

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

**Katedra etologie a zájmových chovů
Centrum pro výzkum chování psů**



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Auditivní percepce psa

Bakalářská práce

Ing. Michaela Dvořáková

Program: Kynologie

Vedoucí práce: Ing. Ludvík Pinc, Ph.D.

© 2023 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Auditivní percepce psa" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 20.4.2023

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Ludvíku Pincovi, Ph.D. za odborné vedení a poskytnutí cenných rad při zpracování mé bakalářské práce. Rovněž bych ráda poděkovala své rodině za jejich trpělivost a neocenitelnou podporu během celého studia.

Auditivní percepce psa

Souhrn

V bakalářské práci jsem se zaměřila na shromáždění poznatků o sluchovém ústrojí psa z pohledu anatomie a fyziologie. Dále pak na srovnání základních parametrů a funkčnosti sluchového ústrojí a sluchového vnímání psa i člověka a také na zpracování různých sluchových podnětů psa.

První kapitulu jsem věnovala základním pojmům z oblasti akustiky a definovala jsem pojmy zvuk, frekvence zvukové vlny, intenzita zvuku a sluchový práh. V následující kapitole jsem shrnula podrobnější informace o anatomii sluchového orgánu psa, který je tvořen zevním uchem, středním uchem a vnitřním uchem. Dále jsem se zabývala vývojem sluchového ústrojí psa. Sluchové ústrojí včetně sluchového nervového systému psa nejsou při narození zcela vyvinuté a dotváří se postupně až v postnatálním období. Jednotlivé poznatky ze studií o ontogenezi sluchového ústrojí psa jsem zpracovala dle časového vývoje do souhrnné tabulky. Další část této bakalářské práce jsem pak věnovala porovnání sluchového ústrojí a sluchových schopností psa a člověka. Ačkoli jsou sluchové parametry i vývoj sluchových orgánů psů a lidí rozdílné, některé ze sluchových schopností souvisejících se zpracováním zvuků a sociálních zvukových podnětů se jeví obdobné jak u psa, tak i u člověka. Taktéž využití mozkových hemisfér, kterému jsem věnovala předposlední kapitulu, je při zpracování zvukových informací podobné u různých druhů savců. V poslední části mé práce jsem shrnula zprávy o zpracování zvukových podnětů u psa domácího a možností zajištění lepší psychické pohody psů prostřednictvím zvukových stimulací.

Závěr mé bakalářské práce jsem využila ke shrnutí poznatků vyplývajících z porovnání sluchového ústrojí a vnímání psa a člověka a zhodnotila dostupnost informací.

Klíčová slova:

sluch, sluchový systém, vnímání, pes, funkční magnetická rezonance (fMRI)

Canines auditory perception

Summary

In my bachelor's thesis, I focused on knowledge gathering about the canines auditory system from the anatomy and physiology point of view. Further I compared the basic parameters and functionality of the auditory system and auditory perception of dogs and humans, as well as the processing of various auditory stimuli in dogs.

I devoted the first chapter to basic terms from the field of acoustics and defined the terms sound, sound wave frequency, sound intensity and hearing threshold. In the following chapter, I summarized more detailed information about the anatomy of the dog's auditory organ, which consists of the outer ear, middle ear and inner ear. Subsequently, I dealt with the development of the dog's hearing system. The auditory system, including the dog's auditory nervous system, is not fully developed at birth and is gradually completed in the postnatal period. I compiled individual findings from studies on the ontogenesis of the dog's auditory system according to time development into a summary table. I devoted the next part of this work to a comparison of the hearing system and hearing abilities of dogs and humans. Although the auditory parameters and the development of the auditory organs of dogs and humans are different, some of the auditory abilities related to the processing of sounds and social sound stimuli appear similar in both dogs and humans. Also, the use of the cerebral hemispheres, to which I devoted the penultimate chapter, is similar in the processing of sound information in different species of mammals. In the last part of my work, I summarized reports on the processing of sound stimuli in domestic dogs and the possibility of ensuring dog's welfare by sound stimulation.

I used the conclusion of my bachelor's thesis to summarize the comparison of the auditory system and perception of dogs and humans and evaluated information availability.

Keywords:

hearing, auditory system, perception, dog, functional magnetic resonance imaging (fMRI)

Obsah

1 Úvod	7
2 Cíl práce	8
3 Literární rešerše.....	9
3.1 Základní pojmy z akustiky	9
3.2 Anatomie sluchového ústrojí.....	10
3.2.1 Zevní ucho	10
3.2.2 Střední ucho	12
3.2.3 Vnitřní ucho	13
3.3 Ontogeneze sluchového ústrojí	16
3.4 Porovnání sluchového ústrojí a schopností psa a člověka.....	19
3.4.1 Porovnání sluchového ústrojí	19
3.4.1.1 Ušní boltec	19
3.4.1.2 Zevní zvukovod	20
3.4.1.3 Bubínek, sluchové kůstky a oválné okénko.....	20
3.4.1.4 Hlemýžď, basální membrána a vláskové buňky	21
3.4.2 Porovnání sluchových schopností psa a člověka	23
3.5 Využití mozkových hemisfér psa při zpracování zvukových informací....	27
3.6 Zpracování zvukových podnětů u psa	29
4 Závěr	31
5 Literatura.....	32
6 Seznam použitých zkratk a symbolů	39

1 Úvod

Auditivní percepce psů patří mezi jednu ze tří sensorických modalit psa, které jsou využívány člověkem již od starověku. S auditivní percepcí psů úzce souvisí vokální komunikace a díky této schopnosti byli a stále jsou psi využíváni k varování před blížícím se nebezpečím a ochraně majetku. Spojením auditivní, olfaktorické a vizuální percepce psů pak umožnilo lidem rozšířit jejich využití k pasteveckým, loveckým, válečným a stopařským účelům.

Psi domácí, *Canis lupis familiaris*, produkují řadu vokalizací, včetně štěkání, vrčení a kňučení, které sdílejí s jinými psy. Jak uvádí Taylor et al. (2014), při bližším zkoumání psích vokalizací je zřejmé, že jejich hlasový repertoár má široký záběr. Psi jsou schopni smysluplně použít štěkání v různých kontextech a vysílat tak řadu společensky relevantních informací o identitě signalizátora, včetně jeho tělesné velikosti či motivačního stavu. Statistické analýzy odhalily, že štěky jsou odstupňované vokalizace, které sahají od drsných, nízkofrekvenčních, nemodulovaných hovorů až po harmonicky bohaté, vysokofrekvenční, modulované štěkání. Ostré, nízkofrekvenční, nemodulované štěky jsou častěji vydávány v situaci rušení a tónovější modulované štěky s vyšší frekvencí jsou častěji vydávány v situaci izolace a hraní (Yin & McCowan 2004). Nejběžněji využívaná vokalizace u psů domácích je však z důvodů sociálních interakcí (Feddersen-Petersen 2000).

Díky domestikaci a s ní spojenými kvalitativními i kvantitativními změnami v komunikaci jsou akustické signály psů pochopitelné pro lidské přijímače a zároveň jsou psi vysoce pozorní k lidské řeči. Dle Taylor et al. (2014) jsou psi schopni extrahovat identitu mluvčího, jeho emoční stav a dokonce i chápat význam a obsah předávaných informací. Komunikační procesy, související s fyziologickou, percepční a kognitivní schopností psů, tak usnadňují jejich interakci s lidmi. Schopnost či neschopnost sluchového vnímání výrazně ovlivňuje vzájemné soužití psa s člověkem. Analýza dat související s behaviorálními charakteristikami psů, vypracovaná Farmer-Dougan et al. (2014) odhalila, že sluchově a/nebo zrakově postižení psi vykazují méně agrese a méně vzrušení než psi normálně slyšící. Tito psi však častěji vykazují chování, jako je žvýkání, štěkání a olizování. Zjištění, že sluchově a/nebo zrakově postižení psi vykazují pouze několik sensoricky souvisejících behaviorálních rozdílů oproti normálně slyšícím či vidícím psům, je důležité nejen pro veterináře a další odborníky, kteří mohou s těmito psy pracovat, ale také pro obecnou komunitu majitelů. Obvykle mají sluchově a/nebo zrakově postižení psi omezené možnosti účastnit se soutěží poslušnosti jako jsou například agility či obedience. Naštěstí však existují organizace, které již umožňují účast na akcích i takto postiženým psům. Tímto se i sluchově a/nebo zrakově postižení psi zapojují do socializace a otevírá se jim příležitost pro trénink a soutěže, čímž se zvyšuje jejich celkové zdraví a pohoda. Nutno však dodat, že tyto psi vyžadují modifikované tréninkové přístupy a porozumění i přizpůsobení se jejich smyslovým rozdílům.

Vzhledem k rozsahu spolupráce mezi lidmi a psy je důležité znát podobnosti a rozdíly ve sluchových schopnostech psa a člověka a taktéž limity těchto schopností. Lidé často mylně předpokládají, že schopnosti psů jsou podobné jejich vlastním a snaží se s nimi komunikovat verbálně jako s jinými lidmi. Pouze s úplnějším porozuměním sluchových schopností psů ve srovnání s našimi vlastními, můžeme plně pochopit související rozdíly v chování (Barber et al. 2020).

2 Cíl práce

Cílem práce bylo zpracovat přehledný souhrn o anatomii a fyziologii sluchového ústrojí psa, srovnání základních parametrů a funkčnosti sluchového ústrojí psa a člověka a shromáždit informace ze studií sledujících využití hemisfér psa ke zpracování různých akustických podnětů.

3 Literární rešerše

3.1 Základní pojmy z akustiky

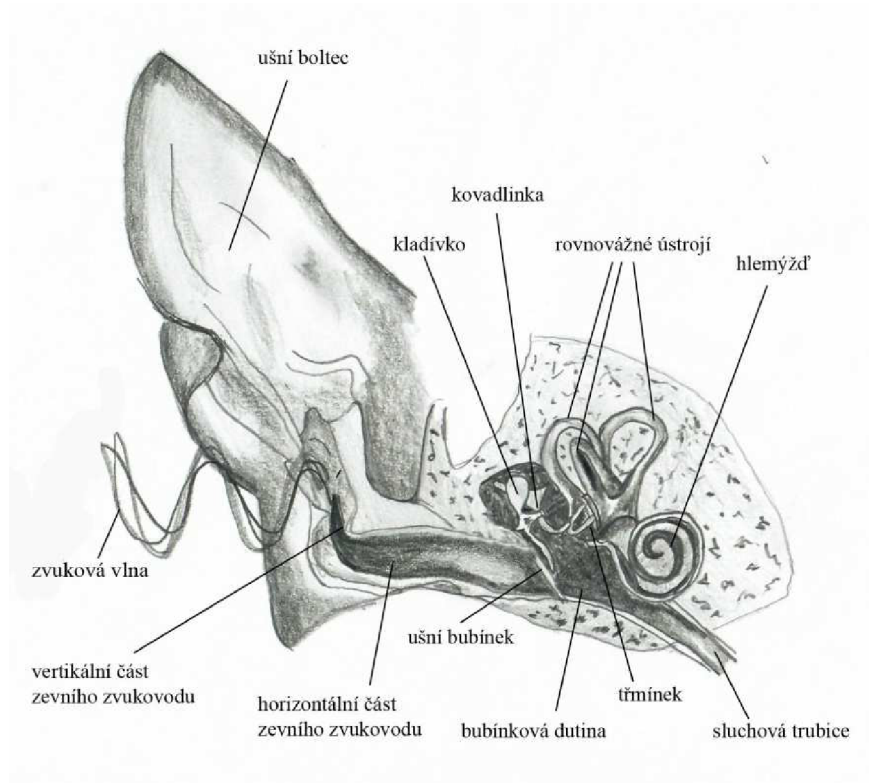
Zvuk je mechanické vlnění, vibrace, které se šíří v elastickém médiu. Elastickým médiem může být vzduch, ale i kapalné a pevné prostředí. Podstatou zvukového vlnění je podélné kmitání molekul vzduchu, kapalné nebo pevné látky (Syka et al. 1981). Rychlost šíření zvuku závisí na prostředí. Ve vzduchu je zvuk šířen rychlostí 340 m/s při 20° C, ale ve vodě je rychlost zvuku asi 4x rychlejší, 1500 m/s, protože molekuly kapaliny jsou blíže a snadněji přenášejí vibrace (Barber et al. 2020). Zvukové vlny proudí různými médii nejen různou rychlostí, ale i různými způsoby. Ke změně zvukové vlny dochází na každém materiálovém rozhraní (Morse 1939; Yeh 1967). Převod mechanických zvukových vln na senzorický elektrický akční potenciál závisí na intenzitě a frekvenci přenášené ze zvukové vlny do čidel, stereocílií vláskových buněk. Tento proces zahrnuje průchod zvukové vlny různým prostředím a strukturami, které ovlivňují výsledné vlastnosti zvukové vlny a tím i přenášené informace.

Vzhledem k tomu, že zvuk je tvořen podélným kmitáním, tak se v blízkosti zdroje zvuku prostředí pravidelně zhušťuje a zředňuje o vlnovou délku a změnou hustoty tak vytváří kolísavý akustický tlak. Počet kmitů, tedy frekvence zvukové vlny za jednu sekundu je definována jako jeden Hertz [Hz]. Jak je uvedeno v Syka et al. (1981), energie zvukového vlnění, která odpovídá akustickému tlaku dopadajícímu na jednotku plochy za jednotku času je vnímána jako hlasitost zvuku. Měří se v logaritmické stupnici a je vyjádřena jednotkou decibel [dB]. Intenzita zvuku v decibelech je definována jako 10krát dekadický logaritmus poměru intenzity naměřeného zvuku k intenzitě základního zvuku. Základní vztažná jednotka zvuku odpovídá sluchovému prahu u člověka 1000 Hz. Minimální intenzita zvuku při určité frekvenci, kterou je jedinec schopen vnímat je sluchový práh. V decibelovém vyjádření je vztažen k prahové intenzitě pro tón 100 Hz. Oproti tomu rozeznáváme zvukový práh bolesti, kdy již nevnímáme zvuk, ale jen bolestivý vjem způsobený vysokou intenzitou zvuku.

Pohyb zvukových vln je z biologického hlediska dostatečně rychlý, aby umožnil výměnu informací mezi jedincem a okolním prostředím. Výhodou sluchových signálů je jejich promptní využití v situacích, kdy jsou omezeny jiné smyslové modality, jako je například vizuální vnímání (Barber et al. 2020).

3.2 Anatomie sluchového ústrojí

Sluchovým orgánem (*organum vestibulocochleare*) je ucho tvořené třemi částmi, kterými jsou zevní ucho, střední ucho a vnitřní ucho. Zevní (vnější) ucho se skládá z boltce a zevního zvukovodu, střední ucho je dáno středoušní dutinou se sluchovými kůstkami a vnitřní ucho je tvořeno hlemýžděm labyrintu (viz Obrázek 1). Zevní a střední ucho odděluje ušní bubínek, hranici mezi středním a vnitřním uchem tvoří membrány oválného a okrouhlého okénka (Syka et al. 1981).



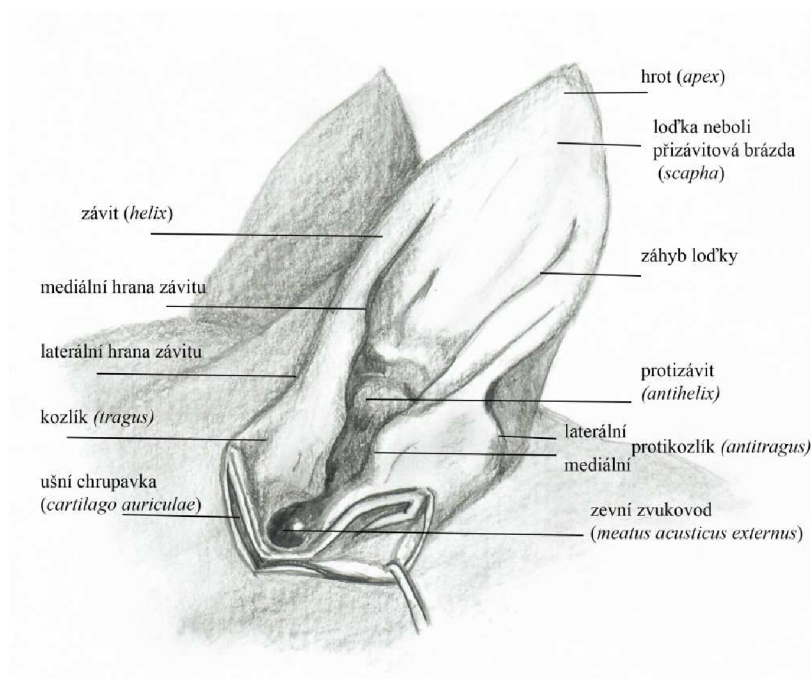
Obrázek 1: Anatomie sluchového ústrojí (autorka dle Njaa at al. 2012).

3.2.1 Zevní ucho

Zevní ucho zahrnuje ušní boltec a zevní zvukovod a je ukončeno ušním bubínkem. Konstrukce zevního ucha je určena k zachycení a vedení zvukových vln, které jsou přenášeny na membránu bubínku směrem ke střednímu uchu.

Ušní boltec je kožní výčnělek, který se skládá z trychtýřovité elastické chrupavky potažené osrstěnou kůží. Velikost a tvar boltce je dán ušní chrupavkou (*cartilago auriculae*), která určuje, zda bude ucho vzpřímené nebo svislé (Hermanson et al. 2020).

Ušní boltec se vždy popisuje ve vztyčené poloze a rozeznáváme na něm základnu a volnou část. Ve vzpřímeném stavu je konkávní povrch ušního boltce orientován rostolaterálně a konvexní povrch kaudálnomediálně (Cole 2009). Popis jednotlivých částí ušního boltce je uveden na Obrázku 2.



Obrázek 2: Ušní boltec (autorka podle Anderson&Anderson 1994)

Kůže, která pokrývá ušní boltec, obsahuje apokrinní potní žlázy, mazové žlázy a vlasové folikuly. Konvexní povrch boltce má více vlasových folikul na jednotku plochy než tenčí konkávní povrch. Průchod krevních cév a nervů od konvexního povrchu ke konkávnímu zajišťuje prostřednictvím četných otvorů elastická ušní chrupavka boltce (Cole 2009).

Ušní chrupavka boltce je tvořena prstencovou (*cartilago annularis*) a scutiformní chrupavkou (*cartilago scutiformis*), které zajišťují propojení ušního boltce s uchohybnými svaly. Vzhledem k velkému množství uchohybných svalů, jejich variacím a rozdílnému názvosloví v literatuře, je obtížné tyto svaly přesně všechny pojmenovat (Hermanson et al. 2020). Dle Heine (2004) jsou uchohybné svaly tvořeny dvěma hlavními skupinami svalů a to svaly rostoauriculárními a svaly kaudoauriculárními. Mezi uchohybné svaly patří i sval ventroauriculární. Svaly rostoauriculární fixují scutiformní chrupavku a zajišťují rotaci ucha dovnitř i otáčení ucha dozadu. Základní funkcí kaudoauriculárních svalů je vztyčení ucha a jeho rotace směrem ven. Na konvexní straně boltce je také mnoho malých svalů, které jsou odpovědné za vztyčení volné části ušního boltce. Oproti tomu sval ventroauriculární erekci ucha snižuje.

Zevní zvukovod, který směřuje dorzolaterálně, navazuje na ušní boltec a je tvořený ze dvou elastických chrupavek, ušní a prstencové, a dále z kostního podkladu. Vertikální a horizontální tvar zvukovodu je dán ušní chrupavkou a pružnost zvukovodu zajišťuje chrupavčitý pás prstencové chrupavky prostřednictvím vazivové tkáně. Dorzorostrální okraj

zevního zvukovodu těsně přiléhá k jařmovému výběžku spánkové kosti. U většiny psích plemen je jařmový výběžek spánkové kosti krátký a zakřivený a svírá s podélnou osou lebky tupý úhel (Njaa et al. 2012). Zevní zvukovod je vystlán kůží s vlasovými folikuly, mazovými a ceruminózními žlázami. Mazové a ceruminózní žlázy, spolu s cerumenem a deskvamovanými keratinizovanými epiteliálními buňkami, jsou odpovědné za tvorbu ušního mazu. Na základě hodnocení kvalitativní mikroskopické distribuce vlasových folikulů prováděné Stout-Graham (1990) bylo u všech sledovaných plemen prokázáno, že srst se nachází v proximální, střední i distální oblasti horizontálního zvukovodu. Dle Huang et al. (2009) histologické znaky zevního zvukovodu odhalily, že hustota a distribuce tkáně mazových a ceruminózních žláz vykazuje mezi jedinci značné rozdíly. Ale bylo pozorováno, že mazová tkáň postupně přibývá od proximálních k distálním částem zvukovodu, zatímco tkáň ceruminózní žlázy naopak ubývá. Také bylo potvrzeno, že celková délka a průměr zvukovodu psů se liší dle plemen a koresponduje s velikostí jejich těla.

Zevní zvukovod ukončuje tympanická membrána neboli ušní bubínek, která je rozhraním zevního a středního ucha.

3.2.2 Střední ucho

Střední ucho (*auris media*), je tvořené vzduchem vyplněnou bubínkovou dutinou, která je oddělena od zevního ucha ušním bubínkem a od vnitřního ucha oválným a okrouhlým okénkem. Ve střední části bubínkové dutiny jsou umístěny tři sluchové kůstky, kladívko (*malleus*), kovádlínka (*incus*) a třmínek (*stapes*), které jsou propojené se dvěma ušními svaly. Na kladívko je napojený sval napínač bubínku a ke třmínku je připojený třmínkový sval. Přes sluchovou trubici je střední ucho také propojené s nosohltanem (Heine 2004).

Bubínek, který je hranicí mezi zevním a středním uchem, je tenká, poloprůhledná, trojvrstvá blána oválného tvaru, ve středu tenčí a tlustší na perifériích. Vnější vrstvu bubínku tvoří velmi ztenčená kůže, která je pokračováním kůže zevního zvukovodu. Střední vrstvu bubínku tvoří kolagenní vlákna a vnitřní část bubínku je vystlána sliznicí středního ucha, která je na povrchu kryta jednovrstevným dlaždicovým epitelem (Cole 2009). Bubínek je rozdělen na dvě části. Malá horní ochablá část se nazývá *pars flaccida* a větší dolní napjatá část bubínku *pars tensa*. *Pars flaccida* je malá dorzální trojúhelníková část, která leží mezi kladívkem a okrajem bubínku. *Pars flaccida* obsahuje volná kolagenová vlákna, žírné buňky a elastinová vlákna (Hermanson et al. 2020). *Pars tensa* je tenká, tuhá, šedá struktura, která zabírá zbývající část membrány bubínku. Uspořádání vláken psiho bubínku pomocí rastrovací elektronové mikroskopie sledoval Wakuri et al. (1988). Z výsledků studie vyplývá, že zejména v oblasti *pars tensa* je vrstva pojivové tkáně složená z vnějších radiálních a vnitřních kruhových vláken. Kruhová vlákna jsou uspořádána v příčném směru proti radiálním vláknům, kříží je, podchází a tak vytváří strukturu podobnou bambusovému roštu.

Bubínek se rozkmitává zvukovými vlnami a přenáší chvění na tři sluchové kůstky středního ucha, kladívko, kovádlínku a třmínek. Kladívko je připojené k bubínkové membráně a jeho propojení s třmínkem zajišťuje kovádlínka. Ploska třmínku zapadá do oválného okénka v kostěné stěně mezi středním a vnitřním uchem a jeho základna je v kontaktu s perilymfou, která vyplňuje prostor vnitřního ucha. U psů mají bubínková membrána a sluchové kůstky

široký rozsah účinnosti a mohou detekovat zvuky v rozsahu 30 - 35 000 Hz (Uemura 2015). Uemura (2015) také uvádí, že díky tvaru sluchových kůstek i jejich rozdílné velikosti vůči bubínkové membráně, dochází ke zvýšení vibračního tlaku přenášeného z bubínku na třmínek, ale také ke snížení amplitudy zvukových vln v oválném okénku. Zvýšení vibračního tlaku je zásadní, protože zvukové vlny se přenáší ze vzduchu do tekutého média vnitřního ucha a snížení amplitudy zvukových vln přenášených do perilymfy chrání citlivé smyslové buňky Cortiho orgánu.

Sluchové kůstky jsou propojené se dvěma středoušními svaly, které svou kontrakcí snižují přenos zvuku a tím zajišťují sluchovému aparátu ochranu před nadměrným hlukem. Sval *tensor tympani* je napojený na kladívko a je inervován větví trojklanného nervu. Druhý sval (*stapedius*) je spojený s třmínkem a je inervován větví lícního nervu (Heine 2004). Výsledkem kontrakce svalu *tensor tympani* je zajistit více napnutou membránu bubínku a kontrakce svalu *stapedius* omezuje pohyb třmínku.

Syka et al. (1981) uvádí, že převod zvuku se uskutečňuje nejen přes bubínek a středoušní kůstky, ale také kostním vedením zvuku. Zvuková vlnění rozkmitají lebeční kosti, které přenáší toto vlnění až na perilymfu a endolymfu, čímž způsobí pohyb bazilární membrány vnitřního ucha a podráždění vláskových buněk obdobně jako v případě vzdušného vedení zvuku.

Propojení středního ucha s nosohltanem, které zajišťuje sluchová trubice, slouží k vyrovnávání tlakových poměrů ve středním uchu vzhledem k atmosférickému tlaku a tím k zajištění optimálního napnutí bubínkové membrány.

3.2.3 Vnitřní ucho

Vnitřní ucho, které je naplněné nitroušními tekutinami, je uloženo v kostěném labyrintu skalní části spánkové kosti a jeho součástí je sluchové i rovnovážné ústrojí. Sluchovou část představuje předsíň a hlemýžď, jehož součástí je Cortiho orgán (Uemura 2015) a rovnovážné ústrojí, které je tvořeno třemi polokruhovými kanálky.

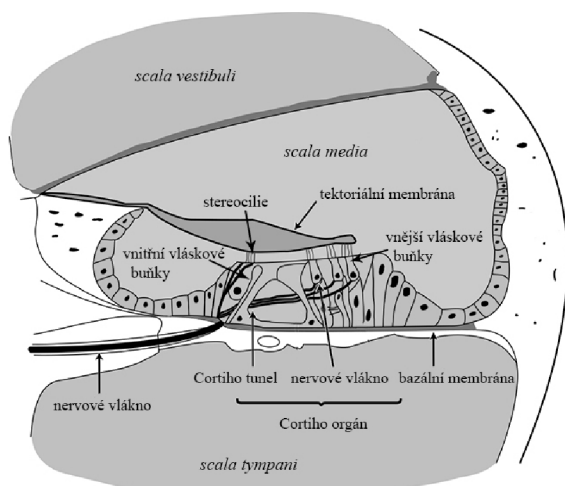
Předsíň je oválný blanitý prostor, jenž je ze strany středního ucha ohraničen oválným okénkem se třmínkem a z druhé strany okrouhlým okénkem, které je uzavřené jemnou membránou umístěnou na konci hlemýžďe. Předsíň sestává ze dvou blanitých váčků, elipsoidního *utriculus* a kulovitého *sacculus*. Ty komunikují s blanitým hlemýžďem rostrálně a s polokruhovými kanálky kaudálně (Hermanson et al. 2020). Tyto váčky jsou vyplněné endolymfou a sensorickým orgánem makulou, který obsahuje receptorové vláskové buňky. Vláskové buňky jsou ponořeny v želatinové vrstvě s krystalky uhličitanu vápenatého, která vytváří tělíška, nazývaná otolity. Prostřednictvím pohybu endolymfy a otolitů, detekuje *sacculus* a *utriculus* lineární zrychlení hlavy a její statickou polohu (Cole 2009).

Polokruhové kanálky jsou tři kostěné kanálky spojené z obou částí s utriculem. Každý kanálek opisuje zhruba dvě třetiny kruhu v jedné rovině a kanálky jsou vůči sobě orientovány v pravém úhlu. Kanálek je s utrikulem spojený prostřednictvím endolymfatického kanálku v místě nazývaném ampule. Každá ampule je naplněná endolymfou, želatinovou hmotou zvanou kupula, která tvoří bariéru průtoku endolymfy a receptorovými vláskovými buňkami. Při rotaci hlavy kolem jakékoli roviny dochází k pohybu endolymfy, což odkloní kupulu a dojde k ohybu vláskových buněk. Pohyb vláskových buněk v jednom směru vede

k depolarizaci buňky a pohyb v druhém směru vede k hyperpolarizaci buňky (Heine 2004), tím dochází ke změně potenciálu na membráně a vzniku elektrického impulzu, který je přenášen do mozku. Hermanson et al. (2020) uvádí, že průměr polokruhovitých kanálek je okolo 0,5 mm a průměr ampule je dvakrát větší. U středně velkých plemen psů má přední kanálek v nejširším místě oblouku 6 mm, boční kanálek 4,5 mm a nejmenší zadní kanálek 3,5 mm. Velikost kanálek úměrně odpovídá velikosti psa.

Hlemýžď (*cochlea*) je nejsložitější část sluchového ústrojí. Jedná se o kostěnou spirálovou dutinu, která se obtáčí u psa ve třech a čtvrt závětech kolem kostěného vřeténka (*modiolus*) (Hermanson et al. 2020). Kostěné vřeténko, spolu s kostěnou spirálovou ploténkou (*lamina spiralis ossea*), která je na něj navinutá, umožňují průchod jak sluchově rovnovážnému nervu (*nervus vestibulocochlearis*), tak i dalším nervům a krevnímu zásobení (Heine 2004). Část kostěného hlemýždě vyplňuje blanitý hlemýžď, který rozděluje prostor dvěma membránami, basální membránou a předsíňovou blánou, na třetiny. Horní část, zvaná *scala vestibuli*, vychází z předsíně vnitřního ucha, spodní část, *scala tympani*, končí membránou okrouhlého okénka. Prostřední část, *scala media*, je ohraničená předsíňovou blánou a bazální membránou. Prostory kostěného i blanitého hlemýždě jsou vyplněné tekutinou, která je nezbytná pro převod zvukového vlnění ke sluchovým receptorům, vláskovým buňkám. Uvnitř *scala media* je tekutina nazývaná endolymfa a uvnitř *scala tympani* a předsíně je perilymfa. Tekutiny jsou oddělené membránou a mají rozdílné iontové složení. Perilymfa obsahuje 4 mmol draslíku a 150 mmol sodíku, stejně jako extracelulární tekutina, kdežto endolymfa má obsah draslíku 140 mmol a sodíku 16 mmol a její složení odpovídá intracelulární tekutině (Syka et al. 1981). Poměr draslíku a sodíku je udržován prostřednictvím sodíko-draslíkové pumpy v buňkách epitelu vnitřního ucha.

Povrch bazální membrány pokrývá Cortiho orgán (*organum spirale*), což je orgán složený ze sensorických buněk, pomocných buněk a tektoriální membrány. Rozeznáváme dva typy sensorických buněk. Zevní vláskové buňky a vnitřní vláskové buňky. Schématické znázornění částí hlemýždě a Cortiho orgánu je vidět na Obrázku 3. Zevní vláskové buňky tvoří tři až čtyři



řady přibližně se sto stereociliemi na buňce a vnitřní vláskové buňky tvoří tři řady po padesáti až šedesáti stereociliích na buňce (Uemura 2015). Stereocilie jsou výběžky aktinových filamentů vybíhající z apikální části vláskových buněk. Zajišťují převod jak fyzické síly zvuku, tak i pohybu hlavy nebo gravitace na elektrický signál. Stereocilie tvoří svazek s vysoce přesnou geometrií, která je nutná k detekci pohybů v nanoměřítku. Tato funkce závisí na jejich schopnosti růst do definovaných délek, v opačném případě dochází ke ztrátám sluchu (McGrath et al. 2017).

Obrázek 3: Schématické znázornění částí hlemýždě a Cortiho orgánu vnitřního ucha (autorka podle předlohy Hermanson et al. 2020).

Tektoriální membrána je pásovité pruhy rosolovité hmoty, složený z kolagenů a glykoproteinů, která se stáčí po celé délce hlemýždě, překrývá Cortiho orgán a připojuje se ke špičkám zevních vláskových buněk. Strukturu tektoriální membrány a její roli v oblasti sluchu studoval Richardson et al. (2008). Z výsledků práce vyplývá, že membrána hraje komplexnější roli při přenosu zvuku, než se předpokládalo. Díky své konstrukci a propojení s vláskovými buňkami působí jako druhý rezonátor při přenosu zvuku, dokáže šířit postupující vlny. Případné mutace v glykoproteinech tektoriální membrány mohou způsobovat hluchotu.

3.3 Ontogeneze sluchového ústrojí

Sluchové ústrojí a sluchová nervová propojení nejsou při narození štěněte zcela vyvinutá a dotváří se postupně až v postnatálním období.

Vývoj vnitřního ucha a sluchových nervových vláken je pozdější a pomalejší než u jiných savců, například koček a morčat. Vestibulární část vnitřního ucha, vlásenkové buňky a myelinizace nervových vláken se začínají formovat u psů až při narození (Pujol & Hilding 1973). Synapse postupně dozrávají od 4. dne po narození a jejich zralé stádium je viditelné elektronovým mikroskopem teprve 20. den po narození (Heywood et al. 1976).

Sluchové kůstky středního ucha dle studie Roberto (1978) dorůstají do své šířky během prvního měsíce po narození, kdy je jejich růst dokončen.

Chování a neurologické reakce spojené s vývojem sluchového orgánu psa jsou ve větším měřítku předmětem výzkumů od šedesátých let 20. století. Fox (1964 (A)) sledoval úlekový reflex a sluchovou orientaci otočením hlavy směrem ke zvukovému podnětu u 45 štěňat různých plemen. Na základě jeho i dalších studií (Pujol & Hilding 1973) můžeme říci, že štěňata do čtyř až pěti dní věku nevykazují žádné odezvy audiovizuálního systému. Otevírání sluchového kanálu psů a první slabé úlekové reakce psích mláďat je možné pozorovat po dvanáctém dni věku, ale jsou proměnlivé. Teprve období mezi 15. až 28. dnem po narození vykazuje vznik pozitivních reakcí na sluchové i zrakové podněty (Fox 1964 (B); Volokhov AA 1968; Foss & Flottorp 1974; Rubel 1978), přičemž nejsilnější odezvy na sluchové podněty jsou zaznamenány ve věku od 25 dní po narození. Rozdíly mezi jednotlivými plemeny v rámci sledovaných parametrů nebyly shledány. Uvedené časové údaje reakcí spojených s vývojem sluchového aparátu dokládá i sledování sluchových evokovaných odpovědí, které potvrzují, že vývoj těchto odpovědí je rychlý během prvních třech týdnů života štěněte a relativně zralých charakteristik dosahuje v jeho čtyřech až pěti týdnech (Fox & Med 1968) a to jak v hlubších, tak i v povrchnějších neuronálních vrstvách. Strain et al. (1991) uvádí, že se sluchový kanál psů otevírá mezi 12. a 13. dnem po narození s přibližnou rychlostí 6 dB/den. Sledovaný čas odezvy jednotlivých úseků sluchové nervové dráhy při hladinách intenzity zvuku od 75 dB do 105 dB se pro první sledovanou vlnu nemění již od 20. dne věku, pro druhou a třetí sledovanou vlnu od 30. dne věku a pro pátou vlnu od 40. dne věku (Strain et al. 1991; Kuse & Okaniwa 1993). Při vyšší intenzitě podnětu je možné u mláďat sledovat určité reakce sluchové nervové dráhy již třetí den po narození, tedy ještě před otevřením zvukovodu, ale tyto reakce se připisují určité funkčnosti vláskových receptorů labyrintu vnitřního ucha. Behaviorální sluchovou lokalizaci začínající okolo šesnáctého dne po narození potvrdil i Ashmead et al. (1986), který zkoumal behaviorální lokalizaci zdrojů zvuku u dvanácti štěňat německého ovčáka ve věku od čtyř do čtyřiceti dnů po porodu. Při této studii vědci použili dva biologicky významné zvuky, štěkání feny při oddělení od štěněte a kňučení štěněte při oddělení od matky. Zajímavostí bylo, že štěňata reagovala více na zvuk kňučení štěněte než na štěkání feny. Následné vývojové změny, po pěti týdnech věku štěněte, jsou již výrazně pozvolnější a od 10. týdne věku jsou již parametry odezvy a amplitudy stabilní a tedy vývoj sluchového mozkového kmene je již téměř ukončen (Kuse & Okaniwa 1993).

Výsledky výše uvedených výzkumů a studií jsou shrnuty v Tabulce 1.

Tabulka 1: Časový přehled vývoje sluchového ústrojí.

Sledovaná vývojová stadia/reakce	Začátek/konec vývoje	Časový přehled vývoje*	Literatura
Vývoj vestibulární části vnitřního ucha	Začátek	při narození	(Pujol & Hilding 1973)
Tvorba vlásenkových buněk	Začátek	při narození	(Pujol & Hilding 1973)
Myelinizace nervových vláken	Začátek	při narození	(Pujol & Hilding 1973)
Tvorba synapse	Začátek	4. den	Heywood et al. (1976)
Tvorba synapse	Zralé stádium	20. den	Heywood et al. (1976)
Formování labyrintu vnitřního ucha	Začátek	4.-5. den	Pujol & Hilding (1973) Fox (1964 (A)) Rubel (1978)
Akční potenciál VIII. hlavového nervu (odpovídá tvorbě vlásenkových buněk)	Začátek	7.-8. den	Pujol & Hilding (1973) Rubel (1978)
Sluchový kanál psů/lokalizace zvuku	Začátek otevření sluch. kanálu	12.-16. den	Fox (1964 (A); (B)) Volokhov AA (1968)
Úlekové reakce (500-700 Hz)	Začátek	12.-18. den	Foss & Flottorp (1974)
Úlekové reakce (200-1800 Hz)	Začátek	18.-22. den	Rubel (1978) Ashmead et al (1986) Strain et al. (1991) Kuse & Okaniwa (1993)
Úlekové reakce ve spánku	Začátek	18. den	Fox (1964 (A); (B))
Vznik pozitivních reakcí na sluchové podněty	Začátek	18-28.den	Fox (1964 (A); (B))
Sluchový evokovaný potenciál/odezvy	Začátek	6.–21. den	Fox&Med (1968) Rubel (1978)
Sluchový evokovaný potenciál/odezvy	Stabilní	28-42. den	Fox&Med (1968) Rubel (1978)
Sluchový evokovaný potenciál/odezvy	Stabilní	20. den; vlna I 30. den; vlna II, III 40. den; vlna IV	Strain et al. (1991) Kuse & Okaniwa (1993)
Sluchový evokovaný potenciál/odezvy	Neměnné	70.dní	Kuse & Okaniwa (1993)
Neuronální vývoj	Začátek	během prvních 21 dnů	Fox&Med (1968)
Neuronální vývoj	Zralý	21.-35. den	Fox (1964 (A); (B)) Fox&Med (1968)
Apoziční růst sluchových kůstek	Ukončení	30. den	Roberto (1978)

* Všechny časové údaje jsou uvedeny od narození

Postnatální vývoj některých druhů je obdobný a díky pozorování jednotlivých druhů savců, můžou vědci pomocí interpolace zjištěných mezidruhových údajů přispět k rozšíření vývojových a pediatrických studií u lidí. Rozsáhlou a souhrnou rešerží na téma ontogeneze struktury a funkce sluchového aparátu různých druhů zvířat, ovce, kočky, psa, norka, králíka, morčete, křasy, kuřete, kachny, racka, vačice a dalších včetně člověka, zpracoval Rubel (1978). Některé z hodnocených částí sluchového ústrojí psů z této rešerše jsou uvedeny v Tabulce 1. Z další studie, zabývající se vzorcem vývoje a růstu domestikovaných masožravých šelem, konkrétně psa, kočky a fretky (Werneburg & Geiger 2017) vyplývá, že vývoj sluchového orgánu, jeho diferenciacce a nástup sluchu u psa je na nižším stupni vývoje při narození a začíná později než u kočky, ačkoli jejich délka březosti, přibližně šedesát dní, je téměř stejná. Pozoruhodný rozdíl lze sledovat ve schopnostech psů a vlků vytvářet mezidruhové sociální

vazby. Ačkoli vývoj smyslových orgánů vlků a psů je shodný, tak vlci již ve dvou týdnech prozkoumávají své okolí (Frank & Frank 1982), ačkoli jsou stále ještě slepí a hluchí. Vlci tedy zpočátku zkoumají především čichem a tato raná zkušenost je vývojově odlišuje od psů a také hraje roli ve vývoji a expresi agonistického chování (Lord & Zeh 2013).

3.4 Porovnání sluchového ústrojí a schopností psa a člověka

Vzhledem k široké spolupráci psů s člověkem je důležité porozumět rozdílům ve sluchových schopnostech psů a lidí. Lidé často předpokládají, že vnímání psů je obdobné jako jejich vlastní a díky tomu tak se psy i komunikují (Barber et al. 2020). Nicméně správné pochopení jak sluchových schopností, tak i se sluchem spojených behaviorálních reakcí psů, zajistí plné ocenění nejen jejich schopností, ale také lepší týmovou spolupráci mezi psem a člověkem jak v pracovním, tak i ve společenském životě.

Níže porovnám jednotlivé části sluchového ústrojí člověka a psa a také jejich schopnosti spojené se sluchem. Uvedená porovnání jsou přehledně shrnutá v Tabulce 2 a Tabulce 3.

3.4.1 Porovnání sluchového ústrojí

3.4.1.1 Ušní boltec

Ušní boltec u lidí není tak tvarově rozmanitý jako u psů, ale i tak je možné vidět velké množství individuálních variací tvaru této části vnějšího ucha. Průměrná výška ušního boltce člověka, zjištěná měřeními Brucker et al. (2003) u 123 dobrovolníků ve věku od patnácti do šedesáti pěti let, je 63 mm. Variabilita délky ucha mezi pohlavími a věkovými skupinami je okolo 3 mm. Oproti tomu proměnlivost průměru lidského ucha je výrazně vyšší. Salvinelli et al. (1991) uvádí největší průměr $63,5 \pm 12$ mm a nejmenší $36,3 \pm 12$ mm. Za zmínku také stojí pozoruhodná symetrie ve tvaru a rozměrech pravého a levého lidského ucha téhož jedince.

U psů je tvar a velikost ušních boltců značně odlišný. Tyto rozdíly jsou dány nejen velikostí těla a hlavy, ale také plemenou specifičností (Cole 2009). U psa jsou popisovány tři hlavní tvary ušních boltců, vzpřímený, polovzpřímený a převislý tvar (Barber et al. 2020). Představitelem vzpřímeného tvaru ušního boltce je husky, basenji či německý ovčák. Polovzpřímený tvar můžeme vidět u chrysaie, rotvajlera nebo australského ovčáka a převislý tvar má například basset, bígl, bloodhound nebo portugalský vodní pes. Tyto hlavní tvary ušních boltců jsou zobrazeny na Obrázku 4. Pro porovnání velikostí ušních boltců mohu uvést zaznamenanou délku nejdelších uší psa v Guinnessově knize rekordů (2004). Tento rekord drží bloodhound Tigger, jehož pravé ucho dosahovalo délky 34,9 cm a levé ucho délky 34,2 cm.



Obrázek 4: Tvary ušních boltců: zleva: vzpřímený: německý ovčák; polovzpřímený: australský ovčák; převislý: basset (autorka podle předlohy Barber 2020; Hermanson et al. 2020)

3.4.1.2 Zevní zvukovod

Průměrná délka zevního zvukovodu člověka se uvádí $23,5 \pm 2,5$ mm. Zaznamenány jsou však značné rozdíly v jeho průměru. Největší průměr zevního zvukovodu byl naměřen $9,3 \pm 0,9$ mm a nejmenší průměr $4,8 \pm 0,5$ mm (Salvinelli et al. 1991).

Velikost zevního zvukovodu u psů, jak jeho délka, tak i průměr, koreluje se stavbou těla a velikostí psa. Dle Huang et al. (2009) je průměrná celková délka zevního zvukovodu 53 ± 10 mm, ale pokud vezmeme v úvahu hmotnost psa, pohybuje se uváděná délka zvukovodu v rozpětí od 30 do 70 mm. Tvar vnějšího zvukovodu psů se liší podél své délky od proximálního konce k distálnímu otvoru v dolní části zvukovodu. Maximální vnitřní průměr na distálním konci zevního zvukovodu byl spočítán na 58 ± 15 mm v naměřeném rozmezí 21 – 79 mm. Průměr v nejproximálnější poloze chrupavčité části zevního zvukovodu byl naměřen 5 ± 1 mm v rozsahu 3–8 mm.

3.4.1.3 Bubínek, sluchové kůstky a oválné okénko

Bubínek hraje důležitou roli v citlivosti sluchu díky absorpci a odvádění akustické energie směrem k vnitřnímu uchu (Bergevin & Olson 2014). U lidí není zaznamenán výrazný rozdíl ve velikosti bubínku mezi ženským a mužským pohlavím. Bubínek má tvar zaobleného kužele (Barber et al. 2020) a uváděná průměrná plocha bubínku u člověka je $68,3$ mm² (Hemilä et al. 1995). U psů je velikost membrány bubínku spojená s velikostí zvířete. Plocha membrány se pohybuje od 30 mm² u čivavy po $55,2$ mm² u svatobernardského psa (Heffner 1983). Některé studie však uvádí průměrnou plochu bubínku psa $63,3$ mm² (Hemilä et al. 1995).

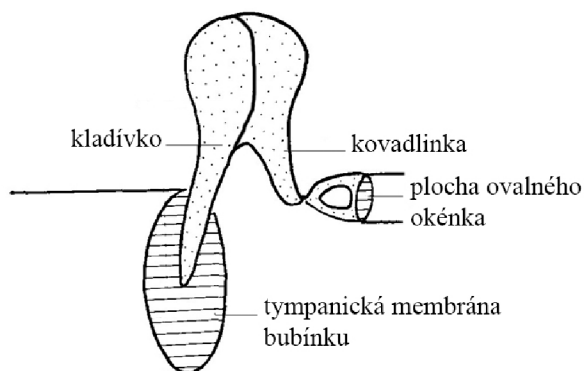
Vnitřní rozměr bubínkové dutiny je u lidí rozdílný dle pohlaví. Ženy mají průměrný objem bubínkové dutiny $0,47 \pm 0,15$ ml a muži $0,54 \pm 0,15$ ml (Kavakli et al. 2004). I u psů platí závislost objemu bubínkové dutiny na velikosti těla. Pro velikosti psů od 2,5 kg do 55 kg byly naměřené objemy bubínkové dutiny 0,25 – 2,5 ml, průměrně $1,9 - 2,0 \pm 0,2$ ml dle použité analytické metody (Defalque et al. 2005).

Sluchové kůstky, fungující jako soustava pák, slouží k přenosu zvuku z tympanické membrány do vnitřního ucha a zesilují zvuk asi o 30 dB (Alberti 2001). Morfologické studie rozměrů kůstek středního ucha u lidí dokazují, že rozměry kladívka, kovadlinky i třmínku jsou proměnlivé jak v rámci populací, tak i v rámci porovnání pravého a levého ucha (Sodhi et al. 2017). Pro představu uvádím jen základní rozměry, charakterizující nejmenší kůstky v těle. Celková délka kladívka se udává v rozmezí 6,04 - 9,18 mm, celková délka kovadlinky 4,4 - 7,33 mm a výška třmínku 2,6 – 4,4 mm (Heron 1923; Sodhi et al. 2017). Uvedené rozměry velikostí jednotlivých kůstek je také ovlivněno různým způsobem měření jednotlivých autorů. U psů je uváděný poměr velikosti kladívka ke kovadlince $2,7 \pm 0,75 : 1$, kdežto u člověka je $1,3 : 1$ (El-Mofty & Serafy 1967). Obecně je tento poměr u zvířat dvakrát až třikrát vyšší než u člověka, což může vysvětlovat, proč zvířata reagují i na nejslabší slyšitelné zvuky.

Nicméně, pro přenos zvuku z bubínku přes sluchové kůstky až do oválného okénka není nejdůležitější velikost jednotlivých částí středního ucha, ale poměr velikosti bubínku a oválného okénka a také již zmiňovaný poměr velikosti kladívka a kovadlinky. Velikost oválného okénka člověka se uvádí $2,98$ mm² a psů $1,96$ mm² (Hemilä et al. 1995). Díky tomu,

že jsou proporce středního ucha izometrické, tak vypočtený převodový poměr u savců je v zásadě nezávislý na velikosti zvířete a jeho typická hodnota leží mezi 30 a 80

(Hemilä et al. 1995). Převodový poměr plochy bubínku ku ploše oválného okénka je u člověka nižší a má hodnotu 23, u psů je 33 a blíží se průměrné hodnotě středně velkých savců, která byla stanovena na 45. Pro ilustraci je níže Obrázek 5 znázorňující zjednodušený model středního ucha.



Obrázek 5: Zjednodušený model středního ucha (autorka podle Hemilä et al. 1995)

3.4.1.4 Hlemýžď, basální membrána a vláskové buňky

Sluchová část vnitřního ucha, hlemýžď, respektive počet jeho spirálových otáček, souvisí s oktávním rozsahem slyšitelných frekvencí u pozemských savců (West 1985). U člověka je hlemýžď stočen ve 2,5 - 2,75 závitů (Syka et al. 1981; West 1985) a u psů ve 3,25 závitů (West 1985; Uemura 2015; Hermanson et al. 2020). Bazální membrána, jejíž délka souvisí s horní a dolní hranicí sluchu, je v literatuře uváděná u člověka od délky 32 mm (Retzius 1884; Keen 1940) po 34,2 mm (Úlehlová et al. 1987). U psů, bíglů, byla délka basální membrány naměřená 27,6 mm (Malkemper et al. 2020). Dle závěrů West (1985) je lepší při hodnocení sluchových možností pozemských savců predikovat lépe absolutní hodnoty horní a dolní hranice sluchu a také oktávním rozsah při využití znalostí o počtu závitů hlemýžďe a o délce bazální membrány.

Počet vláskových buněk, které zajišťují převod síly zvuku do nervového systému, byl týmem Úlehlová et al. (1987) spočítán na skupině padesáti vzorků lidských sluchových hlemýžďů. Počet zevních vláskových buněk byl v rozsahu 10 945 – 13 407 a počet vnitřních vláskových buněk 2 695 – 3 320. U psů je evidovaný počet vnitřních vláskových buněk obdobný, $2\,775 \pm 123$ a počet zevních vláskových buněk $10\,702 \pm 245$ (Braniš & Burda 1985)

Tabulka 2: Srovnání základních parametrů sluchového ústrojí psa a člověka.

Sluchové ústrojí	Parametr	Pes	Člověk
Ušní boltec	Výška/délka	Max 34,2 – 34,9 cm (Guinnessova kniha rekordů)	63 ± 3 mm (Brucker et al. 2003)
Ušní boltec	Průměr	Nestanoveno	Min 36,3 ± 12 mm Max 63,5 ± 12 mm (Salvinelli et al. 1991)
Zevní zvukovod	Délka	53 ± 10 mm (Huang et al. 2009)	23,5 ± 2,5 mm (Salvinelli et al. 1991)
Zevní zvukovod	Průměr	Distální část 58 ± 15 mm Proximální část 5 ± 1 mm (Huang et al. 2009)	Min 4,8 ± 0,5 mm Max 9,3 ± 0,9 mm (Salvinelli et al. 1991)
Bubínek	Plocha	30 - 63,3 mm ² (Heffner 1983) (Hemilä et al. 1995)	68,3 mm ² (Hemilä et al. 1995)
Bubínková dutina	Objem	1,9 – 2,0 ± 0,2 ml (Defalque 2005)	žena 0,47 ± 0,15 ml muž 0,54 ± 0,15 ml (Kavakli et al. 2004)
Kladívko	Délka	Neuvedeno	6,04 - 9,18 mm (Heron 1923; Sodhi et al. 2017)
Kovadlinka	Délka	Neuvedeno	4,4 - 7,33 mm (Heron 1923; Sodhi et al. 2017)
Třmínek	Výška	Neuvedeno	2,6 – 4,4 mm (Heron 1923; Sodhi et al. 2017)
Kladívko : kovadlinka	Délka:délka	2,7 ± 0,75 : 1 (El-Mofty & Serafy 1967)	1,3 : 1 (El-Mofty & Serafy 1967)
Bubínek:oválné : okénko	Plocha:plocha	33 (Hemilä et al. 1995)	23 (Hemilä et al. 1995)
Hlemýžď	Počet otáček	3,25 (West 1985; Uemura 2015; Hermanson et al. 2020)	2,5 - 2,75 (Syka et al. 1981; West 1985)
Basální membrána	Délka	27,6 ± 0,3 mm (Malkemper et al. 2020)	32 – 34,2 mm (Retzius1884; Keen 1940; Úlehlová et al. 1987)
Vnitřní vláskové buňky	Počet	2 775 ± 123 (Braniš & Burda 1985)	2 695 – 3 320 (Úlehlová et al. 1987)
Zevní vláskové buňky	Počet	10 702 ± 245 (Braniš & Burda 1985)	10 945 – 13 407 (Úlehlová et al. 1987)

3.4.2 Porovnání sluchových schopností psa a člověka

Citlivost vnímání zvuku jednotlivých druhů savců je různá a bylo ověřeno, že savci jsou schopni slyšet zvuk ve výrazně vyšším frekvenčním rozsahu než člověk. Výsledky experimentu Masterton et al. (1969) ukazují, že vysokofrekvenční sluch nad frekvenci 32 kHz je charakteristickou a jedinečnou vlastností nehumánních savců. Psi jsou schopni slyšet frekvence od 62 Hz až do 45 kHz s nejlépe slyšitelnou frekvencí okolo 8 kHz (Heffner 1976). I přes velkou proměnlivost velikosti psů, rozdílnost ve vzdálenosti uší a jejich tvaru napříč plemeny, neexistuje rozdíl ve schopnosti velkých a malých psů slyšet vysoké frekvence (Heffner 1976; Heffner 1983). Taktéž ani plocha bubínku psů nesouvisí s variacemi ve vysokofrekvenčním slyšení, nízkofrekvenčním slyšení nebo absolutní citlivosti sluchu (Heffner 1983). Oproti nehumánním savcům, člověk vykazuje lepší schopnost velmi dobře slyšet nízkofrekvenční zvuky a celkový rozsah zvuku slyšitelný lidským uchem se pohybuje od frekvence 16 Hz do 20 kHz (Syka et al. 1981), s nejlépe slyšitelnou frekvencí okolo 3 až 4 kHz (Masterton et al. 1969).

Sluchový práh je minimální intenzita zvuku při určité frekvenci, kterou je možné s normálním sluchem ještě vnímat (Syka et al. 1981). Při nižších frekvencích, 125 až 250 Hz, je sluchová citlivost psa a člověka porovnatelná. Ovšem při frekvencích nad 250 Hz se začíná výrazně projevovat vyšší sluchová citlivost psa, která je při porovnání s člověkem výrazně vyšší při 2 až 8 kHz (Lipman & Grassi 1942). Díky vysokofrekvenčně postavenému sluchovému prahu žijí psi v širším a hlubším akustickém světě a získávají tak rozšířenější přehled o přírodním dění než lidé.

Jak již bylo zmíněno, sluchové ústrojí psa se vyvíjí až po narození, kdežto u člověka je při narození již z větší části vyvinuté. Fylogenetická analýza chování související s neurologickým vývojem uvádí, že i když se sluchový úlek projeví u člověka již při narození (Suzuki et al. 1964), tak ke sluchové orientaci kojenců dochází až někdy mezi 2. a 6. měsícem věku (Clifton et al. 1984). Clifton et al. (1984) uvádí, že dvouměsíční kojeneček ještě nevykazuje sluchovou lokalizaci, ale šestměsíční kojeneček již lokalizuje zvuk stejně dobře jako dospělý jedinec. U psů, dle Fox (1964 (B)), se sluchový úlek projeví až okolo dvou až tří týdnů věku. Volokhov (1968) ve své studii uvádí primitivní sluchovou orientaci u psů již mezi 9. a 15. dnem po narození a sluchové orientačně průzkumné reakce mezi 16. a 24. dnem věku štěněte. Toto tvrzení prokázal i Ashmead et al. (1986), z jehož práce vyplývá, že počátek sluchové orientace u psů začíná mezi 14. až 18. dnem po narození. Z porovnání neurologického vývoje tedy můžeme vyvodit, že specifické změny spojené s lokalizací zvuku, nastávají u člověka přibližně mezi druhým až šestým měsícem a u psů již od tří až čtyř týdnů věku. U štěněte je v tomto období již dokončeno neurologické zrání, kdy smyslové schopnosti mohou být integrovány a vyjádřeny behaviorálně a nastává období socializace (Fox 1964 (B)).

Nejběžnější psí vokalizace (štěkání, vrčení, křik a kňučení) jsou sdíleny mezi hlavními psími rody a jsou poměrně snadno rozeznatelné lidským uchem. Psí vokalizace hrají důležitou roli v organizaci skupinového života psů a v komunikaci s člověkem. Znamenají identitu a pozici v hierarchii, hrají roli při směřování pozornosti a mohou naznačovat události v prostředí. Ve sledování hlasového chování savců je pes poměrně novým druhem (Andics & Miklósi 2018). Za zpracování zvuků řeči a hlasové identity je v mozku lidí i psů odpovědná sekundární sluchová oblast (Petkov et al. 2009; Andics et al. 2013;

Boros et al. 2020). Při opakovaných stimulech, kdy je na psy hovořeno lidskou řečí, která se mění buď ve zvuku řeči (tedy ve změně hlásek), nebo v hlasové identitě, je efekt opakování zaznamenán jen v případě hlasové identity, nikoli v případě zpracování zvuku řeči (Boros et al. 2020). Dle autorů, je jeden z důvodů, který přispívá k odlišnému efektu opakování, rozdílný druh vokalizátora a posluchače. Také u člověka jsou nervové procesy podporující vnímání vokálních sociálních podnětů a jejich komunikační obsah ovlivněny sociálním vztahem s vokalizátorem. Sociální vztah s vokalizátorem se odráží jak ve sluchových oblastech, tak v oblastech spojených s odměňováním a motivačními procesy, jak je doloženo studii dětí, které poslouchají hlas své matky (Abrams et al. 2016). Behaviorální studie prokazují, že psi na základě rozpoznání hlasové identity, dokáží identifikovat své majitele dle hlasu (Gábor et al. 2019; Gábor et al. 2021). Při poslechu řeči, mají-li psi sociální vztah s mluvčím, jsou ovlivňovány jak jejich nervové reakce ve sluchových oblastech mozku, tak také oblasti mozku spojené s odměňováním a motivačními procesy. Dle Gábor et al. (2019) a Gábor et al. (2021) se ve sluchových oblastech mozku psa projevuje vyšší nervová aktivita v případě, když slyší hlas majitele oproti hlasu jiného člověka a také když slyší pochvalnou řeč oproti neutrální řeči. Mozkové mechanismy ve sluchových oblastech jsou tedy regulované podobně u psů i lidí a mezidruhový vztah psa a majitele je obdobný jako vnitrodruhový vztah kojence a matky (Topál et al. 1998).

Důležitou sociální funkcí sluchového systému je nejen zpracování identity vokalizátora, ale i rozpoznání jeho emočního stavu. V případě konspecifické vokalizace, je rozpoznání emocionálního stavu zásadní pro rozhodování v kontextech chování, jako je volba partnera, územní spory nebo výzvy související s hierarchií (Beaver 1999). Vhodnou metodou pro porovnání konspecifických, heterospecifických a nehlasových zvuků prostředí ve sluchových oblastech mozku psů a lidí je funkční zobrazení mozku magnetickou rezonancí (fMRI). Andics et al. (2014) s využitím metody fMRI sledoval sluchové oblasti mozku psů i lidí v bdělém stavu, kterým přehrával identický soubor zvuků: lidskou vokalizaci, psí vokalizaci, nehlasové zvuky prostředí a tichou základní linii. V rámci této studie byly identifikovány u psů i lidí podobné oblasti sluchové kůry citlivé na zvuk. Dále pak, kvalitativní srovnání sledovaných parametrů pro každý typ zvuku ukázalo důležitý rozdíl mezi reakcí psů a lidí na jednotlivé zvuky. Psi vykazovali odezvu ve sluchové kůře 39 % sluchových voxelů pro psí vokalizace, 13 % sluchových voxelů na lidský hlas a 48 % sluchových voxelů pro nehlasové zvuky. Oproti tomu lidské sluchové oblasti vykazovali odezvu 87 % sluchových voxelů na lidský hlas, 10 % sluchových voxelů pro psí vokalizace a jen 3 % sluchových voxelů pro nehlasové zvuky. U obou druhů byly identifikovány také podobné sluchové oblasti citlivé na emoční valence a dominance pravé hemisféry v případě zpracování vokálních emocí (Andics et al. 2014). Zdá se, že psi a lidé používají podobný mechanismus pro extrakci konspecifických i heterospecifických vokálních emocionálních informací.

Srovnávací studie také odhalují nápadnou podobnost sociálních a komunikačních dovedností člověka a psa, kterou lze přičíst domestikacím procesům a konvergentnímu evolučnímu vývoji. Ze sledování sluchově-vizuálního křížového párování týmem Gergely et al. (2019) je možné potvrdit, že v případě předložení fotografií psa a člověka s lidskou mluvou a psím štěkotem kojencům a psům, tak psi i kojenci sledují daný portrét výrazně déle, pokud se jedná o heterospecifický, tedy neshodný, vokalizátor. Je zajímavé, že v případě nekřížového párování, psi i kojenci sledují déle obrázek psa se psím štěkotem než obrázek člověka s lidskou

mluvou. Obecně lze říci, že výsledky této studie ukazují efektivní křížové párování jak u psů, tak i u kojenců a poskytují důkaz, že akustické a vizuální informace psů a lidí jsou informativní pro oba druhy. Mohou sloužit jako základ pro identifikaci odpovídajícího konspicifického a heterospicifického signalizátora.

Při rozpoznávání objektů lidé spoléhají více na vizuální informace než sluchové. Vizuální stimulace je u lidí vysoce informativní a ovlivňuje sluchové rozpoznávání více, než sluchová stimulace ovlivňuje rozpoznávání zraku (Yuval-Greenberg & Deouell 2009). Je-li však kvalita vizuální informace snížena, rozdíl mezi preferencí zrakové a sluchové informace se výrazně sníží. Při testování Déaux et al. (2015) nebyly shledány výrazné rozdíly mezi audio - vizuálními bimodálními a unimodálními kontexty při sledování reakcí psů na agresivní psí audio a/nebo vizuální podněty. Z experimentů však vyplývá, že reakce psů při využití jen sluchových podnětů je o něco intenzivnější než jen v případě vizuálních podnětů. Toto zjištění potvrzuje, že akustická modalita může fungovat ke zvýšení detekovatelnosti signálu a tím poskytuje okamžitý prostředek komunikace. Přednostní využití sluchových podnětů před vizuálními potvrzují i reakce psů na vizuální, sluchové a čichové podněty související s kočkami. Hoffman et al. (2017) doložil, že psi tráví výrazně více času orientací na zvukové než na vizuální podněty koček. Současně výsledky tohoto zkoumání ukazují, že v případě psů, kteří v minulosti již zabili kočku nebo jiné malé zvíře, stráví orientací na kočičí zvuk více času než psi, kteří tuto historii nemají. Tohoto pozorování je možné využít v útulcích k předpovědi, kterým psům z útulku se bude pravděpodobně dobře dařit v domácnostech s kočkami nebo jinými malými zvířaty.

Tabulka 3 Srovnání sluchových schopností psa a člověka.

Sluchové schopnosti	Parametr	Pes	Člověk
Frekvence vnímaného zvuku		62 Hz – 45 kHz (Heffner 1976)	16 Hz – 20 kHz (Syka et al. 1981)
Nejlépe vnímaná frekvence zvuku		8 kHz (Heffner 1976)	3 - 4 kHz (Masterton et al. 1969)
Sluchový práh	125 – 250 Hz	Stejná sluchová citlivost (Lipman & Grassi 1942)	
Sluchový práh	2-8 kHz	Vyšší citlivost (Lipman & Grassi 1942)	Nižší citlivost (Lipman & Grassi 1942)
Sluchový úlek	Začátek sluchového úleku	2-3 týden po narození (Fox 1964 (A); Fox 1964 (B); Volokhov AA 1968;	Při narození (Suzuki et al. 1964)
Sluchová orientace	Začátek sluchové orientace	12. – 28. den (Fox 1964 (A); Fox 1964 (B); Volokhov AA 1968; Ashmead et al. 1986; Strain et al. 1991; Kuse & Okaniwa 1993; Foss & Flottorp 1974; Rubel 1978)	2. měsíc (Clifton et al. 1984)

Sluchové schopnosti	Parametr	Pes	Člověk
Specifické změny neurologického vývoje	Stabilizace neurologického vývoje	3-5 týdnů (Fox 1964 (A); Fox 1964 (B); Fox & Med 1968)	6. měsíc (Clifton et al. 1984)
Sociální a komunikační schopnosti	Párování akustické a vizuální informace	Shodné párování akustické a vizuální informace (Gergely et al. 2019)	
Zpracování řeči	Zpracování zvuku řeči a hlasové identity	Sekundární sluchová oblast (Petkov et al. 2009; Andics et al. 2013; Boros et al. 2020)	
Zpracování zvuků	Psí a lidská vokalizace a nehlasové zvuky prostředí	Neprimární sluchová oblast (Andics et al. 2014)	
Zpracování zvuků	Psí a lidská vokalizace a nehlasové zvuky prostředí	39 % sluchových voxelů pro psí vokalizace, 13 % sluchových voxelů na lidský hlas 48 % sluchových voxelů pro nehlasové zvuky. (Andics et al. 2014)	10 % sluchových voxelů pro psí vokalizace 87 % sluchových voxelů na lidský hlas 3 % sluchových voxelů pro nehlasové zvuky. (Andics et al. 2014)
Zpracování emočních vokalizací	Emoční valence vokalizací	Využití podobných sluchových oblastí a mechanismů pro extrakci vokálních emocionálních informací konspicifických i heterospicifických (Andics et al. 2014)	
Využití hemisfér	Hemisféra	Dominance pravé hemisféry při zpracování vokálních emocí (Andics et al. 2014)	
Preference využití podnětů	Sluchové a vizuální podněty	Preference sluchových podnětů (Déaux et al. 2015; Hoffman et al. 2017)	Preference vizuálních podnětů (Yuval-Greenberg & Deouell 2009)
Vokální podněty a sociální vztah	Vnímání podnětů vzhledem k sociálnímu vztahu s vokalizátorem	Obdobné mozkové mechanismy ve sluchových oblastech při vnímání vokálních sociálních podnětů a jejich komunikačního obsahu (Abrams et al. 2016, Topál et al. 1998, Gábor et al 2019, Gábor et al. 2021)	

3.5 Využití mozkových hemisfér psa při zpracování zvukových informací

Předpokládá se, že funkční lateralizace mozku je podobná u různých druhů savců. Levá hemisféra má tendenci být zapojená do komunikačních funkcí, využívá naučené vzorce a reaguje na známé podněty, zatímco pravá hemisféra reaguje na prostorové informace a je spojována s reakcemi na nové podněty a projevy intenzivních emocí, jako je agrese, únikové chování a strach. Zároveň obě hemisféry často interagují prostřednictvím mechanismů aktivace-inhibice, pokud jsou zapojeny afektivní nebo emocionální procesy (Denenberg 1981). Také sluchové vnímání je lateralizované a hlasová komunikace závisí na rozdílném zpracování mozkovými hemisférami (Siniscalchi et al. 2008).

Mozkové hemisféry savců jsou hmotnostně i délkově asymetrické. Asymetrie hmotnosti mozkových hemisfér byla potvrzena nejen u psů (Tan & Çalşikan 1986), ale například i u myši, potkanů a koček (Kolb et al. 1982) a jeví se jako společný znak savců. Dle měření Tan & Çalşikan (1986) je pravá mozková hemisféra psů výrazně těžší než levá hemisféra a je potvrzené, že existuje alometrický vztah mezi mozkem a velikostí těla u psů. Taktéž pravá hemisféra je významně delší a vyšší než levá hemisféra; avšak v šířce hemisfér není výrazný rozdíl (Tan & Çalşikan 1987).

V případě zpracování konspicivních a druhově typických vokalizací, psi aktivizují levou hemisféru. V případě nesmyslných a bezvýznamných zvuků, které se jeví jako nové podněty, přechází orientace na pravou hemisféru, jak potvrdili Siniscalchi et al. (2008) a Siniscalchi et al. (2012). Jedná-li se o zpracování konspicivních vokalizací, které vyvolávají strach a intenzivní emoce, stejně tak jako zvuk bouřky, je využívána pravá mozková hemisféra (Siniscalchi et al. 2008). Využití pravé mozkové hemisféry v případě emočního heterospicivního sluchového podnětu, dosvědčuje i sledování reakce psů při poslechu kočičího mňoukání (Reinholz-Trojan et al. 2012).

Jednou z metod stanovení preference využití pravé a levé hemisféry u psů je sledování využití tlapek při různých činnostech. Dle Tan (1987) je možné rozdělit psy do tří skupin: Psi preferující pravou tlapku (57,1 %), psi preferující levou tlapku (17,9 %) a psi ambilaterální (25,0 %). Tato práce však sledovala jen využití tlapek psů při jedné činnosti a to odstranění lepící pásky z očí, tudíž tyto výsledky nelze považovat za obecné a odpovídající populaci. Z podrobnější studie preference tlapek psů dle Wells (2003) vyplývá, že lateralizované chování silně souvisí s pohlavím. Psí samice dávají větší přednost používání pravé tlapy, tedy využití levé hemisféry při zadaných úkolech, zatímco samci jsou více nakloněni k využití levé tlapy, tedy zapojení pravé hemisféry. Zajímavé zjištění také vyplynulo ze sledování reaktivity psů na hluk dle Branson & Rogers (2006). Vědci ověřili, že výraznější reakce na zvuky, jako je bouřka nebo ohňostroje, mají ambilaterální psi. Zdá se, že intenzivní reaktivita a fobie na hluk je spojena se slabší silou mozkové lateralizace a tito psi nemají významné preference pravé a levé hemisféry.

Základní neurokortikální mechanismy používané při vnímání mluveného slova a směr, ve kterém jsou v mozku lateralizovány, je nedílnou součástí systému zpracování sluchu savců. Studie Adams et al. (1987) na základě měření sluchově evokovaných mozkových reakcí psů při poslechu sérií slabik uvádí důkazy o hemisférických rozdílech a potvrzuje, že pravá hemisféra je schopna rozlišit zvuky řeči výrazně lepším způsobem než levá hemisféra. Jak lidé, tak i psi rozpoznávají v rámci pravé hemisféry hlasové kontrasty důležité pro fonetické rozlišení v lidské

řeči. Využití hemisfér psů v reakci na lidské emoční vokalizace jsou obdobné jako v případě konšpecifických vokalizací. Výsledky Siniscalchi et al. (2018) naznačují, že lateralizované mozkové vzorce pro zpracování lidských negativních emocionálních vokalizací, jako strach a smutek, zpracovávají psi s využitím pravé hemisféry. Při analýze vokalizace s jasnou pozitivní emoční valencí odpovídající štěstí, převládá použití levé hemisféry.

3.6 Zpracování zvukových podnětů u psa

Schopnost zvířete lokalizovat zdroj zvuku na vodorovné rovině se běžně měří minimálním zvukovým úhlem, tedy minimální úhlovou vzdáleností mezi dvěma možnými zdroji, u kterých je zvíře stále schopno identifikovat, z kterého z nich vychází zvuk. Dle výsledků experimentu Guérineau et al. (2022) se minimální úhlová vzdálenost mezi dvěma možnými zdroji zvuku pohybuje u psů v rozmezí od 1,3° do 13,2°, průměrně 7,6°. Psi v průběhu experimentu vykazovali zlepšení výkonu a autoři odhadují, že minimální úhlová vzdálenost u psů může potencionálně dosahovat až 2°. Vztah mezi minimální úhlovou vzdáleností, tvarem ucha, velikostí hlavy nebo věkem nebyl v rámci tohoto experimentu prokázán. Sledováním závislosti sluchové evokované odezvy mozkového kmene na intenzitě zvuku, Marshall (1985) potvrdil, že všichni psi reagovali na klikací stimul od 30 dB, který odpovídá šepotu, do 90 dB, který odpovídá hluku z nákladního auta. Pouze 62,5 % psů reagovalo na 5 dB, což je u lidí již na prahu slyšitelnosti. Četnost odezev se lineárně zvyšovala až do 50 dB a poté zůstala konstantní.

Vnímání emocionálních projevů umožňuje zvířatům vyhodnotit vzájemné sociální záměry a motivace (Albuquerque et al. 2016) a zároveň poskytuje zásadní informace o tom, jak se chovat v různých situacích, zahrnujících navazování a udržování vztahů. Díky tomu má čtení emocí druhých obrovskou adaptační hodnotu. Vnímání emocí prostřednictvím mezimodální sensorické integrace umožňuje rychlejší, přesnější a spolehlivější rozpoznání (von Kriegstein et al. 2006). Albuquerque et al. (2016) potvrdili schopnost psů kombinovat vizuální a sluchové informace pro kategorizaci heterospecifických i konspecifických emocionálních projevů u psů i lidí. I když psi reagují výrazně silněji na konspecifické emoční podněty (Albuquerque et al. 2016), jejich schopnost extrahovat a integrovat informace z lidského emočního projevu prokazuje jejich vysoké kognitivní schopnosti, které se vyvinuly v průběhu dlouhodobé domestikace. Dle testování Adachi et al. (2006), psi dokáží spojit hlas majitele s fotografií jeho obličeje. V případě, že se fotografie odlišuje od hlasu majitele, psi tento nesourodý stav sledují déle. Výsledky této studie tedy potvrzují, že psi dokáží nejen spojit sluchové a vizuální podněty, ale také aktivně vytvářet vizuální obraz ze sluchových informací a vyměňovat informace napříč smyslovými modalitami. V případě soužití psů a lidí, poskytuje tato kognitivní schopnost psům výhodu a může být zásadní pro funkční vztah v rámci sociální skupiny, ve které žijí.

Zatímco psi mají pozoruhodné schopnosti pro sociální poznávání a komunikaci, počet slov, která se naučí rozpoznávat obvykle zůstává až na výjimky (Kaminski et al. 2004; Pilley & Reid 2011), velmi nízká. Důvod této omezené kapacity je stále nejasný. Studie Magyari et al. (2020) odhalila citlivost psů na známá slova, ale také jejich omezenou schopnost přístupu k fonetickým detailům. Na základě elektrofyziologického měření potenciálů mozkové aktivity u bdělých psů bylo prokázáno, že psi nerozlišují známá slova od slov foneticky podobných, dokáží však odlišit slova nepodobná a nesmyslná.

Zvuková stimulace hraje také významnou roli v psychické pohodě a vyrovnanosti psů. V raném období vývoje je organismus velmi citlivý na vnější podněty. Je-li štěně již od raného věku vystavováno pravidelně zvukovým efektům, například rádiovému vysílání, je v budoucnu jeho reakce na náhlé zvuky výrazně lepší (Chaloupková et al. 2018) než u jedinců, kteří zvukovým efektům nebyli vystavováni. Díky akustické stimulaci během raného vývoje štěňat je tak možné pozvednout potřebné dovednosti psů určené pro armádu, policii i soukromý

sektor. Také sluchová stimulace hlasem majitele výrazně ovlivňuje psychickou pohodu psů díky snížení hladiny kortizolu (Shin & Shin 2016). Toto zjištění naznačuje, že hlas majitele psa může být užitečný při zvládnání jeho stresu a pomoci tak při řešení separační úzkosti psů, která je vážným behaviorálním problémem. I sluchová stimulace hudbou může výrazně ovlivnit psychickou pohodu psů. Například harfová terapie má pozitivní vliv na psychiku psích pacientů při hospitalizaci, snižuje jejich neklid, úzkost a dechovou i srdeční frekvenci (Boone & Quelch 2003). Dle Wells et al. (2002) heavy metalová hudba povzbuzuje psy ke štěkání, kdežto při klasické hudbě tráví psi více času v klidu. Autoři této studie navrhnou, že by se klasická hudba mohla využít v útulcích, kdy by i kupující lépe vnímali prostředí útulku a zvýšila by se tím jejich touha adoptovat psa.

4 Závěr

Úkolem této práce bylo shromáždit poznatky o sluchovém ústrojí psa a srovnat zjištěné parametry a sluchovou percepci psa a člověka.

Anatomie sluchového ústrojí psů i reakce spojené s vývojem sluchového orgánu byly předmětem bádání již od začátku minulého století a jsou velmi dobře popsány v mnoha studiích. Z hlediska porovnání sluchového ústrojí psa a člověka jsou již na první pohled patrné rozdíly ve tvaru a pohyblivosti ušního boltce. Tvary ušního boltce u psů jsou rozdílné napříč plemeny, a přesto nebylo zjištěno, že by tyto rozdíly ovlivňovaly sluchové vnímání psů. Pohyblivost ušního boltce zlepšuje směrové slyšení a dává zvířatům s pohyblivými ušima výhodu v lokalizaci zvuku oproti lidem, kteří pro lokalizaci zvuku musí použít pohyb celé hlavy. Vnitřní ucho a sluchová nervová vlákna psů se vyvíjí až po narození. Psi reagují na sluchové podněty okolo patnáctého až dvacátého dne věku a sluchové ústrojí je vyvinuté a neměnné až mezi čtyřicátým a sedmdesátým dnem věku štěněte. V Tabulce 1, kapitoly Ontogeneze sluchového ústrojí, je dle citované literatury uvedený časový přehled vývoje sluchového ústrojí ve dnech. Nicméně uvedené počátky jednotlivých sluchových reakcí se překrývají. Stanovení dnů bylo vždy dáno nastavenými podmínkami a možnostmi dané studie a tudíž se mohou dle studií mírně lišit. Obsahem Tabulky 2 je souhrn anatomických rozdílů sluchového ústrojí psa a člověka a zahrnuje jednotlivé části vnějšího, středního a vnitřního ucha. Sluch má důležitou funkci v reakcích pozornosti a orientace. U lidí převládají vizuální podněty nad sluchovými v případech, že poskytují větší rozlišení. Oproti tomu u psů jsou sluchové signály výraznější a převládají nad zrakem. Díky výše postavenému frekvenčnímu prahu než má člověk, zajišťuje sluchové vnímání psa širší přehled o akustickém dění v okolním světě. Se schopností sluchové percepcie souvisí i vokalizace a zpracování vokálních konspicifických i heterospicifických podnětů. Z uvedených výzkumů vyplývá, že ač je frekvence vnímaného zvuku i vývoj sluchového vnímání psa a člověka rozdílný, tak zpracování vokalizací je velmi podobné jak můžeme vidět v podrobném srovnání v Tabulce 3.

Je velmi mnoho literatury zabývající se využitím mozkových hemisfér lidí a primátů, ale malý počet odborných prací, které se věnují funkční lateralizaci mozku psů v souvislosti se zpracováním zvukových informací. Proto byly v rámci této části práce použity i podklady týkající se využití mozkových hemisfér psů, i když nesouvisejí se zpracováním zvuku. Dle uvedených prací se jeví, že funkční lateralizace mozku při zpracování sluchových podnětů je obdobná u psů i lidí. Levá hemisféra je specializována na vnitrodruhovou komunikaci a naučené podněty, kdežto pravá hemisféra je využívána v případě intenzivních emocí a nových impulsů. Vzhledem k rychlému vývoji vědy a technickým možnostem, je téma sledování mozkových hemisfér psů a to nejen při zpracování zvukových signálů, doporučeno pro další zkoumání.

Během dlouhodobého a úzkého soužití psů a lidí, se psi velmi dobře naučili efektivně komunikovat s lidmi, což je zvýhodňuje v rámci sociální skupiny, ve které žijí. Lidé zase dokáží velmi dobře využívat schopností, ochoty a oddanosti psů a využívat je jak k pracovním, tak i společenským účelům. Také i díky informovanosti o sluchovém vnímání psa, může člověk plně pochopit možnosti jeho uplatnění.

5 Literatura

- Abrams D, CHen T, Odriozola P, Chenga KM, Bakera AE, Padmanabhana A, Ryalia S, Kochalkaa J, Feinsteina C, Menona V. 2016. Neural circuits underlying mother's voice perception predict social communication abilities in children. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **113**:6295-6300.
- Adachi I, Kuwahata H, Fujita K. 2006. Dogs recall their owner's face upon hearing the owner's voice. *Animal Cognition* **10**:17-21.
- Adams CL, Molfese DL, Betz JC. 1987. Electrophysiological correlates of categorical speech perception for voicing contrasts in dogs. *Developmental Neuropsychology* **3**:175-189.
- Alberti PW. 2001. The anatomy and physiology of the ear and hearing. Pages 53-62 *Occupational exposure to noise: Evaluation, prevention, and kontrol*. University of Singapore, Singapore.
- Albuquerque N, Guo K, Wilkinson A, Savalli C, Otta E, Mills D. 2016. Dogs recognize dog and human emotions. *Biology Letters* 12 (1) DOI: 10.1098/rsbl.2015.0883.
- Anderson WD, Anderson GA. 1994. *Atlas of Canine Anatomy*, Lea & Febiger, Malvern
- Andics A, Gál V, Vicsi K, Rudas G, Vidnyánszky Z. 2013. fMRI repetition suppression for voices is modulated by stimulus expectations. *NeuroImage* **69**:77-283.
- Andics A, Gácsi M, Faragó T, Kis A, Miklosi A. 2014. Voice-Sensitive Regions in the Dog and Human Brain Are Revealed by Comparative fMRI. *Current Biology* **24**:574-578.
- Andics A, Miklosi A. 2018. Neural processes of vocal social perception: Dog-human comparative fMRI studies **85**:54-64.
- Ashmead DH, Clifton RK, Reese EP. 1986. Development of auditory localization in dogs: Single source and precedence effect sounds. *Developmental Psychobiology* **19**:91-103.
- Barber ALA, Wilkinson A, Montealegre-Z F, Ratcliffe VF, Guo K, Mills DS. 2020. A comparison of hearing and auditory functioning between dogs and humans. *Comparative Cognition & Behavior Reviews* **15**:45-94.
- Beaver BV. 1999. *Canine Behavior: A Guide for Veterinarians*. First Edition. Saunders, Philadelphia.
- Bergevin C, Olson ES. 2014. External and middle ear sound pressure distribution and acoustic coupling to the tympanic membrane. *The Journal of the Acoustical Society of America* **135**:1294-1312.
- Boone A, Quelch V. 2003. Effects of harp music therapy on canine patients in the veterinary hospital setting. *Harp Ther J* **8**:4-5.

- Boros M, Gabor A, Szabó D, Bozsik A, Gácsi M, Szalay F, Faragó T, Andics A. 2020. Repetition enhancement to voice identities in the dog brain. *Scientific Reports*. **10** ISSN 2045-2322 DOI: 10.1038/s41598-020-60395-7
- Braniš M, Burda H. 1985. Inner ear structure in the deaf and normally hearing Dalmatian dog. *Journal of comparative pathology* **95**:295-299.
- Branson NJ., Rogers LJ. 2006. Relationship between paw preference strength and noise phobia in *Canis familiaris*. *Journal of Comparative Psychology* **120**:176-183.
- Brucker MJ, Jagruti Patel J, Sullivan PK. 2003. A Morphometric Study of the External Ear: Age- and Sex-Related Differences. *Plastic and Reconstructive Surgery* **112**:647-652.
- Cole LK . 2009. Anatomy and physiology of the canine ear. *Veterinary Dermatology* **20**:412 - 421.
- Clifton RK, Morrongiello B A, Dowd JM. 1984. A developmental look at an auditory illusion: The precedence effect. *Developmental Psychobiology: The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology* **17**:519-536.
- Déaux ÉC, Clarke JA, Charrier I, Guo K. 2015. Aggressive Bimodal Communication in Domestic Dogs, *Canis familiaris*. *PLOS ONE* **10** (11) DOI: 10.1371/journal.pone.0142975.
- Defalque VE, Rosenstein DS, Rosser Jr EJ. 2005. Measurement of normal middle ear cavity volume in mesaticephalic dogs. *Veterinary Radiology & Ultrasound* **46**:490-493.
- Denenberg VH. 1981. Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience. *Behavioral and Brain Sciences* **4**:1-21.
- El-Mofty A, El-Serafy S. 1967. The Ossicular Chain in Mammals. *Annals of Otology, Rhinology & Laryngology* **76**:903-909.
- Farmer-Dougan V, Quick A, Harper K, Schmidt K, Campbell D. 2014. Behavior of hearing or vision impaired and normal hearing and vision dogs (*Canis lupis familiaris*): Not the same, but not that different. *Journal of Veterinary Behavior* **9**:316-323.
- Feddersen-Petersen DU 2000 Vocalization of European wolves (*Canis lupus lupus L.*) and various dog breeds (*Canis lupus f. fam.*). *Archives Animal Breeding* **43**:387-398.
- Foss I, Flottorp G. 1974. A comparative study of the development of hearing and vision in various species commonly used in experiments. *Acta Oto-Laryngologica* **77**:202-214.
- Fox MW. 1964 (A). The ontogeny of behaviour and neurologic responses in the dog. *Animal Behaviour* **12**:301-310.

- Fox MW. 1964 (B). A Phylogenetic Analysis of Behavioral Neuro-ontogeny in Precocial and Nonprecocial Mammals. *Canadian Journal of Veterinary Research* **28**:197–202.
- Fox MW, Med BV. 1968. Neuronal development and ontogeny of evoked potentials in auditory and visual cortex of the dog. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* **24**:213-226.
- Frank H, Frank MG. 1982. On the effects of domestication on canine social development and behavior. *Applied Animal Ethology* **8**:507-525.
- Gábor A, Kaszás N, Miklósi A, Tamás Faragó T, Andics A. 2019. Interspecific voice discrimination in dogs. *Biologia Futura* **70**:121-127
- Gábor A, Andics A, Miklósi A, Czeibert K, Carreiro C, Gácsi M. 2021. Social relationship-dependent neural response to speech in dogs. *NeuroImage* **243**. ISSN 10538119 DOI:10.1016/j.neuroimage.2021.118480
- Gergely A, Petró E, Oláh K, Topál J. 2019. Auditory – Visual Matching of Conspecifics and Non-Conspecifics by Dogs and Human Infants. *Animals* **9**(1) ISSN 2076-2615 DOI:10.3390/ani9010017
- Guérineau C, Lööke M, Broseghini A, Dehesh G, Mongillo P, Marinelli L. 2022. Sound Localization Ability in Dogs. *Veterinary Sciences* **9** DOI: 10.3390/vetsci9110619.
- Guinnessova kniha rekordů. 2004. Guinness World Records Limited. Londýn.
- Heffner H. 1976. Hearing in large and small dogs (*Canis familiaris*). *The Journal of the Acoustical Society of America* **60**:S88-S88.
- Heffner HE. 1983. Hearing in large and small dogs: Absolute thresholds and size of the tympanic membrane. *Behavioral Neuroscience* **97**:310-318.
- Heine PA. 2004. *Anatomy of the Ear*. Elsevier. *The Veterinary Clinics: Small Animal Practice* **34**:379-395.
- Hemilä S, Nummela S, Reuter T. 1995. What middle ear parameters tell about impedance matching and high frequency hearing. *Hearing research* **85**:31-44.
- Hermanson JW, de Lahunta A, Evans HE. 2020. *Miller and Evan's Anatomy of the Dog*, Fifth Edition. Elsevier Inc., St. Luis.
- Heron IC. 1923. Measurements and observations upon the human auditory ossicles. *American Journal of Physical Anthropology* **6**:11-26.
- Heywood P, Pujol R, Hilding DA. 1976. Development of the Labyrinthine Receptors in the Guinea Pig, Cat and Dog. *Acta Oto-Laryngologica* **82**:359-367.

- Hoffman CL, Workman MK, Roberts N, Handley S. 2017. Dogs' responses to visual, auditory, and olfactory cat-related cues. *Applied Animal Behaviour Science* **188**:50-58.
- Huang HP, Little CJL, McNeil PE. 2009. Histological changes in the external ear canal of dogs with otitis externa. *Veterinary Dermatology* **20**:422-428
- Chaloupková H, Svobodová I, Vápeník P, Bartoš L, Rosenfeld CS. 2018. Increased resistance to sudden noise by audio stimulation during early ontogeny in German shepherd puppies. *PLOS ONE* 13 (5) DOI: 10.1371/journal.pone.0196553.
- Kaminski J, Call J, Fischer J. 2004. Word Learning in a Domestic Dog: Evidence for "Fast Mapping". *Science* **304**:1682-1683.
- Kavakli A, Ogeturk M, Yildirim H, Karakas S, Karlidag T, Sarsilmaz M. 2004. Volume assessment of age-related conversion of the tympanic cavity by helical computerized tomography scanning. *Saudi medical journal* **25**:1378-1381.
- Keen JA. 1940. A note on the length of the basilar membrane in man and in various mammals. *Journal of anatomy* **74**:524.
- Kolb B, Sutherland RJ, Nonneman AJ, Wishaw IQ. 1982. Asymmetry in the cerebral hemispheres of the rat, mouse, rabbit, and cat: The right hemisphere is larger. *Experimental Neurology* **78**:348-359.
- Kuse H, Okaniwa A. 1993. Postnatal Development of the Auditory Brainstem Response (ABR) in Beagles. *Experimental Animals* **42**:377-382.
- Lipman EA, Grassi JR. 1942. Comparative Auditory Sensitivity of Man and Dog. *The American Journal of Psychology* **55**:84-89.
- Lord K, Zeh D. 2013. A Comparison of the Sensory Development of Wolves (*Canis lupus lupus*) and Dogs (*Canis lupus familiaris*). *Ethology* **119**:110-120.
- Magyari L, Huszár Z, Turzó A, Andics A. 2020. Event-related potentials reveal limited readiness to access phonetic details during word processing in dogs. *Royal Society open science* **7** DOI: 10.1098/rsos.200851
- Malkemper EP, Mason MJ, Burda H. 2020. Functional anatomy of the middle and inner ears of the red fox, in comparison to domestic dogs and cats. *Journal of Anatomy* **236**:980-995.
- Marshall AE. 1985. Brain stem auditory-evoked response of the nonanesthetized dog. *American Journal of Veterinary Research*. **46**:966-973.
- Masterton B, Heffner H, Ravizza R. 1969. The evolution of human hearing. *The Journal of the Acoustical Society of America* **45**:966-985.

- McGrath J, Roy P, Perrin BJ. 2017. Stereocilia morphogenesis and maintenance through regulation of actin stability. *Seminars in Cell & Developmental Biology* **65**:88-95.
- Moore DR. 1982. Late onset of hearing in the ferret. *Brain Research* **253**:309-311.
- Morse PM. 1939. The Transmission of Sound Inside Pipes. *The Journal of the Acoustical Society of America* **11**:205-210.
- Njaa BL, Cole LK, Tabacca N. 2012. Practical Otic Anatomy and Physiology of the Dog and Cat. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice* **42**:1109–1126.
- Petkov ChI, Logothetis NK, Obleser J. 2009. Where Are the Human Speech and Voice Regions, and Do Other Animals Have Anything Like Them?. *The Neuroscientist* **15**:419-429.
- Pilley JW, Reid AK. 2011. Border collie comprehends object names as verbal referents. *Behavioural Processes* **86**:184-195.
- Pujol R, Hilding DA. 1973. Anatomy and physiology of the onset of auditory function. *Acta Otolaryng* **76**:1-10.
- Reinholz-Trojan A, Włodarczyk E, Trojan M, Kulczyński A, Stefańska J. 2012. Hemispheric specialization in domestic dogs (*Canis familiaris*) for processing different types of acoustic stimuli. *Behavioural Processes* **91**:202-205.
- Retzius G. 1884. *Das Gehörorgan der Wirbelthiere*, Vol. II
- Richardson GP, Lukashkin AN, Russell IJ. 2008. The tectorial membrane: One slice of a complex cochlear sandwich. *Curr Opin Otolaryngol Head Neck Surg* **16**:458–464.
- Roberto M. 1978. Quantitative Evaluation of Postnatal Bone Growth in the Auditory Ossicles of the Dog. *Ann Otol* **87**: 370-379.
- Rubel EW. 1978. Ontogeny of Structure and Function in the Vertebrate Auditory System. Pages 135-237 in McLinn D editor. *Handbook of Sensory Physiology*. Springer Berlin Heidelberg. Berlin, Heidelberg.
- Salvinelli F, Maurizi M, Calaita S, D'alatri D, Capelli A, Carbone A. 1991. The External Ear and the Tympanic Membrane A Three-dimensional Study. *Scandinavian Audiology* **20**:253-256.
- Shin YJ, Shin NS. 2016. Evaluation of effects of olfactory and auditory stimulation on separation anxiety by salivary cortisol measurement in dogs. *Journal of Veterinary Science* **17**:153-158.
- Siniscalchi M, Quaranta A, Rogers LJ, Lauwereyns J. 2008. Hemispheric specialization in dogs for processing different acoustic stimuli. *PLoS one* **3** (e3349) DOI : 10.1371/journal.pone.0003349.

- Siniscalchi M, Lusito R, Sasso R, Quaranta A. 2012. Are temporal features crucial acoustic cues in dog vocal recognition? *Animal Cognition* **15**:815-821.
- Siniscalchi M, d'Ingeo S, Fornelli S, Quaranta A. 2018. Lateralized behavior and cardiac activity of dogs in response to human emotional vocalizations. *Scientific Reports* **8**: DOI:10.1038/s41598-017-18417-4.
- Sodhi S, Sing Z, Lal J. 2017. Morphometric dimensions of human ear ossicles of males. *National journal of medical research* **7**:47-51.
- Stout Graham M, Kainer RA, Whalen LR, Macy DW. 1990. Morphologic measurements of the external horizontal ear canal of dogs. *American Journal of Veterinary Research* **51**:990-994.
- Strain GM, Tedford BL, Jackson RM. 1991. Postnatal development of the brain-stem auditory-evoked potential in dogs. *American Journal of Veterinary Research* **52**:410-415.
- Suzuki T, Kamijo Y, Kiuchi S. 1964. LXXIV Auditory Test of Newborn Infants. *Annals of Otology, Rhinology & Laryngology* **73**:914-923.
- Syka J., Voldřich L., Vrabec F. 1981. Fyziologie a patofyziologie zraku a sluchu. AVICEUM zdravotnické nakladatelství, Praha.
- Tan Ü, Çalşıkan S. 1986. Allometry and Asymmetry in the Dog Brain: The Right Hemisphere is Heavier Regardless of Paw Preference. *International Journal of Neuroscience* **35**:89-194.
- Tan Ü. 1987. Paw Preferences in Dogs. *International Journal of Neuroscience* **32**:825-829.
- Tan Ü, Çalşıkan S. 1987. Asymmetries in the Cerebral Dimensions and Fissures of the Dog. *International Journal of Neuroscience* **32**:943-952.
- Taylor AM, Ratcliffe VF, McComb K, Reby D. 2014. *The Social Dog. Auditory Communication in Domestic Dogs. First Edition.* Elsevier, Falmer.
- Topál J, József, Miklósi A, Csányi V, Dóka A. 1998. Attachment behavior in dogs (*Canis familiaris*): A new application of Ainsworth's (1969) Strange Situation Test. *Journal of Comparative Psychology* **112**:219-229
- Uemura EE. 2015. *Fundamental of Canine Neuroanatomy and Neurophysiology, First Edition.* John Wiley & Sons. Inc., Iowa.
- Úlehlová L, Voldřich L, Janisch R. 1987. Correlative study of sensory cell density and cochlear length in humans. *Hearing research* **28**:149-151.
- Volokhov AA. 1968. Comparative studies of the functional development of analyzer system in animals in the process of ontogenesis. Pages 527-540 in Asratyan EA editor. *Brain*

- Reflexes. Progress in Brain Research. Proceedings of the International Conference dedicated to the centenary celebration of the publication of I. M. Sechenov's book Brain Reflexes. Elsevier
- von Kriegstein K, Giraud AL, Ungerleider L. 2006. Implicit Multisensory Associations Influence Voice Recognition. *PLoS Biology* **4**:1809-1820.
- Wakuri H, Mori S, Mutoh K, Kataoka S, Watanabe S. 1988. Fiber Arrangement in the Canine Tympanic Membrane. *Okajimas Folia Anatomica Japonica* **65**:11-18
- Wells DL, Graham L, Hepper PG. 2002. The influence of auditory stimulation on the behaviour of dogs housed in a rescue shelter. *Animal Welfare* **11**:385-393.
- Wells DL. 2003. Lateralised behaviour in the domestic dog, *Canis familiaris*. *Behavioural Processes* **61**:27-35.
- Werneburg I, Geiger M. 2017. Ontogeny of domestic dogs and the developmental foundations of carnivoran domestication. *Journal of Mammalian Evolution* **24**:323-343.
- West ChD. 1985. The relationship of the spiral turns of the cochlea and the length of the basilar membrane to the range of audible frequencies in ground dwelling mammals. *The Journal of the Acoustical Society of America* **77**:1091-1101.
- Yeh C. 1967. Reflection and Transmission of Sound Waves by a Moving Fluid Layer. *The Journal of the Acoustical Society of America* **41**:817-821.
- Yin S, McCowan B. 2004. Barking in domestic dogs: context specificity and individual identification. *Anim Behav* **68**:343-355.
- Yuval-Greenberg S, Deouell LY. 2009. The dog's meow: asymmetrical interaction in cross-modal object recognition. *Experimental Brain Research* **193**:603-614.

6 Seznam použitých zkratek a symbolů

funkční zobrazení mozku magnetickou rezonancí (fMRI)

