jako akustický podnět.

(3-10) Střední ucho (schéma Sedláček 1956)



Palková 1994, str. 91

# THE MIDDLE EAR

- In a cavity between the outer and inner ear.
- Filled by air and connected with the nasopharynx via the Eustachian tube. The Eustachian tube equalizes the air pressure in the middle ear with the outside pressure.
- At the side of the outer ear the wall is created by the ear drum [i.e., tympanic membrane] – a conical membrane slightly pulled towards the middle ear.
- As the other side, in the bony wall of the labyrinth, there are two windows covered by elastic membranes: upper oval window and the lower round window.
- Inside the cavity there is a chain of 3 bones: malleus [kladívko], incus [kovadlinka] and stapes [třmínek]. These bones are firmly connected and when displaced they act together as a single lever [páka].

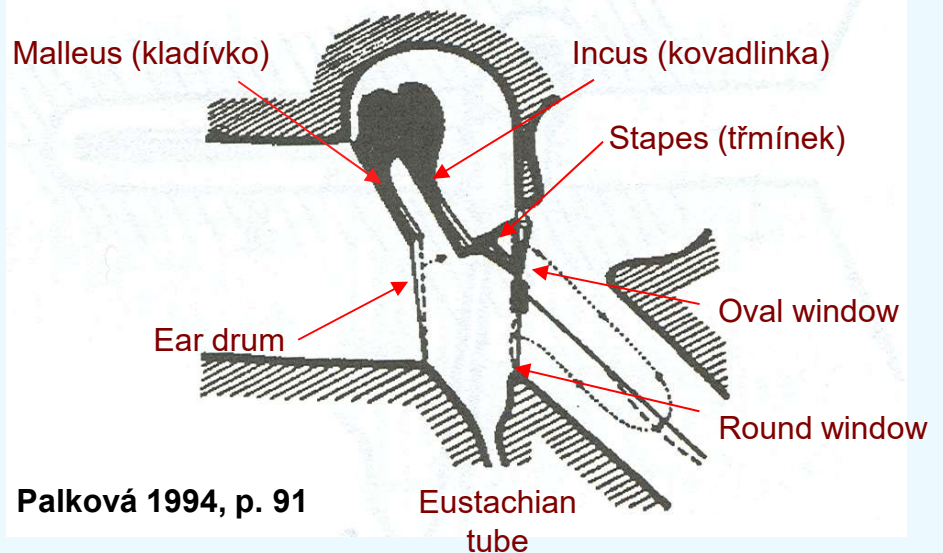
The malleus is fixed to the ear drum and the stapes is fixed to the oval window.

There are **two middle-ear muscles** which are fixed to the middle ear bones. These reduce the sensitivity of the hearing at high sound levels :

*M.tensor tympani* [napínač bubínku] – it tenses the ear drum by pulling it inside the middle ear. It is activated round the levels of 110 dB, the contraction is only short, however.

*M.Stapedius* [třmínkový sval] – it is attached to the stapes via a short tendon. It contracts during sounds above 80 dB, increases the stiffness of the middle ear transmission apparatus, decreases the transmission of low frequencies and lasts for the duration of the sound stimulus.13

(3-10) Střední ucho (schéma Sedláček 1956)



Palková 1994, p. 91

# STŘEDNÍ UCHO

Účelem středního ucha je přenést vibrace vzduchu ve vnějším uchu ( $p_T$ ) na vibrace tekutiny ve vnitřním uchu ( $p_V$ ).

Zvuková vlna ve vzduchu má velkou výchylku a malý tlak, zatímco v tekutině má malou výchylku a velký tlak.

Má-li se přenos ze vzduchu do tekutiny dít beze ztrát energie, je nutno zvětšit tlak na úkor výchylky.

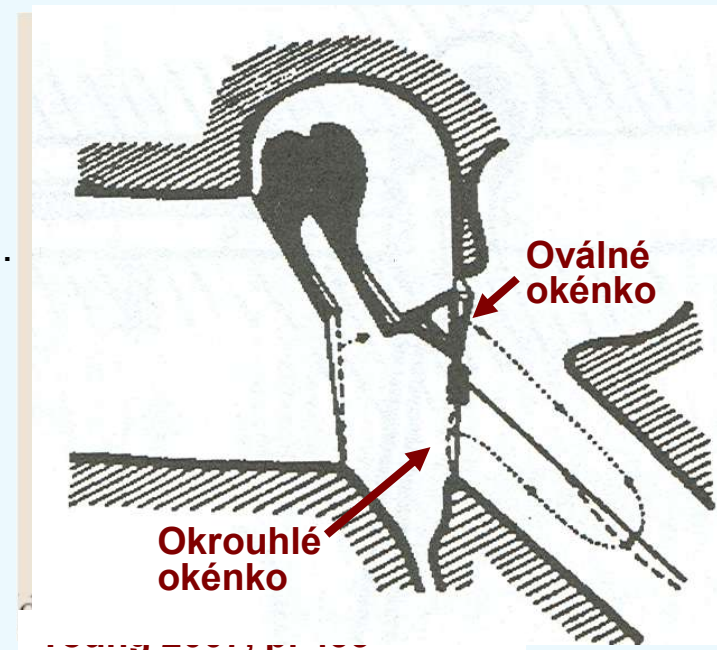
System kůstek plní tuto funkci (akustický transformátor) – plocha ploténky třmínku (oválného okénka,  $A_{OV}$ ) je značně menší než plocha bubínku ( $A_{TM}$ ) čímž umožní dosáhnout větší tlak. [pressure is increased by the ratio  $p_T/p_V = A_{TM}/A_{OV}$ ]

Zároveň je délka páky kovádlinky  $L_I$  menší než délka páky kladívka  $L_M$ , což také umožňuje zvětšit tlak. [pressure is increased by the ratio  $L_M/L_I$ ]

Při plném porušení převodní funkce kůstek se zvýší práh sluchu přibližně o 30 dB.

Plocha třmínku vychyluje oválné okénko a tím stlačí tekutinu vnitřního ucha – perilymfu.

Tlak v perilymfě se vyrovnává přes okrouhlé okénko jeho vychýlením na opačnou stranu oproti oválnému okénku.



# MIDDLE EAR

The task of the middle ear is to transfer the vibrations of the air at the ear drum ( $p_T$ ) to the vibrations of the fluid in the inner ear ( $p_V$ ).

The sound wave in the ear has a large particle velocity and small pressure, whereas in the fluid there is small particle velocity and large pressure.

To accomplish the transfer without energy losses the pressure needs to be increased at the expenses of velocity (i.e. displacement).

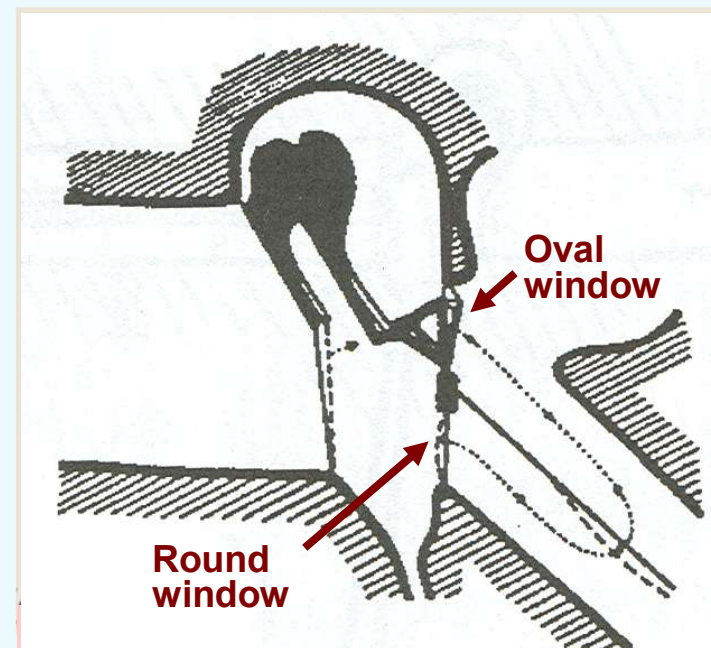
The middle ear bones fulfill this function (acoustic transformer) – the **area of the incus (oval window,  $A_{OW}$ ) is much smaller than of the ear drum ( $A_{TM}$ )** allowing achieving larger pressure. [Pressure is increased by the ratio  $p_T/p_V = A_{TM}/A_{OV}$ ]

Furthermore **the lever of the incus  $L_I$  is smaller than that of the malleus  $L_M$** : it decreases the displacement and increases pressure. [pressure is increased by the ratio  $L_M/L_I$ ]

When the transfer function of the bones is damaged the hearing threshold increases by about **30 dB**.

The area of the stapes displaces the oval window and compresses the fluid of the inner ear – the perilymph.

The pressure of the perilymph is equalized through the round window by its displacement in an opposite direction than the oval window.



# VNITŘNÍ UCHO

Vnitřní ucho (také nazýváno labyrint) je uloženo ve skalní kosti.

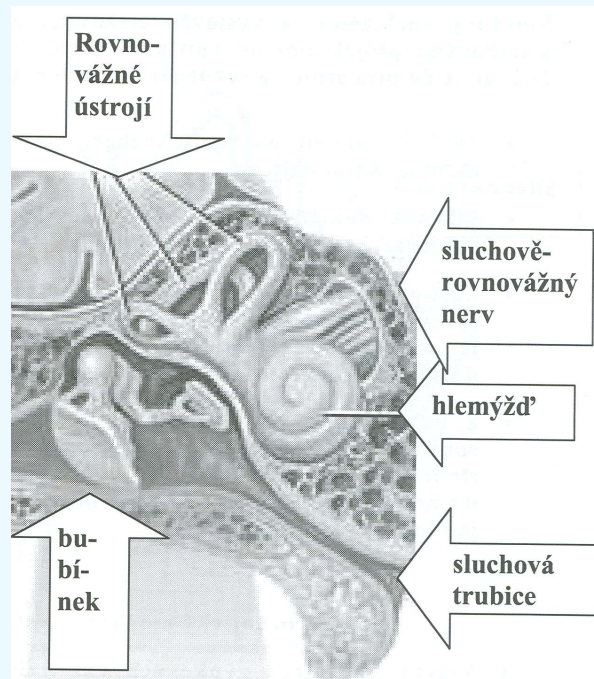
Obsahuje 1) **ústrojí sluchové – hlemýžď (cochlea)** a 2) **rovnovážné ústrojí (vestibulární aparát)**.

**Sluchové ústrojí:** Hlemýžď přenáší tlak z oválného okénka na tekutinu (perilymfu), která jej dále vede prostorem scala vestibuli („sv“) k vrcholu hlemýždě (helikotrema) a poté prostorem scala tympani („st“) zpět k okrouhlému okénku.

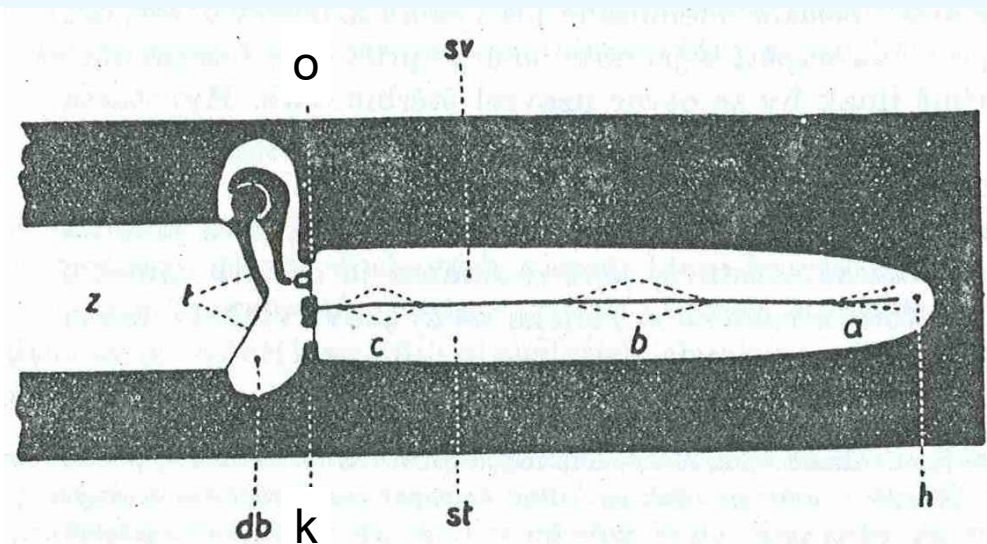
Kmity tekutiny rozkmitávají basilární membránu, na které jsou umístěny vláskové buňky (hair cells).

Vláskové buňky jsou vlastními receptory zvuku, které převádějí mechanické kmity na nervové impulsy.

Nervové impulsy jsou vedeny sluchovým nervem do mozku.



Mrázková a kol., 2006



Obr. 53. Schema kmitání basilární membrány podle teorií vlnových. Z — zvukovod, t — bubínek, db — dutina bubínková, k — kulaté okénko, o — oválné okénko, sv — scala vestibuli, st — scala tympani, a — kmitání basilární membrány při tónech hlubokých, b — při tónech středních, c — při tónech vysokých, h — helicotrema.

Sedláček, 1956, str. 108

# THE INNER EAR

The inner ear (also called labyrinth) is placed in a hard bone of the skull (os petrosum –[kost skalní]).

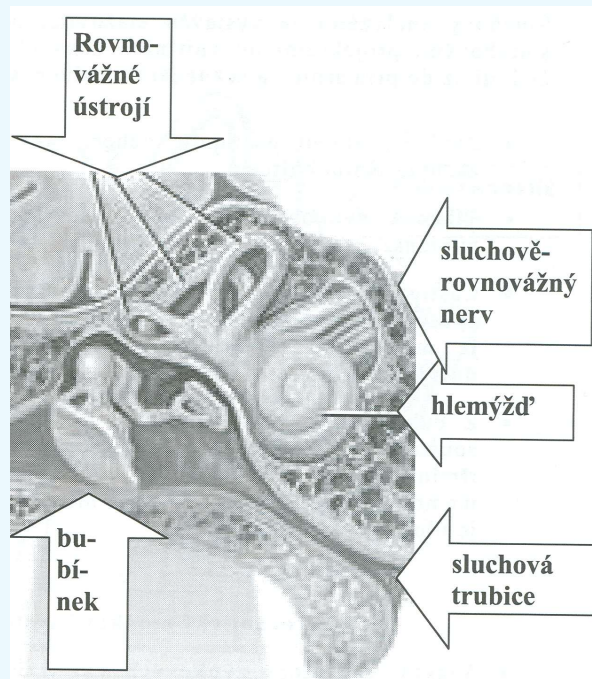
It contains 1) **the vestibular apparatus** (responsible for balance) and 2) **the hearing apparatus** – cochlea (hlemýžď).

**Hearing Apparatus:** In cochlea the pressure from the oval window is transferred to the fluid (perilymph), which transfers the pressure further through the space of scala vestibuli („sv“) to the apex of cochlea (helicotrema) and then through the space of scala tympani („st“) back to the round window.

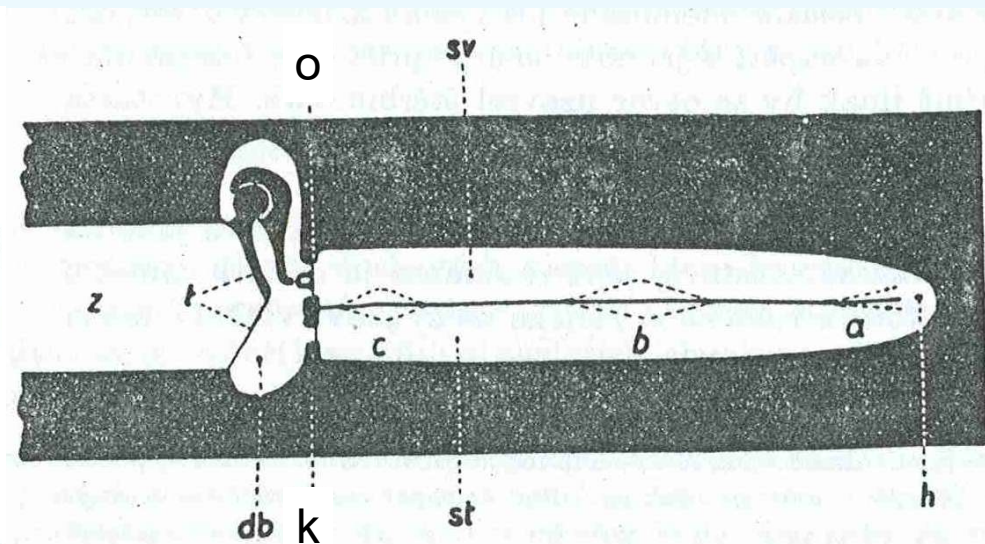
The fluid vibrations cause the basilar membrane to vibrate. Here the hair cells are located.

The (inner) hair cells are the receptors of sound, that convert the mechanical vibrations to nerve impulses.

The nerve impulses are transferred via the auditory nerve to the brain.



Mrázková a kol., 2006



Obr. 53. Schema kmitání basiální membrány podle teorii vlnových.  
Z — zvukovod, t — bubínek, db — dutina bubínková, k — kulaté okénko, o — oválné okénko, sv — scala vestibuli, st — scala tympani, a — kmitání basiální membrány při tónech hlubokých, b — při tónech středních, c — při tónech vysokých, h — helicotrema.

Sedláček, 1956, str. 108

# **VNITŘNÍ UCHO**

**1) SLUCHOVÉ ÚSTROJÍ: Hlemýžd' (cochlea)**

# **INNER EAR**

## **1) HEARING APPARATUS: Cochlea**

## Snímek 43

---

**pRJŠPeP1**

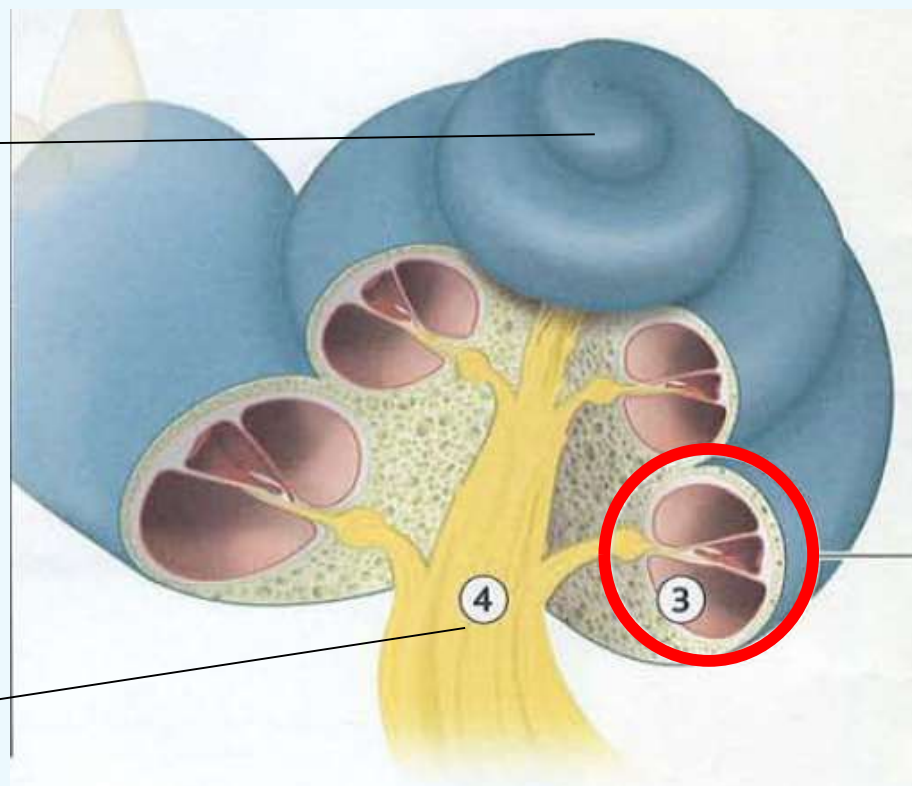
prof. RNDr. Jan Švec, Ph.D. et Ph.D.; 15.04.2026

# VNITŘNÍ UCHO – hlemýžď (cochlea)

Hlemýžď (cochlea) je kanálek stočený do tvaru prostorové spirály se 2 3/4 závití.  
Je membránami rozdělen do 3. částí:

Špatně nakresleno –  
(příliš mnoho závitů)

Sluchový nerv

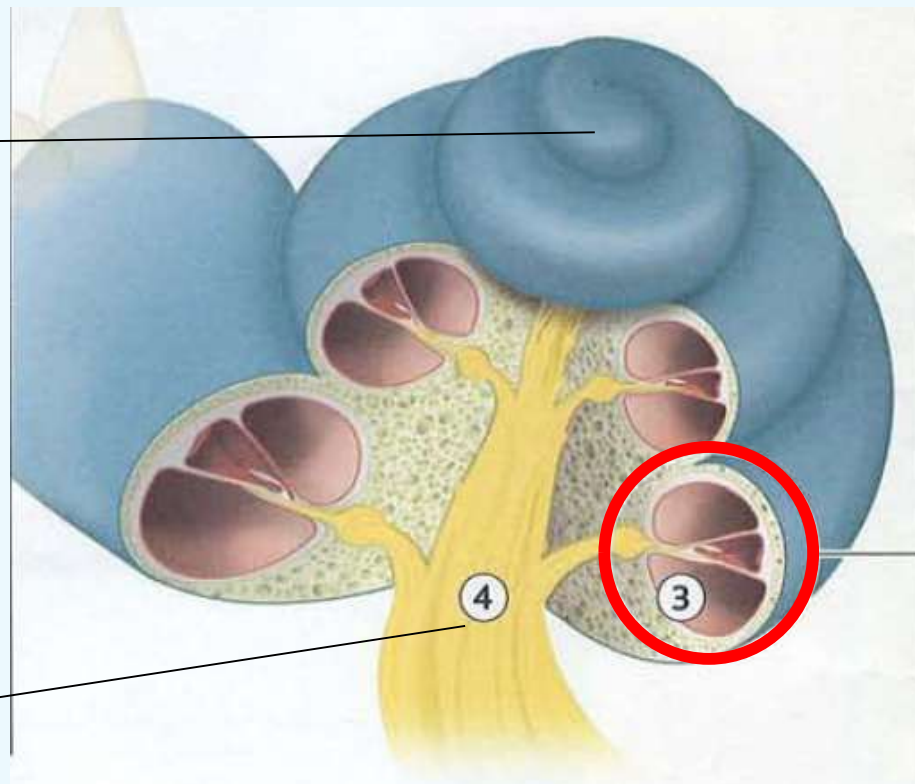


# THE INNER EAR – cross-section of the cochlea

Cochlea is a snail-like cannal folded into a shape of a spiral with 2 3/4 turns.  
It is divided by membranes to 3 parts:

Wrongly drawn – (too many coils)

Auditory nerve



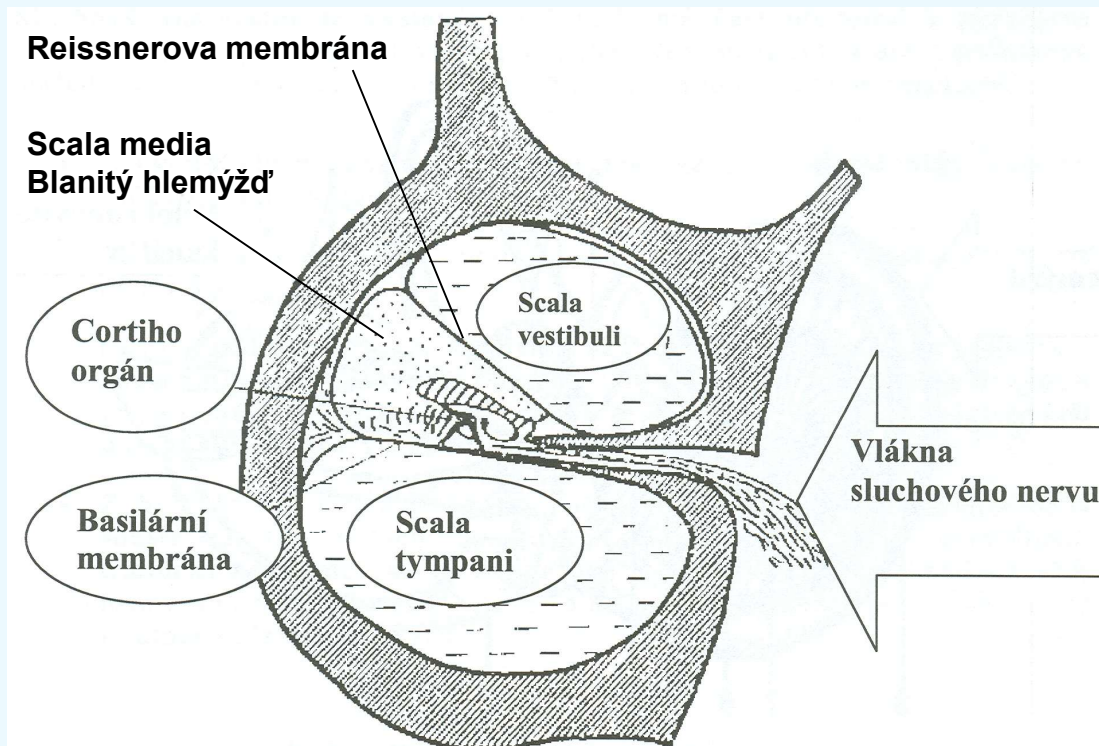
# VNITŘNÍ UCHO – hlemýžď (cochlea)

Hlemýžď (cochlea) je kanálek stočený do tvaru prostorové spirály se 2 3/4 závitů.

Je membránami rozdělen do 3. částí:

- 1) **Scala vestibuli** – vyplněna tekutinou (perilymfou)
- 2) **Scala tympani** – vyplněna tekutinou (perilymfou)
- 3) **Scala media** - ductus cochlearis, blanitý hlemýžď – vyplněn odlišnou tekutinou (endolymfou). Blanitý hlemýžď je oddělen od SV a ST dvěma membránami:
  - a) **Basilární** membránou
  - b) **Reissnerovou** membránou

V blanitém hlemýždi je umístěn smyslový tzv. **Cortiho orgán**, jehož základní součástí jsou **vláskové buňky**.



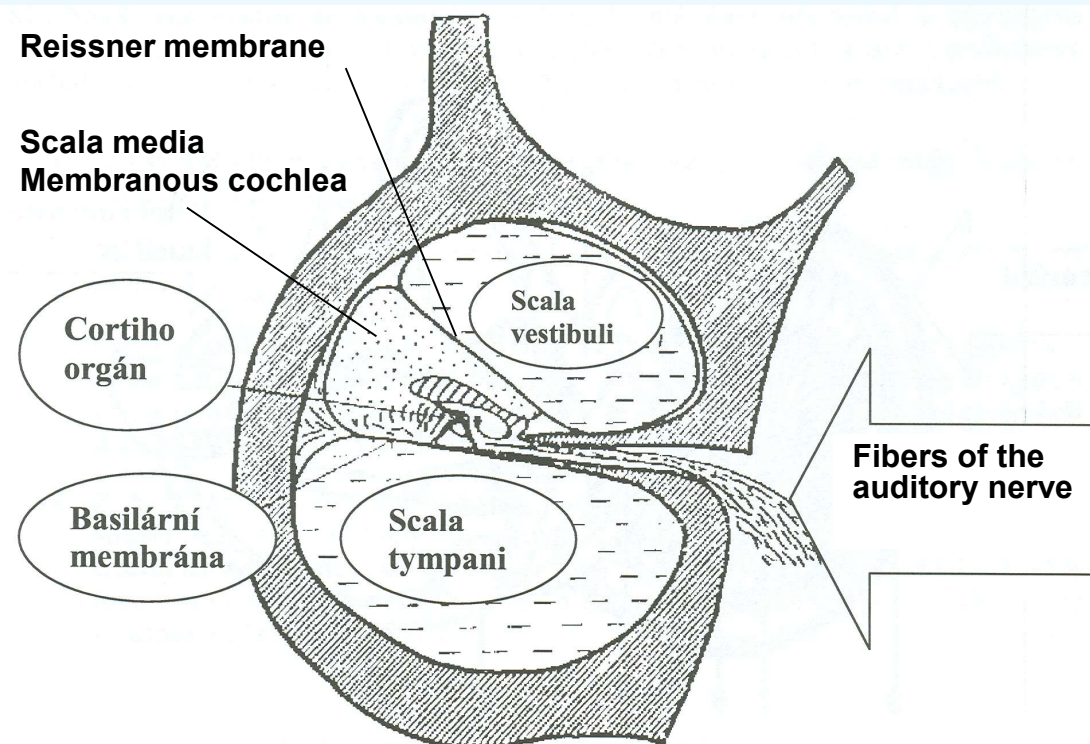
# THE INNER EAR – cross-section of the cochlea

Cochlea is a snail-like canal folded into a shape of a spiral with 2 3/4 turns.

It is divided by membranes to 3 parts:

- 1) **Scala vestibuli** (SV) – filled by a fluid (perilymph)
- 2) **Scala tympani** (ST) – filled by a fluid (perilymph)
- 3) **Scala media** - Ductus cochlearis, the membranous cochlea –filled in by a different fluid (endolymph). The ductus cochlearis is separated from SV and ST by two membranes:
  - a) **Basilar** membrane
  - b) **Reissner** membrane

In the ductus cochlearis there is located the **Organ of Corti**, which is responsible for the sound perception. The basic part of the Organ of Corti are the **hair cells**.

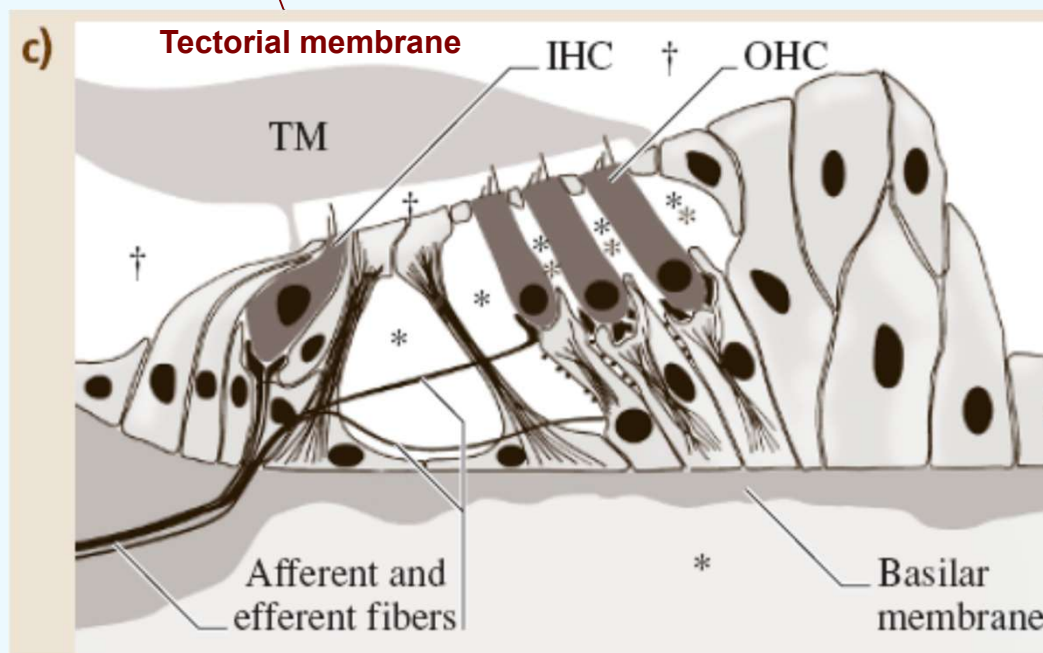


# VNITŘNÍ UCHO – Cortiho ústrojí

Cortiho ústrojí (angl. The Organ of Corti) – stará se o převod zvuku na nervové impulsy.

Hlavní části jsou :

- **Bazilární membrána** (poskytuje oporu Cortiho ústrojí)
- **Vnější vláskové buňky (Outer hair cells) (OHC, 3 řady)**
- **Vnitřní vláskové buňky (Inner hair cells) (IHC, 1 řada)**
- **Tektoriální membrána (Tectorial membrane)** (dotýká se shora vlásků vláskových buněk)
- **Nervová vlákna** napojující se na vláskové buňky



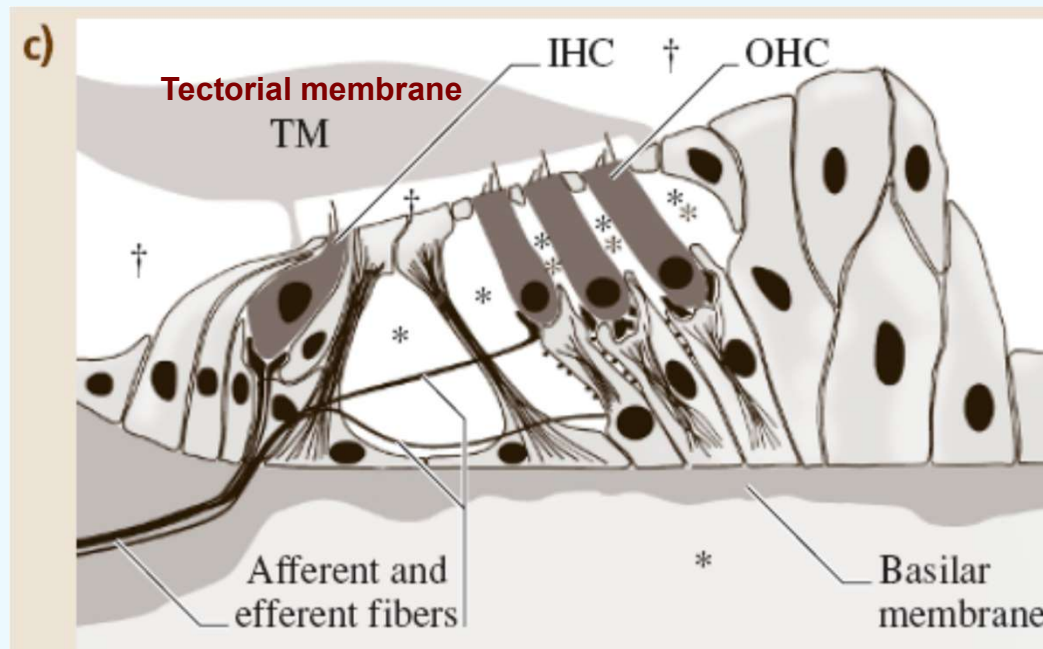
Young 2007, p.435

# THE INNER EAR – the Organ of Corti

The **Organ of Corti** - responsible for the sound perception.

The main parts are:

- **Basilar membrane** (provides the basis for the Organ of Corti)
- **Outer hair cells** (OHC, 3 rows)
- **Inner hair cells** (IHC, 1 row)
- **Tectorial membrane** (touches the hairs of the hair cells)
- **Nerve fibers** attaching to the hair cells



Young 2007, p.435

# VNITŘNÍ UCHO – Šířka basilární membrány

Basilární membrána je nejužší (kolem 100  $\mu\text{m}$ ) u vstupu (baze) hlemýždě a rozšiřuje se směrem k vrcholu (apex) hlemýždě (ve vrcholu šířka cca 500  $\mu\text{m}$ ).

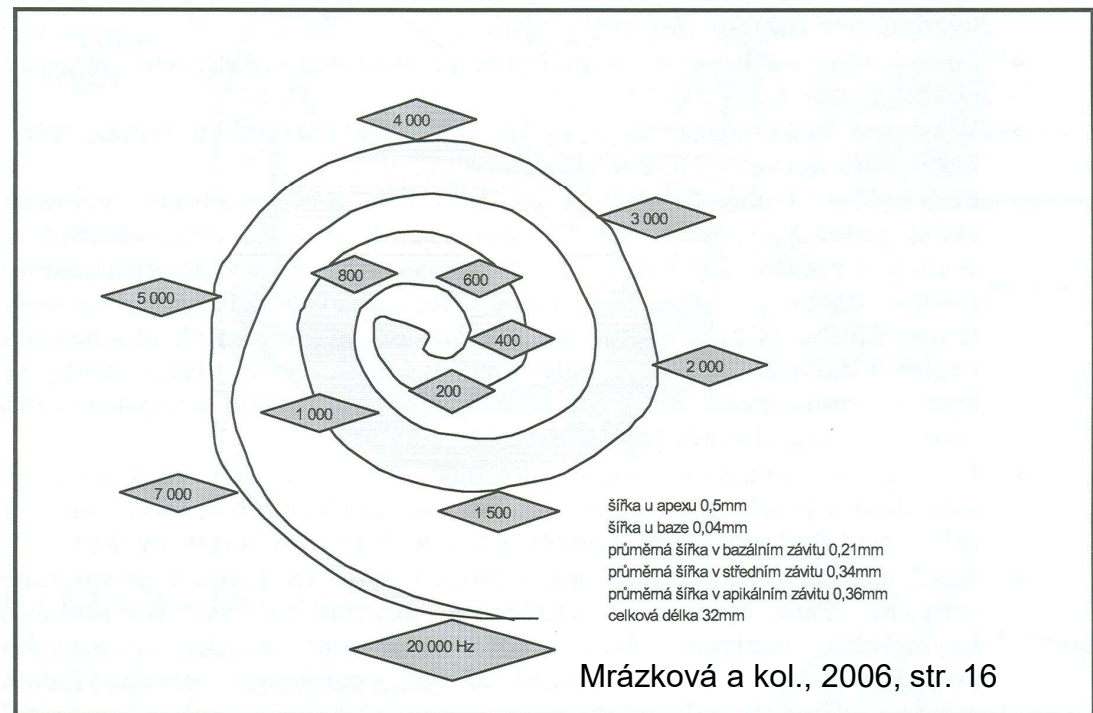
Se šířkou basilární membrány korespondují místa kde jsou registrovány různé frekvence zvuků.

Nejvyšší zvuky (20 000 Hz) jsou registrovány u vstupu do hlemýždě.

Ve vrcholu (apex) hlemýždě (u helikotremy) jsou registrovány tóny nejhlubší.

Rozprostření tónů o různých frekvencích na různá místa basilární membrány a potažmo na různá vlákna sluchového nervu se označuje termínem „**místní kódování**“ (angl. „**place coding**“)

**Obr.2.2.4.:** Schéma znázorňuje šířku basilární membrány v celém jejím průběhu. Je velmi jasně znázorněno její postupné rozšiřování směrem k vrcholu hlemýždě. Zároveň jsou vyznačeny přibližné lokalizace maxim amplitud vibrací na bazální membráně při stimulacích různými frekvencemi. Je patrné, že na počátku bazálního závitů je basilární membrána nejužší a nejtuhší, směrem k vrcholu se postupně rozšiřuje a její tuhosti ubývá. Ze schématu je patrné, že v bazálním závitě jsou natěsnány frekvence od 20 000 Hz po 1 500 Hz, ve druhém a vrcholovém závitě se umísťují pouze frekvenční rozpětí mezi 1 500 Hz až 18 Hz.



# THE INNER EAR – Width of the Basilar Membrane

Basilar membrane is the narrowest (c. 100  $\mu\text{m}$ ) at the entrance (basis) of cochlea and gets wider towards the apex (there c. 500  $\mu\text{m}$ ).

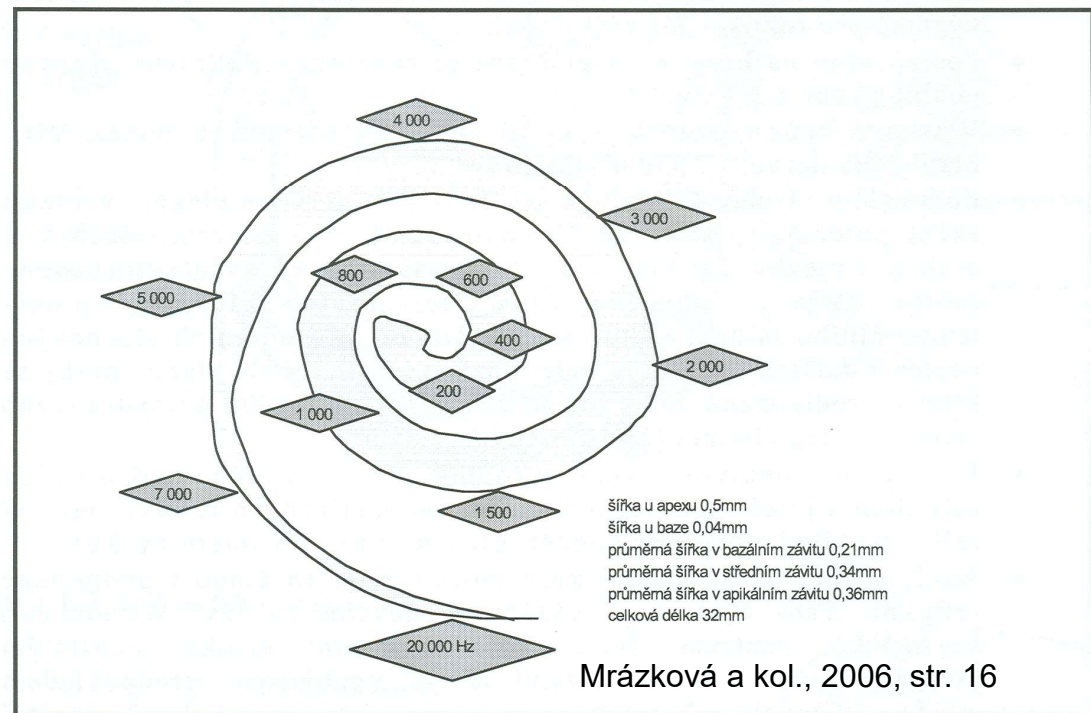
The different widths of the basilar membrane correspond to the places where different sound frequencies are registered.

The highest frequencies (16-20 kHz) are registered at the entrance of the cochlea.

At the apex of the cochlea (near helicotrema) the lowest frequencies are registered.

The separation of tones of different frequencies to different places of the basilar membrane and consequently to different fibers of the auditory nerve is termed the **„place coding“**

Fig. 2.2.4. The scheme shows the width of the basilar membrane along the cochlea. It indicates the increase of the width towards the apex (helicotrema). Als, it shows the approximate localisations of the vibration maxima of the basilar membrane when stimulated by different frequencies.



# VNITŘNÍ UCHO – mechanismus slyšení

Mechanismus slyšení kombinuje dva typy kódování zvuku ve sluchovém orgánu:

1) Prostorové (místní) kódování – hluboké a vysoké tóny se liší tím, že stimulují Cortiho orgán v různých částech hlemýždě. Různé frekvence aktivují různá místa v hlemýždi. Každé frekvenci přísluší určitá nervová vlákna, jimiž se zvuk promítá do centrální nervové soustavy.

→ Frekvence zvuku je „kódována“ tím, kde v uchu (a následně v mozku) dojde k aktivaci.

2) Časové kódování – nervové impulzy v jednotlivých nervových vláknech kódují frekvenci i fázi zvukové vlny. Je také známé jako *fázové kódování* nebo *fázové zamykání* (*phase locking*) a označuje způsob, jakým načasování nervových impulsů odráží frekvenci zvuku. Používá se především pro nižší frekvence (do cca 4–5 kHz u lidí). Centrální nervová soustava ze vzruchů přicházejících jednotlivými nervovými vlákny dokáže rozpoznat konkrétní zvukový signál.

# INNER EAR – the Mechanism of Hearing

The mechanism of hearing combines two types of sound encoding in the auditory system:

1) Spatial (place) coding – low and high tones differ in that they stimulate the organ of Corti in different parts of the cochlea. Different frequencies activate different locations within the cochlea. Each frequency corresponds to specific nerve fibers through which the sound is transmitted to the central nervous system.

→ The frequency of sound is “encoded” by where in the ear (and subsequently in the brain) activation occurs.

2) Temporal coding – nerve impulses in individual nerve fibers encode both the frequency and phase of the sound wave. This is also known as *phase coding* or *phase locking* and refers to the way the timing of neural impulses reflects the frequency of sound. It is primarily used for lower frequencies (up to approximately 4–5 kHz in humans). The central nervous system is able to recognize specific sound signals from the patterns of impulses arriving through individual nerve fibers.

# VNITŘNÍ UCHO – Historie, vývoj poznatků

## Helmholtzova rezonanční teorie (Sedláček, 1956, str.95):

Má největší význam v historii výzkumu o sluchových vjemech.

Uveřejněna v letech 1857-63 v Helmholtzově slavné knize „Die Lehre von den Tonempfindungen“, která dlouho tvořila základ vědomostí o vnímání zvuků.

Spojil známý princip rezonance, Fourierovu poučku, Ohmův zákon o analýze směsi zvuků a podrobné anatomické nálezy Cortiho.

Princip rezonance: Objekty (rezonátory) se nejvíce rozkmitávají když frekvence přicházejících kmitů odpovídá jejich vlastní (rezonanční) frekvenci.

Fourierova poučka – každý složitý zvuk lze rozložit na řadu čistých tónů.

Ohmův zákon – pro slyšení více tónů je rozhodující poměr intenzity jednotlivých složek; fázové poměry lze měnit aniž se změní charakter zvuku.

Helmholtz hledal rezonátory rozmístěné ve sluchovém orgánu – předpokládal, že těmito rezonátory jsou transverzální fibrily basilární membrány, které jsou napnuty zejména v příčném směru. Tyto fibrily se chovají jako řada izolovaných strun naladěných na různé frekvence. Různé naladění strun je dosaženo různou šířkou basilární membrány (délka strun) a různým napětím.

Při zvuku se rozkmitá basilární membrána v příslušném místě a chvění přeneso na Cortiho orgán a vláskové buňky. (Tzn. tato teorie je typickým zastáncem prostorového kódování)

Vstoupí-li do hlemýždě čistý tón, rozechvěje se basilární membrána pouze v jednom místě. (Vysoké tóny se rozechvějí u baze a hluboké u vrcholu hlemýždě)

Vstoupí-li složený tón, rozechvěje se více míst a podle těchto míst se provede frekvenční analýza.

Helmholtzova teorie nevysvětluje všechny jevy, ale její princip – mechanická rezonance v hlemýždi a místní rozvrstvení hlubokých a vysokých tónů platí dodnes.

# THE INNER EAR – History, development of knowledge

## **Helmholtz resonance theory** (Sedláček, 1956, p.95):

This theory is of high importance in the history of research of hearing.

It was published during the years 1857-63 in the famous book of Helmholtz „Die Lehre von den Tonempfindungen“, which has, for long time, provided the basis of knowledge on sound perception.

Helmholtz brought together the resonance principle, Fourier rule, Ohms law on analysis of complex tones and detailed anatomical findings of Corti.

**Resonance principle**: Objects (resonators) vibrate the most when the frequencies of the incoming vibrations are the same as the inner resonance frequency of the objects.

**Fourier rule** – every complex sound can be separated into a series of pure tones.

**Ohms law** – for perception of more pure tones, the relations of their intensities are important; the phase relation changes do not change the perceived sound characteristics.

Helmholtz searched for the resonators in the hearing apparatus – he assumed that these were the transverse fibrils of the basilar membrane, which are tensed in transverse direction. These fibrils would act as a series of isolated strings tuned to different frequencies. The different tuning is achieved due to the different widths of the basilar membrane (string lengths) and via different tension.

During a sound the basilar membrane starts vibrating at the corresponding place and the vibration is transferred to the organ of Corti and to the hair cells. (So this theory is a typical representative for [place coding](#))

When a pure tone enters the cochlea, the basilar membrane will vibrate at only a single place. (The high tones will cause vibration at the basis and the low tones at the apex of the cochlea). When a complex ton enters, the vibration will occur at more places and based on these places a frequency analysis occurs.

The Helmholtz theory does not explain all the phenomena, but the principle – mechanical resonance in the cochlea and spatial organization of the low and high tones – have remained valid.

# VNITŘNÍ UCHO – Historie, vývoj poznatků

## **Békésyho vlnová teorie** (Sedláček, 1956, str.99):

Vychází z experimentálních měření na modelech i preparátech zvířecích a lidských labyrintů.

Publikována od roku 1928 v několika pracích.

Békésy za svůj výzkum obdržel v roce 1961 Nobelovu cenu.

Békésy zjistil, že basilární membrána má jen velmi malé napětí v příčném směru a její elasticita je malá – vyvrátil tak Helmholtzovu teorii izolovaných strun.

Scala vestibuli do níž vstupují zvukové vlny prostřednictvím třmínku, může být považována za trubici s pevnými stěnami, jejíž jedna stěna je poddajná. Touto stěnou je ductus cochlearis (blanitý hlemýžď).

Po této stěně se šíří tlaková vlna jejíž rychlost je značně menší než rychlost šíření zvuku v tekutině.

Békésy zjistil, že tato rychlost je na začátku hlemýžďe asi 30 m/s, při vrcholu sotva 10 m/s. Tak malá rychlost umožňuje vznik rezonance i v malých rozměrech hlemýžďe.

Békésy vyplnil preparát labyrintu tekutinou, v níž byly částice kovu, do kostěného labyrintu vytvořil pozorovací okénka, do nichž zatmelil sklíčka. Pohyby kmitajících částí pak pozoroval a měřil ve stroboskopickém světle.

# THE INNER EAR – History, development of knowledge

## **Wave theory of Békésy** (Sedláček, 1956, p.99):

The theory is based on experimental measurements on models as well as on excised cochleas of animals and humans.

It was published since 1928 in several publications.

In 1961, Békésy has received for his discoveries the Nobel prize.

Békésy found that the transverse tension of the basilar membrane is very low and its elasticity is also low – he has disproved the Helmholtz theory of isolated strings.

Scala vestibuli, through which the sound waves enter the cochlea, can be considered as a tube with rigid walls in which one of the walls is pliable. Ductus cochlearis (membranous cochlea) serves as this pliable wall.

The pressure wave travels along this wall with a speed, which is much smaller than the speed of sound in the fluid.

Békésy found that this speed is at the entrance of the cochlea c. 30 m/s, while at the apex it is only 10 m/s. Such a small speed allows the occurrence of resonances in a relatively small space of the cochlea.

Békésy filled the excised labyrinth with a fluid in which there were metallic particles. He drilled windows in the bone surrounding the labyrinth and covered them with glass to watch the events in the cochlea. He watched the movements of the vibrating metallic particles and measured them in stroboscopic light.

# VNITŘNÍ UCHO – Historie, vývoj poznatků

## Békésyho měření (Sedláček, 1956, str.100):

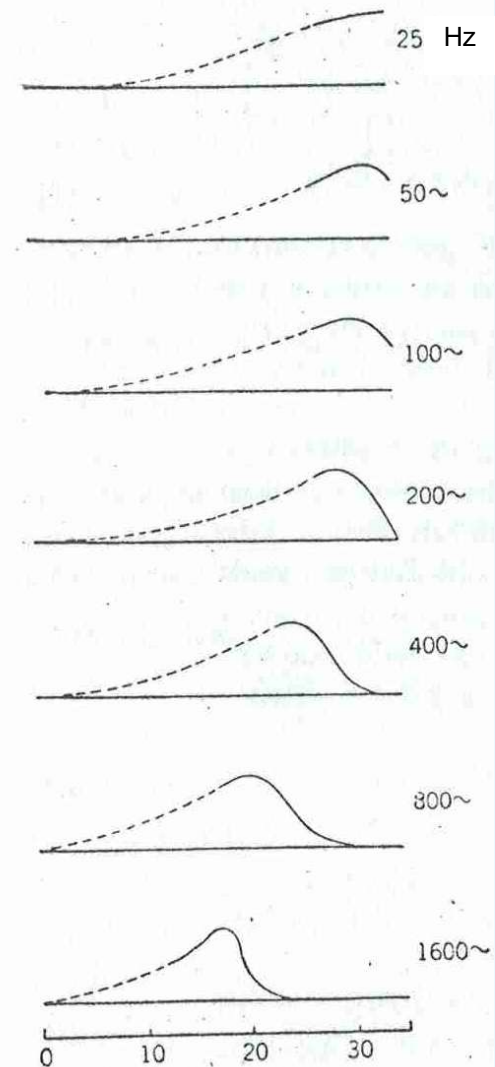
Békésy zjistil, že hluboké tóny rozechvějí Cortiho orgán nejvíce při vrcholu hlemýždě, zatímco vysoké hned při bazi hlemýždě. (Důkaz pro prostorové kódování).

Maxima výchylek jsou však poměrně široká a vždy je rozechvěna poměrně široká část basilární membrány. Na základě těchto plochých křivek nelze vysvětlit velkou rozlišovací schopnost lidského sluchu pro různé frekvence.

Maxima vibrací nejsou způsobena rezonancí řady příčných elementů jak uvažoval Helmholtz, ale tím, že se vlna šíří po basilární membráně zpomalující se rychlostí.

Přesný mechanismus vzniku vrcholu na basilární membráně není doposud do detailu objasněn (Young 2007).

Z anatomického hlediska je dělicí částicí kochleárního kanálku celý ductus cochlearis. Reissnerova membrána je však velmi tenká, její hmota a pružnost nepatrná, takže neklade odpor vibracím tekutiny. Odpor zvukovým vlnám klade teprve basilární membrána, na níž je uložen Cortiho orgán.



Vzdálenost od vrcholu v mm

Obr. 49. Rozkmity basilární membrány při dráždění tóny různé frekvence podle *Békésyho*.

Relativní rozkmity basilární membrány při různých frekvencích vy-měřené ve stroboskopickém světle.

## THE INNER EAR – History, development of knowledge

### **Békésy measurements** (Sedláček, 1956, p.100):

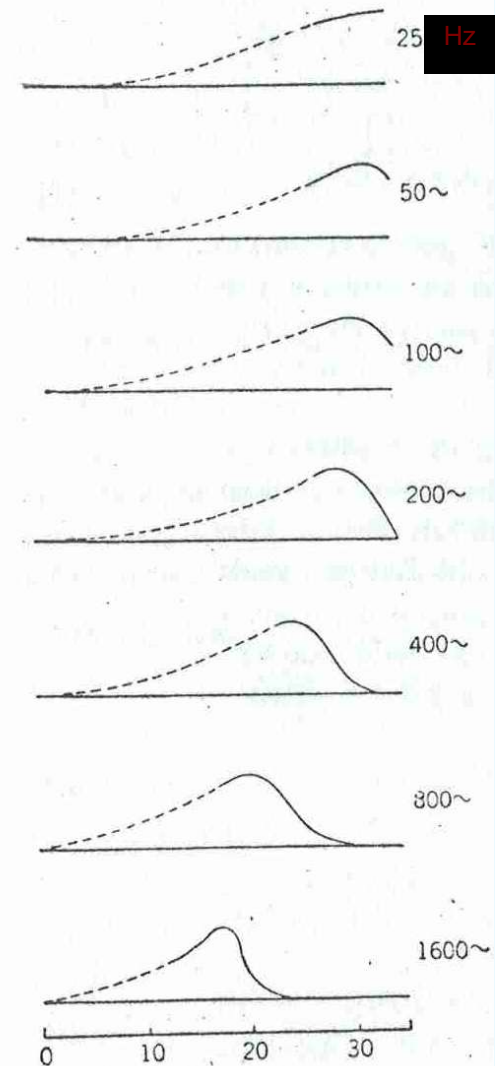
Békésy found that low tones cause vibrations of the organ of Corti mostly at the apex of the cochlea, whereas high tones cause vibrations near the base of the cochlea. (A proof of the place coding theory).

The maxima of the displacements are rather broad, however, so that a rather long part of the basilar membrane vibrates. These rather flat maxima cannot explain the fine frequency resolution of the human ear.

Maxima of the vibrations are not caused by the resonance of the transversal elements as considered by Helmholtz, but by the fact that the velocity of the wave on the basilar membrane decreases.

The exact mechanism of the creation of the peak on the basilar membrane has not yet been fully explained in detail (Young 2007).

From the anatomical point of view, the ductus cochlearis acts as the separator of the cochlear canals. Reissner membrane is very thin, however, and its mass and elasticity is negligible so that it does not resist the fluid vibrations. The resistance is provided by the basilar membrane on which the organ of Corti is located.



Vzdálenost od vrcholu v mm

Obr. 49. Rozkmity basiální membrány při dráždění tóny různé frekvence podle *Békésyho*.

Relativní rozkmity basiální membrány při různých frekvencích vy-měřené ve stroboskopickém světle.

# VNITŘNÍ UCHO – Historie, vývoj poznatků

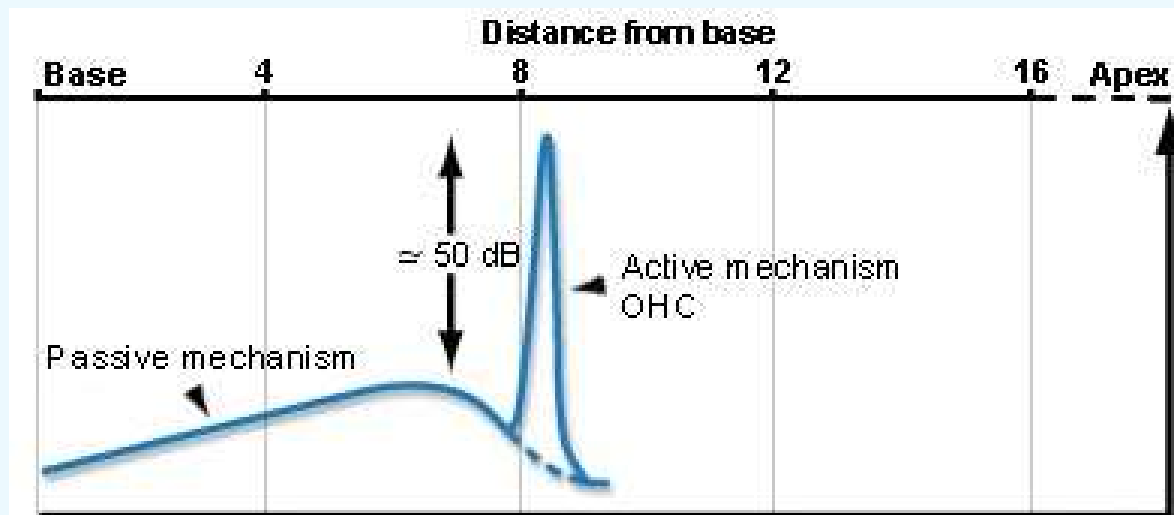
## Aktivní mechanismus (<http://www.cochlea.org/en/spe/cochlea-function.html>):

Teorie postupující vlny a mechanické filtrování frekvencí se ukazuje příliš jednoduchá na to, aby vysvětlila výbornou schopnost kochley rozlišovat jednotlivé frekvence.

Na konci dekády 1990 ukázali Johnstone a Boyle na živých zvířatech že kmitání basilární membrány je větší a více soustředěné do jednoho místa, než jak ukázal Bekesy.

Tento objev pomohl objasnit rozlišovací frekvenční schopnost kochley. V současnosti je zřejmé, že rozdíl mezi pozorováními Bekesyho a Johnstona jsou vlivem aktivních biologických mechanismů, které působí na kmity basilární membrány u živých bytostí (viz dále).

Pro čisté tóny, aktivní mechanismus zesiluje kmity bazilární membrány až o 50 dB v úzké výseči Cortiho orgánu, který zesiluje citlivost kochley v tomto místě (další mechanismus pro **prostorové kódování**). To umožňuje od sebe odlišit dva čisté tóny s blízkými frekvencemi (tato vlastnost se nazývá frekvenční selektivita).



Toto úzké naladění frekvencí je úzce spojeno s elektromotilitou vnějších vláskových buněk (OHC), a je definováno vlákny sluchového nervu a vnitřními vláskovými buňkami (IHCs) které generují nervové vzruchy.

<http://www.cochlea.org/en/spe/cochlea-function.html>

# THE INNER EAR – History, development of knowledge

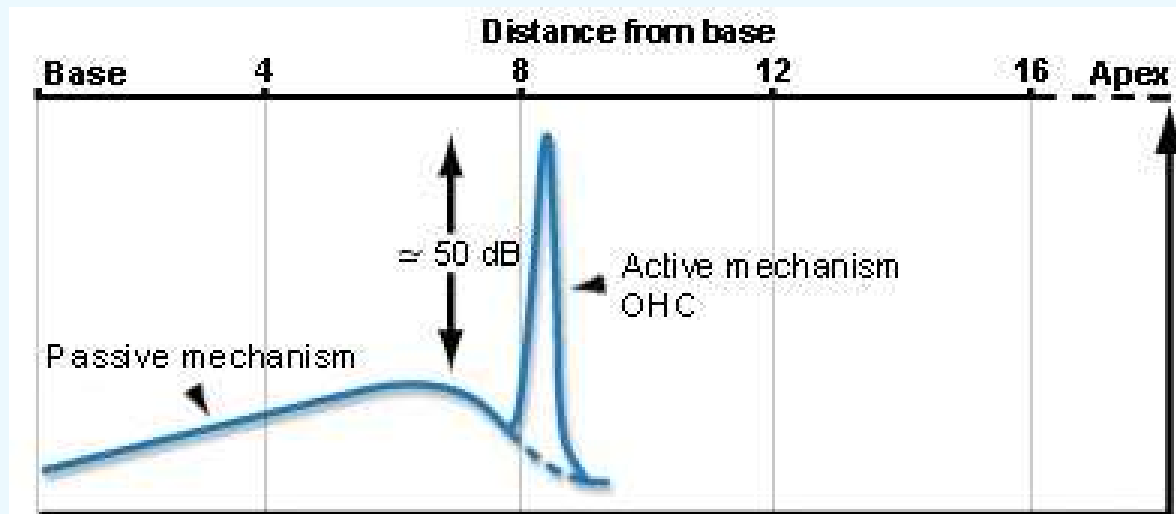
## Active mechanism (<http://www.cochlea.org/en/spe/cochlea-function.html>):

The theory of a progressing wave and mechanic filtering of the frequencies appears too simple to explain the excellent ability of the cochlea to differentiate different frequencies.

At the end of the 1990s Johnstone and Boyle showed at live animals that the basilar membrane vibrations are larger and more focused to one place than what Bekesy showed.

This discovery allowed explaining the frequency differentiation abilities of the cochlea. Presently it is clear, that the difference between Bekesy and Johnstone observations are due to active biological mechanisms which are acting on the basilar membrane in alive creatures (see further).

In pure tones, the active mechanism amplifies the basilar membrane vibrations by up to 50 dB in a narrow location of the organ of Corti and increases the sensitivity of cochlea at this location (another mechanism of **place coding**). This allows distinguishing two pure tones with only slightly different frequencies (this ability is called frequency selectivity).



The narrow tuning of the frequencies is directly linked with the electromotility of the outer hair cells (OHC), and it is defined by fibers of auditory nerve and inner hair cells (IHCs) which generate neural impulses.

<http://www.cochlea.org/en/spe/cochlea-function.html>

# VNITŘNÍ UCHO – Historie, vývoj poznatků

## Činnost vláskových buněk:

**Vnitřní vláskové buňky** fungují jako receptory zvuku a převodníky mechanického kmitání na akční potenciály nervů.

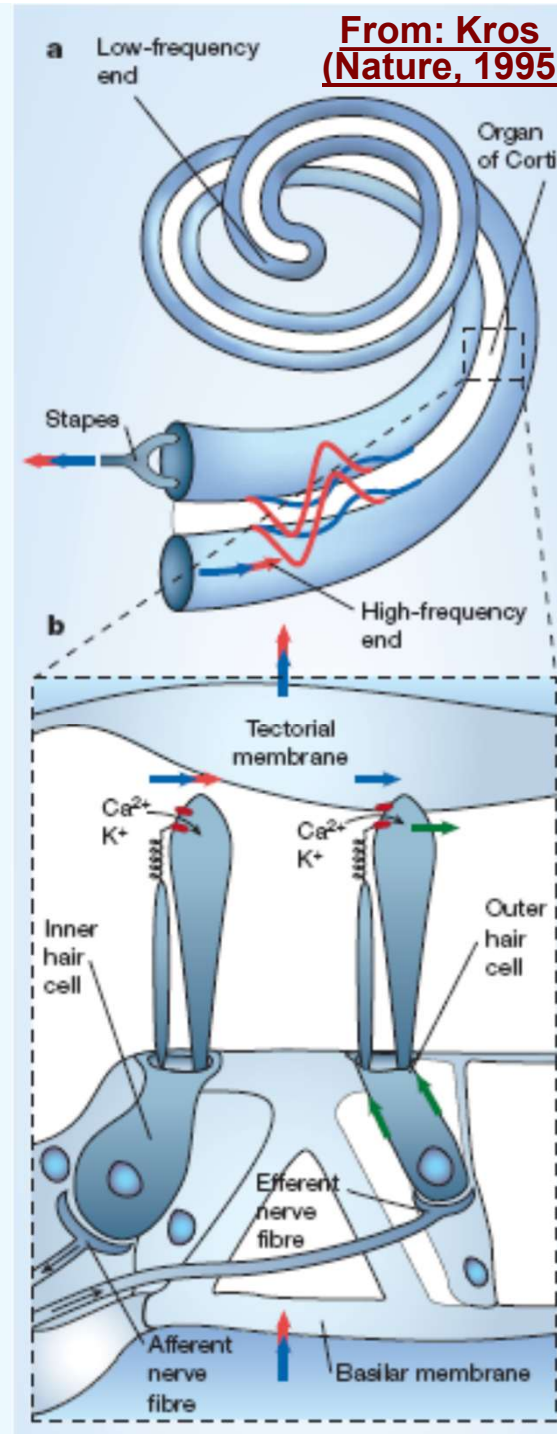
Ukazuje se, že vnitřní vláskové buňky mají uvnitř zabudován rezonátor – reagují na tóny o pouze určitých frekvencích. Tento rezonátor umožňuje zúžit místní rozlišení frekvence ze širokého vrcholu kmitů basilární membrány. (Další evidence pro princip **prostorového kódování**).

**Vnější vláskové buňky** fungují jako aktivní frekvenčně selektivní mikrozesilovače kmitání. Jsou schopny při stimulaci aktivně měnit svou délku. Brownell a kol. (1985) zjistili, že elektrická stimulace vnějších vláskových buněk působí prodloužení a zkrácení jejich buněčných těl. Tato vlastnost je frekvenčně selektivní – různé vnější vláskové buňky jsou podobně jako vnitřní vláskové buňky naladěny na určité frekvence.

*Při poškození vnějších vláskových buněk výrazně vzroste práh sluchu.*

*Při poškození vnitřních vláskových buněk se poškodí vnímání příslušných frekvencí.*

C. Kros. Hearing: aid from hair force. *Nature* 433 (7028, Feb 24): 810-811, 2005.  
b, Cross-section through part of the organ of Corti. Shearing between tectorial and basilar membranes opens channels in the bundles of outer hair cells, causing  $K^+$  and  $Ca^{2+}$  ions to flow in. The cochlear amplifier in these cells (green arrows, force generator in the hair bundle and/or prestin protein in the cell membrane) enhances the vibrations in different parts of the organ of Corti (blue arrows, no amplification; red arrows, amplifier active). This boosts the membranes' motion and, via fluid coupling, the hair bundles of the inner hair cells. Afferent nerve fibres contact the inner hair cells and signal sound reception to the brain; efferent nerve fibres allow the brain to control outer hair cells. Arrows indicate motion in the excitatory direction.



# THE INNER EAR – History, development of knowledge

## Activity of the hair cells:

**Inner hair cells [vnitřní vláskové buňky]** work as sound receptors and convertors of the mechanical vibrations to nerve action potentials.

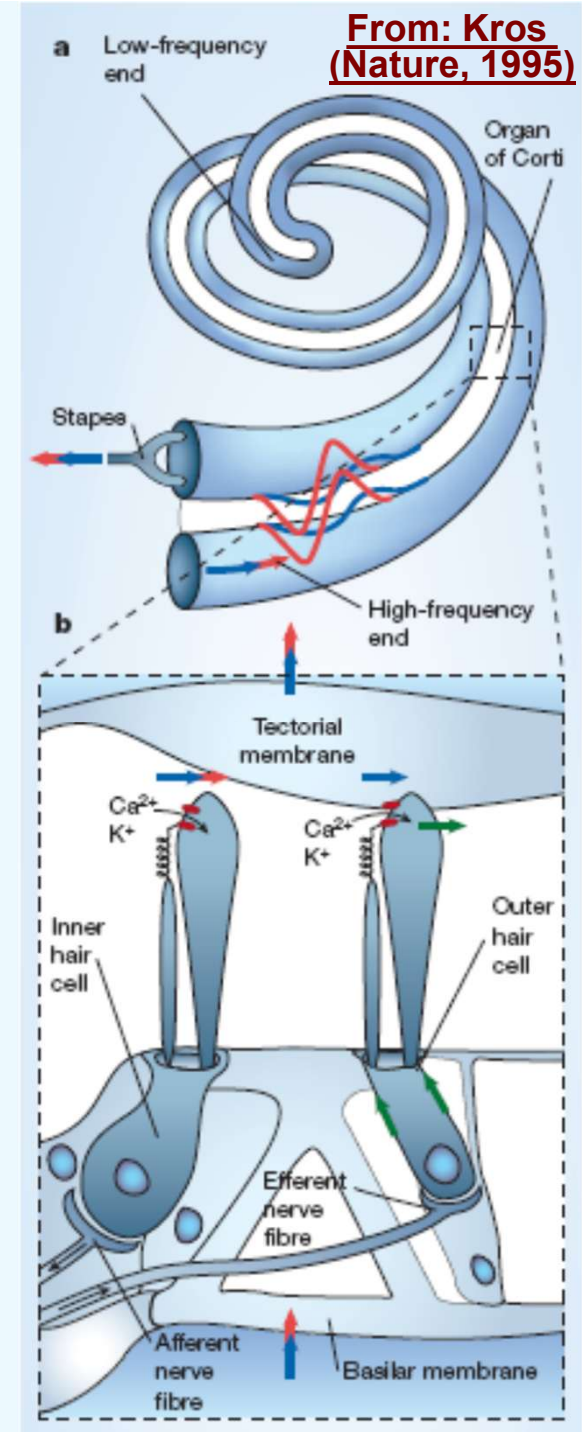
It shows up that the inner hair cells have an embedded resonator inside – they react on tones of only specific frequencies. This resonator allows narrowing the spatial resolution of frequencies from the rather broad peak of the basilar membrane. (Another evidence for the [place coding](#))

**Outer hair cells [vnější vláskové buňky]** work as active frequency-selective microamplifiers of the vibrations. They are capable of changing their length actively. Brownell et al. (1985) found that electric stimulation of the outer hair cells causes elongation and shortening of their cellular bodies. This property is frequency-selective – the outer hair cells are, similarly as the inner hair cells, tuned to specific frequencies.

*Damaged outer hair cells - the hearing threshold rises considerably.*

*Damaged inner hair cells – perception of specific frequencies is lost.*

[C. Kros. Hearing: aid from hair force. Nature 433 \(7028, Feb 24\): 810-811, 2005.](#)  
b, Cross-section through part of the organ of Corti. Shearing between tectorial and basilar membranes opens channels in the bundles of outer hair cells, causing  $K^+$  and  $Ca^{2+}$  ions to flow in. The cochlear amplifier in these cells (green arrows, force generator in the hair bundle and/or prestin protein in the cell membrane) enhances the vibrations in different parts of the organ of Corti (blue arrows, no amplification; red arrows, amplifier active). This boosts the membranes' motion and, via fluid coupling, the hair bundles of the inner hair cells. Afferent nerve fibres contact the inner hair cells and signal sound reception to the brain; efferent nerve fibres allow the brain to control outer hair cells. Arrows indicate motion in the excitatory direction.



# VNITŘNÍ UCHO – otoakustické emise

Při zavedení krátkého zvukového impulsu do ucha, ucho odpoví také zvukem, který je možno registrovat mikrofonom umístěným v uchu. Jev byl popsán v roce 1978 Kempem. Tento zvuk vzniká aktivitou vnějších vláskových buňek (vnější vláskové buňky aktivně zakmitají jako odpověď na zvukovou vlnu) a nazývá se **otoakustická emise**.

Evokované emise jsou výbavné u 98% populace a jsou využívány pro objektivní audiometrii (objektivní vyšetření sluchu).

Pokud se vybaví otoakustická emise, znamená to, že vnitřní ucho je v pořádku.

Otoakustické emise jsou s výhodou používány pro vyšetření sluchu kojenců (screening).

Možnost zjištění sluchové vady / hluchoty ve velmi ranném věku s tím, že je zde možnost nastolení sluchu pomocí kochleárního implantátu.

Existují i spontánní otoakustické emise – zvuky, vznikající ve vnitřním uchu bez stimulace.

Tyto však nejsou tak časté.

## Stimulated acoustic emissions from within the human auditory system

J. Acoust. Soc. Am. 64(5), Nov. 1978

D. T. Kemp

*Auditory Perception Research Laboratory, The Royal National Throat, Nose and Ear Hospital, Gray's Inn Road, London, England WC1X 8DA*

(Received 5 April 1978; revised 10 July 1978)

A new auditory phenomenon has been identified in the acoustic impulse response of the human ear. Using a signal averaging technique, a study has been made of the response of the closed external acoustic meatus to acoustic impulses near to the threshold of audibility. Particular attention has been paid to the waveform of the response at post excitation times in excess of 5 ms. No previous worker appears to have extended observations into this region. The response observed after about 5 ms is not a simple extension of the initial response attributable to the middle ear. The oscillatory response decay time constant was found to change from approximately 1 ms to over 12 ms at about this time. The slowly decaying response component was present in all normal ears tested, but was not present in ears with cochlear deafness. This component of the response appears to have its origin in some nonlinear mechanism probably located in the cochlea, responding mechanically to auditory stimulation, and dependent upon the normal functioning of the cochlea transduction process. A cochlear reflection hypothesis received some support from these results.

PACS numbers: 43.66.Ba, 43.63.Kz, 43.63.Rf

# THE INNER EAR – otoacoustic emissions

When a short sound impulse (click) is inserted in the ear, the ear responds also by a sound (click), which can be captured by a microphone placed in the ear canal. This phenomenon was discovered in 1978 by Kemp. This sound is produced by the activity of the outer hair cells (OHCs – they actively respond to sound by their own vibrations) and it is called an **otoacoustic emission**.

The emissions are evoked in 98% of the population and are used for objective audiometry (objective examination of the hearing).

If the otoacoustic emissions are evoked, it means that the inner ear is working well.

Otoacoustic emissions are particularly advantageous for screening of hearing in newborns and small children.

It offers the opportunity of finding out about the hearing loss / deafness at an early age and inserting the hearing implant to assure normal development of hearing and speech.

Besides evoked otoacoustic emissions there are also spontaneous otoacoustic emissions – sounds arising in inner ear without an obvious stimulation.

These are not as common, though.

## Stimulated acoustic emissions from within the human auditory system

J. Acoust. Soc. Am. 64(5), Nov. 1978

D. T. Kemp

*Auditory Perception Research Laboratory, The Royal National Throat, Nose and Ear Hospital, Gray's Inn Road, London, England WC1X 8DA*

(Received 5 April 1978; revised 10 July 1978)

A new auditory phenomenon has been identified in the acoustic impulse response of the human ear. Using a signal averaging technique, a study has been made of the response of the closed external acoustic meatus to acoustic impulses near to the threshold of audibility. Particular attention has been paid to the waveform of the response at post excitation times in excess of 5 ms. No previous worker appears to have extended observations into this region. The response observed after about 5 ms is not a simple extension of the initial response attributable to the middle ear. The oscillatory response decay time constant was found to change from approximately 1 ms to over 12 ms at about this time. The slowly decaying response component was present in all normal ears tested, but was not present in ears with cochlear deafness. This component of the response appears to have its origin in some nonlinear mechanism probably located in the cochlea, responding mechanically to auditory stimulation, and dependent upon the normal functioning of the cochlea transduction process. A cochlear reflection hypothesis received some support from these results.

PACS numbers: 43.66.Ba, 43.63.Kz, 43.63.Rf

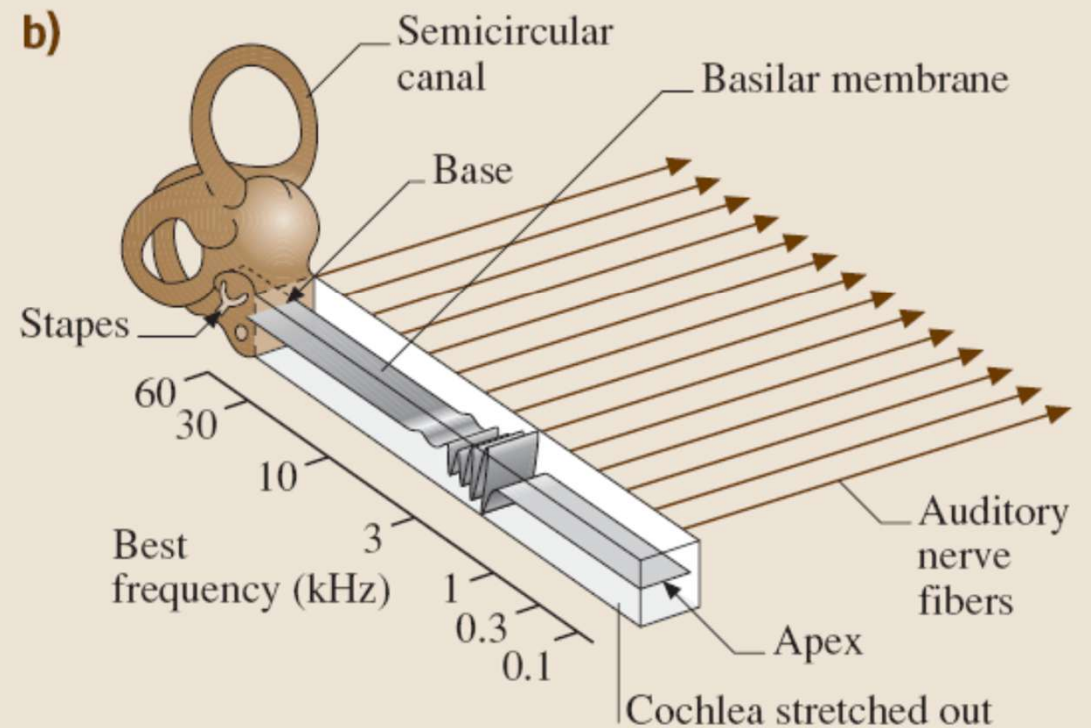
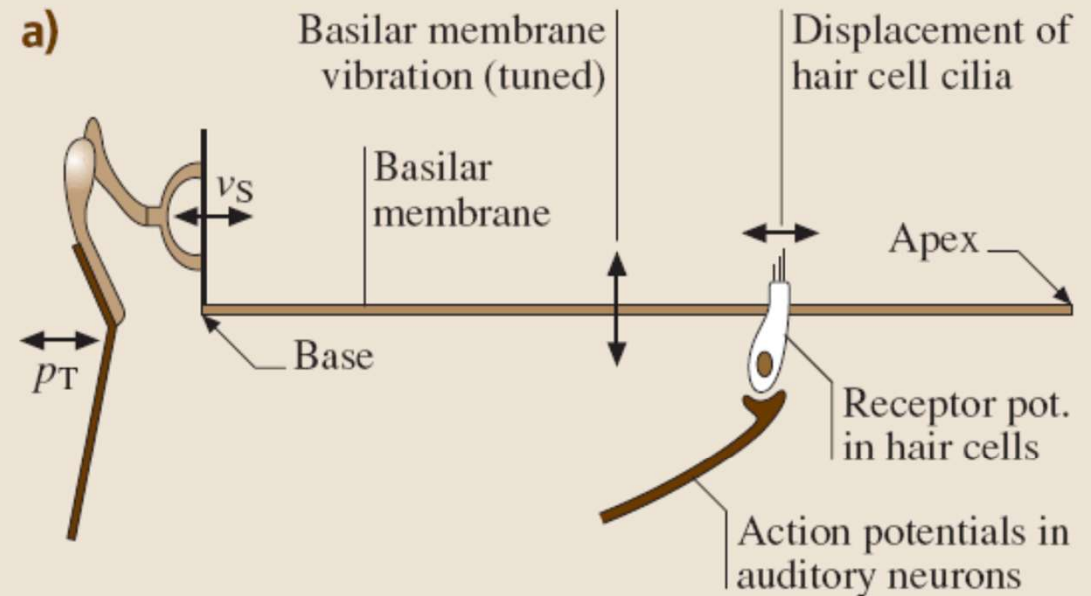
# KOCHLEÁRNÍ TRANSDUKCE

Fig. 12.6 (a) Souhrn kroků v přímém kochleární transdukcí (zesílení a převod zvuku kochleou).

(b) Schematický diagram ukazující bazilární membránu v napřimené kochleai a podstata frekvenční analýzy. Momentka vychýlení bazilární membrány (značně zvětšena) při tónu s frekvencí kolem 3 kHz.

Frekvenční stupnice vlevo ukazuje místa maximálních vychýlení membrány při různých frekvencích pro kochleu kočky. Pro lidskou kochleu frekvenční stupnice běží od 20 do cca 15kHz.

Řada sluchových nervových vláken (Auditory nerve fibers) je ukázána paralelními čarami vpravo. Každé vlákno inervuje vláskovou buňku v jednom místě bazilární membrány, takže citlivost vlákna je maximální na frekvenci odpovídající tomuto místu. Jinými slovy, separace frekvencí učiněná bazilární membránou je uchována v nervových vláknech. (Další poznatek o **prostorovém kódování**).



# COCHLEAR TRANSDUCTION

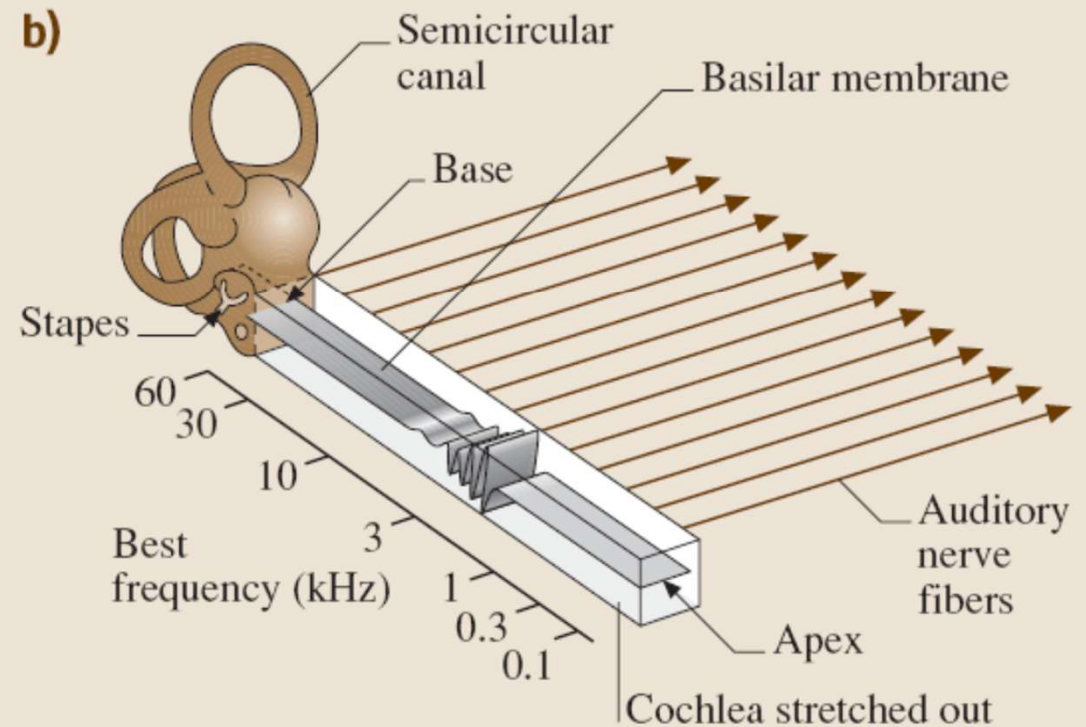
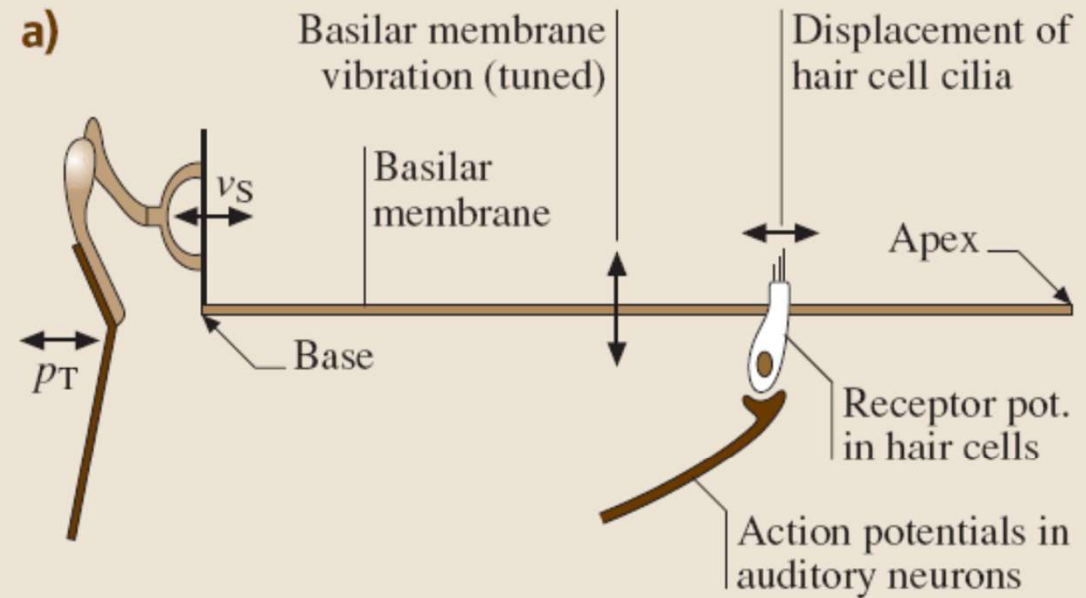
Fig. 12.6 (a) Summary of the steps in direct cochlear transduction.

(b) Schematic diagram showing the basilar membrane in an uncoiled cochlea and the nature of cochlear frequency analysis.

A snapshot of basilar-membrane displacement (greatly magnified) by a tone with frequency near 3 kHz is shown.

The frequency left scale shows the location of the maximum membrane displacement at various frequencies for a cat cochlea. For a human cochlea, the frequency scale runs from about 20 Hz to 15 kHz.

The array of auditory nerve (AN) fibers is shown by the parallel lines on the right. Each fiber innervates a hair cell at one place on the basilar membrane, so the fiber's sensitivity is maximal at the frequency corresponding to that place, as shown by the left scale. In other words, the separation of frequencies done by the basilar membrane is preserved in the AN fiber array. **Place coding**



From: Young 2007, p.437

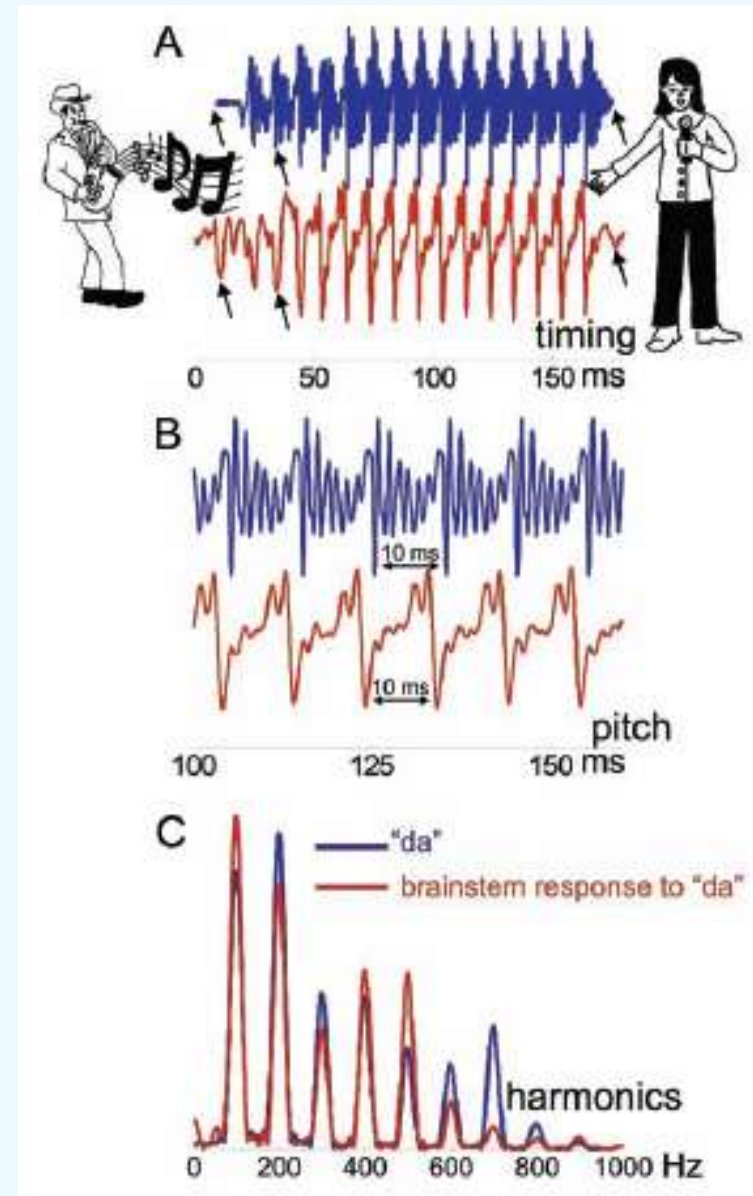
# Časové kódování zvuku ve sluchovém orgánu

Bylo zjištěno, že sluchové nervy jsou schopny přenést komplexní časový průběh zvukové vlny až do sluchového centra v mozgovém kmeni (auditory centre in brainstem).

Obrázek vpravo (A,B) ilustruje modře původní zvuk a červeně signál zaznamenaný elektrodami z mozkového kmene.

Je evidentní, že signál z mozkového kmene reprodukuje periodu původního signálu. Jsou zde přítomny i příslušné harmonické složky, i když jen do určité frekvence (vysoké harmonické frekvence jsou zde odfiltrovány).

Jakým způsobem dochází k takovému **časovému kódování** ve sluchovém orgánu?



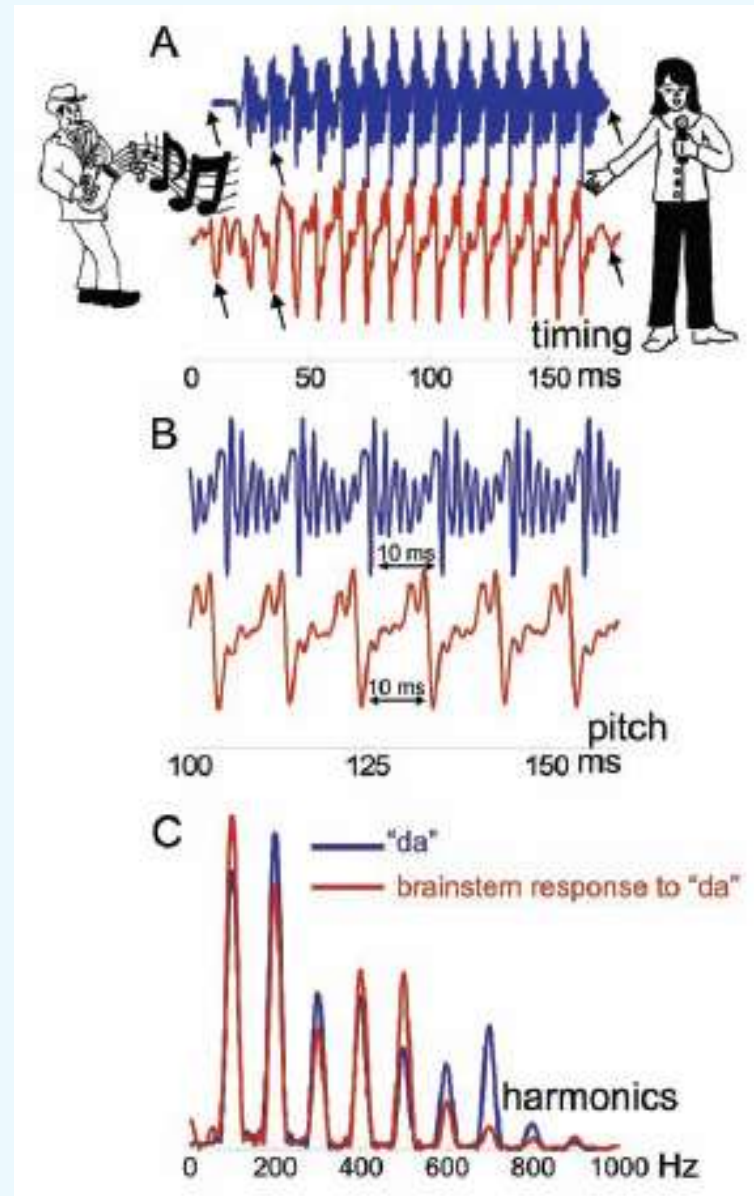
# Temporal coding of sound in the hearing organ

It was discovered that auditory nerves can transfer the complex waveform into the auditory centre in brainstem.

The figure on the right (A,B) illustrates the original sound in blue and the signal detected by the electrodes placed in the brainstem in red.

It is evident that the brainstem signal reproduces the original sound period. There are also harmonic components present up to some frequency (the highest frequencies are not present anymore).

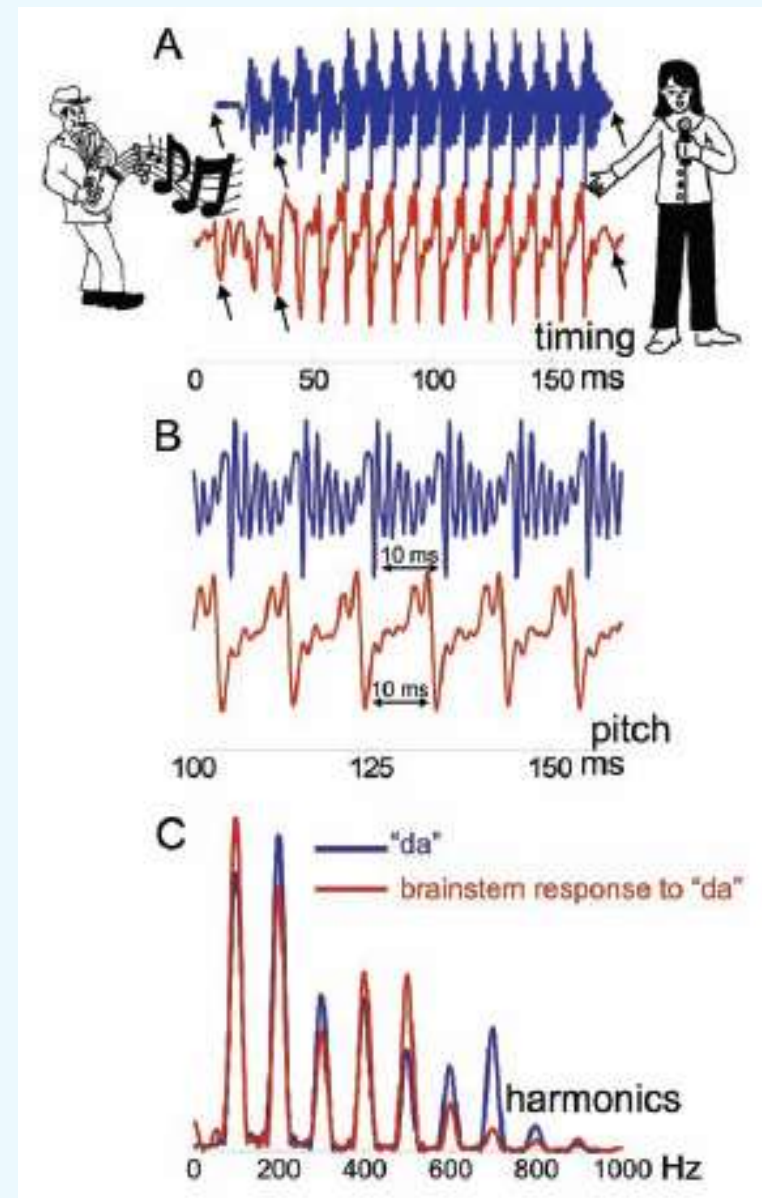
How is this **temporal coding** done in the hearing organ?



# Časové kódování zvuku ve sluchovém orgánu

Fig. 3. Timing, pitch and harmonics describe complex acoustic signals: the acoustic waveform of “da” (blue) and its evoked brainstem response (red) on different time scales. A. Prominent timing landmarks of the stimulus, e.g., the onset, offset, and events during time-varying portions (arrows), evoke precisely synchronous and replicable electrical deflections in the auditory brainstem. For illustration purposes, the stimulus waveform in this figure has been delayed in time by 9 ms, to approximate the neural propagation time. This permits better visual coherence between stimulus and response. B. Several repeating periods of 10 ms each are shown. This imparts a pitch percept of 100 Hz, and this periodicity is mirrored in the response.

C. Stimulus and response spectra in the frequency domain. Here, the stimulus has been filtered to mimic the response’s low-pass characteristic. Spectrum peaks for the stimulus and its evoked auditory brainstem response are exactly aligned, representing their similarity in harmonics. (Artwork by Judy Song.)



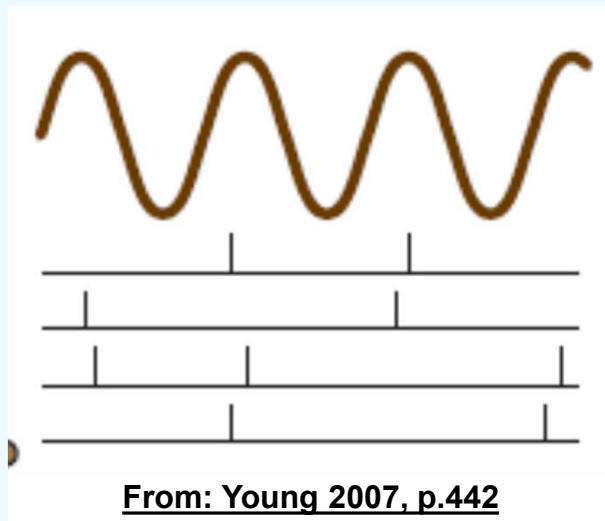
# Vyjádření zvuku ve sluchovém nervu

Vlákna sluchového nervu (AN fibers) vyjadřují tvar vlny zvuku (jeho jemnou strukturu) **fázovou synchronizací** (phase-locking) s podnětem. Dochází tak k tzv. **časovému kódování**.

Obr. 12.8c : Sinusoidní vlna (čistý tón) a příklady impulzních řad ve 4 vláknech sluchového nervu jako odezva na tento podnět.

Odezvové impulsy se neobjevují náhodně ale ve specifické fázi podnětu – v tomto příkladu v blízkosti kladného vrcholu podnětové vlny.

Fázová synchronizace není naprosto přesná – impulsy se nevybudí při každém cyklu a vyrovnání impulsů lehce kolísá.



Young 2007, Fig.12-8(c, Inset): The phase-locked spike trains.

Impulsy jsou vybudeny více vláskovými buňkami a přenášeny více nervovými vlákny. Poté se jednotlivé neúplné řady impulsů sečtou a vykompenzují. Fourierova transformace řady impulsů má obecně největší vrchol na frekvenci shodné s frekvencí podnětu.

Fázová synchronizace nervových vláken (AN phase-locking) je důležitá pro **percepci lokalizace zvuku**. Relativní doba mezi výskytem impulsů z obou uší je používána pro výpočet doby zpoždění zvukové vlny při šíření kolem hlavy a tak poskytuje informaci o úhlu zdroje zvuku.

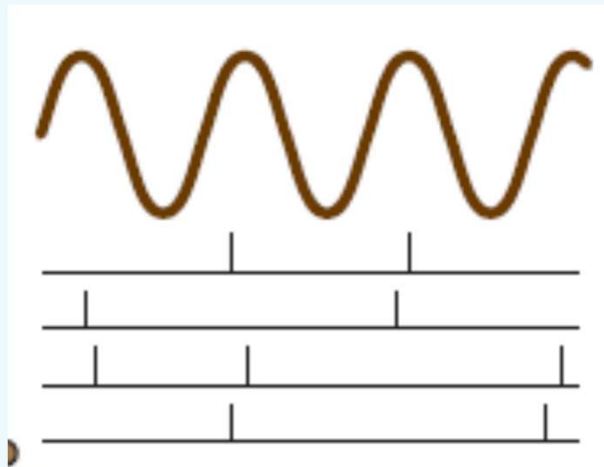
# Representation of Sound in the Auditory Nerve

AN fibers represent the waveform of sounds (the fine structure) by phase-locking to the stimulus.

Fig. 12.8c shows a sinusoidal acoustic waveform (a tone) and four examples of AN spike trains in response to the stimulus.

The spikes in the responses do not occur at random, but rather at a particular stimulus phase, near the positive peak of the stimulus waveform in this example. In this way the **temporal coding** is done.

The phase-locking is not perfect, in that a spike does not occur on every cycle of the stimulus, and the alignment of spikes and the waveform varies somewhat.



From: Young 2007, p.442

The Fourier transform of the spike train generally has its largest component at the frequency of the stimulus.

AN phase-locking is essential for the **perception of sound localization**. The relative time of occurrence of spikes from the two ears is used to compute the delays in the stimulus waveform across the head that provide information about the azimuth of a sound source.

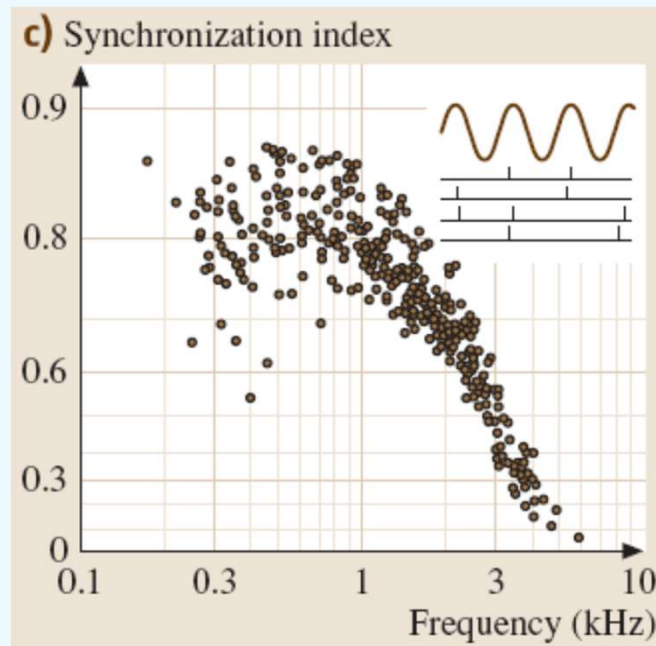
Young 2007, Fig.12-8(c, Inset): The phase-locked spike trains.

# Vyjádření zvuku ve sluchovém nervu

**Synchronizace fáze** se vyskytuje při frekvencích do několika kHz (různě u různých živočichů).

Obr. 12.8c ukazuje míru fázové synchronizace prostřednictvím synchronizačního indexu (definován níže) v závislosti na frekvenci tónu.

Data jsou od kočky – zde je fázová synchronizace nejsilnější pod 1 kHz a zmizí kolem 6 kHz.



**From: Young 2007, p.442**

Fázová synchronizace vždy vykazuje dolnoproústnost: Je silná na nízkých frekvencích a neexistující na vysokých frekvencích.

Nejvyšší frekvence při které lze pozorovat fázovou synchronizaci je různá u různých živočichů – je nižší u hlodavců než u koček [12.83].

**Jaká je tato frekvence u lidí? Pro zjištění použijte simulátor CochSim!**

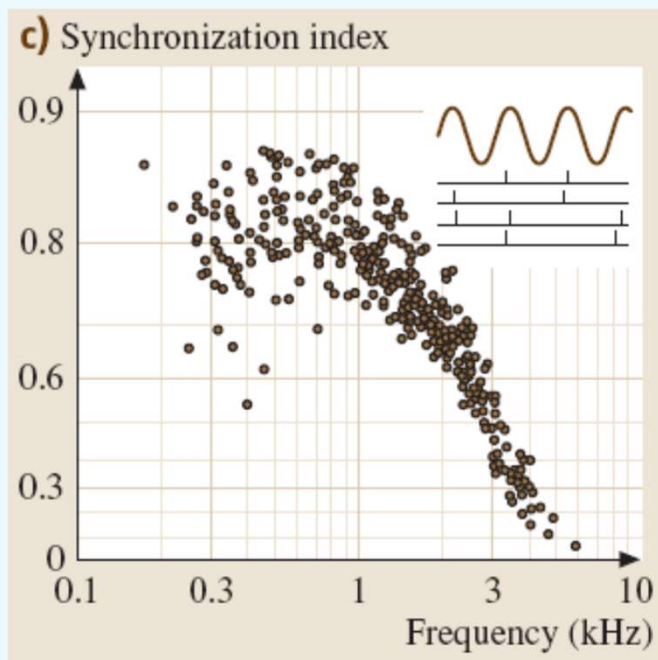
Young 2007, Fig.12-8(c): Strength of phase-locking in a population of AN fibers to a BF tone plotted as a function of BF. Phase-locking is measured as the synchronization index, equal to the magnitude of the Fourier transform of the spike train at the stimulus frequency divided by the average rate. The inset illustrates phase-locked spike trains.

# Representation of Sound in the Auditory Nerve

Phase-locking occurs at stimulus frequencies up to a few kHz (depending on the animal).

Fig. 12.8c shows the strength of phase-locking in terms of the synchronization index (defined in the caption) plotted against the frequency of the tone.

The data are from the cat ear where phase-locking is strongest below 1 kHz and disappears by about 6 kHz.



**From: Young 2007, p.442**

Phase-locking always shows the low-pass property: It is strong at low frequencies and nonexistent at high frequencies.

The highest frequency at which phase-locking is seen varies in different species, being lower in rodents than in cats [12.83].

**How high is it in humans? Use the CochSim to find out!**

Young 2007, Fig.12-8(c): Strength of phase-locking in a population of AN fibers to a BF tone plotted as a function of BF. Phase-locking is measured as the synchronization index, equal to the magnitude of the Fourier transform of the spike train at the stimulus frequency divided by the average rate. The inset illustrates phase-locked spike trains.

# Demonstrace kochleární funkce / Demonstration of cochlear function

<http://www.cochlea.eu/en/cochlea/organ-of-corti>




GENERAL AUDIENCE

FRANÇAIS | ENGLISH | ESPAÑOL | PORTUGUÊS

## Journey into the world of Hearing

STUDENTS AND PROFESSIONALS

- SOUND
- EAR
- COCHLEA
- AUDITORY BRAIN
- DEVELOPMENT AND PLASTICITY
- AUDIOMETRY
- PATHOLOGY
- REHABILITATION
- RESEARCH LINES

 Cochlear

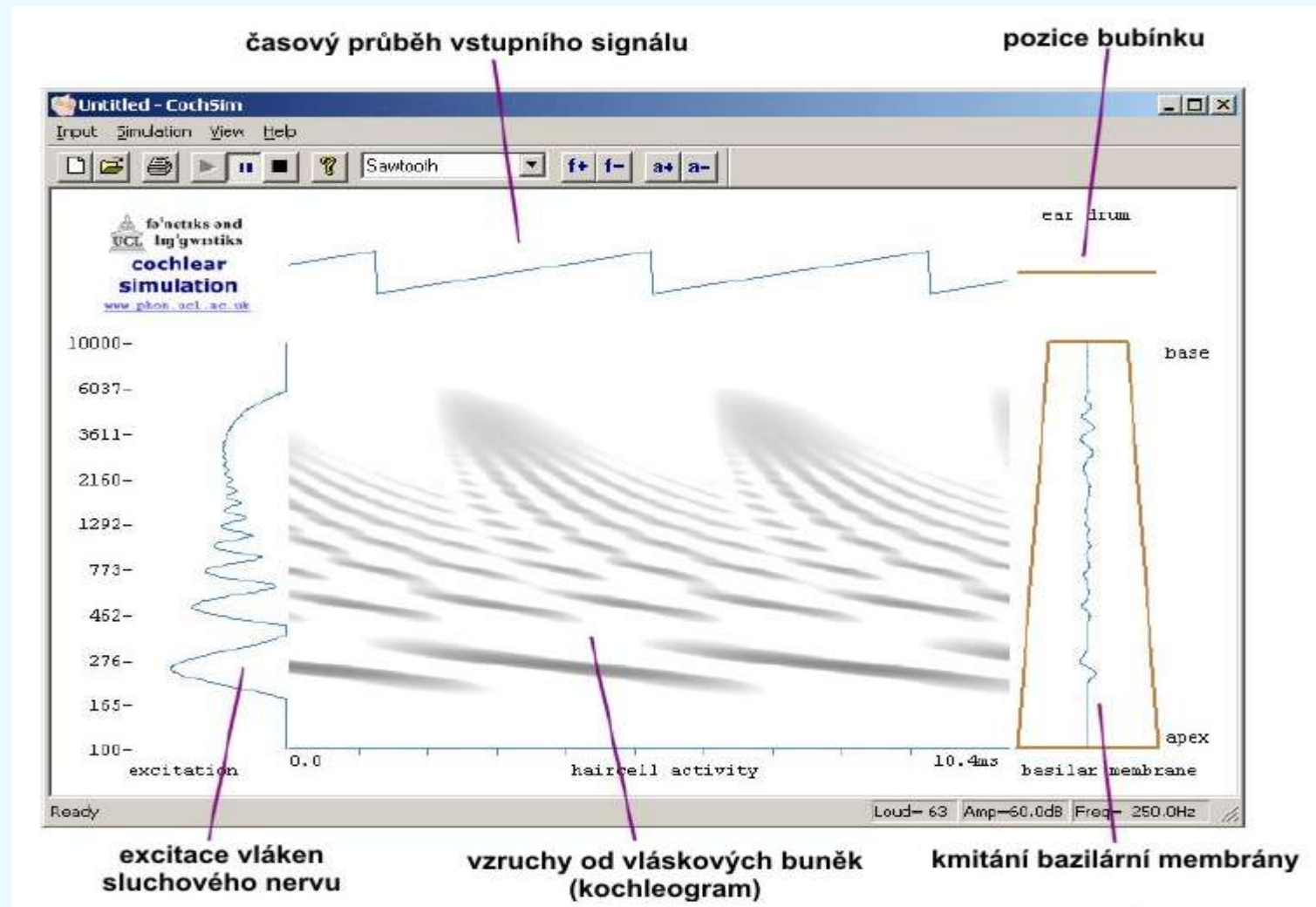
Website director: Rémy Pujol.  
Graphics, drawings, animations: Stéphane Blatrix.  
Web engineer, administrator: Stéphane LeMerre.  
Designer assistant: Benjamin Chaix.

This section 'Students and Professionals' is a new generation of the well known 'Promenade around the cochlea' still on line. Beside the material originally in 'Promenade', this new site will deal with other aspects of the auditory physiology and pathology, and incorporate rehabilitation and current research? In the meantime, it is worth visiting the 'General Audience' section.

All rights reserved © 2009-2010 NeurOreille and the authors (intellectual property law 85-660, July 3rd 1985). This website is for educational purposes only. It cannot be used for commercial benefit. All schemes, drawings and pictures belong to their respective authors. For permission to non-commercial use of any element of this site, please see "Contact" below.

CONTACT | CREDITS | SITEMAP | GENERAL HOMEPAGE | GENERAL AUDIENCE

# Simulace kochleární funkce

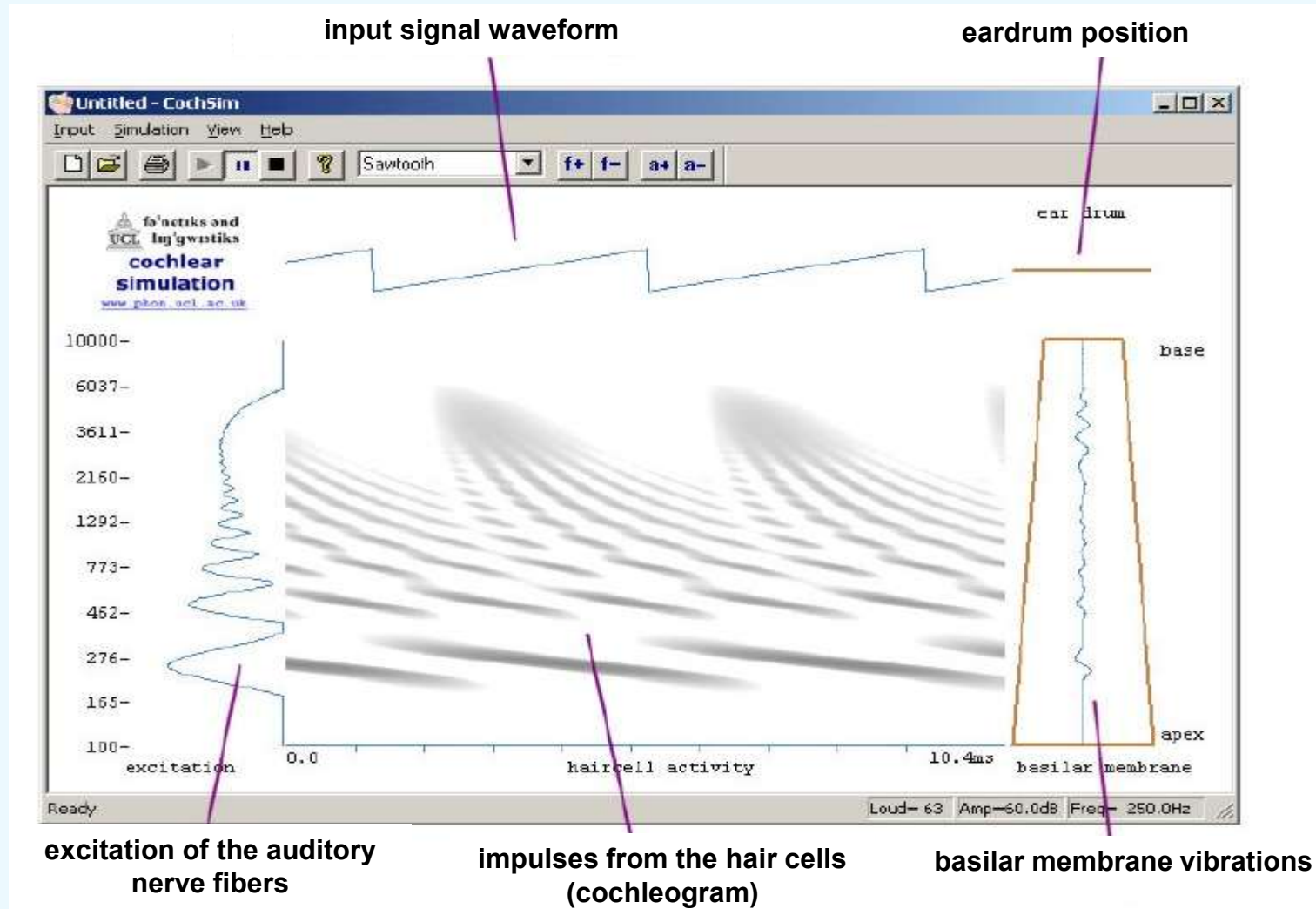


CochSim software by Mark Huckvale (University College London)

Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences

# Simulation of cochlear function



CochSim software by Mark Huckvale (University College London)

Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences

# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce



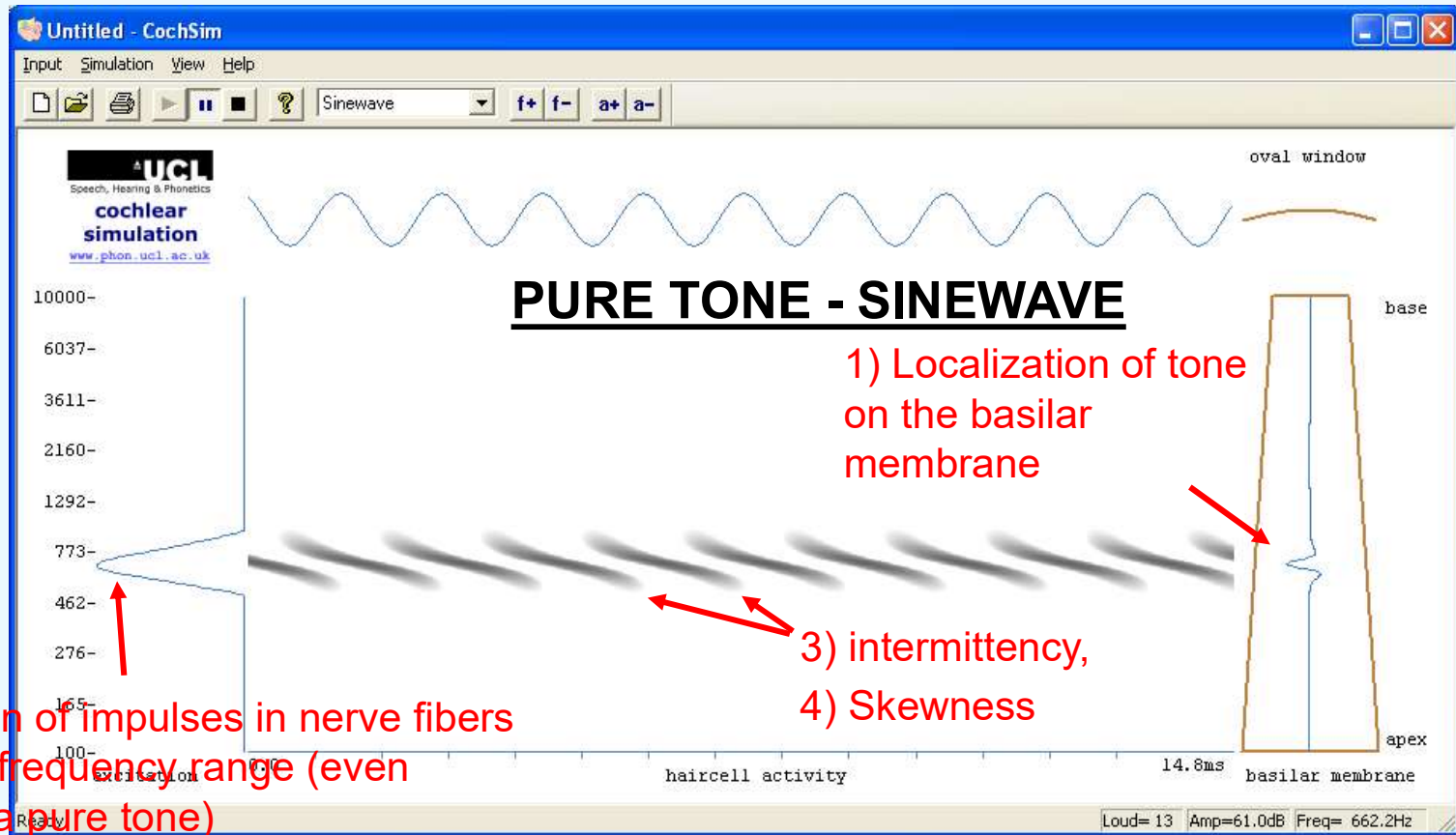
CochSim software by Mark Huckvale (University College London)

Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce

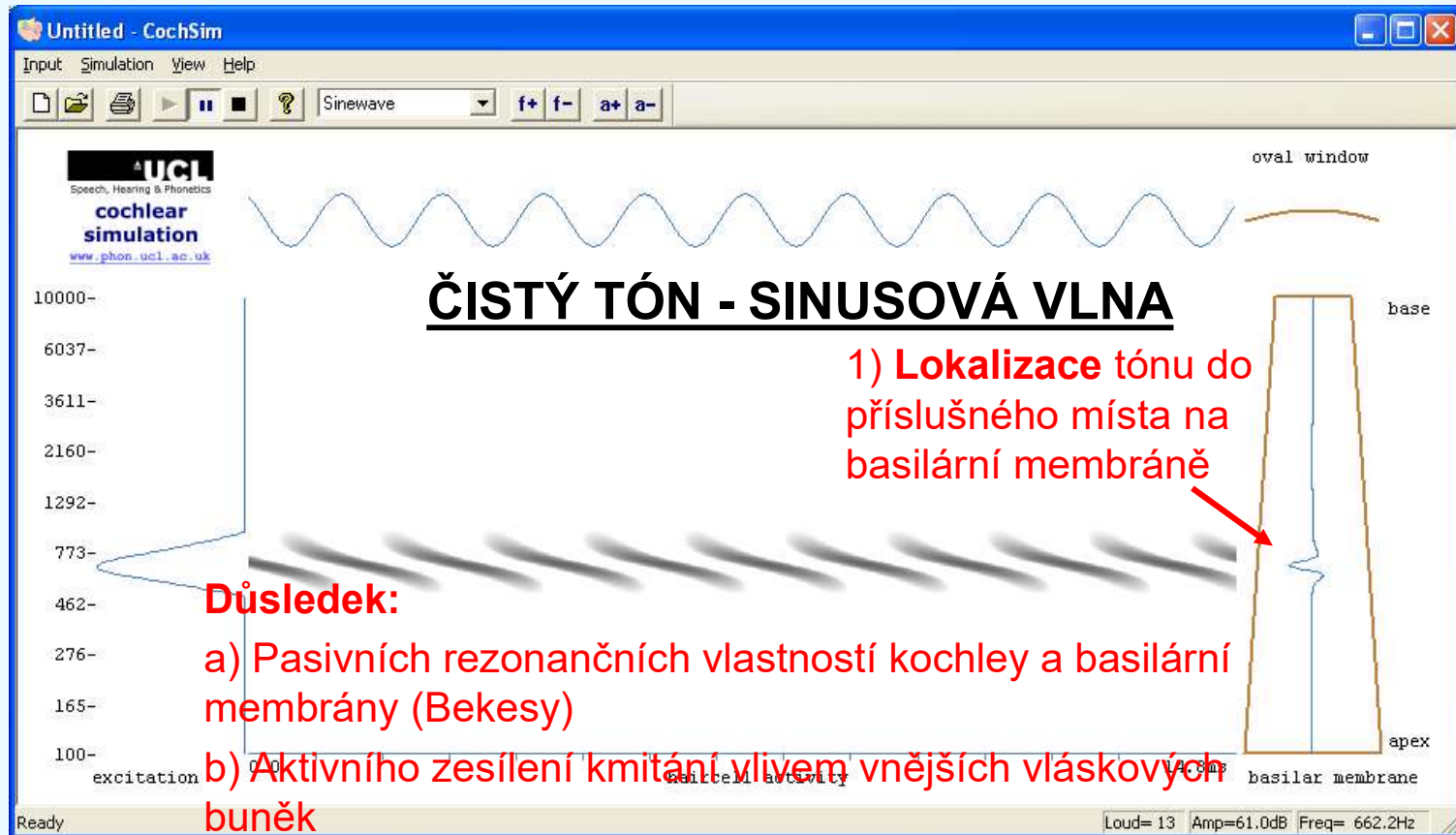


CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce

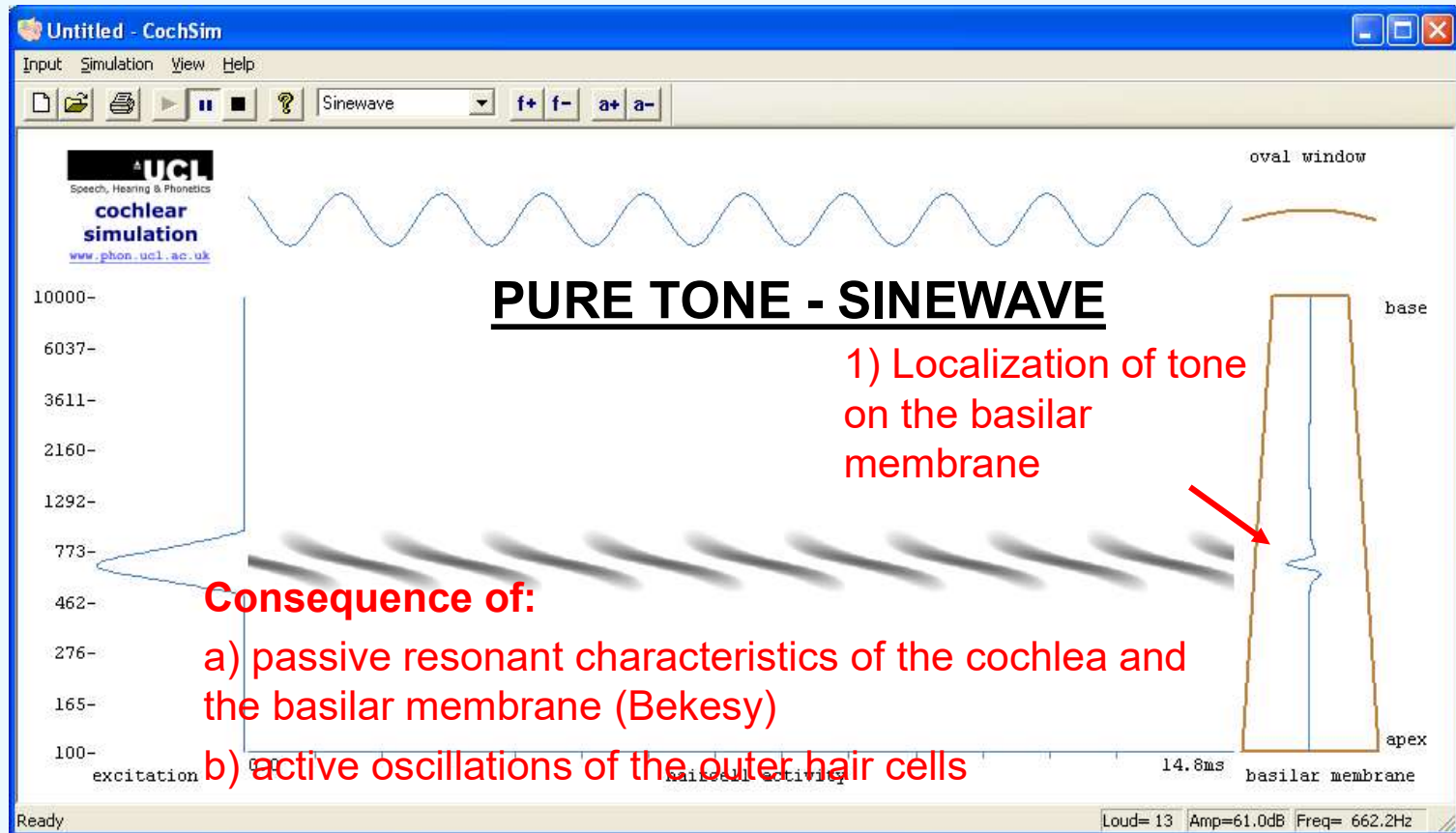


CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce

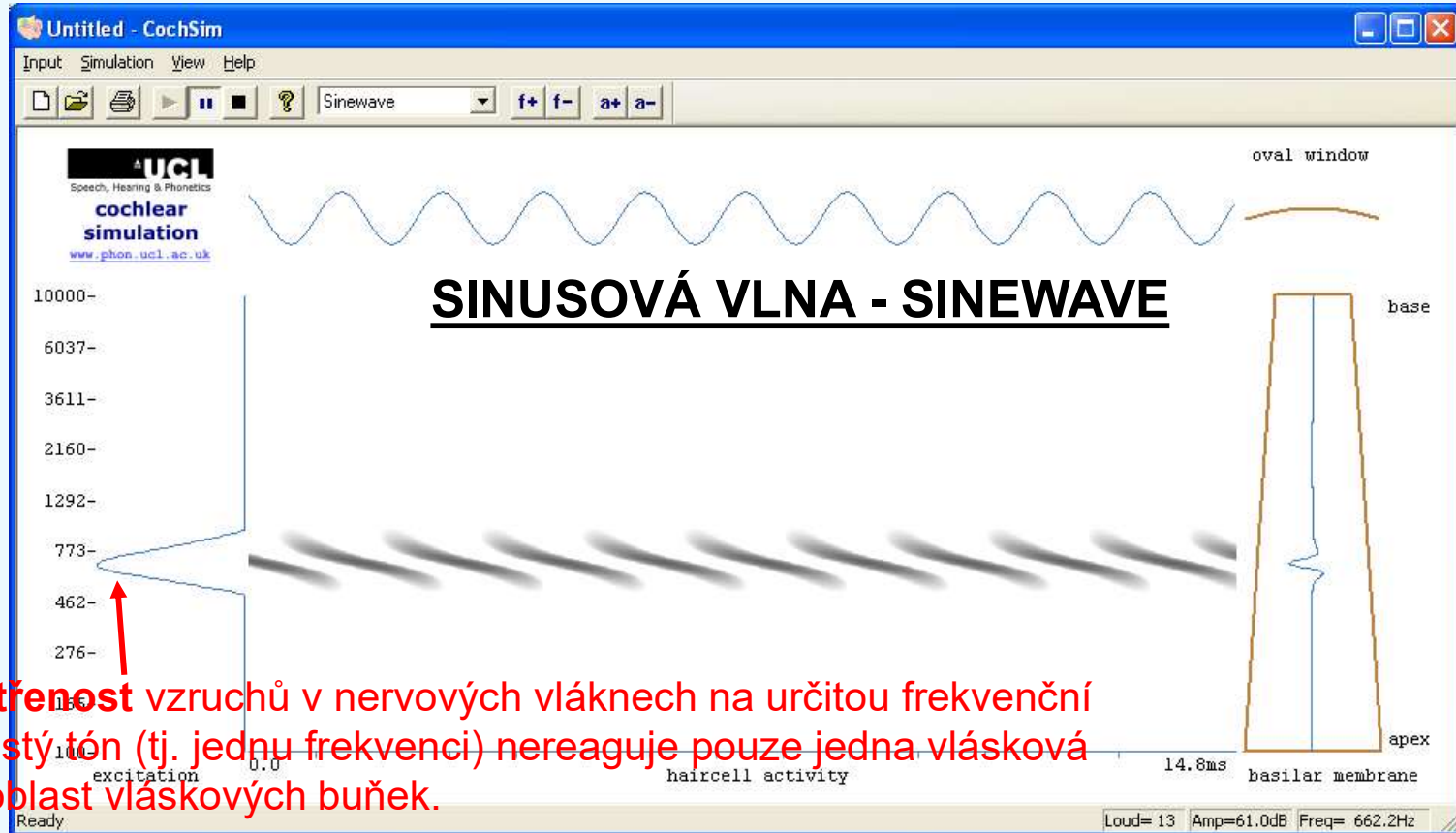


CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce



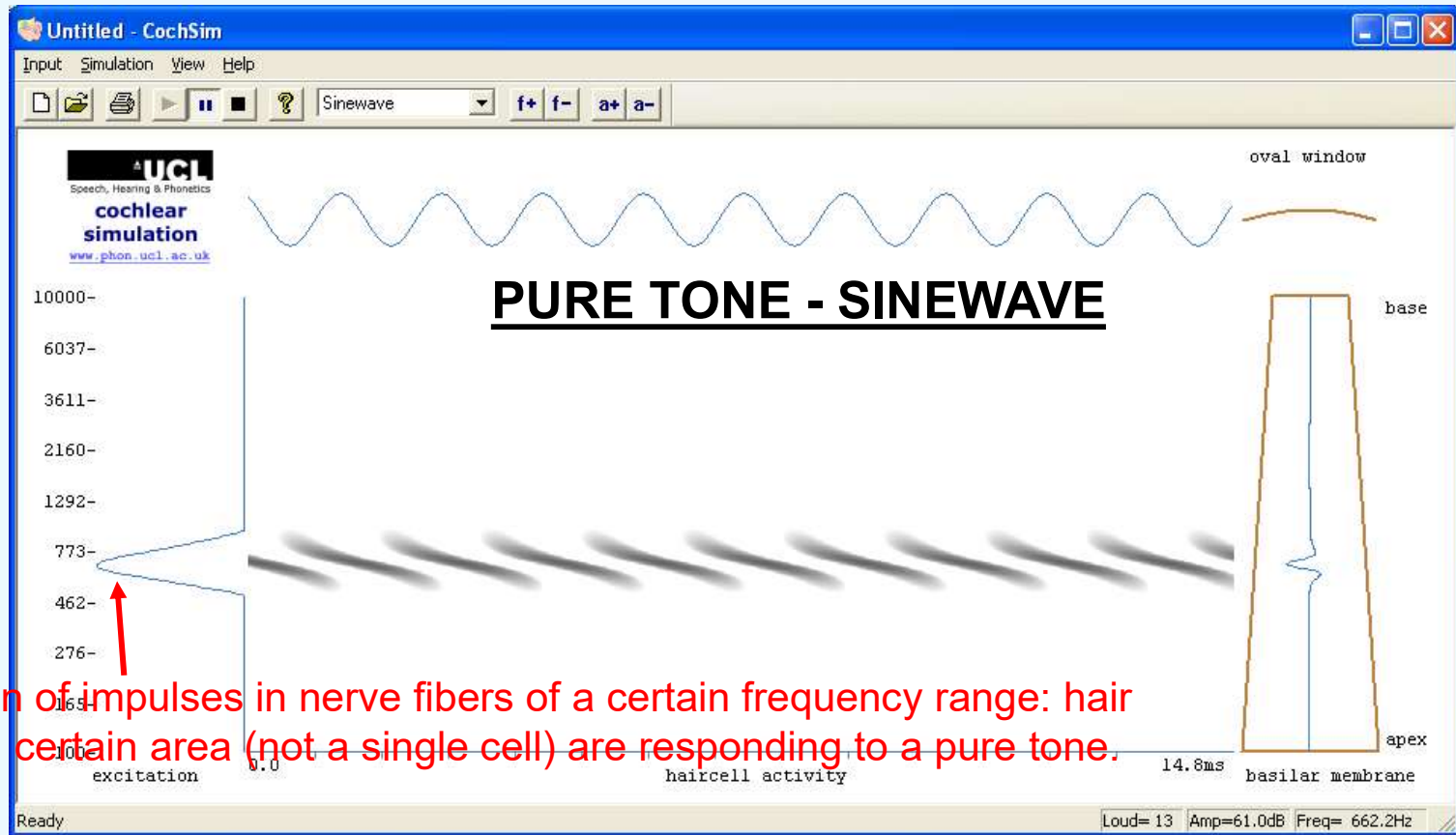
2) **Rozprostřenost** vzruchů v nervových vláknech na určitou frekvenční oblast: na čistý tón (tj. jednu frekvenci) nereaguje pouze jedna vlásková buňka, ale oblast vláskových buňek.

CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce



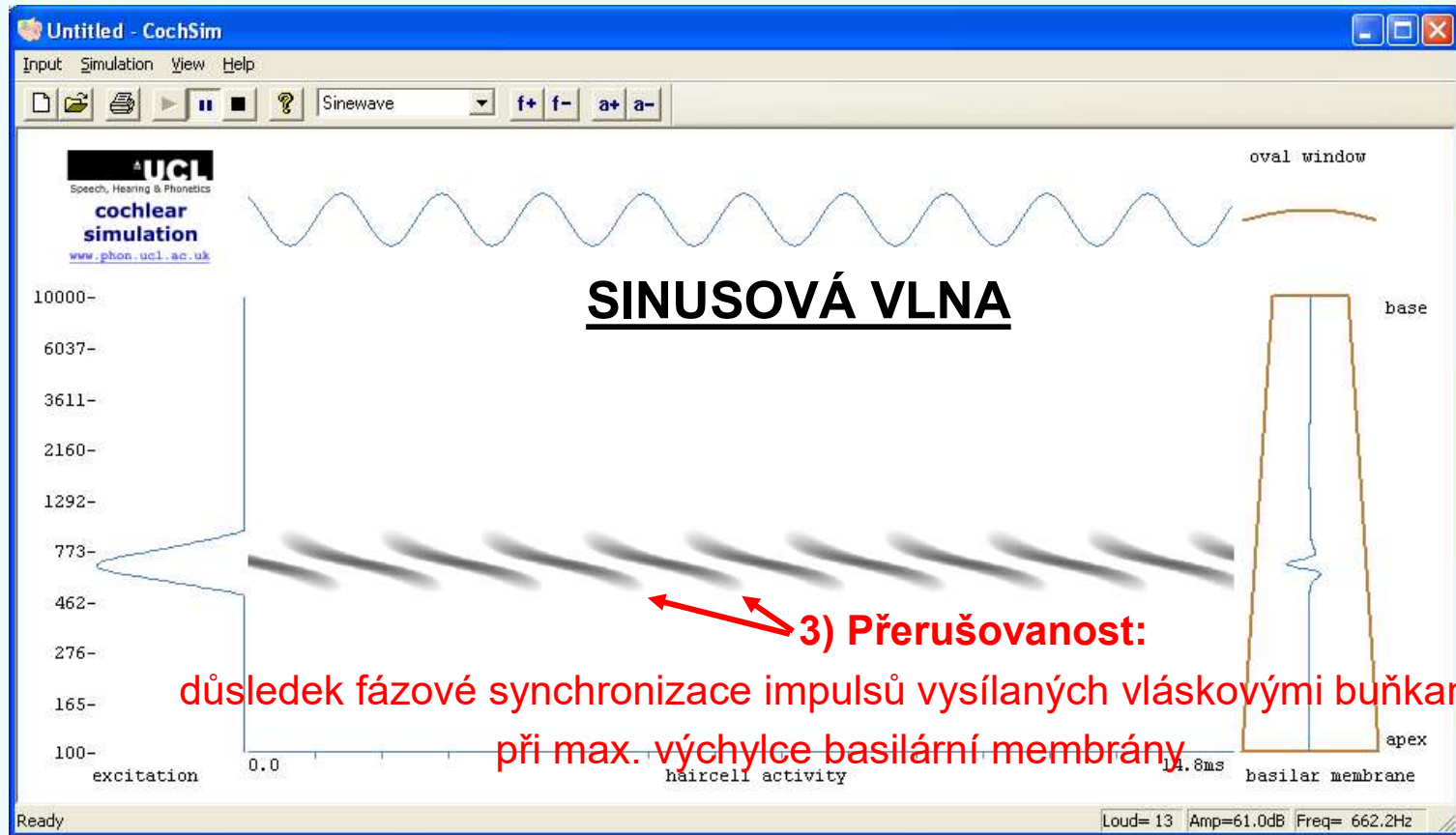
CochSim software by Mark Huckvale (University College London)

Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce

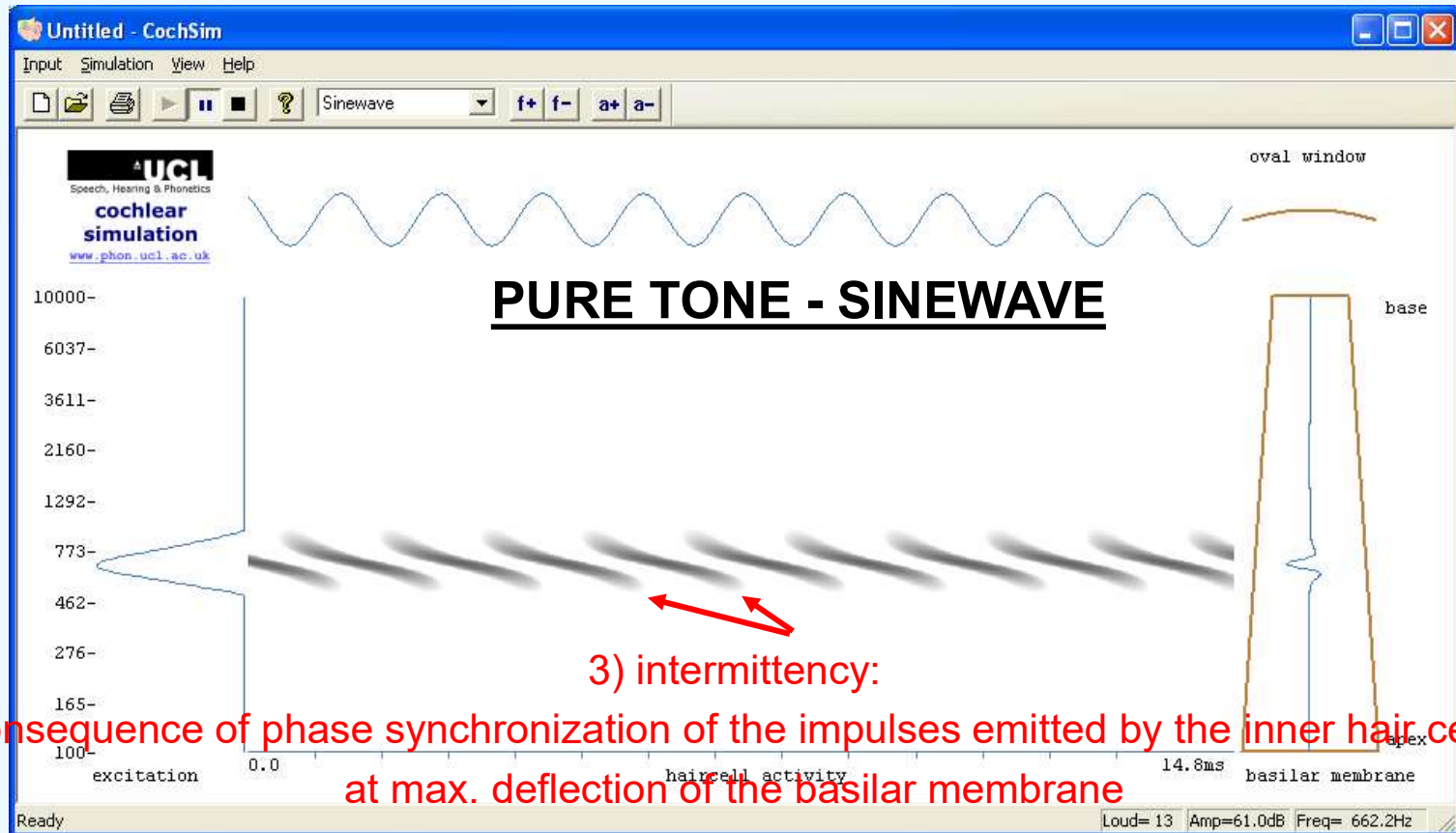


CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce

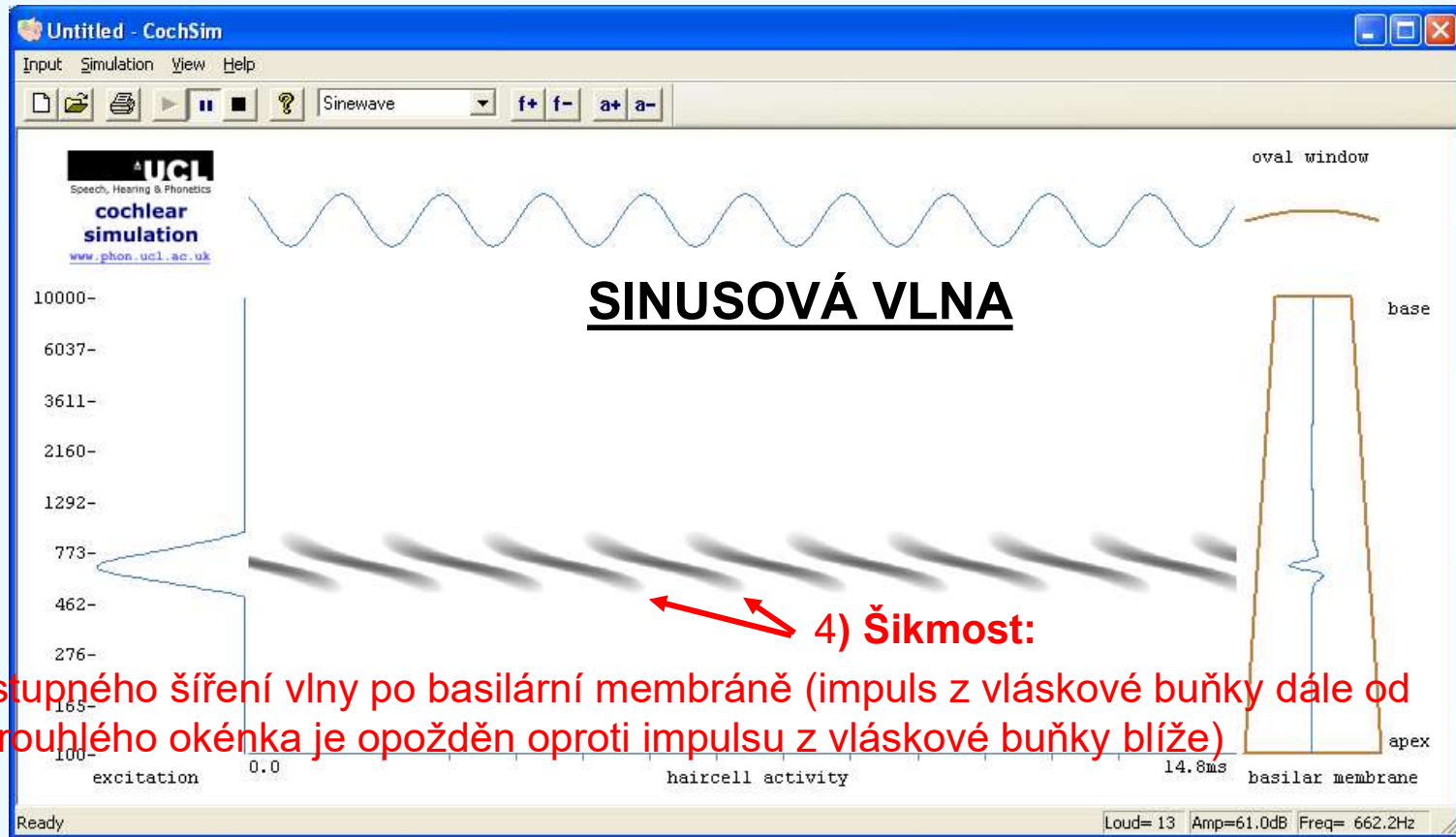


CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>



UCL Division of Psychology and Language Sciences

# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce



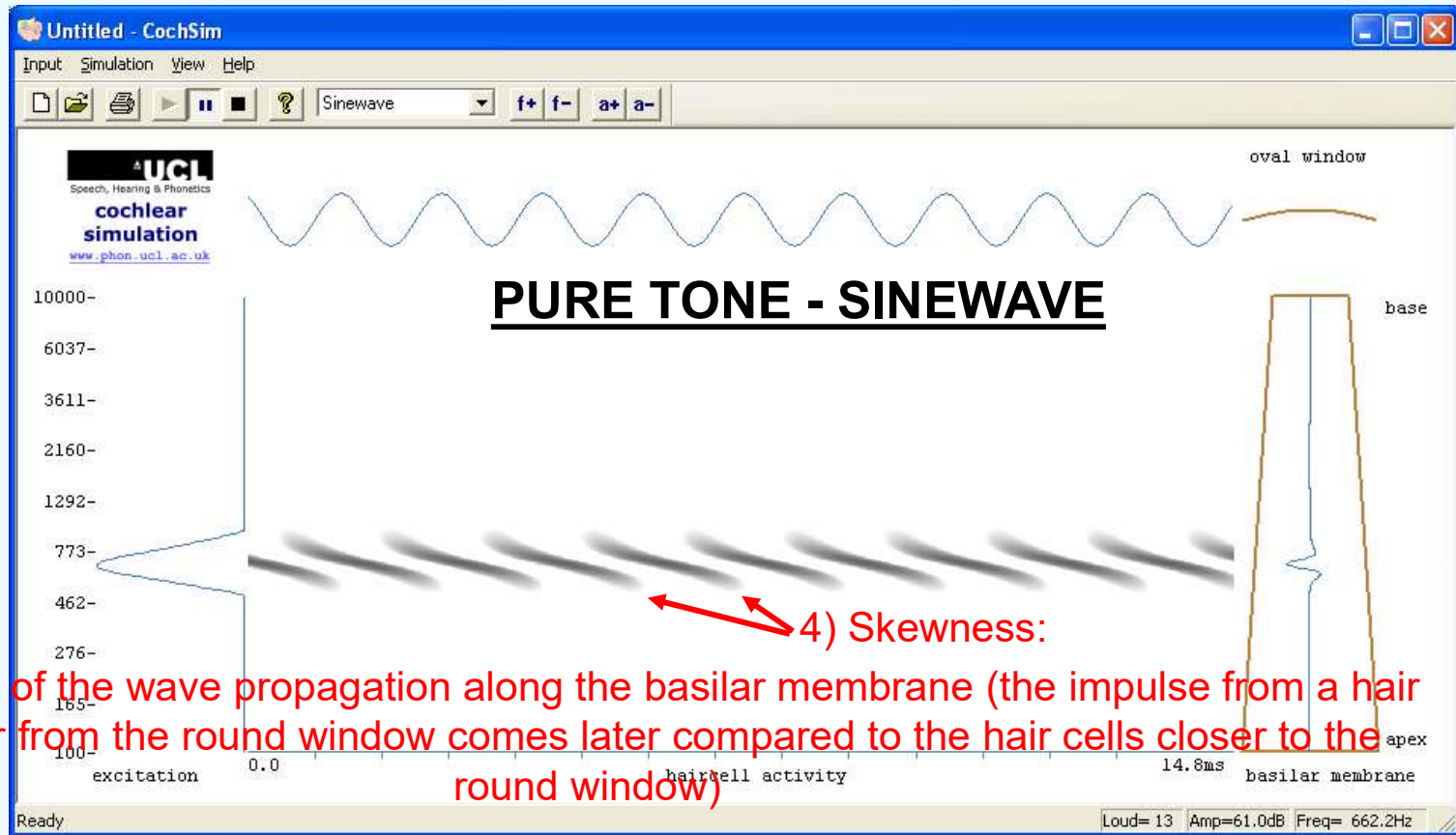
důsledek postupného šíření vlny po basilární membráně (impuls z vláskové buňky dále od okrouhlého okénka je opožděn oproti impulsu z vláskové buňky blíže)

CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce



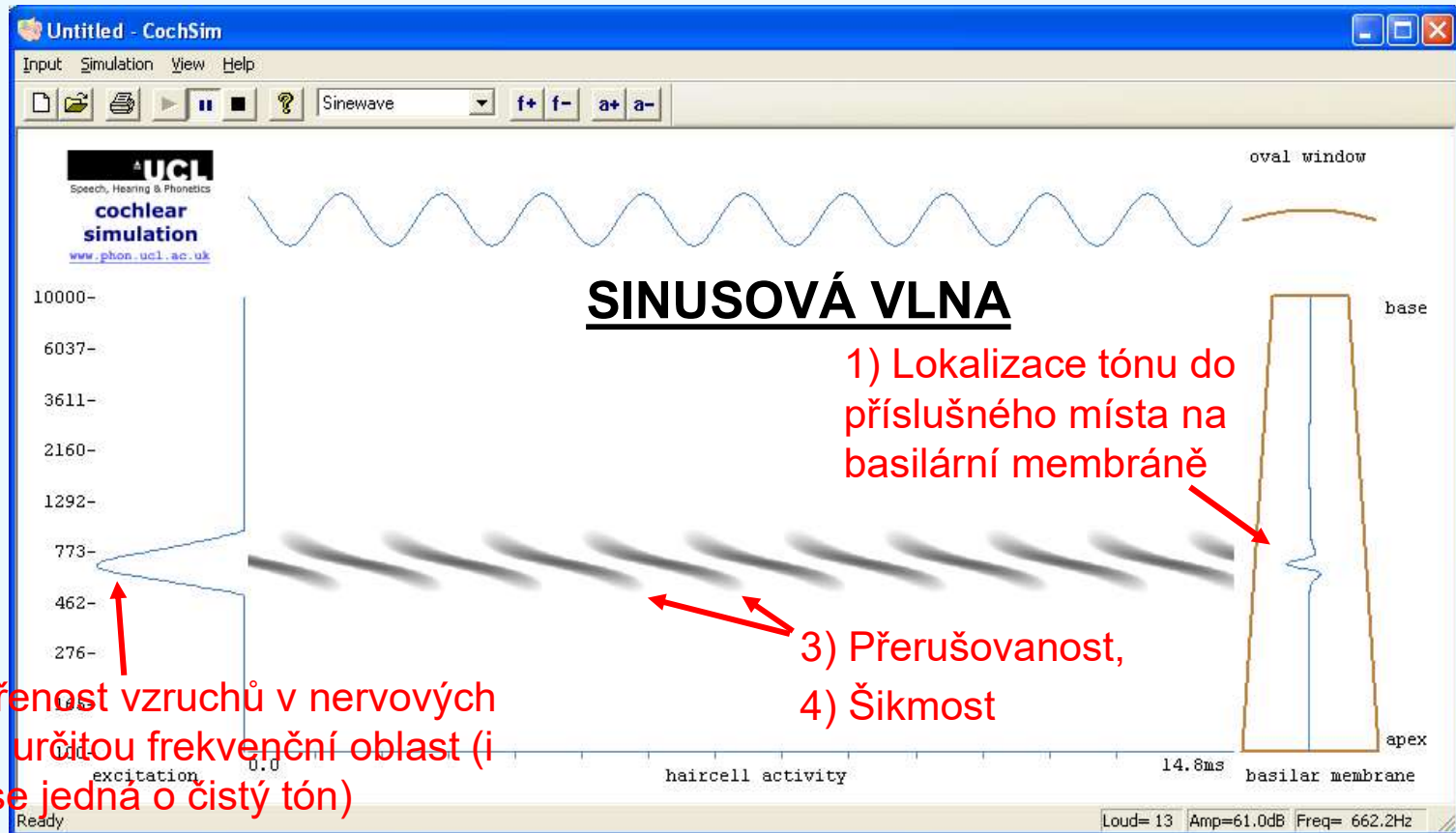
CochSim software by Mark Huckvale (University College London)

Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce

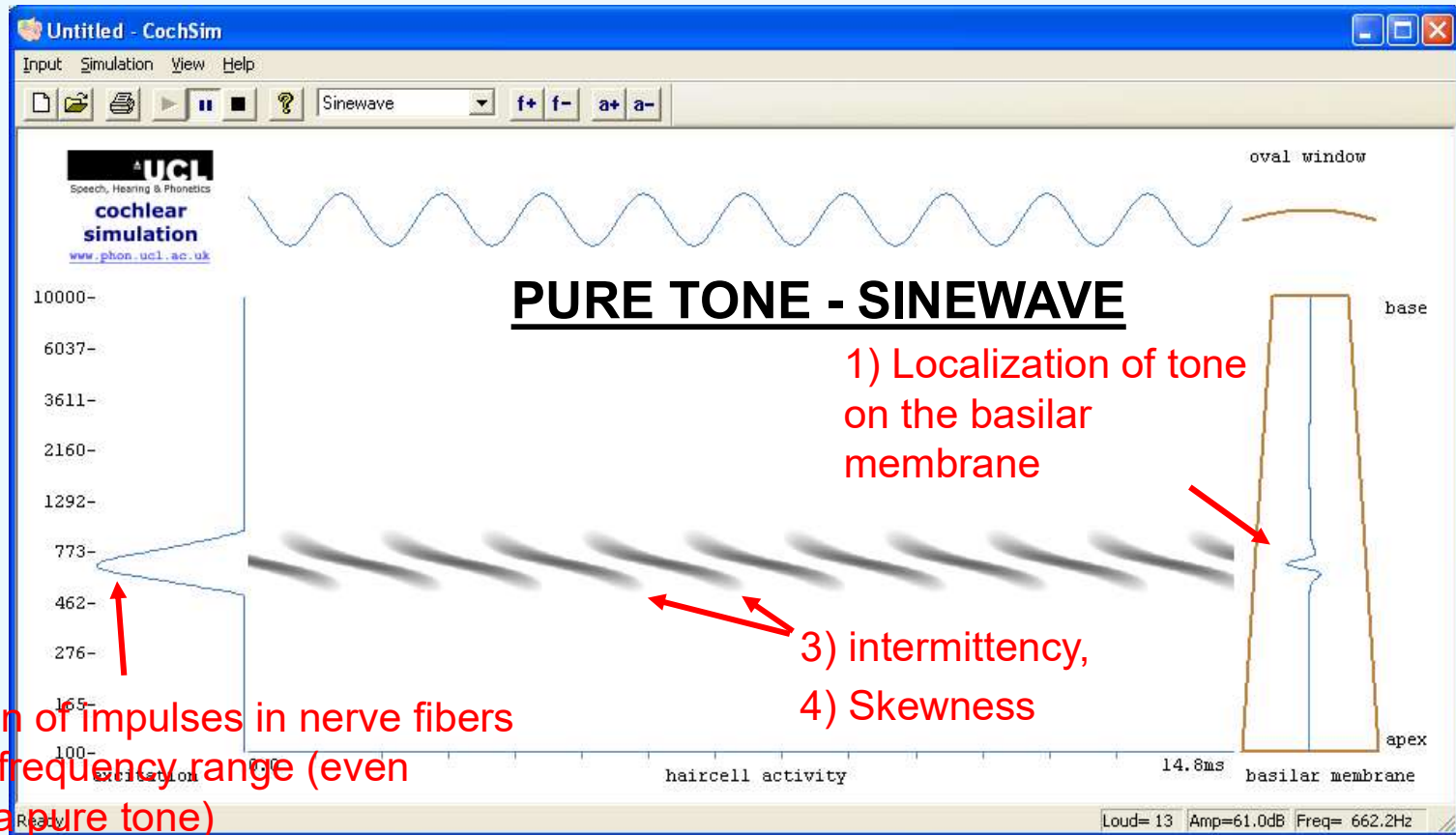


CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce



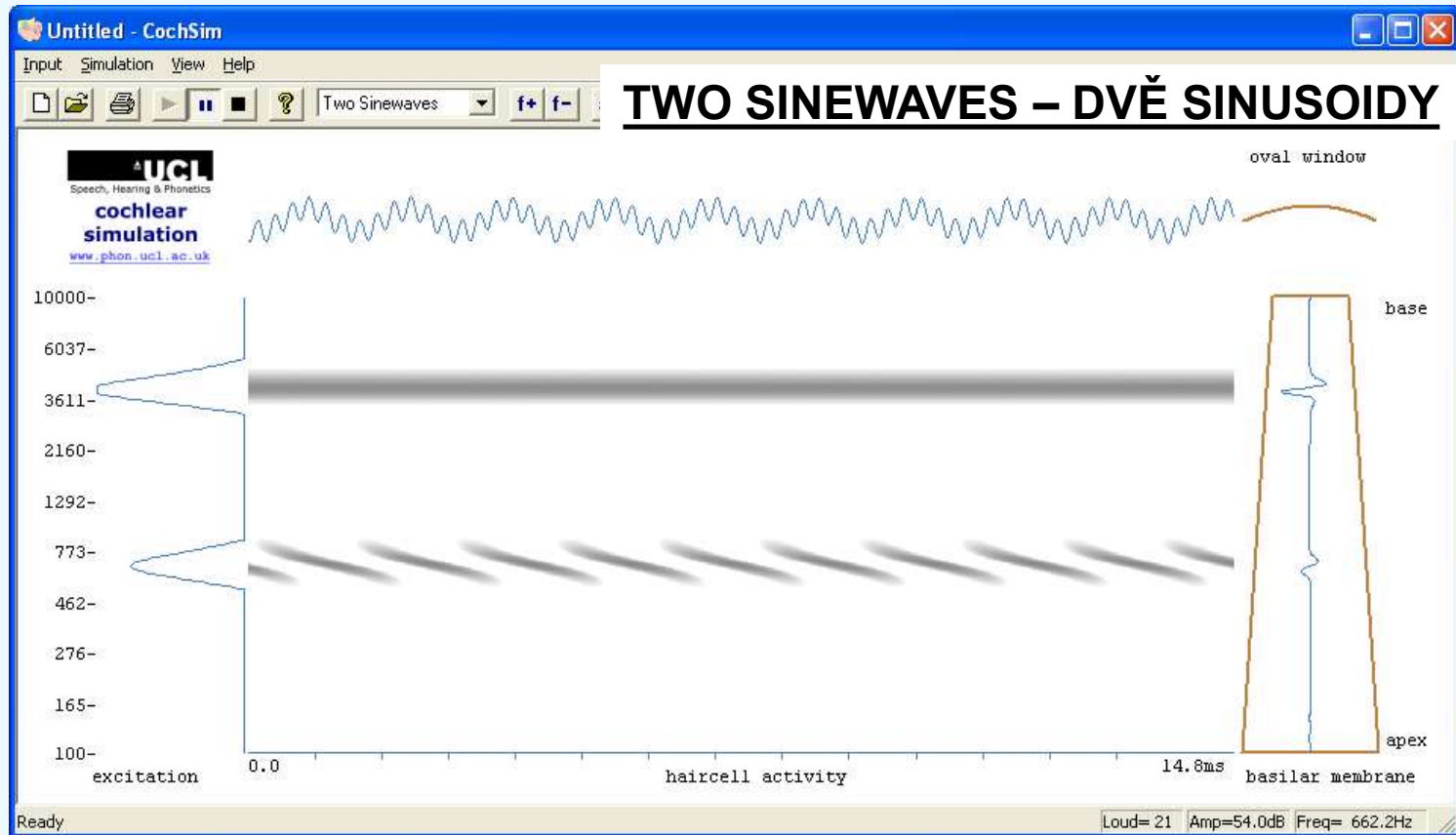
2) Distribution of impulses in nerve fibers of a certain frequency range (even though it is a pure tone)

CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce

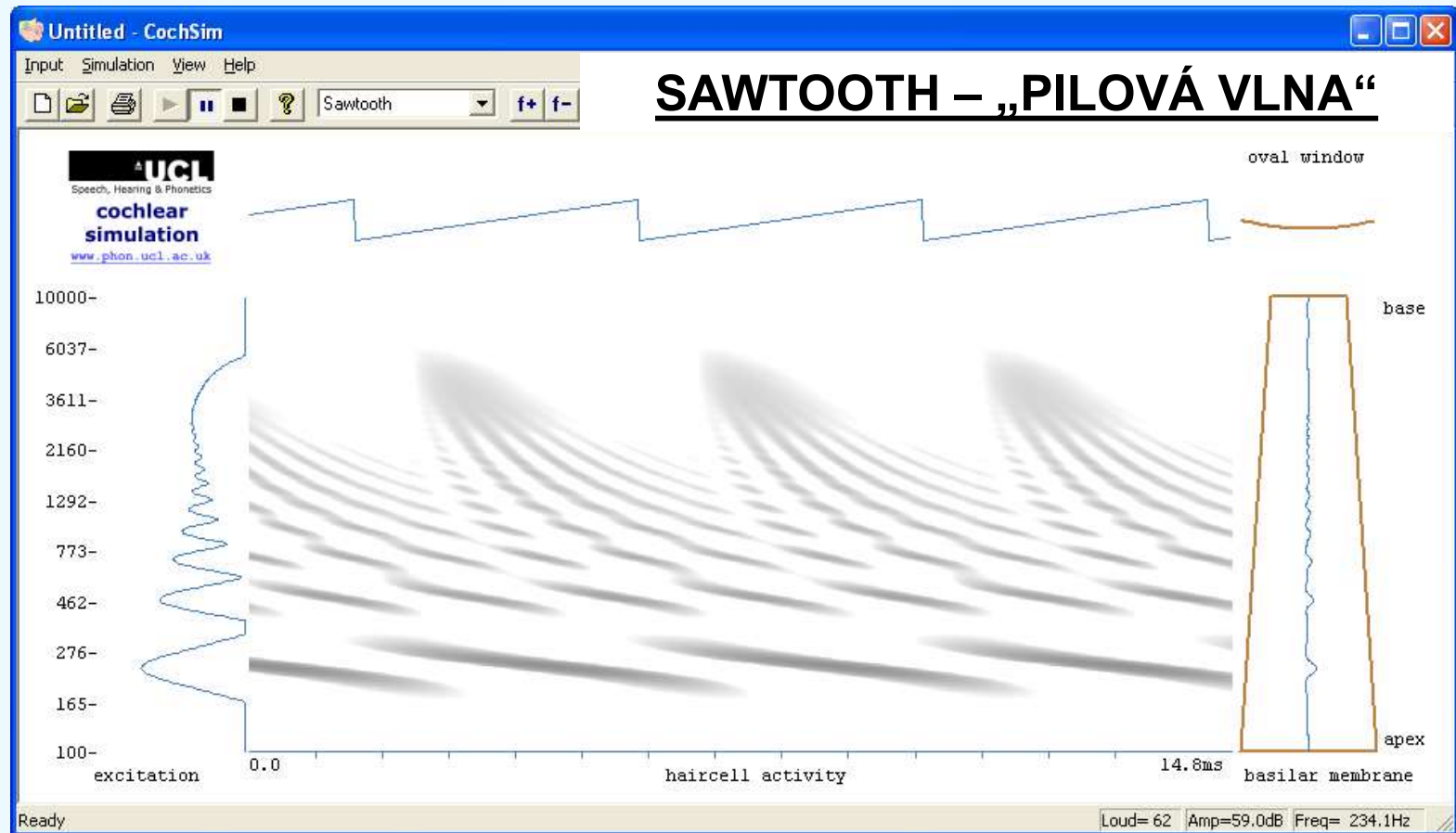


CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce

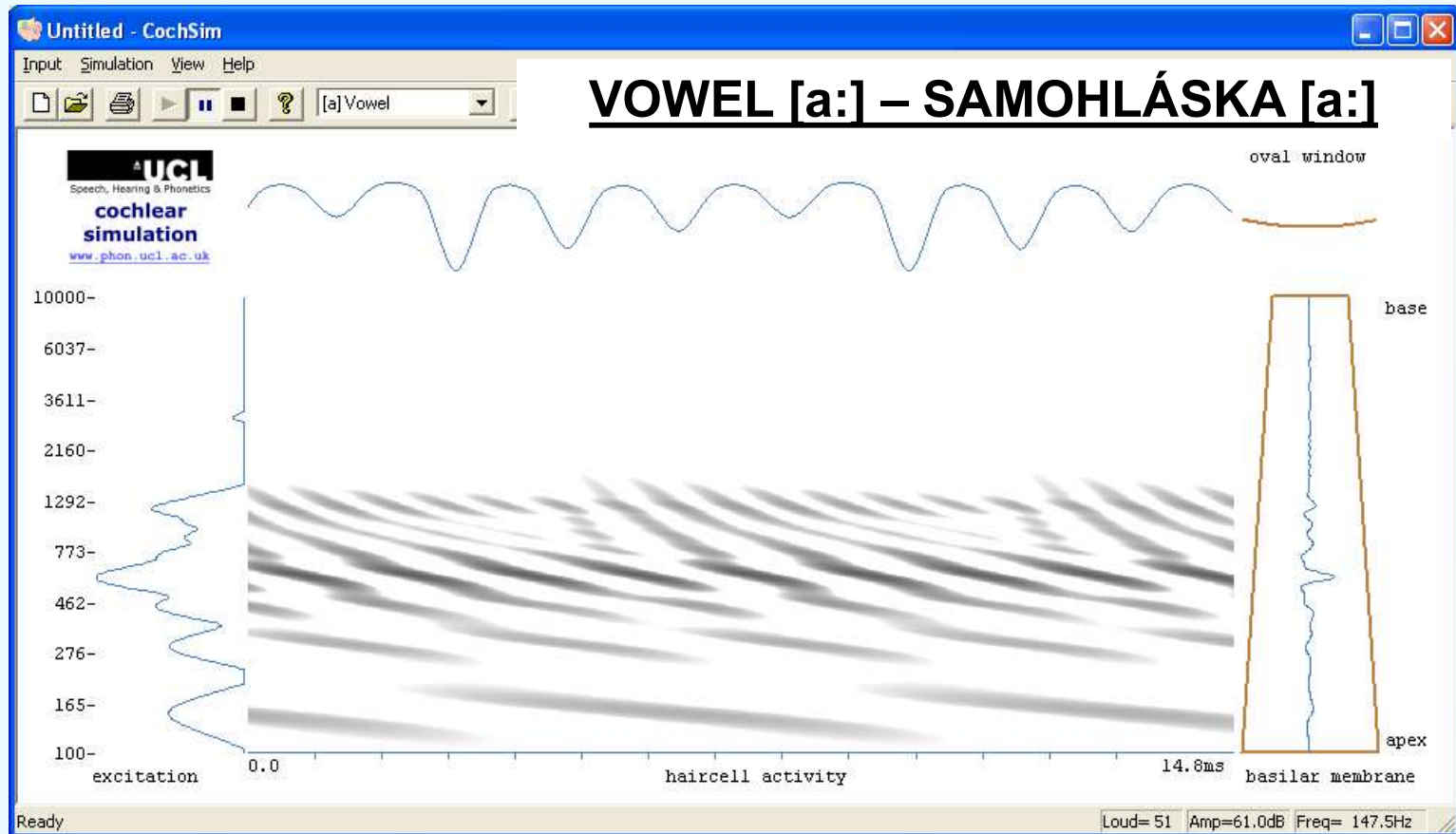


CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce

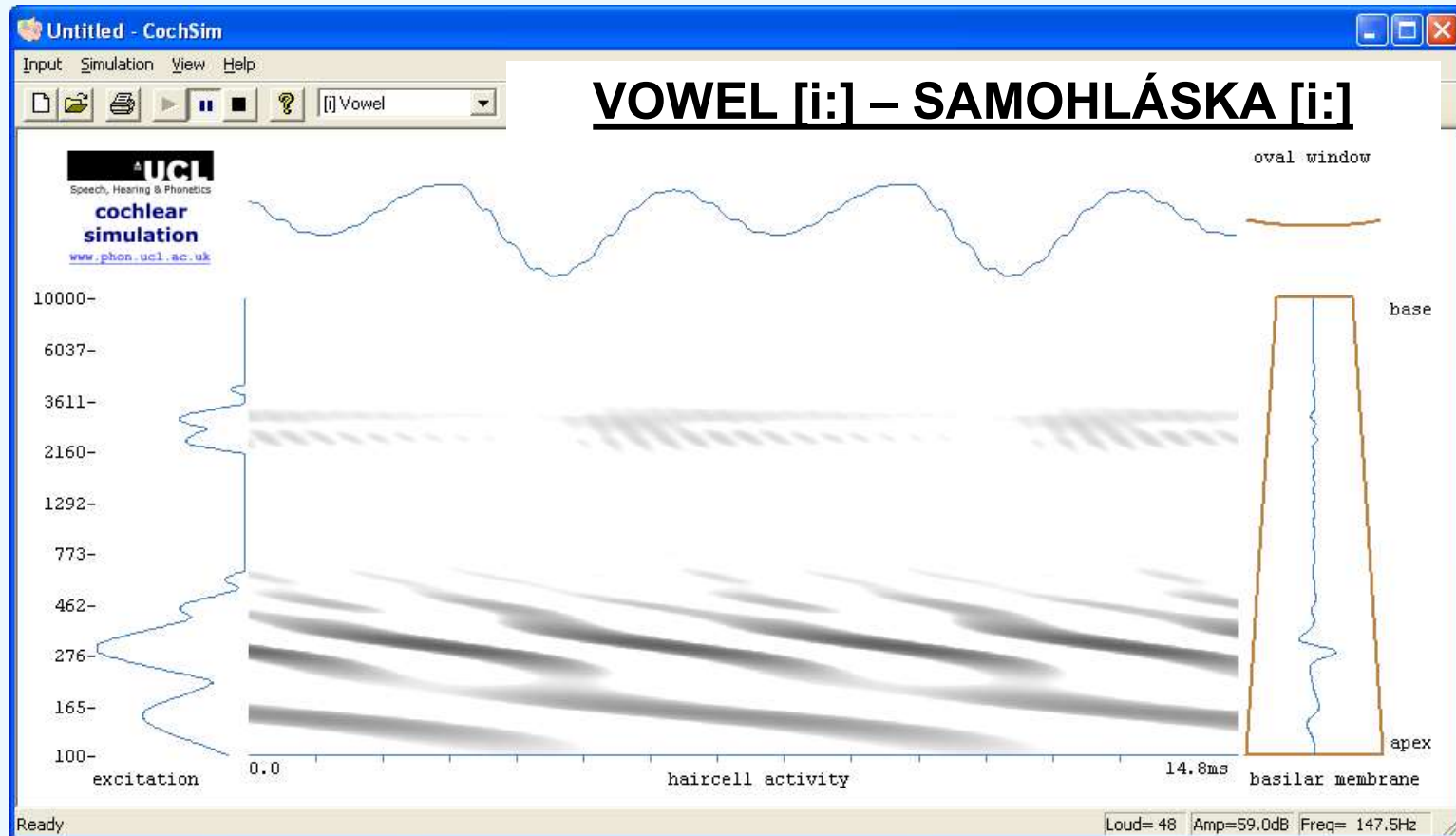


CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce

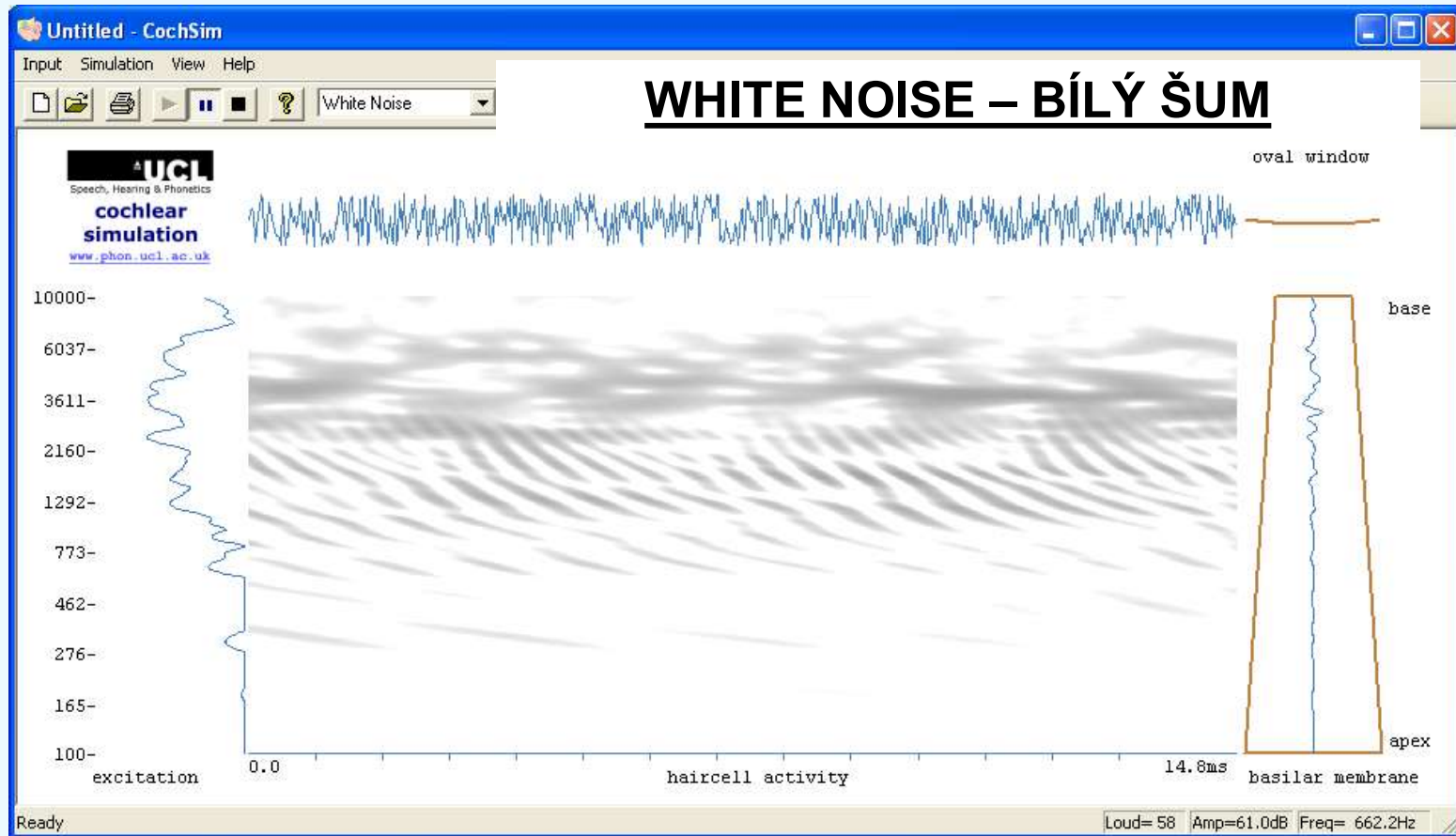


CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences



# Simulation of the cochlear function / Simulace kochleární funkce



**Pozn: Bílý  
šum obsahuje  
rovnoměrně  
všechny  
frekvence**

**Note:  
White noise  
encompasses  
all  
frequencies  
with the same  
amplitude**

CochSim software by Mark Huckvale (University College London)  
Freely downloadable from <http://www.phon.ucl.ac.uk/resource/cochsim/>

UCL Division of Psychology and Language Sciences

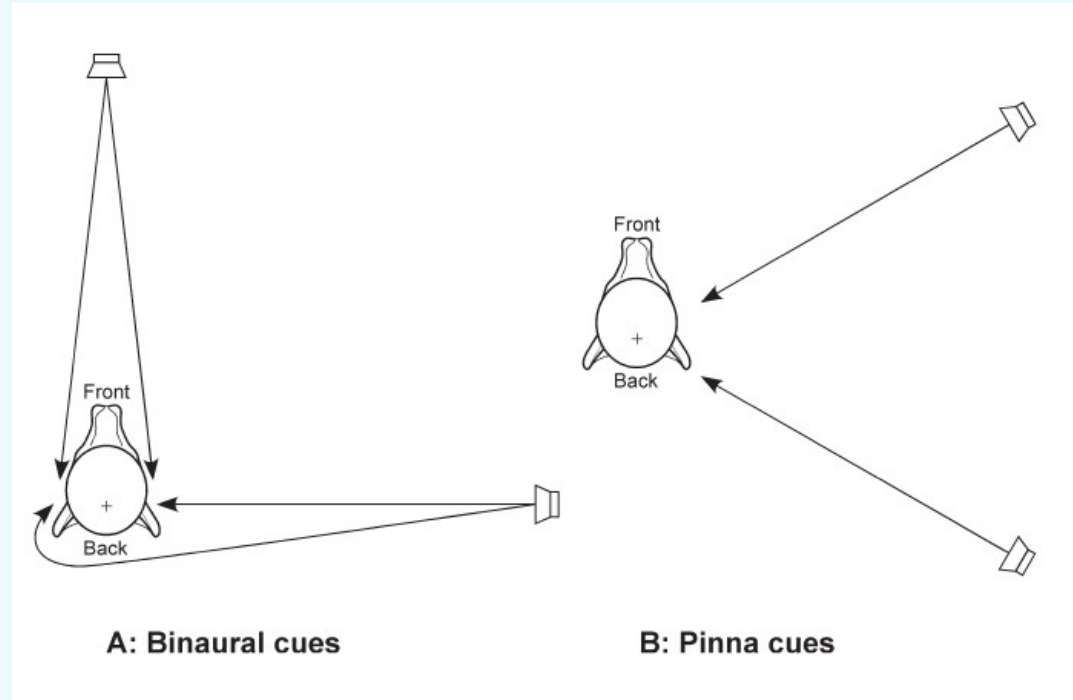


# Lokalizace zvuku u savců

## 1) Binaurální vjemy

a) Rozdíly v čase - počátek zvuku mezi oběma ušima (pro zvuky na nízkých frekvencích i komplexní zvuky na vysokých frekvencích)

b) Rozdíly intenzit mezi ušima (stínění hlavy – pro vysoké frekvence)



*Heffner HE and Heffner RS. The evolution of mammalian sound localization. Acoustics Today 12: 20-27, 2016.*

## 2) Monaurální vjemy – vliv směrovosti boltce

c) Směrovost boltce – důležité při použití pouze jednoho ucha – rozlišení směru zdroje zvuku (vepředu/vzadu, nahoře/dole).

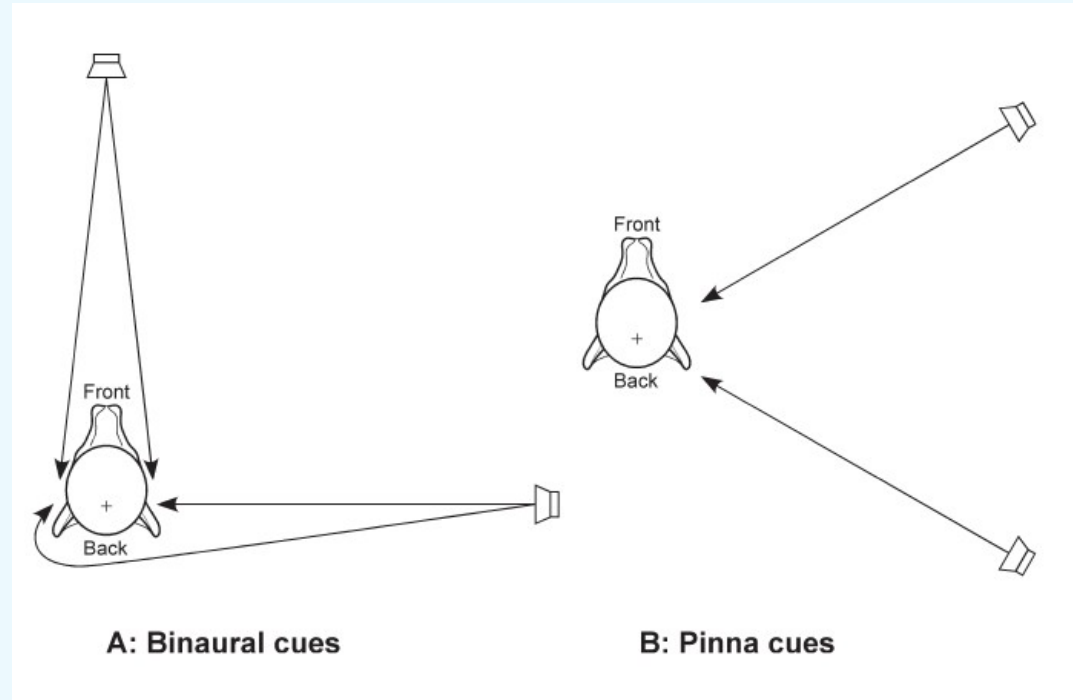
Pro směrovou informaci musí mít zvuk komplexní spektrum (kliknutí, šum) a musí obsahovat frekvence dostatečně vysoké, tak aby jejich intenzita byla modifikována boltcem.

# Localization of sound in mammals

## 1) Binaural sensations

a) Differences in time of the sound start between the two ears (for sounds at low frequencies as well as complex sound at high frequencies)

b) Differences of sound intensity between the two ears (the sound shading by the head – for high frequencies)



*Heffner HE and Heffner RS. The evolution of mammalian sound localization. Acoustics Today 12: 20-27, 2016.*

## 2) Monaural sensations – influence of the directional effect of the pinna

c) The directionality of pinna – important when using only one ear – distinguishing the direction of the sound source (front/back, above/below).

To carry directionality information the sound should have a complex spectrum (click, noise) and should contain sufficiently high frequencies so that their intensity is modified by the pinna.

**KONEC DÍLU / END OF THE PART**

# ZKRESLENÍ ZVUKU V PŘEVODNÍM APARÁTU

Převodní aparát ucha není lineární a vykazuje zkreslení amplitudy.

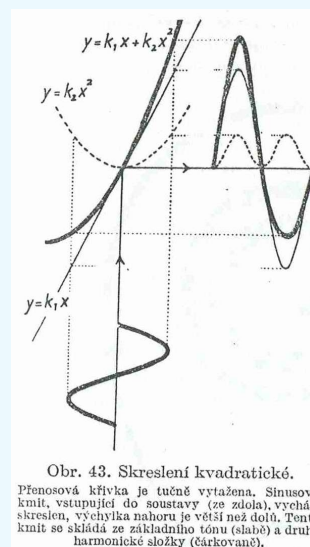
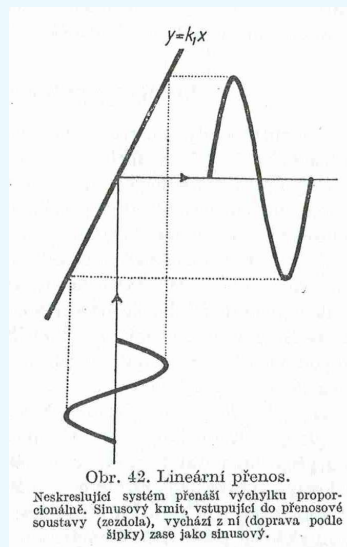
U lineární soustavy má kmit vystupující stejný tvar jako kmit vstupující.

Lineární přenos je dán funkcí  $y = kx$ .

U nelineární soustavy se tvar kmitu mění – ze sinusového se stane nesinusovým

Nelinearita může být různého řádu, např. kvadratická (s funkcí  $y = k_1x + k_2x^2$ ). Při zkreslení 2. stupně (kvadratickém) se objevuje kromě základního tónu i druhá harmonická frekvence. Kmity jsou pak nesymetrické vůči ose  $x$  (toplatí obecně při zkreslení sudého stupně). (Obr. 43).

Při zkreslení 3. stupně ( $y = k_1x - k_3x^3$ , obr. 44) - a obecně lichého stupně - jsou naopak výsledné kmity symetrické vůči ose  $x$ . Toto zkreslení odpovídá časté situaci, kdy výchylka je omezoována při překročení určité hodnoty.



# ZKRESLENÍ ZVUKU V PŘEVODNÍM APARÁTU

Ucho vykazuje zkreslení při tónech na hladinách vyšších než 40 dB nad prahem.

Výchylky bubínku i sluchových kůstek nejsou na obě strany symetrické.

Bylo zjištěno, že při zavádění čistých tónů do sluchového orgánu vznikají v něm sudé i liché harmonické tóny – tzv. **aurální harmonické tóny**.

Čím větší je intenzita zaváděného tónu tím větší je zkreslení a relativní obsah aurálních tónů.

Při zavedení dvou čistých tónů vznikají vlivem amplitudového zkreslení vedle aurálních harmonických tónů i tzv. **tóny kombinační**.

Jejich frekvence je dána součtem nebo rozdílem frekvencí základních tónů – tzv. **tóny sumační a diferenční**.

Kombinační tóny 1.řádu ( $a+b$ ,  $a-b$ ) vznikají při zkreslení 2.stupně.

Při zkreslení vyšších stupňů vznikají kombinační tóny i vyšších řádů.  
(Kombinační tóny 2. řádu při zkreslení 3.stupně jsou  $2a+b$ ,  $2b+a$ ,  $2a-b$ ,  $2b-a$ ).

# DEMONSTRACE VZNIKU KOMBINAČNÍCH TÓNŮ

*Acoust. Sci. & Tech.* 27, 6 (2006)

INVITED REVIEW

## Combination tone: Absent but audible component

Kaoru Ashihara\*

*National Institute of Advanced Industrial Science and Technology, AIST,  
1-1-1 Higashi, Tsukuba, 305-8566 Japan*

Primární tóny

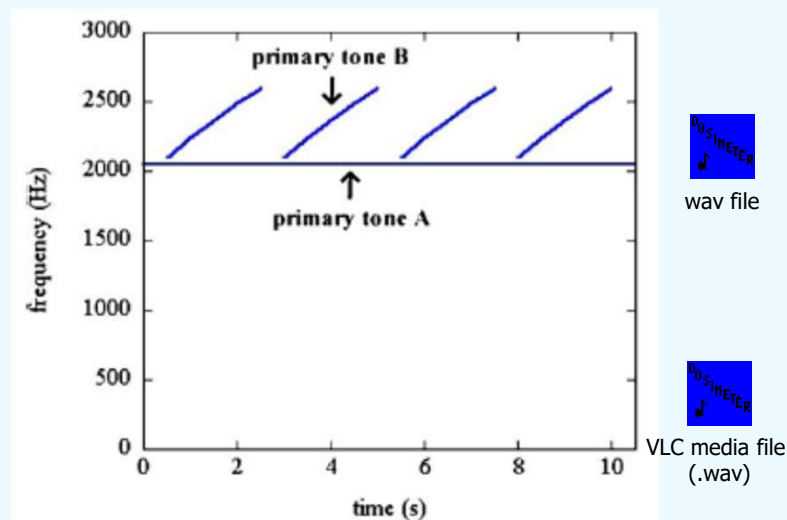


Fig. 2 Two primary tones are illustrated on a time-frequency plane. Primary tone A is a continuous pure tone. Primary tone B consists of ascending sweeps.

Primární tóny a kombinační tóny vznikající v uchu

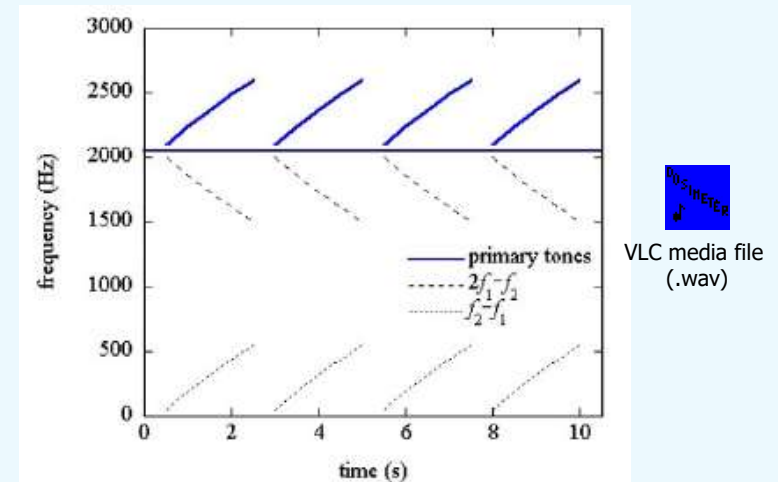


Fig. 3 Combination tones that are supposed to be induced by the primary tones are shown. The primary tones are represented by solid lines. The broken lines and dotted lines represent the  $2f_1 - f_2$  and  $f_2 - f_1$  components, respectively.

[http://www.jstage.jst.go.jp/browse/ast/27/6/\\_contents](http://www.jstage.jst.go.jp/browse/ast/27/6/_contents) (5\_Ashihara2006a\_files)

# Representation of Sound in the Auditory Nerve (AN)

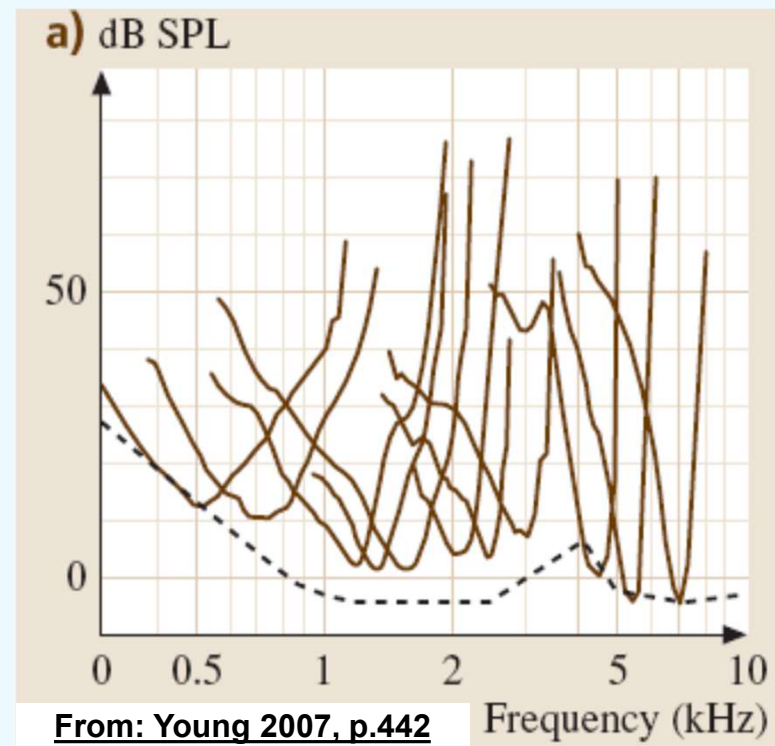
The AN consists of an array of fibers tuned across the range of frequencies that the person can hear.

The properties of AN fibers derive directly from the properties of the basilar membrane and the transduction process in Inner hair cells.

The tuning of the basilar membrane is reflected in the tuning of AN fibers as is shown by the tuning curves in Fig. 12.8a.

The perceptual sense of sound frequency, of the highness or lowness of a simple sound like a tone, is strongly correlated with stimulus frequency and, therefore, with the population of AN fibers activated by the sound.

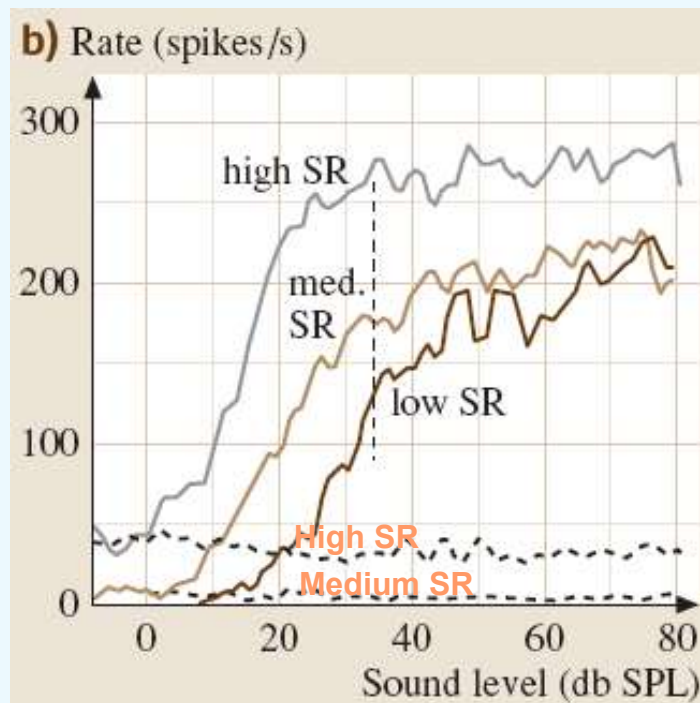
Fig. 12.8a Basic properties of responses to sound in AN fibers. (a) Tuning curves, showing the threshold sound level for a response plotted versus frequency. the dashed line shows the lowest thresholds across a population of animals.



# Representation of Sound in the Auditory Nerve

The intensity of a sound is conveyed by the **rate at which fibers respond**. AN fibers increase their discharge rates as sound intensity increases (Fig. 12.8b). When not stimulated, the fibers fire with the spontaneous discharge rate (SR). Very sensitive fibers, those with the lowest thresholds, have relatively high SR and less-sensitive fibers have lower SR.

Fibers are broken into three classes, low, medium, and high, using the somewhat arbitrary criteria of 0.5–1 spikes/s to divide low from medium and 15–20 spikes/s to divide medium from high, depending on the experimenters.



**From: Young 2007, p.442**

In high-SR fibers, the dynamic range, the range over which sound intensity increases produce rate increases, is narrow and the saturation of discharge rate at high sound levels is clear. In low- and medium-SR fibers, the saturation is gradual (sloping) and the dynamic range is wider.

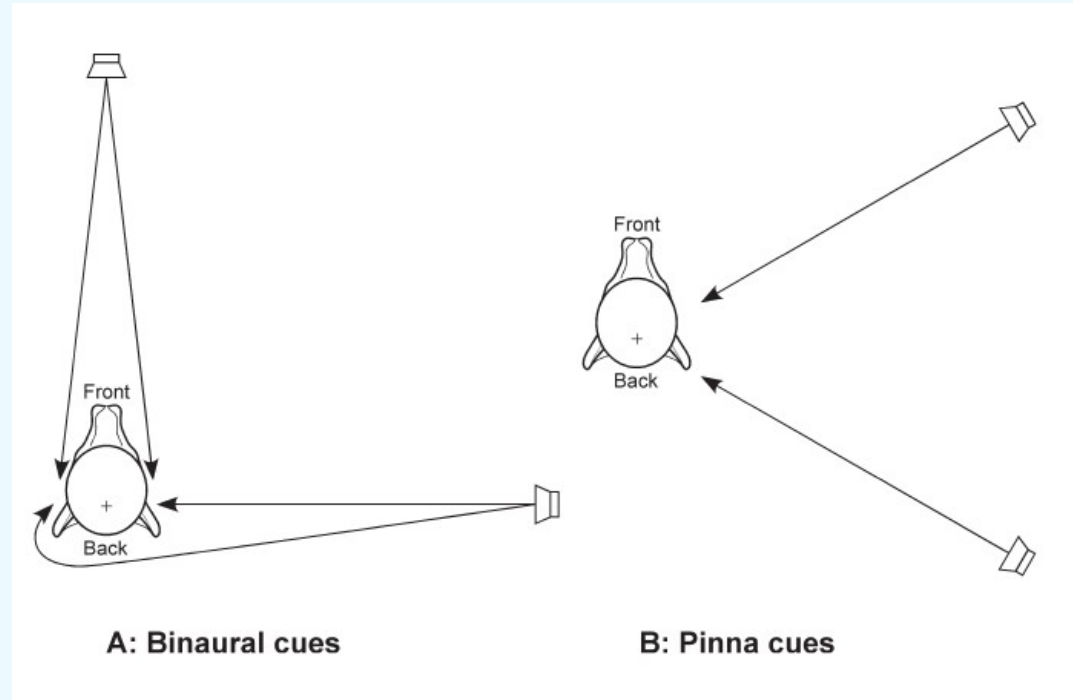
Young 2007, Fig.12-8(b): Rate versus sound-level plots for responses to BF tones in three AN fibers. Rate in response to a 200 ms tone is shown by the solid lines and SR by the dashed lines, which actually plot the SR during the 400 ms immediately preceding each stimulus. The fibers had similar BFs (5.36, 6.18, and 5.74 kHz) but different spontaneous rates and were recorded successively in the same experimental preparation. The fluctuations in the curves derive from the randomness in the responses remaining after three-point smoothing of the curves.

# Sound localization in mammals

## 1) Binaural cues

a) Comparing the time of arrival of the sound to the two ears (used for both low-frequency and high-frequency complex sounds)

b) Difference in intensity at the two ears (shading of the sound by head – used for high-frequency sounds)



*Heffner HE and Heffner RS. The evolution of mammalian sound localization. Acoustics Today 12: 20-27, 2016.*

## 2) Monaural pinna cues

c) Pinna directivity – important when only one ear is used - distinguishing the sound from different angles (front/back, upper/lower) due to pinna directivity pattern..

For directional information the sound must have a complex spectrum (clicks, noise) and must contain frequencies high enough to be modified by pinna.

# Flow of energy and information in the auditory system (Kent 1997, p. 223)

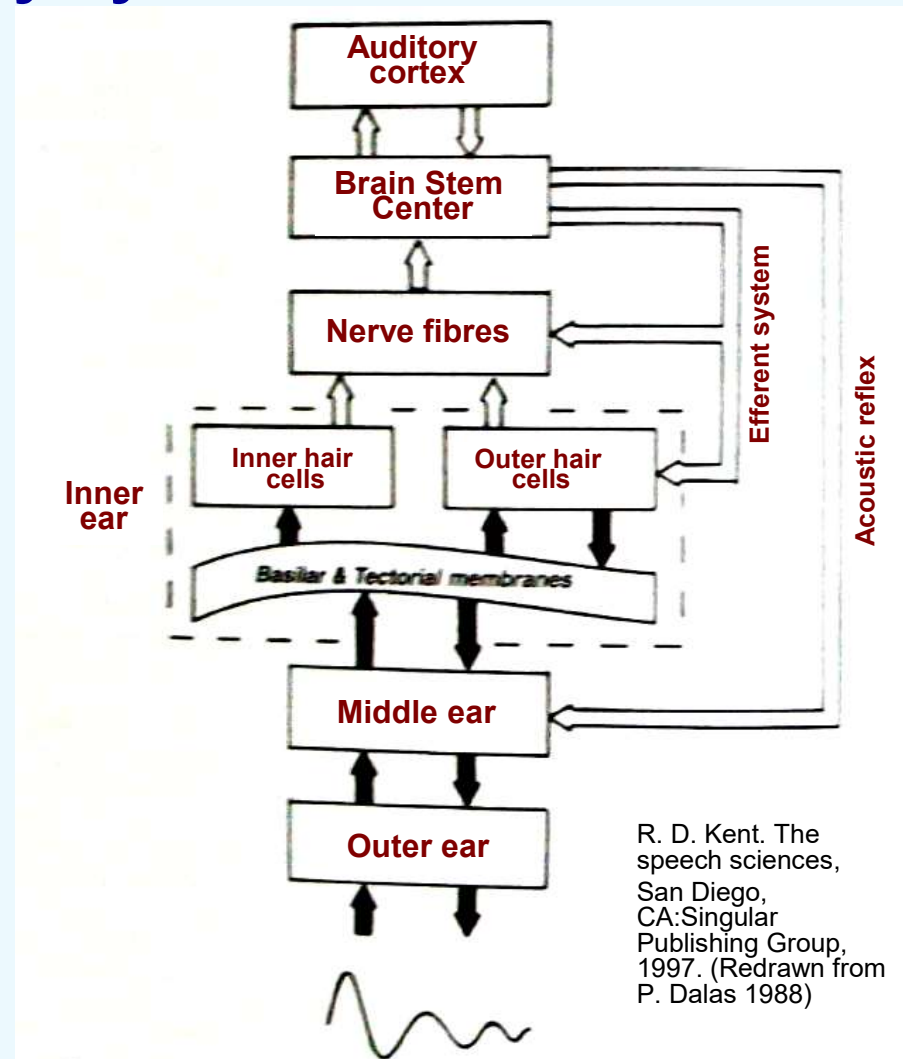
The acoustic energy (dark arrows) as well as the information (light arrows) flow in two directions: forward as well as backward.

## ENERGY FLOW:

**Forward flow** – transfers the sound vibrations from the outer world towards the hair cells.

**Backward flow** – sound traveling in the hearing organ in opposite direction. Caused by

- 1) Reflections from the surfaces of the outer, middle and inner ear
- 2) Activity of the outer hair cells



R. D. Kent. The speech sciences, San Diego, CA: Singular Publishing Group, 1997. (Redrawn from P. Dalas 1988)

R. D. Kent. The speech sciences, San Diego, CA: Singular Publishing Group, 1997. (Redrawn from P. Dalas 1988)

Fig. 6-14: Flow of energy and information in the auditory system.

The **dark** arrows represent energy flow.

The **unfilled** arrows represent information flow.

# Flow of energy and information in the auditory system (Kent 1997, p. 223)

The acoustic energy (dark arrows) as well as the information (light arrows) flow in two directions: forward as well as backward.

## INFORMATION FLOW:

**Forward flow** – starts in hair cells and transfers the information on the sound via nerve fibers to the central nervous system (i.e. to the Brain Stem and Auditory Cortex of the brain).

## Backward flow – causes:

- 1) An acoustic reflex in the middle ear
- 2) Cochlear amplification, otoacoustic emissions, other complex phenomena

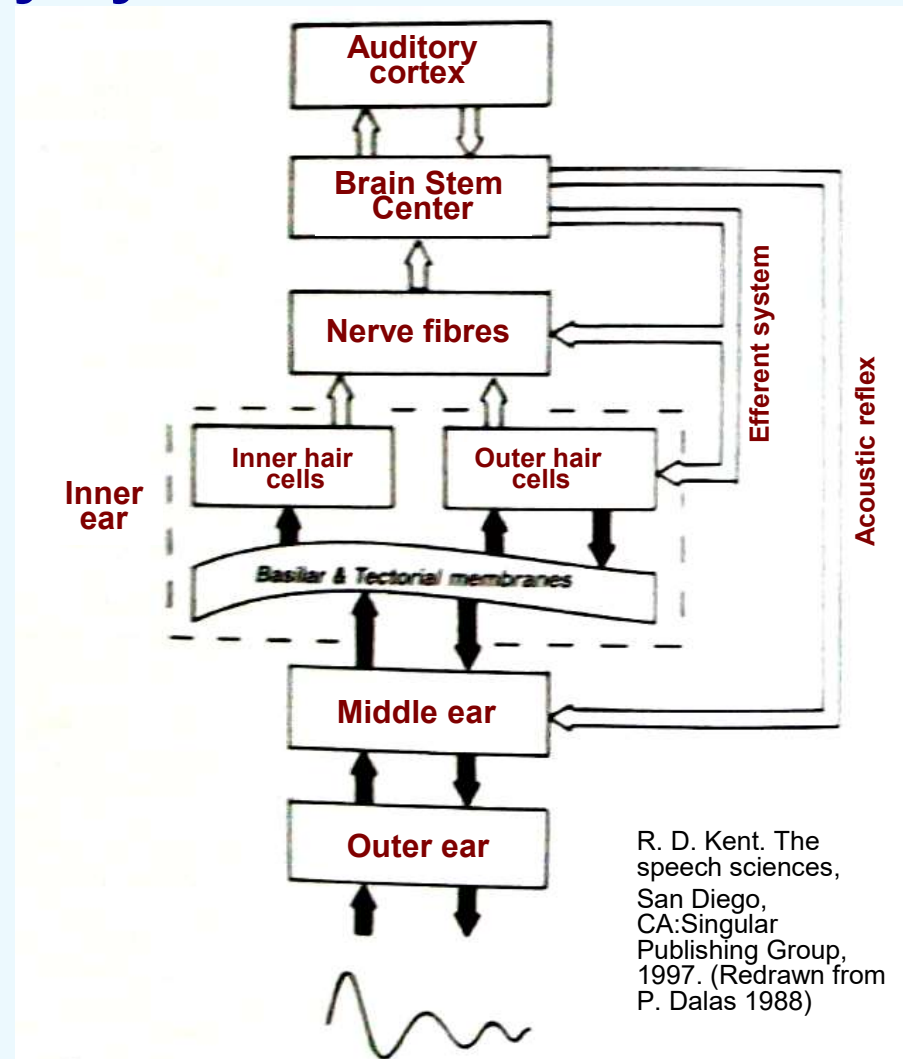


Fig. 6-14: Flow of energy and information in the auditory system.

The **dark** arrows represent energy flow.

The **unfilled** arrows represent information flow.

# Slyšení při kostním vedení zvuku (Sedláček 1956, str. 165)

Nejúčinnější slyšení je dosaženo standardní cestou – převodem vibrací přes bubínek a sluchové kůstky do tekutiny vnitřního ucha.

K sluchovému vjemu dochází ale i když dojde k rozkmitání tekutiny vnitřního ucha přímým převodem zvuku lebečními kostmi – tzv. kostním vedením.

Kostní vedení umožní sluch při poruše převodního aparátu středního ucha. Práh sluchu je však výrazně zvýšen o cca 40 dB. (Zvuky jsou vnímány o 40 dB slaběji).

Kostní vedení bývá využíváno pro diagnostiku vad sluchu.

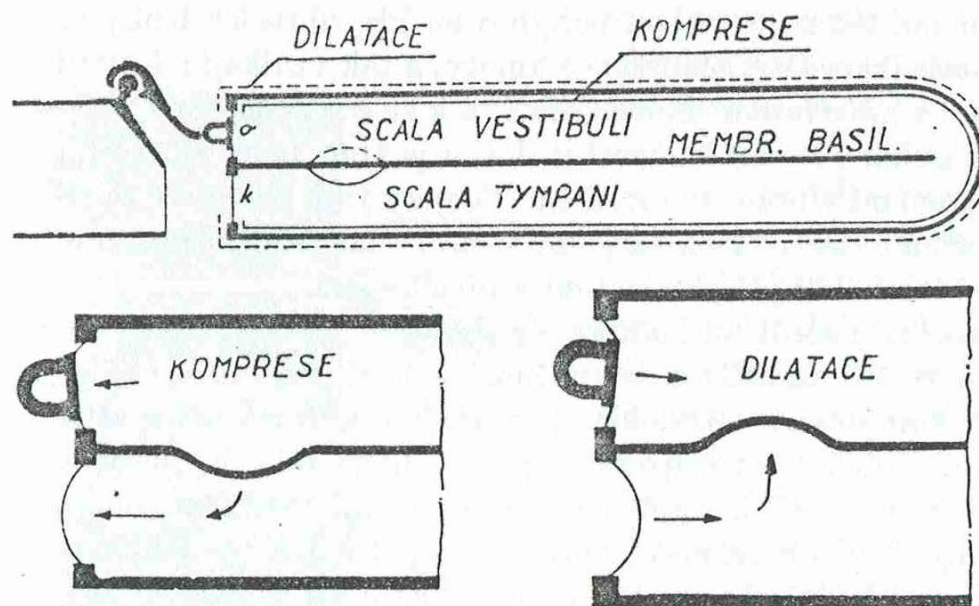
Při kostním vedení se zvuková vlna projeví jako střídavá koncentrická komprese labyrintu.

Celý labyrint mění periodicky svůj objem. Tlak se vyrovnává přes obě okénka – při kompresi se obě okénka vyklenou ven, při dilataci dovnitř.

- To je rozdílné od vzdušného vedení, kdy obě okénka kmitají v protifázi.

Oválné okénko s třmínkem je tužší než okénko okrouhlé a vychyluje se méně. To vede k rozkmitání tekutiny a basilární membrány.

Při zvýšení tuhosti oválného okénka (např. vlivem zvýšené tuhosti převodního aparátu při onemocnění středního ucha) dochází k větším výchylkám tekutiny a zesílení kostního vedení.



Obr. 78. Kompresní složka kostního vedení.

Nahoře: přehledné schema, dole: pohyby obou okének ve fázi komprese a dilatace.

# Hearing via Bone Conduction (Sedláček 1956, str. 165)

The most effective hearing is accomplished in a standard way – by transferring the vibrations via the eardrum and ear bones into the fluid of the inner ear – so called **air conduction**.

The hearing sensation however occurs also when the inner ear fluid is excited to vibration through the skull bones – so called **bone conduction**.

The bone conduction allows hearing also when the middle ear transfer of vibration is damaged. The hearing threshold is however c 40 dB higher than normal. (Sound are perceived 40 dB weaker).

The bone conduction has been used for diagnosis of voice disorders.

In bone conduction, the sound wave presents as an alternating concentric compression of the labyrinth.

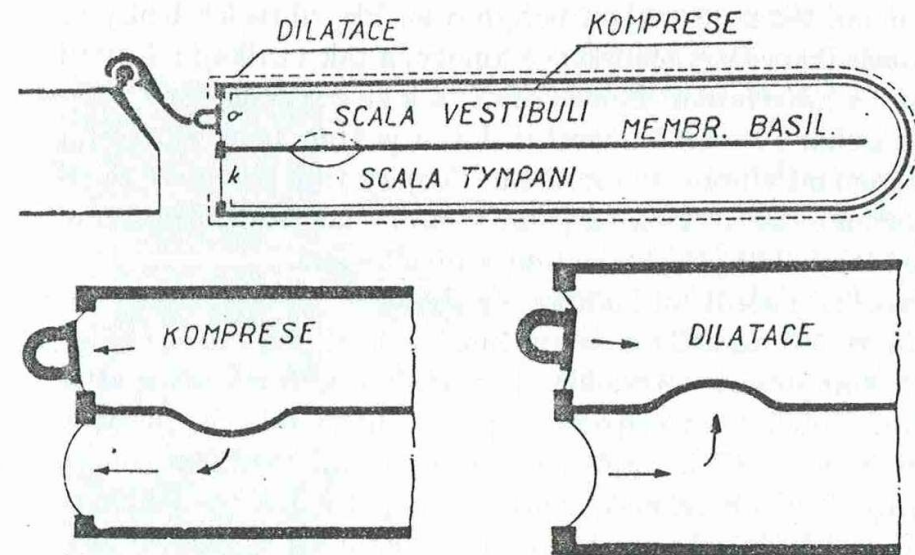
In tones, the whole labyrinth changes its volume periodically. The pressure is equalized through both the windows – during compression they bulge out, during dilatation they bulge in.

- This is different from the air conduction when both windows vibrate in opposite phases.

The oval window with stapes is stiffer than the round window and shows less displacement. This leads to vibration of the fluid and of the basilar membrane.

When the stiffness of the oval window is increased (e.g. due to increased stiffness of the transfer mechanism due to middle ear disease) the fluid vibrates more and the bone conduction hearing gets stronger.

**Sedláček, 1956, str. 166**



Obr. 78. Kompresní složka kostního vedení.

Nahoře: přehledné schema, dole: pohyby obou okének ve fázi komprese a dilatace.