

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

Vizuální percepce u domácích psů (*Canis familiaris*)

Bakalářská práce

Autorka práce: Tereza Běhounková

Obor studia: Kynologie

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

© 2020 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vizuální percepce u psů domácích (*Canis familiaris*)" 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 14.7.2020

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Ludvíku Pincovi, Ph.D. za odborné vedení bakalářské práce a jeho čas, který mi věnoval při řešení dané problematiky. Dále bych chtěla poděkovat své rodině a přátelům za podporu během studia.

Vizuální percepce u domácích psů (*Canis familiaris*)

Souhrn

Bakalářská práce shromažďuje výsledky z nejdůležitějších studií zaměřených na téma vizuální percepce u domácích psů (*Canis familiaris*). Dosud proběhlo mnoho výzkumů zabývajících se tímto tématem, ale dodnes není zcela objasněné, jak přesně psi vidí. Hlavním orgánem zraku je oko. Vyvinulo se ze dvou primitivních molekul nazývané primitivní oči, které dovedly diferenciovat intenzitu světla.

Psi na rozdíl od vlků mají více jemných mimických svalů v okolí očí. Dokáží reagovat na lidská gesta a pohledět stejným směrem jako člověk. V případě, že neznají řešení zadaného úkolu, se na člověka podívají a snaží se s ním navázat oční kontakt. Pokud se psi dívají na svého majitele, dochází u nich k vyplavování hormonu zvaném oxytocin.

Rozsah monokulárního zorného pole u psů je odhadován do 60 stupňů. Rozsah celkového zorného pole je přibližně 250 stupňů v závislosti na vzdálenosti očí od sebe. U primitivních plemen je velikost zorného pole totožná s velikostí zorného pole šelem. Brachycefalická plemena mají rozsah celkového zorného pole nejmenší, zatímco rozsah binokulárního vidění mají největší.

Psi mají na sítnici oka dva druhy čípků. Liší se od sebe v množství pigmentu v buněčné membráně a ve schopnosti absorbovat světlo s rozdílnou vlnovou délkou. Jsou citlivé na modrou a žlutou barvu. Psi jsou schopni naučit se odlišovat šedé karty od karet se základními barvami, kterými jsou červená, zelená a modrá.

Rozpoznání tvarů je u psů vyvinuté na velice dobré úrovni. Dokáží od sebe rozlišit kruh od elipsy a jsou schopni vizuálně odlišit fotografie různých plemen psů od ostatních druhů zvířat.

Psi vidí svět jinak než lidé. Rozdíly začínají již v anatomii očí. Psi mají mžurku a odrazivou vrstvu, které se u lidí nenachází. Tvar místa nejostřejšího vidění na sítnici je přímo závislý na délce čenichu. Místo nejostřejšího vidění je u dolichocefalických plemen stejně jako u vlků rozložené do horizontálního vizuálního pruhu. Brachycefalická plemena mají místo nejostřejšího vidění soustředěné do jednoho místa, které je obdobné lidské žluté skvrně.

Oproti lidem jsou psi citlivější na blikání displeje, a až desetkrát lépe dokáží rozpoznat pohybující se objekty. Detekují i nepatrný pohyb, který lidské oko není schopno zaznamenat. Psi se tak mohou naučit rozpoznat přicházející epileptický záchvat u lidí, kterému předchází jemné záškuby v obličeji, zvýšené napětí svalů, a mimo jiné i změna gest. Jejich výborná schopnost pozorovat je zapříčiněna vyšším počtem nervových buněk ve vizuální kůře. Jejich vizuální ostrost je však pětkrát až osmkrát horší než u lidí.

Psí oko může být zatíženo stejnými sférickými i asférickými zobrazovacími vadami jako oči lidí (myopie, hypermetropie, astigmatismus). Také může trpět podobnými nemocemi jako lidské oči. Vizuální vnímání okolního světa si psi výrazně doplňují informacemi přijímanými pomocí čichu a sluchu. I z tohoto důvodu není ztráta zraku pro psy tak kritická jako u lidí.

Klíčová slova: percepce, pes, zrak, psovitě šelmy, oko

Visual Perception in Domestic Dogs (*Canis familiaris*)

Summary

This bachelor thesis collects results from the most important studies focusing on visual perception in domestic dogs (*Canis familiaris*). Despite the extensive research, dogs' vision is still not fully understood. Eye is the main organ of vision, which evolved from two primitive molecules (primitive eyes) able to differentiate the intensity of light.

Dogs, unlike wolves, have more soft mimic muscles around the eyes. They can react to human gestures and they are able to look in the same direction as a human. They look at a person and try to establish eye contact when they do not understand the assigned task. There is even hormone reaction when dogs look at their owner: oxytocin is released.

It is estimated that the range of the monocular visual field of dogs covers up to 60 degrees. The range of the total visual field covers approximately 250 degrees depending on the distance between the eyes. In primitive breeds, the range of their visual field equals to that of predators. In brachycephalic breeds, we find the narrowest total range of visual field, while they have the widest range of binocular vision.

Dogs have two types of cones on the retina of the eye. They differ in the amount of pigment in the cell membrane and in the ability to absorb light of different wavelengths. They are sensitive to blue and yellow colours. Dogs are able to learn to distinguish grey cards from cards with basic colours (red, green and blue).

Dogs have a very good ability to recognize shapes. They can distinguish a circle from an ellipse and are able to visually distinguish photographs of different breeds of dogs from other animal species.

Dogs see the world differently from humans. The difference starts with the anatomy of the eyes. Dogs have a third eyelid and a reflective layer which we cannot find in human anatomy. A shape of a point of the sharpest vision on retina is directly determined by the length of snout. When it comes to dolichocephalic breeds and likewise the wolves, the point of the sharpest vision on retina is positioned in horizontal strip. Brachycephalic breeds have the point of sharpest vision concentrated in one place, which is similar to the yellow spot in human eye.

Compared to humans, dogs are more sensitive to screen flickering and they can detect moving objects up to ten times more precisely. They are also able to detect a very slight movement that the human eye is unable to detect. Thanks to that dogs can learn to recognize start of an epileptic seizure, which is preceded by gentle facial twitches, increased muscle tension and, among other things, a change in gestures. Their excellent ability to observe is related to the higher amount of nervous cells in the visual cortex. However, sharpness of their vision is five to eight times worse than in humans.

Dogs' eyes could be affected by the same spherical and aspherical perception defects as human eyes (myopia, hypermetropia, astigmatism). Also, the eye may suffer from similar diseases as human eyes.

Dogs complement the visual perception of outside world with information generated by olfactory and auditory organs. That is why blindness is not as critical for them as for humans.

Keywords: perception, dog, vision, canids, eye

Obsah

1	Úvod.....	7
2	Cíl práce	8
3	Literární rešerše.....	9
3.1	Evoluce zraku	9
3.2	Anatomie oka.....	11
3.2.1	Vnější vrstva oka.....	11
3.2.2	Střední vrstva oka.....	12
3.2.3	Vnitřní vrstva oka.....	14
3.2.4	Přídavné systémy oka.....	15
3.2.5	Nitrooční tekutiny	16
3.3	Zorné pole.....	18
3.4	Barvocit.....	19
3.5	Zraková ostrost.....	21
3.6	Porovnání vizuální percepce u psů s viděním u lidí	24
3.7	Vybraná geneticky podmíněná onemocnění očí	26
3.7.1	Katarakta.....	26
3.7.2	Progresivní retinální atrofie	28
3.7.3	Glaukom	29
3.7.4	Anomálie oka u kolíí	30
3.8	Souhrnné srovnání vizuální percepce u vlků, psů a lidí.....	31
4	Závěr	33
5	Literatura.....	35

1 Úvod

Oči jsou nenahraditelným orgánem, který umožňuje vidění. Vizualní percepce slouží k přijímání podnětů z vnějšího prostředí. Zrakový vjem se dále zpracovává v mozku.

Zrak je u lidí nejvýznamnější smysl, kterým přijímají 75–90 % všech informací (Králiček 2002; Rozsival 2006). Naopak u psů domácích (*Canis familiaris*) se zrak pravděpodobně řadí až jako třetí nejdůležitější smyslový vjem hned po čichu a sluchu.

Pomocí zraku jsou psi schopni se orientovat, rozpoznávat světlo a tmu. Dále díky němu také mohou rozlišovat tvary, vzdálenost objektů a jejich směr pohybu. Zrakový vjem přímo ovlivňuje chování psů, a tím i výsledky v práci. Příkladem může být vedení nevidomých osob, asistování u tělesně postižených nebo běžný výcvik (Miller & Murphy 1995). I přesto je zrak psů v řadě behaviorálních experimentů častokrát opomíjen (Pongrácz et al. 2017).

Základem pro vizualní percepce jsou světločivé buňky (tyčinky a čípky). Psi vnímají barvy dichromaticky, a to díky dvěma odlišným druhům čípků, které jsou umístěné na sítnici (Neitz et al. 1989).

Pro řadu onemocnění očí vyskytujících se v humánní medicíně slouží psí oko jako důležitý vzor pro objasnění nejasností. Proto je nutné, aby se vědci i nadále vizualní percepce u psů zaobírali a podrobně ji zkoumali.

První část bakalářské práce bude detailněji popisovat evoluci zraku. Další část bude věnována anatomii oka, kde budou detailněji popsány jednotlivé vrstvy oka, přídatné aparáty a nitrooční tekutiny. V následující části bude rozebrána zraková ostrost, barvocit a zorné pole u psů. Nadcházející část bude porovnávat zrak psů s viděním u lidí. V předposlední části budou detailněji popsána vybraná geneticky podmíněná onemocnění. Poslední část bude porovnávat vizualní percepce u vlků, psů a lidí.

2 Cíl práce

Cílem práce je vyhledání relevantních zdrojů, které jsou zaměřeny na vizuální percepci u psů či psovitých šelem. Na základě těchto zdrojů bude zpracována literární rešerše.

3 Literární rešerše

3.1 Evoluce zraku

Evoluce zraku je velmi komplikovaný proces. Pro pochopení složitosti tohoto vývoje je nutné detailněji porozumět anatomii a fyziologii oka. U různých zvířat se oči vyvíjely odlišně a nezávisle na sobě. Společný znak pro vývoj oka, který se nachází u všech druhů, jsou opsiny (Ojacques et al. 2018). Jedná se o skupinu proteinů citlivé na světlo (Massé et al. 2007; Ramirez et al. 2016). Rozdílným znakem pro vývoj oka jsou proteiny zvané krystaliny, které se nejvíce nacházejí v jádře čočky. Jsou specifické pro každý živočišný druh (Piatigorsky 2007; Daniel et al. 2009). Oči se vyvinuly z fotoreceptorových buněk obsahující molekulu opsinu a pigmentu. Skupina těchto buněk se nazývá primitivní oči, které sice nedokáží rozeznat sledovaný objekt od pozadí, ale dovedou odlišit intenzitu světla (Land & Fernald 1992).

I přes to, že nemáme jednoznačné důkazy, které by pocházely z doby před nalezením prvních zkamenělin, předpokládá se, že existovaly organismy, které žily v prostředí, kde bylo dosaženo dostatečného množství světla, potřebného pro vytvoření prekursorů očí (Dillon & Gregory 1991).

Prvotní fosilní nálezy očí pochází z první periody prvohor nazývané Kambrium. Jsou staré 508 milionů let (Parker 2011). V minulosti vědci zkoumající fylogenezi zraku hodnotili, zda živočichové oči mají nebo nemají, a to pouhým pohledem na daného jedince. Nyní vědci dokáží získat detailnější informace z proteinů vyskytujících se v očích, a na jejich základě podpořit u jednotlivých druhů původ evoluční teorie (Oakley & Speiser 2015; Harrath et al. 2016). I přesto existuje skupina lidí, nazývaná kreacionisté, kteří argumentují, že oko obratlovců vzniklo jen díky náhodě, nebo dokonce tvrdí, že nedokonalý zrak k ničemu neslouží (Paley 2005). Popírají také Darwinovu evoluční teorii (Dawkins 2009). Zapomínají však na fakt, že evoluce se nemusí vyvíjet od jednoduchého systému ke složitějšímu, ale může tomu být i naopak. Dokonce může docházet k zjednodušení funkčnosti či úplné ztrátě zraku (Oakley & Pankey 2008). Selektce očí byla utvářena na základě přirozeného výběru (Young 2008). Tuto teorii potvrzují živočichové nazývaní troglobionti, kteří žijí permanentně v jeskyních, kde je absolutní tma. Tato zvířata zcela ztratila pigment a jsou slepá (Jugovic et al. 2019). Přesto se u nich nacházejí pozůstatky očí, které slouží jako důkaz evoluce. Není žádný důvod k tomu, aby troglobionti měli vyvinutý zrak. Dané živočichy by oči pouze znevýhodňovaly, a to z důvodu usnadněného vstupu infekcí do organismu (Dawkins 2009).

Evoluce barevného vidění je pravděpodobně obdobně stará jako samotný vývoj zraku. Nejprve se v primitivních očích nalézal pouze jediný typ receptoru, ale téměř okamžitě došlo k divergenci čípků na dva rozdílné druhy podle spektrální citlivosti. Tito živočichové měli výhodu v rozlišování zvětšeného barevného spektra, a to i bez dokonale vyspělého mozku. Následoval silný selekční tlak, který podpořil vývin nervových obvodů (Neitz et al. 2001).

Nyní má kmen kroužkovců (*Annelidea*) fotoreceptorové buňky po celém těle (Ojacques et al. 2018). U třídy medúz (*Schizophzoa*) dochází ke koncentraci světločivých buněk do míst očí (Yamasu & Yoshida 1976), a třída ploštěnek (*Turbellaria*) dokáže rozlišit směr světla (Bedini & Lanfranchi 1998). U podkmene obratlovců (*Craniata*) se již díky evoluci vyvinulo komorové oko, které má rohovku a čočku (Miller & Murphy 1995). U obratlovců se původ

sítnice přisuzuje odchlípení mezimozku. Je tedy součástí mozku s periferní lokalizací (Kottman et al. 2003).

Tomu, že je evoluce proces neukončený a stále pokračující, může nasvědčovat i novodobá studie o objevení jemných mimických svalů (*levator anguli oculi medialis*), které zvedají obočí u psů, přičemž u vlků (*Canis lupus*) se vůbec nevyskytují (Yiannouli 2019). S výjimkou vlků a plemene sibiřský husky mají všechna ostatní plemena psů silně vyvinutý sval (*anguli oculi lateralis*), který rozšiřuje oči. Tyto svaly se u psů objevily díky evolučnímu a domestikačnímu tlaku a usnadňují mezidruhovou komunikaci s lidmi (Grimm 2019). Tu považujeme za nejdůležitější adaptaci v chování psů v důsledku selekce během domestikace (Somppi et al. 2012; Kaminski et al. 2019).

Psi jsou schopni pomocí lidských gest najít ukrytou potravu (Bräuer et al. 2006; Miklósi & Soproni 2006; Virányi et al. 2008) a podívat se stejným směrem jako člověk (Agnetta et al. 2000; Wallis et al. 2015). Pokud neznají řešení jim zadaného úkolu, dívají se člověku do obličeje a snaží se navázat oční kontakt (Miklósi et al. 2003; Racca et al. 2010; Johnston et al. 2017). U vlků, kteří nebyli od útlého věku socializováni na lidi, tato činnost nebyla prokázána (Virányi et al. 2008). Pes dingo (*Canis dingo*) se při behaviorálním experimentu v takové situaci na člověka podíval spíše ojedinele (Johnston et al. 2017). Oproti tomu psi dokonce i jen při letmém pohledu nejvíce sledují právě lidské oči (Kis et al. 2017). Podnět k očnímu kontaktu s lidmi pravděpodobně vznikl již na počátku domestikace (Johnston et al. 2017). Jeden z důvodů může být ten, že u žen i u psů dochází k uvolňování hormonu oxytocin (Nagasawa et al. 2015; Kekecs et al. 2016). Jedná se o hormon produkovaný v hypotalamu, který je propuštěn přes neurohypofýzu až do krve (Ross & Young 2009). Oxytocin má v těle pozitivní vliv na zdravotní problémy, snižuje hladinu stresu, a u lidí mimo jiné podněcuje mateřské chování (Powell et al. 2019).

Jedním z dalších důkazů evoluce se může považovat výraznější obočí, které pravděpodobně vzniklo na základě preferencí člověka. Psi s nápaditým obočím bývají často zvyhodňováni, protože se lidem zdají být více sympatičtější a v útulcích jsou takoví psi častěji adoptováni (Kaminski et al. 2019).

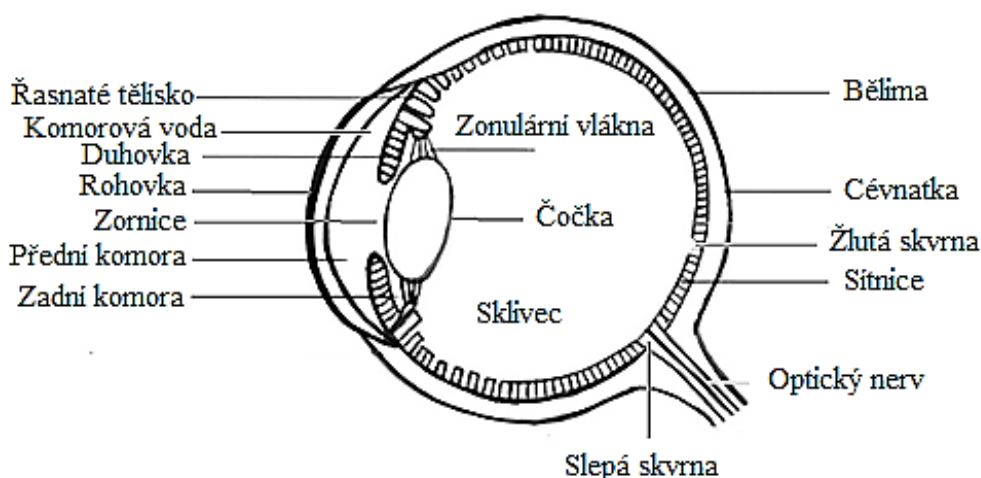
3.2 Anatomie oka

Oči jsou párový orgán, který je uložen v lebce. U psů má přibližně kulovitý tvar a průměrnou velikost 20–22 milimetrů (McGreevy et al. 2004). Skládá se ze tří vrtev a jeho jednotlivé části jsou vyzobrazeny na Obrázku 1. Primární funkcí očí je vytvořit ostrý obraz na sítnici (Rohen et al. 1989). Pro zrakový vjem je podstatné světlo, které okem prochází přes několik úseků. Světlo okem prochází přes přední komoru do rohovky, komorovou vodu, zornici, duhovku, čočku až na sítnici. Pro nezkreslený průchod světla musí být všechny části oka průhledné a čisté (Rauth-Widmann 2006). V sítnici se nachází receptory, které přemění pohlcené světlo na elektrické signály, které jsou dále přenášeny do mozku, kde se vytvoří vizuální percepci (Neitz & Neitz 2008).

Oči vznikají již od embryonálního období. Jejich vývoj nepřestává ani v postnatálním věku. Oči štěňat se velmi liší od očí dospělých psů (Miller & Murphy 1995). Psovité šelmy při narození mají v porovnání s ostatními zvířaty nejhůře vyvinutý zrak (Kottman et al. 2003).

Kolem třináctého až patnáctého dne života psa dochází k otevření očí, ale optický systém ještě není zcela funkční, a vidění je proto rozostřené. Chování podmíněné zrakem se u štěňat vyskytuje od čtvrtého týdne života (Fox & Weisman 1969). Kvalitní vizuální ostrost vzniká až kolem šestého týdne života (Fox 1964).

Zrakový komplex se skládá z očí (*oculi*), optického nervu (*nervus opticus*) a chiasma (*chiasma opticomum*). Zrakem zaznamenaná informace se přemístí a zpracuje v hrbolu mezimozkovém (*thalamus*) (Duke-Elder 1958).



Obrázek č. 1 Schématické zobrazení oka (upraveno podle Kottman et al. 2003)

3.2.1 Vnější vrstva oka

Vnější vrstva oka (*tunica externa s. fibrosa bulbi*) je složena ze tří částí: rohovky, bělimy a místem překryvu, který se nazývá limbus (*limbus cornea*). Funkce vnější vrstvy je udržovat neměnný tvar oka, který je nutný pro funkční vizuální systém. Dále také oko chrání před nečistotami z vnějšího prostředí (Gelatt & Plummer 2017).

Rohovka

Rohovka (*cornea*) je čirá, avaskulární a silně inervovaná. Má eliptický tvar. Její horizontální délka je větší než vertikální (Gelatt 2014), a průměr je v rozmezí od 12 do 16 milimetrů (Gelatt et al. 2011). Je tvořena z 80 % vodou (Scott & Bosworth 1990). Rohovka vystupuje z bělimy z důvodu mohutnějšího zakřivení a tvoří přední čtvrtinu oční bulvy. Vrchol rohovky se nazývá přední pól oka. Protilehlý bod v oku se označuje jako zadní pól. Při pomyslném protnutí obou pólů oka vznikne zrková osa oka (Igarashi 2005).

Rohovku můžeme pomyslně rozdělit na centrální a periferní část. Centrální část je nejvýznamnější pro zrkový vjem (Kottman et al. 2003). Proto se světelné paprsky po průchodu rohovkou lámou směrem k centrální zrkové ose oka (Gelatt 2014).

Rohovka se skládá z pěti vrstev: jednovrstevného epitelu, stromy, Descemetovy membrány a jednovrstevného endotelu. Vzácně se může vyskytovat i pátá vrstva, kdy je přítomna Bowmanova membrána (Morrin et al. 1982). Ve vnějším epitelu najdeme velké množství receptorů bolesti. Receptory tlaku se pak nachází ve vrstvě zvané stroma. Tato skutečnost vysvětluje, proč jsou povrchová zranění značně bolestivější než hlubší (Gelatt 2014). Endotel je nezbytný pro zachování průhlednosti rohovky a skládá se z polygonálních buněk s pravidelným tvarem s převahou hexagonální formy (Carissimi & Pigatto 2018).

Před nečistotami rohovku chrání komorová voda, slzy a třetí víčko (Gelatt 2014). S rostoucím věkem klesá produkce slz a dochází k vysychání rohovky (Rauth-Widmann 2006).

Bělima

Bělima (*sclera*) je neprůhledná část oka, která má nažloutlou barvu. Tvoří čtyři pětiny vazivového obalu oka. Skládá se ze sítě elastických vláken, kolagenu a podpůrných fibrocytů. U psů je povrch bělimy velký přibližně 12,87 centimetrů čtverečních a její tloušťka je v rozmezí od 0,12 do 0,34 milimetru. Na bělimu se upínají okoohybné svaly (Gelatt 2014).

3.2.2 Střední vrstva oka

Střední vrstva (*tunica media s. vasculosa bulbi*) oka se skládá z duhovky (*iris*), řasnatého tělíska (*corpus ciliare*) a z cévnatky (*chorioides*). Tato vrstva je velmi pigmentovaná. Reguluje množství světla vstupujícího do oka a tvoří se v ní komorová voda (Budras et al. 2007; Gelatt 2014).

Duhovka

Duhovka (*iris*) leží mezi přední a zadní komorou oka, přesněji mezi řasnatým tělískem a centrálním povrchem čočky. Je silně pigmentovaná a obsahuje dva hladké, antagonisticky pracující, dobře vyvinuté svaly, které mění tvar zornice (*pupilla*) (Gelatt 2014).

Zornice leží v zadní části duhovky. Jedná se o otvor, který limituje množství světla procházejícího do zadního segmentu oka, kde dochází k následné stimulaci sítnice (Gelatt & Plummer 2017).

Velikost zornice je variabilní a je ovládána reflexní reakcí na intenzitu světla. Průměr zornice je nejrozšířenější při slabém světle, a naopak nejmenší při velké intenzitě osvětlení z důvodu ochrany citlivých fotoreceptorů. Pigment duhovky též slouží jako filtr pro ochranu

oka před sluncem. Emoční vlivy, stres, strach, únava, ale i pocit štěstí též dokáží ovlivnit velikost zornice (Rauth-Widmann 2006).

Každé štěně má při narození světle modrou barvu duhovky. Až po uplynutí několika týdnů života dochází ke zvýšené koncentraci pigmentu melaninu, který má za následek ztmavení barvy duhovky. Barva i lokace barevných skvrn duhovky jsou geneticky determinovány. Tmavé zbarvení duhovky je dominantní nad světlým (Rauth-Widmann 2006; Newkirk et al. 2010). Většina psů má barvu duhovky v různé intenzitě hnědé, ale může se vyskytnout i jiné zbarvení, jako je například světle zelená, šedá a modrá (Miklosi 2018). Žluté odstíny duhovky jsou zapříčiněné zvýšeným ukládáním tukových buněk v duhovce. U světlých odstínů duhovky je zbarvena pouze zadní oblast, a oči jsou proto velmi citlivé (Rauth-Widmann 2006).

Modrá duhovka je typická u psů s merle faktorem. Jedná se o psy, kteří mají modré jedno nebo obě oči z důvodu úbytku pigmentu v oku (Newkirk et al. 2010). Výjimkou je plemeno sibiřský husky, které má standardně modré oči, a to bez souvislosti s redukcí pigmentu. Dále se modrá duhovka, která nesouvisí s redukcí pigmentu melaninu, objevuje u plemene non-merle australských ovčáků (Slavney 2018).

Lokus „M“ kóduje merle zbarvení srsti, které je charakterizováno skvrnami ředěného pigmentu. Merle zbarvení je uznané u plemen australský ovčák, německá doga, welsch corgi cardigan, jezevčík a u border kolíí. Jedinci, kteří od obou rodičů zdědí recesivní alelu „mm“, jsou celobarevní a nemají merle zbarvení. Aby se pigment mohl projevit, musí od jednoho z rodičů zdědit dominantní alelu „M“. Pokud pes od obou rodičů zdědí dvě dominantní alely „MM“, bude mít světlou srst a modré obě oči. Double-merle jedinci trpí mnohočetnými závažnými zdravotními poruchami (Clark et al. 2006; Murphy et al. 2018).

Řasnaté tělísko

Řasnaté tělísko (*corpus ciliare*) leží za duhovkou těsně před cévnatkou. Vlákna vybíhající z přední části řasnatého tělíska tvoří kolem čočky kruhovitě zesílení. Řasnaté tělísko se podílí na tvorbě komorové vody, která jím protéká (Budras et al. 2007).

Na řasnatém tělísku jsou zavěšená zonulární vlákna (*fibrae zonulares*), což jsou jemné vláknité pásy přidržující vnější část čočky. Kontrakce hladkých svalů řasnatého tělíska mění napětí vláken a dochází ke změně tvaru a polohy čočky. Tento proces se nazývá akomodace oka (Gelatt & Plummer 2017).

Cévnatka

Cévnatka (*choroidea*) se nachází v zadní polovině oka mezi vnější sklérou a sítnicí. Její funkcí je vyživovat oko, především sítnici (Gelatt et Plummer, 2017). Ze všech tří vrstev oka je nejtenčí (Kottman et al. 2003). Cévnatka je tmavá, pigmentovaná, vaskulární membrána. Má dvě části: část tmavou (*tapetum nigrum*) a lesklou (*tapetum lucidum*), která tvoří přibližně jednu třetinu cévnatky.

Cévnatka je složena z šesti vrstev. Nejvzdálenější vrstva je suprachoridní (*lamina suprachoroidea*), pak následuje cévní vrstva (*lamina vasculosa*), odrazivá vrstva (*tapetum lucidum*), kapilární vrstva (*lamina choriocapillaris*), choridokapilární vrstva (*lamina choriocapillaris*) a elastická membrána (*lamina basalis*), která je u psů špatně vyvinutá (Elliott & Futterman 1963; Kotb et al. 2019).

3.2.3 Vnitřní vrstva oka

Vnitřní vrstva (*tunica interna bulbi*) oka obsahuje sítnici a přidružený zrakový nerv. Nazývá se také nervová vrstva (Gelatt & Plummer 2017). Zdravé oční pozadí psa je velmi reflexní a je zbarvené do žlutozelené až modré barvy v závislosti na plemenné příslušnosti psa (Kottman et al. 2003).

V horní části se nachází odrazivá vrstva (*tapetum lucidum*) složená z mnoha vrstev buněk. Obsahuje riboflavin a zinek, který je vysoce reflektivní. Při oslnění psích očí ve tmě vytváří odrazivá vrstva dojem žlutého až zeleného lesknoucího se oka, a to kvůli krystalické struktuře odrazivé vrstvy. V oku odráží neabsorbované světlo zpět na sítnici, a tím poskytne fotoreceptorům druhou šanci na zachycení světla. Odrazivá vrstva pracuje v optickém systému jako reflektor zvyšující schopnost skotopického vidění psa při zhoršených světelných podmínkách až o 50 % (Rauth-Widmann 2006). Zároveň dochází k rozptylu světla z důvodu, že světelné paprsky nedopadají na rovinnou plochu. Následkem toho pes hůře vidí detaily (Miller & Murphy 1995).

Odrazivá vrstva má trojúhelníkový tvar se zaoblenými úhly. Při fyziologických problémech je menší a vykazuje větší variabilitu ve tvaru i barvách. Vrozeně nebo v případech závažných nemocí může odrazivá vrstva zcela chybět. U plemen labradorský retrievr, bígl (Granar et al. 2011; Yamaue et al. 2014), kolie a welsh corgi cardigan se dokonce vůbec nevyskytuje (Janssens 2002). U zbarvení „merle“ genů taktéž chybí (Rauth-Widmann 2006). U chrtů je naopak vyvinuta nejlépe (Janssens 2002).

Odrazivá vrstva je úplně obklopena netapetální částí. Hranice mezi tapetální a netapetální částí není striktně dána, a zmíněné oblasti se částečně překrývají. U menších plemen jako je například jorkšírský teriér, čivava, papillon nebo u jezevčik je odrazivá vrstva velmi špatně vyvinutá, a je až o polovinu menší. Naopak u větších plemen kromě sibiřského huskyho je tapetální oblast plně vyvinutá. U irského setra je tapetální oblast zbarvena do oranžových odstínů (Saunders 1990). U malých plemen je zbarvení až do červené barvy (Kottman et al. 2003). U jiných plemen může být barva zelená, žlutá nebo modrá (Janssens 2002).

Sítnice

Sítnice (*retina*) je tenká průhledná membrána, která tvoří vnitřní vrstvu oka. Skládá se z jedenácti vrstev. Obsahuje vodivé elementy a buňky citlivé na světlo (Kottman et al. 2003; Gelatt & Plummer 2017), které mají důležitou úlohu ve vizuálním vnímání (Murgiano et al. 2019). Díky sítnici vzniká převrácený obraz (Kraus 1997).

Tyčinky a čípky jsou sekundární smyslové buňky bez vlastních nervových vláken vedoucí do mozku (Rauth-Widmann 2006). V celkovém počtu sekundárních smyslových buněk převažují tyčinkové fotoreceptory, pouze 3 % z počtu tvoří čípky. Navzájem se od sebe liší nejen ve svém tvaru, ale i funkci (Peichl 1992).

Světločivé buňky díky sériím modifikačních procesů za pomoci bipolárních a gangliových buněk zachycují světelnou energii a mění ji na elektrické impulsy. Ty přenášejí podráždění optického nervu až do mozku (Gelatt & Plummer 2017). Tento proces zabezpečují ftopigmenty, které jsou lokalizované v buněčných membránách. Fotopigmenty pohlcují světlo s příslušnou vlnovou délkou. Světelné paprsky přemění na energii, kterou následně

prostřednictvím synaptických kontaktů předávají gangliovým buňkám (Rauth-Widmann 2006). Sítnice obsahuje několik typů gangliových buněk. Jejich celkový počet je 115 000–150 000 buněk (Arey & Gore 1942; Peichlcu 1992), které se s největší hustotou nacházejí u vlků v takzvaném „horizontálním vizuálním pruhu“ (Miller & Murphy 1995; McGreevy et al. 2004)

Čípky jsou citlivé na světlo a zajišťují fotopické vidění. Reagují na vyšší intenzitu světla a umožňují mnohem přesnější vizuální ostrost (Rauth-Widmann 2006).

Tyčinky sítnice obsahují oční purpur zvaný rhodopsin, který je tvořen bílkovinnou složkou opsinem a derivátem vitamínu A (Hubbard & Wald 1952). Tyčinky jsou citlivé na světlo ve vlnových délkách mezi 506–510 nanometrů. Detekují pohyb, tvar a zlepšují vidění za zhoršených světelných podmínek tím, že vyvářejí shluky v gangliových buňkách. Také zajišťují skotopické vidění (Miller & Murphy 1995).

V centrální oblasti sítnice se nachází (*area centralis*) neboli místo nejostřejšího vidění, kterou neprochází žádná céva. Obsahuje nejvyšší četnost fotoreceptorových buněk a nachází se zde až 20 % čípků (Neitz et al. 1989).

3.2.4 Přídavné systémy oka

Mezi přídavné systémy oka (*organa oculi accesstoria*) patří očníce (*orbita*), očnícové povázky (*fasciae orbitales*), slzné ústrojí (*apparatus lacrimalis*), okohybné svaly (*musculi bulbi*), tukové těleso (*curpus adiposum orbitae*), spojivku (*tunica conjunctiva*) a víčka (*palpebra*). Důležitá refrakční část oka je čočka (*lens*) (Kottman et al. 2003).

Očníce

Očníce (*orbita*) je kostěný obal, který chrání a odděluje oko od lebeční dutiny. Obsahuje drobné otvory pro výstup cév a nervů vedoucí do oka. Velikost a tvar očníce úzce souvisí s dobou zrakové aktivity a s chováním při přijímáním potravy.

Vnitřní vrstvu očníce vystýlá elastická blána obočníce (*periorbita*), kterou tvoří vláknitá membrána (Gelatt 2014). Má nálevkovitý tvar. Z vrcholu očníce vystupuje optický nerv s 167 000 nervovými vlákny (Miller & Murphy 1995).

Očníce u psů se skládá z pěti a někdy až šesti kostí: z kosti čelní (*os frontale*), slzní (*os lacrimale*), lící (*os zygomaticum*), spánkové (*os temporale*), klínové (*os sphenoidale*) a z horní čelisti (*maxilla*) (Gelatt 2014). Očníce není zcela obklopena kostmi, ale v horní oblasti je uzavřena vazem (*lig. orbitale*) (Miller et al. 1993; Gelatt et al. 2011).

Vedlejší využití měkkých tkání očníce může sloužit k přesnějšímu určení doby úhynu psa. Postmortální měření se standardně provádí v konečniku, které je i nejobektivnější. Pokles teplot v měkkých tkání očníce je totožný s teplotou v konečniku. Z tohoto důvodu se může stát cennou alternativní metodou pro stanovení času smrti, kdy mírné změny teploty a vlhkosti v okolí neovlivní rychlost poklesu teploty psa (Listos et al. 2016).

Spojivka

Spojivka (*tunica conjunctiva s conjunctiva*) chrání rohovku před vysycháním a vyživuje ji. Skládá se ze tří vrstev: z víčkové spojivky (*tunica conjunctiva palpebrarum*), klenby (*fornix conjunctiva*) a bulbární spojivky (*tunica conjunctiva bulbi*). Víčková spojivka pokrývá zadní oblast víček, je velmi elastická a pohyblivá. Její tloušťka je proměnlivá v závislosti na plemeni

psa. Spojení mezi víčkovou a bulbární spojivkou se nazývá *fornix*. Jednotlivé vrstvy jsou od sebe odděleny blanitým třetím víčkem označovaném jako mžurka (*membrana nictitans*). Mžurka vytváří důležitý ohyb spojivky. Obsahuje chrupavčitou destičku ve tvaru písmene „t“ (Kottman et al. 2003; Gelatt 2014).

Oční víčka

Oční víčka (*palpebrae*) jsou pohyblivé záhyby kůže, které pomáhají chránit oko a uzavírají oční štěrbinu pomocí dvou protilehlých skupin svalů. Mrkáním rozstírají po povrchu rohovky slzný film. Pes mrkne přibližně čtrnáctkrát za minutu, z toho devětkrát oko neuzavře úplně (Hicks et al. 1997; Budras et al. 2007).

Horní víčko (*palpera superior*) je více pohyblivější, a má oproti spodnímu víčku (*palpera inferior*) dvě až tři řady řas (*ciliae*), které se u spodního víčka vůbec nevyskytují (Gould & McLellan 2014). Víčko se skládá ze tří vrstev: kůže, podkoží a spojivky.

U některých plemen se častěji vyskytují problémy s povislými víčky. Plemena, u kterých se potíže s víčky vyskytují, jsou například baset, německá doga a kokršpaněl. Korekce je možná pouze operativně. U štěnat plemene šarpej se často provádí celková plastika víček (Kottman et al. 2003).

Čočka

Oční čočka (*lens*) je transparentní, nepigmentovaná a avaskulární. Má zploštělý, bikonvexní tvar. Její přední plocha je mírněji vyklenutější než zadní. Čočka je umístěna u duhovky a je fixována zonulárními vlákny, která vedou z řasnatého tělíska. Skládá se z pouzdra a z hmoty čočky. Obsahuje proteiny krystaliny a fosfolipidy (Daniel et al. 2009).

Čočka se významně podílí na dopadání světla na fotoreceptorovou vrstvu sítnice tím, že posouvá ohnisko světla a funguje jako mechanismus jemného zaostřování (Gelatt & Plummer 2017). Pasivně se podílí na akomodaci oka. Schopnost akomodace je u psů značně omezená, protože jejich čočka dokáže navýšit svoji lomivost pouze zhruba o jednu až tři dioptrie. Toho docílí pomocí řasnatých svalů, zonulárních vláken a pouzdra čočky (Miller & Murphy 1995; Duke-Elder 1958).

3.2.5 Nitrooční tekutiny

Komorový mok

Komorový mok (*humor aqueous*) je průhledná tekutina, která je neustále produkována ciliárním tělním procesem. Nachází se mezi rohovkou a čočkou, které zároveň vyživuje. Vyplňuje přední a zadní komory oka. Udržuje normální nitrooční tlak a následně odtéká do krevního systému. Tím komorový mok zároveň usnadňuje odstraňování metabolických nečistot z oka. Komorový mok proudí směrem ze zadní oční komory, přes zornici až do přední oční komory.

Komorový úhel (*angulus iridocornealis*) je tvořen bází duhovky a stěnou oka. Za normálních podmínek je obsah je neměnný a tvoří 2 % objemu přední komory (Kottman et al. 2003; Gelatt & Plummer 2017).

Sklivec

Sklivec (*corpus vitreum*) je rosolovitá průhledná tekutina nacházející se v zadní komoře oka. Vytváří opticky čisté médium pro nezměněný průchod světla (Gelatt & Plummer 2017). Obsahuje 98 % vody a 2 % kolagenu, který umožňuje jeho tvárnost. Zvýšený obsah kolagenu způsobuje větší pevnost, a snížený obsah kolagenu způsobuje tekutost sklivce. Poskytuje mechanickou a strukturní podporu čočky a sítnice (Gelatt 2014).

3.3 Zorné pole

Vizuální zorné pole je oblast, kterou oko vidí při fixování jednoho bodu. Je ovlivněno tvarem lebky, délkou nosu, sklonem a vzdáleností očí od sebe (Arey & Gore 1942).

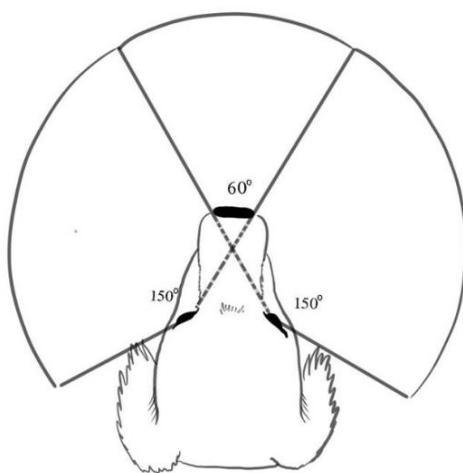
Monokulární vidění je zorné pole jednoho oka při sledování jednoho předmětu, jehož panoramatický obraz v mozku následně vzniká. Čím jsou oči umístěny laterálněji od sebe, tím je monokulární pole větší. Monokulární zorné pole je u mezocefalických plemen 90 stupňů.

Binokulární vidění je zorné pole obou očí při fixování jednoho předmětu. Část překryvu obou zorných polí v mozku vytváří prostorový vjem. Tento jev je jinak nazýván stereoskopické vidění. Čím jsou oči umístěny více vpředu na lebce a blíže u sebe, tím je binokulární zorné pole větší. Největší binokulární vidění mají brachycefalická plemena. U mezocefalických plemen je rozsah binokulárního vidění 60 stupňů (Duke-Elder 1958; Kottman et al. 2003; Budras et al. 2007).

U šelem dochází na rozdíl od býložravců k menšímu překrytí binokulárního vidění. Současně mají šelmy širší zadní slepou oblast, ve které při sledování jednoho bodu nic nevidí. Rozsah zadní slepé oblasti tvoří u koní pouze 3 stupně, zatímco u mezocefalických plemen dosahuje 120 stupňů. Horizontální zorné pole je u většiny obratlovců 170 stupňů (Budras et al. 2007; Land & Nilsson 2012).

Zorné pole vidění je závislé na plemenné příslušnosti psa. Jednotlivé studie se v přesných hodnotách rozcházejí (Miller & Murphy 1995). Na základě výpočtu bylo určeno, že celkové zorné pole psa je 250 stupňů. V případě monokulárního vidění je zorné pole odhadováno na 60 stupňů (viz Obrázek 2).

Brachycefalická plemena mají celkové zorné pole menší, ale naopak mají větší binokulární vidění. Zatímco mezocefalická plemena mají větší celkové zorné pole, ale menší binokulární vidění. U dolichocefalických plemen zorné pole dosahuje přibližně 270 stupňů (Walls 1942; Sherman & Wilson 1975).



Obrázek č. 2 Schématické zobrazení zorného pole psa (upraveno podle Miller & Murphy 1995)

3.4 Barvocit

Barevné vidění je schopnost rozlišit objekty na základě vlnové délky světla. Obvykle se lidé domnívají, že psi jsou barvoslepi. Pravdou je, že jsou schopni vnímat barvy jako většina savců. U kterých se nejčastěji vyskytují dva druhy čípků, které jsou citlivé na fialovou a žlutou barvu. Jejich vidění se nazývá dichromatické. U savců tvoří výjimku primáti (*Primates*), kteří mají tři typy čípků a vnímají barvy trichromaticky (Neitz et al. 2001).

Pro určení barvocitu u psů vědci vycházejí z několika metod. První metodou je morfologická metoda, která zkoumá anatomii sítnice. Druhou metodou je elektrofyziologická metoda, která pozoruje reakci na sítnici vyvolanou světlem s rozdílnou vlnovou délkou. Třetí metodou je etologická metoda, která studuje změnu chování zvířat na základě sledování odlišných barev.

Psi mají v sítnici oka specifické barevné receptory rozdělené podle spektrální citlivosti. Liší se od sebe v množství pigmentu v buněčné membráně a ve schopnosti absorbovat světlo s rozdílnou vlnovou délkou.

Tyčinky neobsahují žádný pigment, proto nedokáží absorbovat světelné paprsky v příslušné vlnové délce a barvu vnímají pouze jako průhlednou.

Čípky, které jsou citlivé na dlouhovlnnou délku, se označují „L“. Jsou nejvíce citlivé na červenou barvu ve vlnové délce 555 nanometrů. Druhé typy čípků jsou citlivé na krátkovlnnou délku a označují se „S“. Jsou nejvíce citlivé na modrou barvu o vlnové délce 429 nanometrů (Neitz et al. 1989; Siniscalchi et al. 2017).

Oblast elektromagnetického vlnění, na které je psí oko senzitivní, je pravděpodobně 400–700 nanometrů. Barevné spektrum, které psi dokáží rozlišit, je ve vlnové délce 429–555 nanometrů. Avšak ve vlnové délce 480 nanometrů se nachází neutrální bod, ve kterém dochází k výraznému snížení barevné citlivosti. Pokud se barva sledovaného objektu blíží k červené oblasti, je barva v barevném spektru elektromagnetického vlnění psem vnímána jako žlutá. I za zhoršených světelných podmínek jsou psi schopni rozeznávat rozdílné barvy za předpokladu, že je dosažena dostačující intenzita světla k aktivaci fotoreceptorů (Neitz et al. 1989; Rauth-Widmann 2006).

Většina studií zaměřených na barevné vnímání u psů vychází z etologické metody, při které vědci naučili psy pomocí operantního podmiňování diferenciovat barevné karty. Výsledky experimentů ukázaly, že barevné vidění je poměrně vyvinuto a psi jsou schopni rozlišit mezi šedou barvou a základními barvami, kterými jsou červená, zelená a modrá (Yoshimoto et al. 2000). Při testování dávali psi přednost barevným rozdílům vůči jasu (Badridze 2013).

Dle Rosengren (1969) psi dokáží s jistotou rozlišit mezi zelenou a červenou barvou bez ohledu na jas této barvy. A to i přes fakt, že psí oko postrádá speciální receptory, které by byly na tyto pigmenty senzitivní. Tato studie však již byla z části vyvrácena. Je to z důvodu, že psí oko je schopno zelenou barvu od ostatních barev odlišit pouze na základě rozdílnosti jasu (Byosiere et al. 2019). Například zelená barva je psem vnímána jako světlejší jas na rozdíl od barvy červené (Pongrácz et al. 2017). Pokud mají červená i zelená barva totožný jas, je pro psy velmi obtížné je navzájem rozeznat (Siniscalchi et al. 2017).

Psi dokáží rozlišit modrou, fialovou a indigovou barvu i za předpokladu, že jas barev bude totožný. Zatímco některé odstíny tyrkysové barvy jsou psy vnímány pouze jako šedá nebo bílá barva (Rauth-Widmann 2006).

Modrou, zelenou, červenou a žlutou barvu je pes schopen od sebe rozeznat na základě jejich odlišného jasů, který je závislý na příslušné vlnové délce a sytosti barev (Byosiere et al. 2019). Pokud byl při pokusech jas barev totožný, často docházelo k záměně zelené barvy za barvu žlutou nebo červenou. Žlutou barvu psi často zaměňovali za červenou barvu.

Černá a bílá barva se pro psa liší pouze svou světlostí. Odstín je pro tyto barvy totožný. Informaci, zda je objekt světlejší nebo tmavší, zpracovává mozek ve vizuálním kortexu.

Barvy, které člověk vidí jako oranžovou, hnědou a žluto-zelenou, od sebe psi nedokáží rozeznat. Dovedou je pouze odlišit od bílé barvy (Rauth-Widmann 2006; Neitz & Neitz 2008).

U výběru hraček pro psy by si lidé měli dávat pozor na jejich barvu, aby nesplývaly s trávou. Nejvíce kontrastní k zelené barvě je pro psa modrá s bílými částmi. Nejméně vhodná je hračka v odstínech oranžové (viz Obrázek 3) (Rauth-Widmann 2006).



Obrázek č. 3 Fotografie hraček znázorňující rozdíl ve vidění člověka a psa (foto autorka)

Barevné vidění pro psy není natolik významné jako u lidí, protože ho během jejich každodenních aktivit plně nevyužijí (Pongrácz et al. 2017).

3.5 Zraková ostrost

Zraková ostrost je schopnost oka rozlišit dva body jako samostatné objekty. Je přímo ovlivněna fyziologickými vlivy, jakými jsou například počet fotoreceptorových a gangliových buněk, ohnisková vzdálenost, velikost oka a schopnost akomodovat (Land & Nilsson 2012). Akomodace je vlastnost oka přizpůsobit optickou lomivost očních částí, kterými procházejí paprsky světla. Následně se vytvoří ostrý obraz na sítnici, a to i u předmětů nacházejících se v odlišných vzdálenostech. Jedná se o rychlý a plynulý děj, ke kterému dochází za pomoci řasnatého svalu, oční čočky a sklivce (Kottman et al. 2003; Gelatt 2007). Zraková ostrost může být nepřímo ovlivněna výškou psa (Arey & Gore 1942).

Zraková ostrost a schopnost akomodace oka s rostoucím věkem psa ubývá z důvodu vysychání rohovky a usazování krystalického sedimentu v čočce (Rauth-Widmann 2006).

Při měření zrakové ostrosti u psů se využívají výhradně objektivní metody. Na rozdíl od humánní medicíny, kde je vyšetření převážně založené na subjektivním hodnocení pacientů, kteří rozeznávají znaky na optotypu (Kraus 1997), se u psů pouze hodnotí směr, rychlost, způsob pohledu a následná reakce zornic. Tato měření jsou nespolehlivá, a často mohou být zaznamenány i chybné výsledky.

Při správném zaostření oka dopadají světelné paprsky na sítnici. Obrazové ohnisko se tvoří na sítnici a vzniká tím nejostřejší obraz. Tento stav se nazývá emetropie. Optický systém psa je schopen nejostřeji zobrazovat objekty ležící ve vzdálenosti v 33–50 centimetrů před okem (Miller & Murphy 1995). Neblížejší bod, které oko vidí ostře, se nazývá *punctum proximum*. Nejvzdálenější bod pak *punctum remotum* (Kottman et al. 2003). Při pohledu do blízké vzdálenosti se čočka vyklene, zvýší svoji refrakční schopnost, a akomodační proces je na maximálních hodnotách. Při pohledu do dálky je akomodační proces minimální (Rohen et al. 1989).

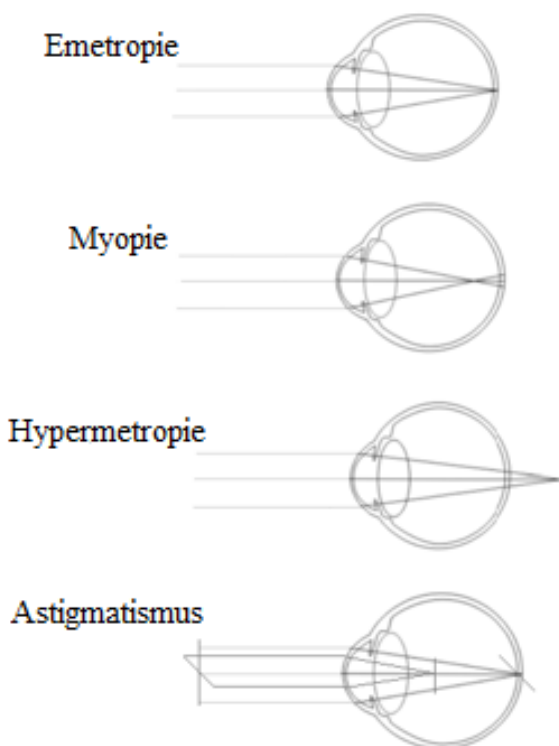
Chyby v lomivosti optického systému jsou vyjádřené převrácenou hodnotou ohniskové vzdálenosti, která se nazývá dioptrie (Miller & Murphy 1995). Pokud se světelné paprsky deformují a dopadají mimo sítnici, hovoříme o aberaci oka, kterou má za důsledek ametropické oko. Díky tomu nastává neostré vidění. Mezi sférické oční vady spadá dalekozrakost a krátkozrakost. Cylindrická oční porucha refrakce je astigmatismus (viz Obrázek 4) (Kraus 1997). Refrakční vadu je možné u psa rozpoznat pomocí retinoskopu (Davidson 1997) nebo přímou oftalmoskopií (Kottman et al. 2003).

Pokud ohnisko světelných paprsků dopadá před sítnici, hovoříme o krátkozrakosti (*myopie*). Na krátkou vzdálenost vidí pes ostře, ale objekty ležící ve větší vzdálenosti není schopen přesně zaostřit (Rohen et al. 1989). Plemenná predispozice pro krátkozrakost se prokázala u 53 % testované populace německých ovčáků, u 64 % rotvajlerů (Murphy et al. 1992) a 8–15 % labradorských retrívrů (Black et al. 2008).

Opačný jev, kdy se ohnisko paprsků vytváří až za sítnici, se nazývá dalekozrakost (*hypermetropie*). Pes vidí ostře do dálky, ale rozmazaně do blízka.

Cylindrická oční vada, která se u psů může objevit, je astigmatismus. Oko nedokáže zaostřit paralelní svazky paprsků z důvodu nepravidelného zakřivení čočky nebo rohovky. Po průchodu světelných paprsků okem vznikají dvě ohniska. Následně dochází k deformaci obrazu (Kraus 1997).

Astigmatismus se u psů postihuje jedno nebo obě dvě oči. U psů se cylindrická refrakční vada nachází převážně ojedinele (Murphy et al. 1992).



Obrázek č. 4 Schématické zobrazení refrakčních vad optického systému oka (upraveno podle Kraus 1997)

Psi neustále malými pohyby očí kontrolují své horizontální zorné pole (Rauth-Widmann 2006). Jedná se o zděděné chování od vlků, kteří museli svoji potravu lovit. Proto mají psi zvýšenou citlivost na detekci pohybu. Dokáží rozlišit i nepatrný pohyb na velké vzdálenosti. Psi jsou schopni určit pohybující se objekt na vzdálenost až 900 metrů, ale nehybný objekt jen na méně než 585 metrů. Oči mají přizpůsobené pro práci v šeru (Walls 1942; Rauth-Widmann 2006; Razavi et al. 2006).

Rozpoznání tvarů je u psů vyvinuté na velice dobré úrovni. Dokáží od sebe rozlišit kruh od elipsy (Rauth-Widmann 2006), a jsou schopni vizuálně odlišit fotografie různých plemen psů od ostatních druhů zvířat (Autier-Dérian et al. 2013). Dokonce jsou schopni rozpoznat fotografie s lidskou tváří (Racca et al. 2010; Somppi et al. 2012), a pomocí operantního podmiňování jsou schopni rozeznat jejich emoci (Nagasawa et al. 2011; Müller et al. 2015).

Žádný jiný živočišný druh nezastupuje tak početně odlišné jedince, kteří by se od sebe natolik lišili svými fenotypy (Byosiere et al. 2017). Existuje přes 400 schválených plemen, která jsou uznána Mezinárodní kynologickou federací, anebo Americkým kennel klubem. Jednotlivá plemena se od sebe rozlišují například velikostí těla, barvou srsti nebo schopností pracovat (Bunel et al. 2019). Předpokládá se, že i vizuální preference rozhodla o morfologických rozdílech. Honiči byli selektováni na lovení zvěře především zrakem na rozdíl od teriérů, kteří při lovu vyhledávají svoji kořist převážně čichem (Byosiere et al. 2017).

3.6 Porovnání vizuální percepce u psů s viděním u lidí

Mnoho lidí se domnívá, že vizuální vnímání psů je totožné s lidským vjemem. To se ale v mnoha aspektech liší. Člověk má díky své výšce mnohem lepší rozhled (Miklosi 2018). Lidé také dokáží rozlišit objekty z přibližně třikrát větší vzdálenosti než psi (Lind et al. 2017).

Psi vidí objekt ve vzdálenosti šesti metrů stejně ostře jako člověk, který by tentýž objekt viděl ze vzdálenosti osmnácti až dvaceti pěti metrů (Miller & Murphy 1995; Tanaka et al. 2000).

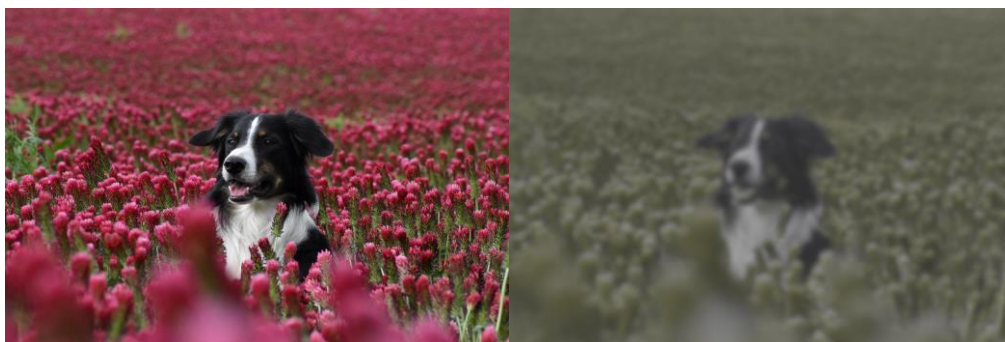
Lidé a psi mají podobnou stavbu očí, ale odlišné sítnice. Periferní část sítnice u lidí obsahuje tyčinky, které zajišťují vidění v šeru. Centrální část obsahuje jen čípky. Celkový počet fotoreceptorových buněk u člověka je 100–125 milionů tyčinek a 3–6 milionů čípků (Rauth-Widmann 2006). Sítnice psa je v rozložení tyčinek a čípků variabilnější, ale v celkovém počtu má méně čípků než lidská sítnice. V celkovém složení má psí sítnice pouze okolo 3 % čípků primárně odpovědných za barevné vidění, zatímco u lidí to je 5 % čípků (Peichl 1992; Oláh 2002).

V lidském oku je specializovaná centrální část sítnice nazývaná žlutá skvrna (*fovea centralis, makula*), která zajišťuje nejkvalitnější vizuální ostrost v optimálních světelných podmínkách (Rauth-Widmann 2006). Tvar místa nejostřejšího vidění je u psů přímo ovlivněn délkou čenichu. Čím je čenich kratší, tím je místo nejostřejšího vidění soustředěnější do jednoho bodu. Pokud je čenich delší, místo nejostřejšího vidění se více rozprostírá do stran. Brachycefalická plemena mají místo nejostřejšího vidění (*area centralis*) anatomicky nejpodobnější lidské žluté skvrně. Dolichocefalická plemena mají stejně jako vlci místo nejostřejšího vidění rozložené do takzvaného „vizuálního horizontálního pruhu“, který zajišťuje ostré vidění podél horizontu (Peichl 1992; McGreevy et al. 2004).

Psi po vlčích zdělili odrazivou vrstvu (*tapetum lucidum*), která se běžně vyskytuje u obratlovců (Ollivier et al. 2004), ale u lidí se nenachází (Lind et al. 2017). Psi na rozdíl od lidí dokáží za zhoršených světelných podmínek více rozšířit zornice. Proto psi při nedostatku světla vidí lépe než lidé (Rauth-Widmann 2006). Avšak při náhlé změně světelných podmínek se psí oko adaptuje na vidění v šeru déle než oko lidské (Byosiere et al. 2019).

Percepce barev je taktéž odlišná. Lidské oko je senzitivní na světelné paprsky o vlnové délce 400–760 nanometrů (Oláh 2002; Králíček 2002). Barvy vnímá trichromaticky, a to proto, že lidská sítnice obsahuje tři druhy čípků, které jsou rozděleny podle spektrální citlivosti na S, M a L s absorpčními maximy fotopigmentů ve vlnové délce 430, 530 a 560 nanometrů (Vajner et al. 2017). Čípky jsou citlivé na modro-fialovou, zelenou a červenou barvu. Člověk je schopen rozpoznat přes dva miliony odstínů barev (Marshall & Arikawa 2014).

Na základě počítačových testů sloužících k posouzení spektrální citlivosti barev u psů lze barevný vjem psa pravděpodobně přirovnat k barevnému vnímání člověka, který trpí deuteranopii (viz Obrázek 5) (Siniscalchi et al. 2017). Deuteranopie je porucha barvocitu, při které je osoba částečně barvoslepá a nevnímá červenou a zelenou barvu (Shevell et al. 2008). Je potřeba psy podrobit dalším testům, aby se prokázalo, jak barvy vnímají. Psi jsou v rozeznávání jasu barev dvakrát horší než lidé (Pretterer et al. 2004). Pravděpodobně vnímají barvy méně výrazně než lidé z důvodu nižšího počtu čípků na sítnici (Rauth-Widmann 2006).



Obrázek č. 5 Fotografie znázorňující rozdíl ve vidění člověka a psa (foto autorka)

Rozsah lidského zorného pole je přibližně 180 stupňů (Kraus 1997). Psi mají větší zorné pole, protože mají oči uložené více laterálně než lidé (Rauth-Widmann 2006). Je přibližně o 60–70 stupňů větší než u lidí, avšak lidé mají větší binokulární vidění. Proto psi vnímají hůře hloubku prostoru než lidé (Miller & Murphy 1995).

Zraková ostrost lidí je pět až osmkrát dokonalejší než zraková ostrost u psů (Pongrácz et al. 2017) z důvodu primitivnější stavby hladkých svalů řasnatého tělíska (Gelatt & Plummer 2017).

Schopnost psů detekovat pohyb je až desetkrát lepší než u lidí. Psi dokáží určit i sebemenší pohyb, které lidské oko není schopno zaznamenat. Psi se tak mohou naučit rozpoznat příznaky epileptického záchvatu u lidí, kterému předchází jemné záškuby v obličeji, zvýšené napětí svalů, a mimo jiné i změna gest. Jejich výborná schopnost pozorovat je zapříčiněná vyšším počtem nervových buněk ve vizuální kůře, které jsou citlivé na pohyb a změnu intenzity světla (Rauth-Widmann 2006; Pongrácz et al. 2017).

Psi dokáží lépe rozlišit rychlost blikání obrazovky než lidé. Při experimentu docházelo k opakovanému vypínání a zapínání světelného panelu nebo obrazovky. Při rychlém opakování se pro lidské oko zdá, že je panel nepřetržitě rozsvícen. Lidské oko je schopno vnímat frekvenci přibližně 55 hertzů, zatímco psi oko dokáže detekovat frekvenci až 75 hertzů (Healy et al. 2013; Byosiere et al. 2019).

Novodobá studie zkoumala, zda jsou psi natolik vnímaví, aby pouhý obrázek očí dokázal ovlivnit jejich jednání. Je dokázáno, že pokud si lidé myslí, že jsou pozorováni, klesá pravděpodobnost toho, že by došlo k porušení společenského chování. Proto byli psi testováni, zda si vezmou jídlo ze stolu, které jim bylo zakázáno, a zda budou opatrnější, když uvidí obrázek očí. Přítomnost obrázků očí však neměl na chování psů žádný vliv (Neilands et al. 2020).

3.7 Vybraná geneticky podmíněná onemocnění očí

Psí oči jsou i přes řadu anatomických rozdílů velmi podobné lidským. Mohou proto rovněž trpět souborem identických onemocnění, které vedou ke zhoršení vizuální ostrosti, eventuálně k úplné ztrátě zraku. Nemoci oka se můžou všeobecně rozdělit na získané a vrozené formy (Kottman et al. 2003).

Plemena psů vznikla na základě cíleného výběru rodičů do reprodukce. Byla využívána umělá selekce, aby došlo k ustálení fenotypových a behaviorálních vlastností. Kterákoliv rasa psa má proto omezenou genetickou rozmanitost. Ovšem nastalo i nashromáždění nežádoucích alel. Vrozené nemoci jsou pro většinu plemen specifické. Každé plemeno může trpět i několika kongenitálními nemocemi (Bunel et al. 2019). U některých nemocí jsou molekulárně genetické příčiny objasněny. Dědičnost genetických chorob se rozděluje na autozomálně a gonozomální dědičné vady. Genom psa má dohromady 39 chromozomových párů, a z toho je 38 párů autozomálních a jeden pár gonozomální (André et al. 2008).

Autozomálně dominantní dědičnost je dědičnost, která je ovlivňována geny, které se nacházejí na nepohlavních chromozomech, autozomech. Přenos znaku je podmíněn dominantní alelou. Fenotypově se sledovaný znak projeví u dominantních homozygotů „AA“ a heterozygotů „Aa“. Zdraví jedinci jsou s fenotypem „aa“.

Autozomálně recesivní dědičnost je dědičnost, která je ovlivňována geny, které se nacházejí na nepohlavních chromozomech, autozomech. Dědičnost se týká genů nacházejících se na nepohlavních chromozomech, autozomech. Přenos genu je na rozdíl od autozomálně dominantní dědičnosti popisované výše podmíněn recesivní alelou. Fenotypově se sledovaný znak projeví u recesivních homozygotů „aa“, kteří zdělili mutovanou alelu od obou rodičů. Heterozygoti „Aa“ jsou přenašeči. Jsou klinicky zdraví, ale mutaci přenášejí na další generaci. Dominantní homozygoti „AA“ jsou zdraví.

U gonozomálně dědičných chorob se dědičnost týká genů nacházejících se na pohlavních chromozomech X nebo Y (Kočárek 2004).

3.7.1 Katarakta

Katarakta je onemocnění oka, při kterém dochází k zakalení čočky. V optickém systému není dosažena dostatečná propustnost paprsků světla na sítnici a nastává neostře vidění (Woodham-Davies 2019). Oční čočka vlivem tohoto onemocnění změni svoji barvu z průhledné na šedo-bílou. Proto je toto onemocnění laicky označeno jako šedý zákal. Jedná se o nejčastější onemocnění postihující čočku psa, které následně může způsobit až oslepnutí. Vyskytuje se u všech druhů zvířat (Mellersh et al. 2006; Ricketts et al. 2015).

Kataraktu lze rozdělit podle mnoha faktorů: na pravou a nepravou, podle rozsahu zakalení struktury čočky, věku nástupu, na vrozenou nebo získanou formu onemocnění, nebo také podle lokalizace nebo stádia vývoje (Gelatt 2007; Woodham-Davies 2019).

Velmi často se jedná o vrozené onemocnění, které je geneticky podmíněné. Dochází zde k mutaci v genu (HSF4). Tato mutace je podmíněna autozomálně recesivní dědičností, ale vyskytuje se i autozomálně dominantní s polygenní dědičností. Plemenná predispozice je prokázána u více než 70 plemen. Například u australských ovčáků se prokázala autozomálně dominantní typ dědičnosti s neúplnou penetrací.

U stafordširských bulteriérů a bostonských teriérů se prokázal autozomálně recesivní typ dědičnosti. Příznaky onemocnění se u nemocného jedince projeví do jednoho roku života (Mellersh et al. 2006). U bišonků se prokázal zvýšený výskyt onemocnění, ale genetická dědičnost u nich objasněna není (Wallace et al. 2005).

Traumatická sekundární katarakta může nastat např. po tupém nárazu do oka, při němž dochází k poškození závěsného aparátu čočky. Nástup zákalu je pomalý.

Dále může získaná komplikovaná katarakta vznikat jako následek jiných onemocnění. Její častá příčina je *diabetes mellitus* (Woodham-Davies 2019), progresivní retinální atrofie nebo chronický glaukom. Dále je její výskyt zvýšený u štěňat, která byla odchována na umělé výživě s nedostatkem argininu.

Nejčastější forma zákalu je stařecký zákal čočky, který se nejčastěji vyskytuje u psů. Při kterém nastává porucha látkové výměny, a následují degenerativní změny v čočce.

Podle stádia vývoje rozdělujeme zákal na počáteční, nezralou a zralou formu katarakty. V počátečním stádiu se v čočce objevují vakuoly a zraková ostrost je nezměněná. U nezralé formy dochází k znatelnému zakalení čočky, ale při očním vyšetření jsou rozmazané jen některé detaily oka. Při zralých kataraktách je celá čočka zakalená a okraje čočky jsou zcela neprůhledné.

V počátečních stádiích zakalování oční čočky zasahuje katarakta pouze okraje, a tím nemění zrakový vjem. Postupně dochází k zakalení celé čočky. Bez operace, která je jedinou možností léčby, může dojít k utržení čočky, zvýšení nitroočního tlaku, sekundárnímu glaukomu a nevratné ztrátě vidění (Gelatt 2007).

Jedinou možností léčby je chirurgické odstranění zakalené čočky. Následně se do původního pouzdra čočky oka implantuje intraokulární čočka s optickou mohutností od +40 do +42 dioptrií, aby došlo k obnovení kvalitní vizuální ostrosti. Operace se v současné době provádí na mnoha specializovaných veterinárních klinikách (Kottman et al. 2003; Gelatt 2007). Zákrok u psů stojí od 20 000–40 000 Kč za jedno oko v závislosti na zvolené metodě operace (Losíková 2013). Kontraindikací k operaci je několik, například akutní zánět nitroočních tkání, odchlípení sítnice, glaukom nebo degenerace sítnice (Lim et al. 2011).

V minulosti se nejčastěji používala operace technikou *intrakapsulární extrakce*, při které se odstranila celá čočka a oko se stalo hypermetropické. Afakické oko není schopno akomodace. Následně se do očí vkládaly intraokulární čočky (Magrane 1969).

Dále se často objevuje metoda nazývaný *extrakapsulární extrakce*, při které dohází pouze ke zničení a odstranění jádra čočky. Do původního pouzdra čočky se vkládá umělá nitrooční čočka (Knight 1957; Gelatt 2007).

Třetí chirurgická metoda, která je nyní nejvíce využívána, se nazývá *exakapsulární extrakce s fakoemulzifikací*, při které se ke zničení jádra čočky používá ultrazvuk, a k odstranění jádra čočky dochází pomocí tenké sondy. Následně se do oka vkládá umělá, měkká čočka. Jedná se o nejsložitější a nejnákladnější metodu zákroku, ale také nejrychlejší s nejmenšími pooperačními komplikacemi.

Mezi pooperační komplikace, které mohou v oku nastat, patří edém rohovky, snížení nebo zvýšení nitroočního tlaku, krvácení cévnatky, glaukom, odchlípení sítnice nebo sekundární katarakta (Gelatt et al. 2011). Ve výzkumu u plemene bišonek byla odhalena zvýšená četnost předoperačních i pooperačních odchlípení sítnice (Wallace et al. 2005).

Při komplikacích spojených s počátečním poraněním rohovky se následně po operaci může zvýšit pravděpodobnost oslepnutí psa (Braus et al. 2017).

3.7.2 Progresivní retinální atrofie

Progresivní retinální atrofie (PRA) označuje více geneticky podmíněných onemocnění oka, při kterých nastává postupné a nezvratné odumírání světločivých buněk sítnice (Kelawala et al. 2016). Dále dochází ke snížení počtu cév zásobujících optický disk. Ten se postupně ztenčuje a bledne, až nastane atrofie zřetivého nervu (Bunel et al. 2019). V prvních letech života nejdříve dochází k poškození tyčinek a ke ztrátě nočního vidění. Postižený pes v šeru naráží do předmětů, je nejistý a lekavý. Následně pokračuje degenerace čípků, zhoršení periferního vidění, a kolem šestého roku života končí nezvratnou ztrátou zraku. Hereditární progresivní retinální atrofie byla popsána u více než 100 plemen, ale nepochybně se vyskytuje i u psů bez průkazu původu (Petersen-Jones 2005; Downs et al. 2014; Bunel et al. 2019). Novodobé poznatky o genomu psa umožnily identifikovat mutace, které onemocnění způsobují (Bunel et al. 2019). Vědci objevili jedenáct genů, které chorobu zapříčiňují. U každého plemene je onemocnění podmíněné odlišnou genetickou mutací, která ovlivňuje rozdílný počet genů (Petersen-Jones 2005). Většina typů onemocnění PRA vykazuje autozomálně recesivní způsob dědičnosti. Objevil se ale i případ, kdy se onemocnění objevilo u autozomálně dominantní formy. U plemene sibiřský husky je dědičnost gonozomální s chromozomem X (Svensson et al. 2016).

Onemocnění má několik typů: dysplazie tyčinek a čípku 1, 2, 3 a 4 typu, raná degenerace sítnice, dysplazie fotoreceptorů, progresivní degenerace tyčinek a čípků, dysplazie tyčinek a dědičnost vázaná na samičí pohlaví. V rámci jednoho plemene se může vyskytovat více typů onemocnění (viz Tabulka 1) (Igarashi 2005; André et al. 2008; Downs et al. 2014; Gelatt 2014).

Progresivní retinální atrofie se dále rozděluje podle věku nástupu na časnou a pozdní formu, podle vzhledu lézí na očním pozadí oka na generalizovanou a centrální formu (Gelatt 2014), nebo podle plemene psa. Prevalence nemoci se odlišuje v závislosti i na geografickém původu plemene. Plemenná predispozice je zvýšená u zlatých retrívrů, pudlů a border kolií (Chaudieu et al. 2014).

Diagnostika onemocnění je možná již od 6. týdne věku elektroretinografickým vyšetřením. Oftalmologickým vyšetřením lze onemocnění jednoznačně prokázat až kolem 1–2 let života (Kottman et al. 2003).

Léčba progresivní retinální atrofie neexistuje. Možná je pouze selekce rodičů na základě genetických testů, které odhalí postižené jedince a přenašeče. Vzhledem k charakteristice onemocnění je doporučeno psy podrobit důkladnému oftalmologickému vyšetření opakovaně, dokud jsou využíváni v chovu. Vyšetření by mělo zahrnovat Schirmerův slzný test, fluorescenční barvení tonometrie, vyšetření štěrbinovou lampou a oční ultrazvuk (André et al. 2008; Kelawala et al. 2017).

Psí progresivní retinální atrofie slouží jako neocenitelný model pro obdobné onemocnění vyskytující se u lidí, které se nazývá se pigmentová retinitida (*retinitis pigmentosa*) (Bunel et al. 2019). Člověk trpící tímto onemocněním má degenerativní poruchy na světločivých buňkách (Murgiano et al. 2019).

Tabulka č. 1 Shrnutí plemenné predispozice pro progresivní retinální atrofi

Český název	Anglický název	Gen	Predisponovaná plemena
Dysplazie tyčinek a čípků 1	rod cone dysplasia 1	rcd1	anglický špringeršpaněl, zlatý retrívr, irský setr (Downs et al. 2014), sloughi (Miyadera et al. 2012)
Dysplazie tyčinek a čípků 2	rod cone dysplasia 2	rcd2	zlatý retrívr (Downs et al. 2014), kolie (Zhang et al. 1998)
Dysplazie tyčinek a čípků 3	rod cone dysplasia 3	rcd3	tibetský španěl (Downs et al. 2014), tibetský teriér (Downs & Mellersh 2014)
Dysplazie tyčinek a čípků 4	rod cone dysplasia 4	rcd4	gordon setr, irský setr, polský ovčák nížinný (Svensson et al. 2016), tibetský teriér (Bauer et al. 2019)
Raná degenerace sítnice	early retinal degeneration	erd	norský elkhound (Zhang et al. 1998)
Progresivní degenerace tyčinek a čípků	progressive rod and cone dysplasia	prdc	anglický (Andrade et al. 2019) a americký kokršpaněl, chesapeake bay retrívr, čínský choholatý pes, estrelský pastevecký pes, finský laponský pes, zlatý retrívr, labradorský retrívr, kanadská retrívr, miniaturní a standartní pudl (Zhang et al. 1998; Downs et al. 2014)
Dysplazie fotoreceptorů	photoreceptor dysplasia	pd	malý knírač (Parshall et al. 1991)
Vázaná na pohlaví	X-linked	XI PRA	sibiřský husky (Svensson et al. 2016)

3.7.3 Glaukom

Glaukom je chronická neuropatie zrkového nervu (Kanemaki et al. 2013), která vzniká zvýšeným nitroočním tlakem a nedostatečným zásobením krve očního disku zrkového nervu. Následně odumírají gangliové buňky, dochází k rozšíření zornic, překrvení bělimy, otékání rohovky, poruše orientace, vyboulení oka z očníce, značné bolestivosti bulby, zmenšení komorového úhlu a atrofii zrkového nervu (Kottman et al. 2003; Gelatt 2007). Onemocnění má za následek změnu zbarvení rohovky z průhledné na modro-zelenou. Laicky je onemocnění nazýváno zelený zákal. Jedná se o časté onemocnění vyskytující se u psů. Prognóza nemoci je nepříznivá, protože způsobuje iverzibilní ztrátu zraku (Maggio 2015).

Klasifikovat glaukom lze podle času vzniku onemocnění na primární, sekundární a kongenitální, nebo podle velikosti úhlu na otevřený a uzavřený (Gelatt 2007).

Primární glaukom s otevřeným úhlem je nejčastější typ tohoto onemocnění, které vzniká bez přítomnosti dalších chorob. Plemenná predispozice pro vznik glaukomu je u více než 40 plemen. Nejvíce se vyskytuje u plemen shiba-inu, shih-tzu (Kanemaki et al. 2013), kokršpaněl, samojed a bígl, u kterých byl prokázán autozomálně recesivní typ dědičnosti. U plemen německá doga a velšpringršpaněl byl objeven autozomálně dominantní typ dědičnosti (Gelatt 2007; Kanemaki et al. 2013). Zvýšení nitroočního tlaku u sekundárního glaukomu doprovází další onemocnění oka.

Glaukom se nejčastěji diagnostikuje pomocí tří metod: nepřímé tonometrie na změření nitroočního tlaku, gonioskopie na určení velikosti úhlu a oftalmoskopii (Mandell 2000).

Léčba onemocnění u psů je nejčastěji prováděna medikamenty, které jsou podávány na snížení vzniku nitroočních tekutin. V humánní medicíně se provádí i operace, při které se sníží nitrooční tlak, omezí nadměrné produkce komorové vody, a následně nastává její snazší odtékání. U psů se z důvodu vysokých finančních nákladů operace provádí pouze zřídka (Losíková 2013).

3.7.4 Anomálie oka u kolíí

Anomálie oka u kolíí (CEA) je geneticky podmíněné onemocnění očí, které zapříčiňuje poruchy na zadním segmentu oka (Palanova 2015). U nemocných jedinců dochází k hypoplazii cévnatky a výpadku zorného pole (Ramirez et al. 2016). Důvodem vzniku defektu je chybná diferenciacíe očních tkání během embryonálního vývoje kolem 30. dne (Brown et al. 2018).

Rozeznávají se dvě formy onemocnění, a to podle rozsahu postižení zárodečných listů. U střední formy je zasažena cévnatka, kde se nachází nadměrný počet zkroucených cév. Dále dochází k úbytku pigmentu, hypoplazii cévnatky a rozštěpům sítnice. U těžké formy jsou cévy cévnatky mohutnější, až nastává jejich prasknutí. Následně dochází k odchlípení sítnice a nitroočnímu krvácení. Pouze ve vzácných případech může pes přijít o zrak v souvislosti s CEA (Rampazzo et al. 2005).

Dědičnost je podmíněna autozomálně recesivní alelou s neúplnou penetrací. Příčina mutace je delece v genu (NHEJ1) (Palanova 2015; Kucharczyk et al. 2019).

Zvýšená prevalence je u plemen dlouhosrsté a krátkosrsté kolie, border kolie, bearded kolie, australského ovčáka (Palanova 2015), dále pak u plemen bígl, jezevčík, pudl (Ramirez et al. 2016), kelpie (Kucharczyk et al. 2019), a nova scotia duck tolling retrívr (Brown et al. 2018).

Nemoc se diagnostikuje oftalmologickým vyšetřením, které veterinář provádí u štěňat ve věku 7–8 týdnů. U starších jedinců je nutné provést genetický test (Kucharczyk et al. 2019). Léčba onemocnění neexistuje, je možná pouze selekce chovných jedinců (Palanova 2015).

3.8 Souhrnné srovnání vizuální percepce u vlků, psů a lidí

Závěrečný přehled, který porovnává vizuální percepce u vlků, psů a lidí (viz Tabulka 2 a 3).

Tabulka č. 2 Rozdíly ve vizuální percepci u psů a vlků

Fakta/Schopnost	Pes domácí (<i>Canis familiaris</i>)	Vlk obecný (<i>Canis lupus</i>)
Mají mimické svaly (<i>levator anguli oculi medialis</i>)	Ano (Yiannouli 2019)	Ne (Yiannouli 2019)
Mají mimický sval (<i>anguli oculi lateralis</i>)	Ano (Grimm 2019) * s výjimkou u plemene sibiřský husky	Ne (Grimm 2019)
Uvolňování oxytocinu při interspecifické komunikaci s lidmi	Ano (Nagasawa et al. 2015; Kekecs et al. 2016)	Ne (Nagasawa et al. 2015; Kekecs et al. 2016)
Podívat se stejným směrem jako člověk	Ano (Agnetta et al. 2000; Wallis et al. 2015)	Ne (Agnetta et al. 2000; Wallis et al. 2015)
Pomocí lidských gest najít ukrytou potravu	Ano (Bräuer et al. 2006; Miklósi & Soproni 2006; Virányi et al. 2008)	Ne (Bräuer et al. 2006; Miklósi & Soproni 2006) *ano, pokud experimentu předcházel výcvik, ale jsou méně úspěšní než psi (Miklósi et al. 2003; Virányi et al. 2008)
Dívat se člověku do obličeje a snažit se navázat oční kontakt, pokud neznají řešení úkolu	Ano (Miklósi et al. 2003; Racca et al. 2010; Johnston et al. 2017)	Ne (Miklósi et al. 2003; Virányi et al. 2008; Johnston et al. 2017; Racca et al. 2010) *Pes Dingo (<i>Canis dingo</i>) spíše ojediněle (Johnston et al. 2017)

Tabulka č. 3 Rozdíly ve vizuální percepci u psů a lidí

Fakta/Schopnost	Pes domácí (<i>Canis familiaris</i>)	Člověk
Odrazivá vrstva (<i>tapetum lucidum</i>)	Ano (Ollivier et al. 2004)	Ne (Lind et al. 2017)
Mžurka (<i>nictare</i>)	Ano (Gelatt 2014)	Ne (Kuchynka 2007)
Rozložení fotoreceptorů	Je variabilnější než u lidí (Peichlcu 1992; Oláh 2002)	Na periferiích se nacházejí pouze tyčinky a v centrální části jsou lokalizovány převážně čípky (Peichlcu 1992; Oláh 2002)
Místo nejostřejšího vidění na sítnici	Tvar místa nejostřejšího vidění u je přímo ovlivněno délkou čenichu. Dolichocefalická plemena mají horizontální vizuální pruh. Brachycefalická plemena mají místo nejostřejšího vidění (<i>area centralis</i>), které je podobné lidské žluté skvrně (Peichl 1992; Miller & Murphy 1995; McGreevy et al. 2004)	Žlutá skvrna (<i>Fovela centralis</i>) (Rauth-Widmann 2006)
Věk při otevření očí	Třináctý den (Fox 1964)	První den (Fredrickson & Brown 1975)
Rozsah monokulárního zorného pole	60° (Walls 1942; Sherman & Wilson 1975)	95° (Kraus 1997)
Rozsah celkového zorného pole	250° (Walls 1942; Sherman & Wilson 1975).	180° (Kraus 1997)
Absorbční maxima fotopigmentů	429 a 555 nanometrů (Neitz et al. 1989)	430, 530 a 560 nanometrů (Vajner et al. 2017)
Barevné vidění	Dichromatické (Neitz et al. 1989)	Trichromatické (Neitz et al. 2001)
Zraková schopnost	Horší (Pongrácz et al. 2017)	Lepší (Miller & Murphy 1995; Pongrácz et al. 2017)
Rychlost adaptace při náhle změně světelných podmínek na vidění v šeru	Déle než u lidí (Byosiere et al. 2019)	Přibližně 30 min (Byosiere et al. 2019)
Obrázek očí ovlivňuje jejich jednání	Ne (Neilands et al. 2020)	Ano (Neilands et al. 2020)
Citlivost na blikání	75 Hz (Healy et al. 2013; Byosiere et al. 2019)	55 Hz (Healy et al. 2013; Byosiere et al. 2019)
Schopnost akomodace	1–3 dioptrií (Miller & Murphy 1995; Duke-Elder 1958)	10–15 dioptrií (Kuchynka 2007)
Uvolňování oxytocinu při interspecifické komunikaci mezi psy a lidmi	Ano (Kekecs et al. 2016)	Ano (Kekecs et al. 2016)

4 Závěr

Cílem bakalářské práce bylo objasnit a přehledně shrnout vizuální percepci u psů domácích (*Canis familiaris*), a to na základě informací získaných z vybraných odborných zdrojů.

Prvotní fosilní nálezy očí pochází z první periody prvohor, které se odborně nazývá Kambrium. Jsou staré 508 milionů let. Evoluce barevného vidění je pravděpodobně obdobně stará jako samotný vývoj zraku. Pes se vlivem domestikace vyvinul z vlka obecného (*Canis lupus*). Domestikace měla u psů mimo jiné i značný vliv na změnu vizuálního vnímání. Následně se vidění u psů zdokonalilo v závislosti na plemenné příslušnosti. Proto je zrak u jednotlivých plemen psů natolik odlišný.

Zorné pole psa je ovlivněno tvarem lebky, délkou čenichu, vzdáleností a sklonem uložení očí v očnicích. Rozsah horizontálního zorného pole je u většiny obratlovců 170 stupňů. Rozsah monokulárního zorného pole je do 60 stupňů. Celkové zorné pole psa se odhaduje na 250 stupňů. Binokulární vidění je závislé na vzdálenosti očí od sebe. Čím jsou oči blíže u sebe, tím je binokulární vidění větší. Proto mají brachycefalická plemena největší binokulární vidění. Jejich celkové zorné pole je však mnohem menší. Mezocefalická plemena mají větší zorné pole, ale menší binokulární vidění. U dolichocefalických plemen dosahuje celkové zorné pole přibližně 270 stupňů.

Elektromagnetické vlnění, na které je psí oko senzitivní, je pravděpodobně 400–700 nanometrů. Barevné spektrum, které psi dokáží rozlišit, je ve vlnové délce 429–555 nanometrů. Ve vlnové délce 480 nanometrů však dochází k výraznému snížení barevné citlivosti. Psí oko postrádá speciální receptor ve střední vlnové délce, který je citlivý na zelenou barvu. Ta je psem vnímána pouze jako světlejší jas, na rozdíl například od červené barvy. Pokud mají červená i zelená barva totožný jas, tak je pro psy velmi obtížné je od sebe rozpoznat. Psi od sebe dokáží rozlišit modrou, zelenou, červenou a žlutou barvu, pokud barvy budou mít rozdílný jas. Černá a bílá barva se pro psa liší pouze svou světlostí. Barevné vidění je u psů vyvinuto na překvapivě dobré úrovni. Psi jej však tolik nevyužívají, protože se na něj v běžném životě nemusí plně spoléhat.

Emetropie je stav oka, kdy světelné paprsky dopadají na sítnici a vytváří nejostřejší zrakový vjem. Zobrazovací systém psa může být zatížen sférickými i asférickými vadami. Mezi sférické vady spadá krátkozrakost (myopie) a dalekozrakost (hypermetropie). Krátkozrakost se v testované populaci potvrdila u 53 % německých ovčáků, 64 % rotvajlerů a až 15 % labradorských retrívů. Psi také dokáží velmi dobře rozlišit tvary objektů.

Psí vidění je v porovnání s lidským viděním v řadě aspektech rozdílné. Oči psů jsou specializované na práci v šeru, a to z důvodu přítomnosti odrazivé vrstvy (*tapetum lucidum*), která se v lidském oku nenachází. Psi také dokáží více rozšířit zornice než lidé. Nicméně při náhlé změně světelných podmínek se psi na vidění v šeru oproti lidem adaptují déle.

Barevné vnímání u psů lze pravděpodobně přirovnat k barevnému vnímání člověka, který trpí deuteranopií. Deuteranopie je porucha barvocitu, při které je osoba částečně barvoslepá a nevnímá červenou a zelenou barvu. V rozeznávání jasu barev jsou psi dvakrát horší než lidé.

Psi dokáží lépe rozlišit rychlost blikání světla než lidé. Při testování docházelo k opakovanému vypínání a zapínání světelného panelu nebo obrazovky. Lidské oko je schopno vnímat frekvenci přibližně 55 hertzů. Naproti tomu psí oko detekuje frekvenci až 75 hertzů.

Psi mají rozšířenější zorné pole než lidé, protože mají oči uložené více laterálně. Zorné pole je přibližně o 60–70 stupňů větší, nicméně lidé mají větší binokulární vidění. Z toho důvodu psi vnímají hůře hloubku prostoru.

I přes tyto anatomické rozdíly slouží psí oko jako důležitý model pro objasnění genetických poruch očí člověka.

V posledních letech se objevilo mnoho odborných prací zabývajících se danou problematikou, ale jejich výsledky se často rozcházejí. Příčinou toho může být odlišná morfologie jednotlivých plemen, omezený počet testovaných psů, neschopnost psů verbálně poskytnout zpětnou vazbu na vyšetření, nebo tím může být nesprávná interpretace chování psů při testování či nevhodně zvolený vizuální podnět. Ověřené objektivní vyšetřovací metody používané v humánní medicíně se přímo na psy nedají aplikovat.

Úplné pochopení vizuálního vnímání u psů by vědcům usnadnilo behaviorální experimenty nejen u psů, ale také u dalších psovitých šelem. Proto by vědci v bádání v oblasti vizuální percepce u psů měli i nadále pokračovat.

5 Literatura

- Agnetta B, Hare B, Tomasello M. 2000. Cues to food location that domestic dogs (*Canis familiaris*) of different ages do and do not use. *Animal Cognition* **3**:107-11.
- Andrade LR, Caceres AM, Trecenti AS, Brandão CVS, Gandolfi MG, Aguiar EV, Andrade DGA, Borges AS, Oliveira-filho JP. 2019. Allele Frequency of the C.5GA Mutation in the PRC1 Gene Responsible for Progressive Retinal Atrophy in English Cocker Spaniel Dogs. *Animals* **9**:844.
- André C, Chaudieu G, Thomas A, Jongh O, Jegou J-P, Chahory S, Clerc B, Pilorge P, Brenac O. 2008. Hereditary retinopathies in the dog: Genetic fundamentals and genetic tests. *Pratique medicale et chirurgicale de l animal de compagnie* **43**:75-84.
- Arey L, Gore M. 1942. The numerical relation between the ganglion cells of the retina and the fibers in the optic nerve of the dog. *Anatomical Laboratory* **77**:609-617.
- Autier-Dérian D, Deputte BL, Chalvet-Monfray K, Coulon M, Mounier L. 2013. Visual discrimination of species in dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* **16**:637-651.
- Badridze J. 2013. Colour cues proved to be more informative for dogs than brightness. *Proceeding. Biological Sciences* **280**:4.
- Bauer A, Kaukonen M, Leeb T, Lohi H, Sargan D. 2019. Whole Genome Sequencing of Giant Schnauzer Dogs with Progressive Retinal Atrophy Establishes NECAP1 as a Novel Candidate Gene for Retinal Degeneration. *Genes* **10**:385.
- Bedini C, Lanfranchi A. 1998. The Reflecting Eye of a Free-Living Typhloplanid Plathelminth. An Ultrastructural Study. *Acta Zoologica* **79**:83-90.
- Black J, Browning SR, Collins AV, Phillips JR. 2008. A Canine Model of Inherited Myopia: Familial Aggregation of Refractive Error in Labrador Retrievers. *Investigative ophthalmology & visual science* **49**:4784-4789.
- Bräuer J, Kaminski J, Riedel J, Call J, Tomasello M. 2006. Making Inferences About the Location of Hidden Food: Social Dog, Causal Ape. *Journal of Comparative Psychology* **120**:38-47.
- Braus BK, Tichy A, Featherstone HJ, Renwick PW, Rhodes M, Heinrich CL. 2017. Outcome of phacoemulsification following corneal and lens laceration in cats and dogs (2000-2010). *Veterinary Ophthalmology* **20**:4-10.

- Brown EA, Thomasy SM, Murphy CJ, Bannasch DL. 2018. Genetic analysis of optic nerve head coloboma in the Nova Scotia Duck Tolling Retriever identifies discordance with the NHEJ1 intronic deletion (collie eye anomaly mutation). *Veterinary Ophthalmology* **21**:144-150.
- Budras KD, McCarthy PH, Fricke W, Richter R, Horowitz A, Berg R. 2007. *Anatomy of the Dog: With Aaron Horowitz and Rolf Berg*. Schlütersche Verlagsgesellschaft, Munich.
- Bunel M, Chaudieu G, Hamel C, Lagoutte L, Manes G, Botherel N, Brabet P, Pilorge P, André C, Quignon P. 2019. Natural models for retinitis pigmentosa: progressive retinal atrophy in dog breeds. *Human Genetics* **138**:441-453.
- Byosiére SE, Chouinard P, Howell T, Bennett P. 2017. What do dogs (*Canis familiaris*) see? A review of vision in dogs and implications for cognition research. *Psychonomic Bulletin & Review* **2018**:1798–1813.
- Byosiére SE, Chouinard PA, Howell TJ, Bennett PC. 2019. The effects of physical luminance on colour discrimination in dogs: A cautionary tale. *Applied Animal Behaviour Science* **212**:58-65.
- Carissimi A, Pigatto J. 2018. Morphology of endothelial cells from different regions of the cornea of dogs. *Ciência Rural* **48**:1-8.
- Clark LA, Wahl JM, Rees CA, Murphy KE. 2006. Retrotransposon insertion in *SILV* is responsible for merle patterning of the domestic dog. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**:1-9.
- Daniel WJ, Noonan NE, Gelatt KN. 2009. Isolation and characterization of the crystallins of the normal and cataractous canine lens. *Current Eye Research* **3**:911-922.
- Davidson MG. 1997. Clinical retinoscopy for the veterinary ophthalmologist. *Veterinary and comparative ophthalmology* **7**:128-137.
- Dawkins R. 2009. *The Greatest Show on Earth: The Evidence for Evolution*. Transworld Publishers, United Kingdom.
- Dillon JC, Gregory R. 1991. Comparative psychology of vision. Page 57 in Gallaghr M, Nelson RJ, Weiner IB, editors. *Handbook of Psychology, Biological Psychology*. John Wiley & Sons, New Jersey.
- Downs LM, Mellersh CS. 2014. An intronic SINE insertion in *FAM161A* that causes exon-skipping is associated with progressive retinal atrophy in Tibetan Spaniels and Tibetan Terriers. *PLoS ONE* (e93990) DOI: 10.1371/journal.pone.0093990.

- Duke-Elder S. 1958. Structure and function of the eye. Pages 1-19 in Maggs M, Miller P, Ofri R, editors. *Slatter's Fundamentals of Veterinary Ophthalmology*. Saunders Elsevier, Missouri.
- Kekecs Z, Szollosi A, Palfi B, Szaszi B, Dienes Z, Aczel B. 2016. Commentary: Oxytocin gaze positive loop and the coevolution of human-dog bonds. *Frontiers in Neuroscience* **10**:1-3.
- Elliott JH, Futterman S. 1963. Fluorescence in the tapetum of the cat's eye: Identification, assay and localization of riboflavin in the tapetum and a proposed mechanism by which it may facilitate vision. *Archives of Ophthalmology* **70**:531-534.
- Fox MW. 1964. The ontogeny of behaviour and neurologic responses in the dog. *Animal Behaviour* **12**:301-310.
- Fox MW, Weisman R. 1969. Development of responsiveness to a social releaser in the dog: Effects of age and hunger. *Developmental Psychobiology* **2**:277-280.
- Fredrickson WT, Brown JV. 1975. Posture as a Determinant of Visual Behavior in Newborns. *Child Development* **46**:579-582.
- Gelatt KN. 2007. *Veterinary Ophthalmology*, 4. Blackwell Publishing, New Jersey.
- Gelatt KN, Gelatt JP, Plummer C. 2011. *Veterinary Ophthalmic Surgery*. Saunders Elsevier, Florida.
- Gelatt KN. 2014. *Essentials of Veterinary Ophthalmology*, 3. Wiley Blackwell, New York.
- Gelatt KN, Gelatt JP, Plummer C. 2017. *Color Atlas of Veterinary Ophthalmology*. John Wiley, United States of America.
- Gould D, McLellan G. 2014. *BSAVA Manual of Canine and Feline Ophthalmology*. British Small Animal Veterinary Association, Great Britain.
- Granar M, Nilsson BR, Hamberg-Nyström H. 2011. Normal color variations of the canine ocular fundus, a retrospective study in Swedish dogs. *Acta Veterinaria Scandinavica* **53**:1-10.
- Grimm D. 2019. Science. AAT. Available from <https://www.sciencemag.org> (accessed June 2019).

- Harrath AH, Mansour L, Lagnika M, Sluys R, Boutin C, Alwasel S, Poch A, Riutort M. 2016. A molecular analysis of the phylogenetic position of the suborder Cavernicola within the Tricladida (Platyhelminthes), with the description of a new species of stygobiont flatworm from Benin. *Zoological Journal of the Linnean Society* **178**:482-491.
- Healy K, McNally L, Ruxton GD, Cooper N, Jackson AL. 2013. Metabolic rate and body size are linked with perception of temporal information. *Animal behaviour* **86**:685-696.
- Hicks SJ, Carrington SD, Kasawan RL, Adam S, Bara J, Corfield AP. 1997. Demonstration of Discrete Secreted and Membrane-Bound Ocular Mucins in the Dog. *Experimental Eye Research* **64**:597-607.
- Hubbard R, Wald G. 1952. Cis-trans isomers of vitamin A and retinene in the rhodopsin system. *The Journal of General Physiology* **36**:269-315.
- Chaudieu G, Olivier A, Thomas A, Bunel M, Albaric O, Lafont E, Quignon P, André C. 2014. Progressive retinal atrophy in the Border Collie: A retrospective study (1996–2012). *Revue Vétérinaire Clinique* **49**:1-9.
- Igarashi O. 2005. Model of the dog eye. *Veterinary ophthalmology* **8**:293-293.
- Janssens G. 2002. Normal variation of the ocular fundus in dogs. *EJCP* **12**:193-197.
- Johnston AM, Turrin C, Watson L, Arre AM, Santos LR. 2017. Uncovering the origins of dog human eye contact: Dingoes establish eye contact more than wolves, but less than dogs. *Animal Behaviour* **133**:123-129.
- Jugovic J, Zakšek V, Petković M, Sket B. 2019. A shrimp out of place. New genus of Atyidae (Crustacea: Decapoda) in subterranean waters of southeastern Europe, with some remarks on Atyidae taxonomy. *Zoologischer Anzeiger* **283**:111-123.
- Kaminski J, Waller BM., Diogo R, Hartstone RA, Burrows AM. 2019. Evolution of facial muscle anatomy in dogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **116**:14677-14681.
- Kanemaki N, Imayasu M, Kawarai S, Sakaguchi M, Yoshino A, Itoh N, Meguro A, Mizuki N. 2013. Dogs and humans share a common susceptibility gene SRBD1 for glaucoma risk. *PLoS ONE* **8** (e74372), DOI: 10.1371/journal.pone.0074372.
- Kelawala DN, Patil DB, Parikh PV, Sheth MJ, Joshi CG, Reddy B. 2017. Clinical studies on progressive retinal atrophy in 31 dogs. *Iranian Journal of Veterinary Research* **18**:119-123.

- Kis A, Hernádi A, Miklósi B, Kanizsár O, Topál J. 2017. The Way Dogs (*Canis familiaris*) Look at Human Emotional Faces Is Modulated by Oxytocin. An Eye-Tracking Study. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* **11**:1-26.
- Knight GC. 1957. Evolution of cataract surgery in dogs. Page 308 in Gelatt KN, Gelatt JP, Plummer C, editors. *Veterinary Ophthalmic Surgery*. Saunders Elsevier, Florida.
- Kočárek E. 2004. *Genetika: obecná genetika a cytogenetika, molekulární biologie, biotechnologie, genomika*. Scientia, Praha.
- Kotb A, Ibrahim I, Aly K, Zayed A. 2019. Histomorphometric analysis of the choroid of donkeys, buffalos, camels and dogs. *International Ophthalmology* **39**:1239-1247.
- Kottman J, Raušer P, Kecová H, Trnková P, Krisová Š. 2003. *Veterinární oftalmologie*. Noviko, Brno.
- Králíček P. 2002. *Úvod do speciální neurofyziologie*. Karolinum, Praha.
- Kraus H. 1997. *Kompendium očního lékařství*. Grada, Praha.
- Kucharczyk N, Cislo-pakuluk A, Bedford P. 2019. Collie Eye Anomaly in Australian Kelpie dogs in Poland. *BMC Veterinary Research* **15**:1-4.
- Kuchynka P. 2007. *Oční lékařství*. Grada, Praha.
- Land MF, Fernald RD. 1992. The Evolution of Eyes. *Annual Review of Neuroscience* **15**:1-29.
- Land M, Nilsson DE. 2012. *Animal Eyes*. Oxford University Press, Great Britain.
- Lim CC, Bakker SC, Waldner CL, Sandmeyer LS, Grahn BH. 2011. Cataracts in 44 dogs (77 eyes): A comparison of outcomes for no treatment, topical medical management, or phacoemulsification with intraocular lens implantation. *The Canadian Veterinary Journal* **52**:283–288.
- Lind O, Milton I, Andersson E, Jensen P, Roth L. 2017. High visual acuity revealed in dogs. *PloS ONE* **12** (e0188557) DOI: 10.1371/journal.pone.0188557.
- Listos P, Gryzinska M, Batkowska J. 2016. Post-mortem decrease in temperature in the orbit of dogs for use in determining time of death. *Slovenian Veterinary Research* **53**:85-90.
- Losíková J. 2013. Srovnání vybraných očních onemocnění u lidí a zvířat. *Česká oční optika* **48** 14-20.
- Maggio F. 2015. Glaucomas. *Companion Animal Medicine* **30**:86-96.

- Magrane WG. 1969. Evolution of cataract surgery in dogs. Pages 307-308 in Gelatt KN, Gelatt JP, Plummer C, editors. *Veterinary Ophthalmic Surgery*. Saunders Elsevier, Florida.
- Mandell D. 2000. Ophthalmic emergencies. *Clinical techniques in small animal practice* **15**:94-100.
- Marshall J, Arikawa K. 2014. Unconventional colour vision. *Current Biology* **24**:1150-1154.
- Massé K, Bhamra S, Eason R, Dale N, Jones EA. 2007. Purine-mediated signalling triggers eye development. *Nature* **449**:1058–1062.
- McGreevy P, Grassi TD, Harman AM. 2004. A strong correlation exists between the distribution of retinal ganglion cells and nose length in the dog. *Brain, Behavior* **63**:13-22.
- Mellersh CS, Pettitt L, Forman OP, Vaudin M, Barnett KC. 2006. Identification of mutations in HSF4 in dogs of three different breeds with hereditary cataracts. *Veterinary ophthalmology* **9**:369-378.
- Miklósi Á, Kubinyi E, Topál J, Gácsi M, Virányi Z, Csányi V. 2003. A Simple Reason for a Big Difference: Wolves Do Not Look Back at Humans, but Dogs Do. *Current Biology* **13**:763-766.
- Miklósi Á, Soproni K. 2006. A comparative analysis of animals' understanding of the human pointing gesture. *Animal Cognition* **9**:81-93.
- Miklosi A. 2018. *The Dog: A Natural History*. The Ivy Press, United Kingdom.
- Miller ME, Evans HE, Lahunta A. 1993. *Miller's anatomy of the dog* fourth edition, Elsevier, Missouri.
- Miller PE, Murphy CJ. 1995. Vision in dogs. *Journal of the American Veterinary Medical Association (USA)* **207**:1623-1634.
- Miyadera K, Acland GM, Aguirre GD. 2012. Genetic and phenotypic variations of inherited retinal diseases in dogs: the power of within-and across-breed studies. *Mammalian genome* **23**:40-61.
- Morrin LA, Waring GO III, Spangler W. 1982. Oval lipid corneal opacities in Beagles: ultrastructure of normal Beagle cornea. *American Journal of Veterinary Research* **43**:443-453.
- Müller C A, Schmitt K, Barber A LA, Huber L. 2015. Dogs Can Discriminate Emotional Expressions of Human Faces. *Current Biology* **25**:601-605.

- Murgiano L, Becker D, Torjman D, Milano A, Cullen C, Feng R, Wang F, Jagannathan V, Pearce-kelling S, Leeb T. 2019. Complex Structural PPT1 Variant Associated with Non-syndromic Canine Retinal Degeneration. *G3: Genes, Genomes, Genetics* **9**:425-437.
- Murphy C, Zadnik K, Mannis M. 1992. Myopia and refractive error in dogs. *Investigative Ophthalmology & Visual Science* **33**:2459-2463.
- Murphy SC, Evans JM, Tsai KL, Clark LA. 2018. Length variations within the Merle retrotransposon of canine PMEL: correlating genotype with phenotype. *Mobile DNA* **9**:1-11.
- Nagasawa M, Murai K, Mogi K, Kikusui T. 2011. Dogs can discriminate human smiling faces from blank expressions. *Animal Cognition* **14**:525-533.
- Nagasawa M, Mitsui S, En S, Ohtani N, Ohta M, Sakuma Y, Onaka T, Mogi K, Kikusui T. 2015. Oxytocin-gaze positive loop and the coevolution of human-dog bonds. *Science* **348**:333-336.
- Neilands P, Hassall R, Derks F. 2020. Watching eyes do not stop dogs stealing food: evidence against a general risk-aversion hypothesis for the watching-eye effect. *Scientific Reports* **10**:1-8.
- Neitz J, Geist T, H. Jacobs G. 1989. Color vision in the dog. *Visual Neuroscience* **3**:119-125.
- Neitz J, Carroll J, Neitz M. 2001. Color Vision: Almost Reason Enough for Having Eyes. *Optics and Photonics News* **12**:26-33.
- Neitz J, Neitz M. 2008. Colour Vision: The Wonder of Hue. *Current Biology* **18**:700-702.
- Newkirk KM, Haines DK, Calvarese ST, Esson DW, Chandler HL. 2010. Distribution and amount of pigment within the ciliary body and iris of dogs with blue and brown irides. *Veterinary Ophthalmology* **13**:76-80.
- Oakley TH, Pankey MS. 2008. Opening the “Black Box”: The Genetic and Biochemical Basis of Eye Evolution. *Evolution: Education and Outreach* **1**:390-402.
- Oakley TH, Speiser DI. 2015. How Complexity Originates: The Evolution of Animal Eyes. *Annual Review of Ecology, Evolution* **46**:237-254.
- Ojacques E, Duchatelet L, Helm C, Blumenbach J-F, Delroisse J, Hausen H, Mallefet J. 2018. In the eye of the holopelegic annelid *Tomopteris helgolandica*. *European Marine Biology Symposium* **2**:1-3.
- Oláh Z. 2002. Zrak a práca, Poľana, Bratislava.

- Ollivier FJ, Samuelson DA, Brooks DE, Lewis PA, Kallberg ME, Komaromy AM. 2004. Comparative morphology of the tapetum lucidum (among selected species). *Veterinary ophthalmology* **7**:11-22.
- Palanova A. 2015. Collie eye anomaly: a review. *Veterinárni Medicína* **60**:345-350.
- Paley W. 2009. *Natural Theology or Evidences of the Existence and Attributes of the Deity*, Cambridge University, Anglie.
- Parker AR. 2011. On the origin of optics. *Optics & Laser Technology* **43**:323-329. Elsevier.
- Parshall CJ, Wyman M, Nitroy S, Acland G, Aguirre G. 1991. Photoreceptor Dysplasia: An Inherited Progressive Retinal Atrophy of Miniature Schnauzer Dogs. *Progress in Veterinary & Comparative Ophthalmology* **1**:187-202.
- Peichlcu L. 1992. Topography of ganglion cells in the dog and wolf retina. *Journal of comparative neurology* **324**:603-620.
- Petersen-Jones S. 2005. Advances in the molecular understanding of canine retinal diseases. *Journal of small animal practice* **46**:371-380.
- Piatigorsky J. 2007. *Gene sharing and evolution: The Diversity of Protein Functions*. Harvard University Press, Cambridge.
- Pongrácz P, Ujvári V, Faragó T, Miklósi Á, Péter A. 2017. Do you see what I see? The difference between dog and human visual perception may affect the outcome of experiments. *Behavioural Processes* **140**:53-60.
- Powell L, Guastella A j., McGreevy P, Bauman A, Edwards K m., Stamatakis E. 2019. The physiological function of oxytocin in humans and its acute response to human-dog interactions: A review of the literature. *Journal of Veterinary Behavior* **30**:25-32.
- Pretterer G, Bubna-Littitz H, Windischbauer G, Gabler C, Griebel U. 2004. Brightness discrimination in the dog. *Journal of Vision* **4**:241-249.
- Racca A, Amadei E, Ligout S, Guo K, Meints K, Mills D. 2010. Discrimination of human and dog faces and inversion responses in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* **13**:525-533.
- Ramirez D, Pairett AN, Pankey MS, Serb J, Speiser DI, Swafford AJ, Oakley T. 2016. The last common ancestor of most bilaterian animals possessed at least 9 opsins. *Genome Biology and Evolution* **8**:3640–3652.

- Rampazzo A, D'angelo A, Capucchio MT, Sereno S, Peruccio C. 2005. Collie eye anomaly in a mixed-breed dog. *Veterinary ophthalmology* **8**:357-360.
- Rauth-Widmann B. 2006. *Your dog's senses: Understand how he perceives his world* edition. Cadmos Books, Germany.
- Razavi N, Samei G, Alipour M, Farhadi A. 2006. How to tell the difference between a cat and a dog? *International Journal of Imaging Systems* **16**:234-239.
- Ricketts SL, Pettitt L, Mclaughlin B, Jenkins CA, Mellersh CS. 2015. A novel locus on canine chromosome 13 is associated with cataract in the Australian Shepherd breed of domestic dog. *Mammalian Genome* **26**:257-263.
- Rosengren A. 1969. Comparative survey of color vision mammals results from studies of other mammals. Page 157 in Jacobs GH, editor. *Comparative color vision*. Academic press, Santa Barbara.
- Rohen JW, Kaufman PL, Eichhorn M, Goeckner PA, Bito LZ. 1989. Functional morphology of accommodation in the raccoon. *Experimental Eye Research* **48**:523-537.
- Ross HE, Young LJ. 2009. Oxytocin and the neural mechanisms regulating social cognition and affiliative behavior. *Frontiers in Neuroendocrinology* **30**:534-547.
- Rozsival P. 2006. *Oční lékařství*. Galén, Praha.
- Saunders WB. 1990. 98-101 in *Fundamentals of Veterinary Ophthalmology: The normal fundus*, W. B. Saunders Company, Philadelphia.
- Scott JE, Bosworth TR. 1990. A comparative biochemical and ultrastructural study of proteoglycan-collagen interactions in corneal stroma. Functional and metabolic implications. *The Biochemical Journal* **2**:491-497.
- Sherman S, Wilson J. 1975. Behavioral and morphological evidence for binocular competition in the postnatal development of the dog's visual system. *Journal of Comparative Neurology* **161**:183-195.
- Shevell S, Sun Y, Neitz M. 2008. Protanomaly without darkened red is deuteranopia with rods. *Vision Research* **48**:2599-2603.
- Siniscalchi M, D'ingeo S, Fornelli S, Quaranta A. 2017. Are dogs red–green colour blind? *Royal Society Open Science* **4**:1-32.

- Slavney A. 2018. Direct-to-consumer DNA testing of 6,000 dogs reveals 98.6-kb duplication associated with blue eyes and heterochromia in Siberian Huskies. *PLoS Genetics* (e1007648) DOI: 0.1371/journal.pgen.1007648.
- Somppi S, Törnqvist H, Hänninen L, Krause C, Vainio O. 2012. Dogs do look at images: Eye tracking in canine cognition research. *Animal Cognition* **15**:163-174.
- Svensson M, Olsén L, Winkler P, Petersen-Jones S, Bergström T, Narfström K. 2016. Progressive retinal atrophy in the Polski Owczarek Nizinny dog: a clinical and genetic study. *Veterinary ophthalmology* **19**:195-205.
- Tanaka T, Ikeuchi E, Mitani S, Eguchi Y, Uetake K. 2000. Studies on the visual acuity of dogs using shape discrimination learning. *Animal Science Journal* **71**:614-620.
- Vajner L, Uhlík J, Novotný T, Konrádová V. 2017. *Lékařská histologie II.: mikroskopická anatomie*. Karolinum, Praha.
- Virányi Z, Gácsi M, Kubinyi E, Topál J, Belényi B, Ujfalussy D, Miklósi Á. 2008. Comprehension of human pointing gestures in young human-reared wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* **11**:373-387.
- Wallace M, Mackay E, Gelatt K, Andrew S. 2005. Inheritance of cataract in the Bichon Frise. *Veterinary ophthalmology* **8**:203-205.
- Wallis L, Range F, Müller C, Serisier S, Huber L, Virányi Z. 2015. Training for eye contact modulates gaze following in dogs. *Animal Behaviour* **106**:27-35.
- Walls G. 1942. *The vertebrate eye and its adaptive radiation*. Hafner Publishing Company, London.
- Woodham-Davies S. 2019. Cataract Surgery in Dogs. *Veterinary Nursing Journal* **34**:12-17.
- Yamasu T, Yoshida M. 1976. Fine structure of complex ocelli of a cubomedusan, *Tamoya bursaria* Haeckel. *Cell and Tissue Research* **170**:325-339.
- Yamaue Y, Z. Hosaka Y, Uehara M. 2014. Macroscopic and Histological Variations in the Cellular Tapetum in Dogs. *Journal of Veterinary Medical Science* **8**:1099-1103.
- Yiannouli A. 2019. Raising eyebrows over the evolution of puppy dog eyes. *Veterinary Record: Journal of the British Veterinary Association* **184**:787-787.
- Yoshimoto T, Watanabe T, Tanaka T, Eguchi Y. 2000. Color Discrimination in Dogs. *Japanese Society of Animal Science* **71**:300-304.

Young G. 2008. Early Evolution of the Vertebrate Eye-Fossil Evidence. *Evolution: Education and Outreach* **1**:427-438.

Zhang Q, Acland G, Parshall C, Haskell J, Ray K, Aguirre G. 1998. Characterization of canine photoreceptor phosducin cDNA and identification of a sequence variant in dogs with photoreceptor dysplasia. *Gene* **215**:231-239.