

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů

Centrum pro výzkum chování psů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Anatomie olfaktorického ústrojí psa

Bakalářská práce

Autorka práce: Kateřina Vojtová

Program studia: Kynologie

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

Čestné prohlášení

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

V Praze dne 19. 4. 2022

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Ludvíku Pincovi, Ph.D. za odborné vedení a čas věnovaný mé bakalářské práci. Dále bych chtěla poděkovat blízkým kamarádům, celé své rodině, a především mému milovanému manželovi za shovívavost a podporu během celého mého studia.

Anatomie olfaktorického ústrojí psa

Souhrn

Tato bakalářská práce shromažďuje dosavadní poznatky o anatomii olfaktorického ústrojí psa. Popisuje také funkční anatomii tohoto ústrojí a zabývá se nalezením primárních zdrojů, kde bylo poprvé uvedeno, kolik má pes olfaktorických neuronů nebo jakou plochu zaujímá olfaktorický epitel. Dále je v práci zahrnuto stručné porovnání vybraných částí olfaktorického ústrojí psa a jiných obratlovců.

U psů je olfakce zprostředkována dvěma odlišnými orgány – hlavním olfaktorickým (též čichovým) epitelem a vomeronasálním orgánem. Oba tyto orgány jsou lokalizovány v dutině nosní. Hlavní olfaktorický epitel nažloutlé barvy pokrývá čichový labyrint, jenž je tvořen *ethmoturbinalii* neboli skořepkami. *Ethmoturbinalia* jsou tenké kostěné svitky, které jsou zkrouceny tak, aby olfaktorickému epitelu poskytovaly co největší plochu. Párový vomeronasální orgán tubulárního tvaru je umístěn ventrálně v dutině nosní po obou stranách spodní části nosní přepážky.

Hlavní olfaktorický epitel je zodpovědný za vnímání pachů, tedy za navazování odorantů z okolního prostředí. Skládá se především z bipolárních olfaktorických neuronů, jejichž dendrity se rozšiřují v knoflíky. Na povrchu každého takového knoflíku se nachází vláskovité cilie, které ve své plazmatické membráně mají zabudované olfaktorické receptory vážící odoranty. Neurony s funkčními receptory jsou tedy pro čich klíčové. Vomeronasální orgán vnímá zejména feromony, je tedy spojen především s reprodukčním chováním a s dalšími behaviorálními reakcemi mezi jedinci jednoho druhu. Receptory tohoto orgánu se nachází na mikroklcích neuronů, které jsou umístěné v jeho senzorigickém epitelu.

Závěr této práce poukazuje na stále nedostatečný počet studií týkajících se některých částí olfaktorického ústrojí psa.

Klíčová slova: chemopercepce, čich, čichový epitel, čichový labyrint

Anatomy of the Canine Olfactory System

Summary

This bachelor thesis collects the current knowledge about anatomy of the olfactory system of the dog. It also describes the functional anatomy of this system and deals with finding the primary sources where the number of dog's olfactory neurons were first stated or the area of olfactory epithelium was first counted. This work also includes a brief comparison of some parts of olfactory system of the dog and other vertebrates.

In dogs, olfaction is mediated by two different organs – the main olfactory epithelium and the vomeronasal organ. Both of these organs are located in the nasal cavity. The main olfactory epithelium of yellowish colour covers the ethmoidal labyrinth, which is formed by ethmoturbinates. Ethmoturbinates are thin bony scrolls that are twisted, giving the olfactory epithelium as large area as possible. The paired tubular shaped vomeronasal organ is located ventrally in the nasal cavity on both sides of the lower part of the nasal septum.

The main olfactory epithelium is responsible for the perception of odors, that is for the attachment of odorants from the environment. It consists mainly of bipolar olfactory neurons, whose dendrites expand into knobs. On the surface of each knob are hair-like cilia, which have odorant-binding olfactory receptors embedded in their plasma membrane. Thus, the neurons with functional receptors are crucial for the sense of smell. The vomeronasal organ perceives primarily pheromones, which means that it is mainly associated with reproductive behavior and other behavioral reactions between individuals of one species. The receptors of this organ are expressed in the microvilli of neurons, which are located in its sensory epithelium.

The conclusion of this work points out that there is still insufficient number of studies concerning some parts of the olfactory system of the dog.

Keywords: chemoperception, olfaction, olfactory epithelium, ethmoidal labyrinth

Obsah

| | |
|---|-----------|
| 1 Úvod..... | 7 |
| 2 Cíl práce..... | 8 |
| 3 Literární rešerše..... | 9 |
| 3.1 Anatomie..... | 9 |
| 3.1.1 Lebka..... | 9 |
| 3.1.2 Zevní nos..... | 9 |
| 3.1.3 Nosní dutina..... | 10 |
| 3.1.3.1 Řešetná ploténka..... | 11 |
| 3.1.3.2 Nosní skořepy, skořepky a průchody..... | 12 |
| 3.2 Funkční anatomie olfaktorické oblasti..... | 13 |
| 3.2.1 Hlavní olfaktorický systém..... | 13 |
| 3.2.1.1 Velikost olfaktorického epitelu..... | 15 |
| 3.2.1.2 Neurony a receptory hlavního olfaktorického systému..... | 16 |
| 3.2.1.3 Počty olfaktorických neuronů..... | 19 |
| 3.2.1.4 Nejasnosti a citační podvody..... | 20 |
| 3.2.1.5 Čichový kyj..... | 21 |
| 3.2.2 Vomeronasální systém..... | 22 |
| 3.2.2.1 Vomeronasální orgán..... | 23 |
| 3.2.2.2 Neurony a receptory vomeronasálního systému..... | 24 |
| 3.2.2.3 Přídavný čichový kyj..... | 25 |
| 4 Závěr..... | 27 |
| 5 Seznam literatury..... | 28 |
| 6 Seznam použitých zkratk..... | 38 |
| 7 Seznam pojmů..... | 39 |

1 Úvod

Domestikace z vlka (*Canis lupus*) na psa (*Canis lupus familiaris*) měla za následek změny behaviorální, ale i anatomické. Díky tomu v dnešní době rozeznáváme přes 400 psích plemen a lze tak psa označit za zvíře, které má ze všech suchozemských zvířat největší fenotypovou variabilitu (Barrios et al. 2014). Co ale zůstává stejné, je fakt, že i když všichni psovití komunikují s okolním prostředím všemi svými smysly, čich je pro ně stále nejdůležitější. Přináší totiž informace nejen o tom, co se v okolí právě děje, ale i o tom, co se odehrálo v minulosti. Mezi takové informace patří mapování pohybu nepřítele, kořisti či vhodného partnera k reprodukci (Kokocińska-Kusiak et al. 2021).

Psi dělají lidem společnost již tisíce let (Morey 1994; Ovodov et al. 2011). Pro jejich unikátní čich se využívali už ve starověku, například ke sledování lidské stopy. Dnes se využívají k mnohem většímu množství úkonů, jako je například detekce výbušnin (Furton & Myers 2001), akceleračních (Kurz et al. 1994), min (Phelan & Webes 2003), psychotropních a omamných látek, přísně chráněných zvířat nebo trasování a identifikování podezřelých či ztracených osob (Browne et al. 2006). Psi čich dokáže rozpoznat i lidské nemoci jako jsou různé typy rakoviny (McCulloch et al. 2006; Bijland et al. 2013), cirhóza jater (Bijland et al. 2013), epilepsie (Brown & Strong 2001), diabetes (Hardin et al. 2015) a v neposlední řadě aktuální SARS-CoV-2 (Jendry et al. 2020).

Všechny tyto úkony mohou psi provádět díky olfakci. Ta spočívá v navázání pachových molekul (odorantů) na příslušné olfaktorické receptory, které se nachází na senzických neuronech uložených v čichovém (olfaktorickém) epitelu (Firestein 2001). Kromě toho mají psi, stejně jako většina savců, vomeronasální orgán vnímající primárně feromony (Keverne 1999).

2 Cíl práce

Cílem práce je přehledně popsat anatomii olfaktorického systému psa, a to jak hlavního olfaktorického, tak i vomeronasálního systému. Poznatky získané během práce na rešerši budou v práci shrnuty v jedné nebo více tabulkách.

3 Literární rešerše

3.1 Anatomie

3.1.1 Lebka

Lebka psa prošla kvůli šlechtění velkými morfologickými změnami. Na základě cefalického (lebečního) indexu rozlišujeme 3 základní skupiny. Plemena s lebkou, která vykazuje střední hodnoty a její tvar tak není výrazně pozměněn od vlčích předků, jsou plemena mezaticefalická, například německý ovčák, zlatý retrívr a bígl. Skupinu s lebkou delší než širší, kde více než polovinu délky tvoří nos, nazýváme dolichocefalickou. Patří sem například saluki, kolie či chrti (Evans 2013). Tato dlouholebá plemena jsou díky morfologii své lebky nejvytrvalejšími běžci a lovci. Obzvláště, pokud je porovnáme se třetí skupinou, s plemeny stojícími na opačné straně spektra, jako je třeba francouzský buldoček, mops nebo pekingský palácový psík. Tato skupina se nazývá brachycefalická a je pro ni typický „vmáčkнутý“ nos, předkus a bohužel i velmi časté respirační problémy (Schoenebeck & Ostrander 2013).

Mylně se však předpokládá, že čím delší má pes nos, tím lepší je jeho olfaktorická citlivost. Výběr plemen pro jejich pachové schopnosti je dán spíše s ohledem na jejich historii a tradici, než na základě dat. Výzkum na toto téma vedla například Polgár et al. (2016). Porovnávala lovecká plemena, která jsou specializována na čichové práce a ostatní plemena, ať byla brachycefalická, mezaticefalická či dolichocefalická. Z výsledků jí vyplynulo, že lovecká plemena dosahovala lepších výsledků než jakákoliv jiná psí plemena. Podobný experiment zveřejnil například i Hall et al. (2015), který prováděl experimenty s greyhoundy, německými ovčáky a mopsy. Zde dokonce nebyli greyhoundi ani schopni experiment dokončit, kvůli jejich nevhodné povaze pro čichové práce. Oba vědci se tedy shodují v tom, že v pachových úkolech si vedou nejlépe ta plemena, která jsou k tomu historicky specializována a mají vhodné behaviorální rysy, nikoliv ta s delšímnosem.

3.1.2 Zevní nos

Na zevním nosu psa (*nasus externus*) můžeme popsat několik částí. Tou nejvariabilnější je díky existenci brachycefalických a dolichocefalických plemen hřbet nosu (*dorsum nasi*), který přechází v postranní nosní krajiny. Nosní hřbet je ohraničen kaudálně nosním kořenem (*radix nasi*) a rostrálně nosním hrotem (*apex nasi*). Celý tento komplex nazýváme u psa čenichem. Apikální konec čenichu je zploštělý a vytváří tak čenichové zrcátko (*planum nasale*), které je rozděleno brázdíčkou (*philtrum*). Ta může být výrazněji hlubší u některých brachycefalických plemen. Součástí zevního nosu jsou také kruhovitě

nozdry (*nares*), jejichž křídla (*alae nasi*) se ventrolaterálně prodlužují v úzkou štěrbinu (Najbrt et al. 1980). Křídla nosu umožňují při čichání přesně namířit směr vydechovaného vzduchu tak, aby si pes neodfoukl zdroj zkoumaného pachu. Vydechovaný vzduch může směřovat za sebe, do stran či před sebe. Dokáže si i ohrát zkoumaný pach a čichat tak i při nízkých teplotách (Settlers et al. 2003).

Pohyblivá část zevního nosu je vyztužena pouze chrupavkami. Kůže čenichu je bezsrstá, vysoce pigmentovaná, při narození silná 200 μm , v dospělosti silná průměrně 630 μm (Evans 2013). Tato kůže je pro každého individuálního psa jedinečná a neměnná. Otisky nosu se tak čím dál častěji využívají pro identifikaci psů, obdobně jako otisky prstů u lidí (Bae et al. 2021).

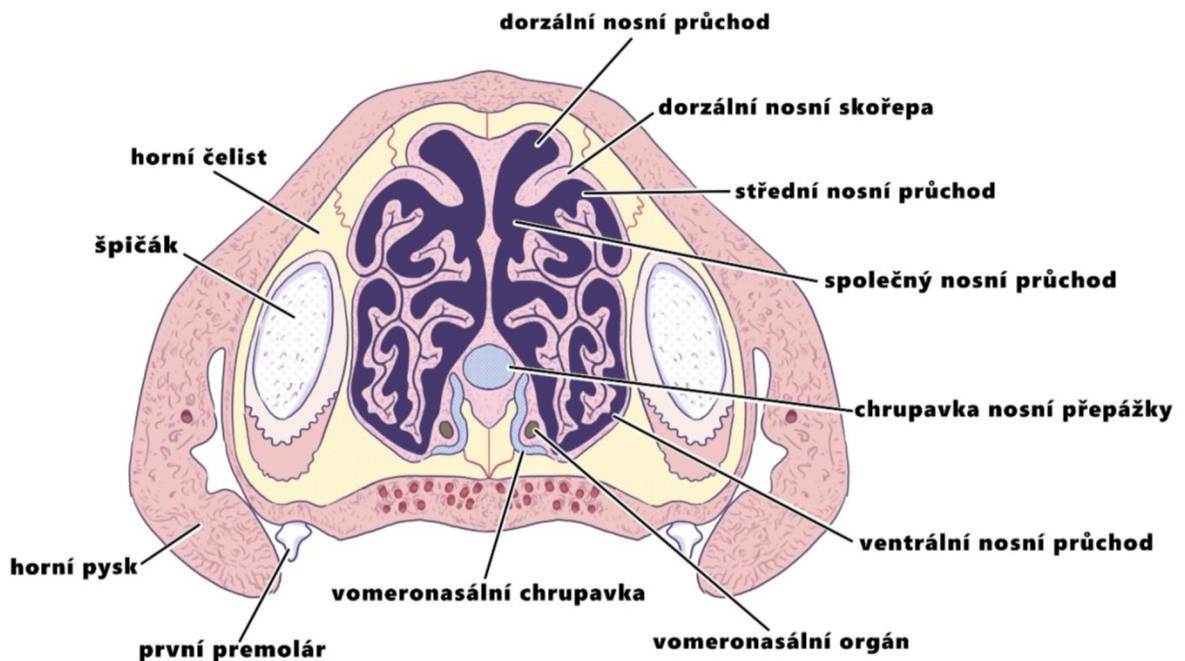
Ač je povrch čenichového zrcátka vlhký, zrcátko samo o sobě neobsahuje žádné žlázy pro zvlhčování kůže. Tuto úlohu plní laterální nosní žlázy uložené hlouběji v nosní dutině. Sekrece těchto žláz je vyšší při teplejších okolních teplotách a při přítomnosti potravy. Vylučovaná serózní tekutina obsahuje IgA, což znamená, že kromě již zmíněné zvlhčující a ochlazující funkce má i funkci obrannou (Blatt et al. 1972).

Dále se na nose vyskytují hmatové chlupy, které jsou výrazně delší a tužší než okolní srst. Jakou úlohu tyto chlupy plní pro domestikovaného psa zatím není zcela objasněno, ale z anatomického a fyziologického hlediska jsou součástí sensorického orgánu a bez nich by orgán nebyl plně funkční. Pokud by byly chlupy psovi ostříhány, mohl by dočasně pociťovat bolest. Proto je například v Německu a Rakousku zakázáno z estetických důvodů hmatové chlupy stříhat (Döring et al. 2020).

3.1.3 Nosní dutina

Nosní dutina (*cavum nasi*) je kostmi ohraničená párová dutina, která je od sebe v mediální rovině svisle oddělena nosní přepážkou (*septum nasi*). Začíná za nozdrami a obě její dutiny jsou kaudálně vyplněny čichovým bludištěm. Nosní část je od mozkové části oddělena nepárovou čichovou kostí (*os ethmoidale*), která se skládá ze tří částí – svislé ploténky (*lamina perpendicularis*) tvořící nosní přepážku, řešetné ploténky (*lamina cribrosa*) a již zmíněného čichového bludiště (*labyrinthus ethmoidalis*), které je párové. Podstatnou část nosní dutiny vyplňují nosní skořepy (*conchae nasales*), které jsou na každé straně tři – dorzální nosní skořepa (*concha nasalis dorsalis*), střední nosní skořepa (*concha nasalis media*) a ventrální nosní skořepa (*concha nasalis ventralis*). Průchody lze rozlišit čtyři – dorzální nosní průchod (*meatus nasi dorsalis*), střední nosní průchod (*meatus nasi medius*), ventrální nosní průchod (*meatus nasi ventralis*) a společný nosní průchod (*meatus nasi communis*). Nosní sliznice se skládá zejména ze dvou epitelů, z respiratorního (*regio*

respiratoria) a z olfaktorického (*regio olfactoria*) epitelu (Najbrt et al. 1980; Evans 2013).



Obrázek 1. Nosní skořepy a nosní průchody. Překresleno autorkou podle Evans (2013).

3.1.3.1 Řešetná ploténka

Řešetná ploténka se v posledních letech stává častým podnětem ke zkoumání. Tato tenká párová kostěná ploténka rozděluje dutinu lebeční od dutiny nosní. Z laterálního pohledu na lebku má vždy tvar písmene „C“, nehledě na plemeno. Z dorzoventrálního pohledu má ploténka brachycefalických plemen tvar písmene „C“ a u plemen s klesajícím lebečním indexem (dolichocefalická plemena) má tendenci se špičatit do písmena „V“ (Schwarz et al. 2000). Nachází se v ní zhruba 300 otvůrků, kterými prochází svazky axonů olfaktorických receptorových neuronů z olfaktorického epitelu do čichového kyje v přední části mozku (Evans 2013).

Právě řešetná ploténka může být ukazatelem olfaktorické kapacity. Její velikost totiž koreluje jak s relativním počtem OR genů (Bird et al. 2018), tak s velikostí ethmoturbinálií, které pokrývá olfaktorický epitel (Bird et al. 2014). Pes patří do skupiny savců s nejlepším čichem, tím pádem v poměru s tělem s největší řešetnou ploténkou a počtem OR genů. Bird et al. (2018) z 28 zkoumaných recentních savců zjistil, že větší relativní velikost ploténky a více OR genů, než má pes, má například slon nebo pásovec. Navíc lze předpokládat, že vlci mají také více funkčních OR genů než psi. To proto, že všechna psí plemena mají oproti vlkům zmenšenou řešetnou ploténku (Bird et al. 2021). Napovídá by tomu i fakt, že dnešní

domestikovaní psi už nemusí mít kvůli shánění potravy olfaktorické schopnosti na tak vysoké úrovni, jako vlci (Freedman et al. 2014, Wayne & Ostrander 2007).

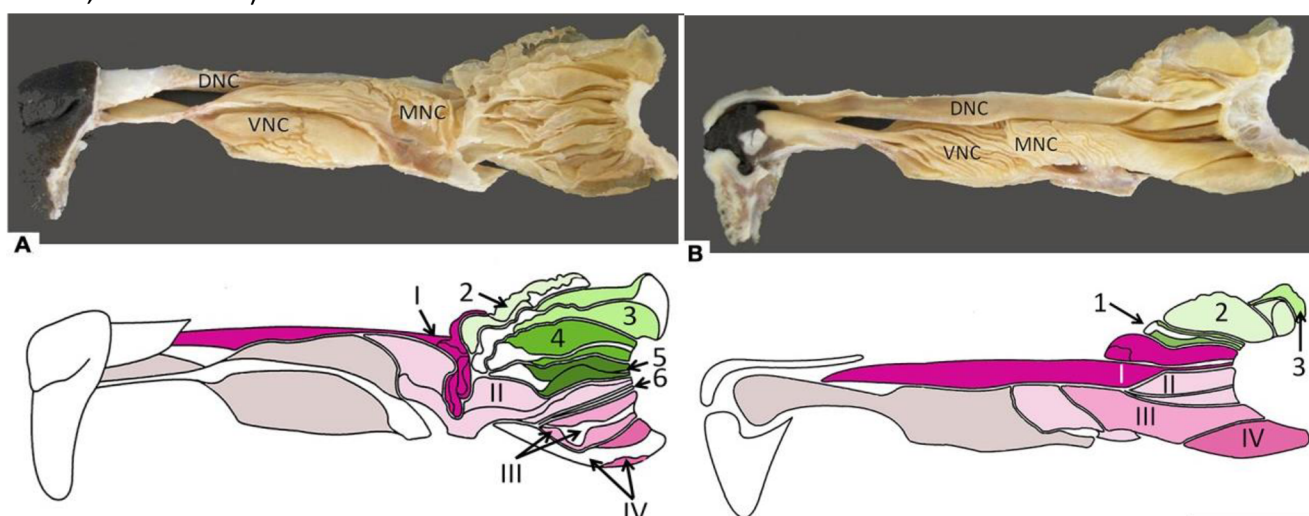
3.1.3.2 Nosní skořepy, skořepky a průchody

Nosní skořepy rozdělují prostor v dutině nosní na jednotlivé nosní průchody, kterými proudí inhalovaný vzduch dále olfaktorickou nebo respirační cestou.

Dorzální nosní skořepa, dříve známá jako nasoturbinálie, je tvořena z prvního endoturbinále. Je nejdelší ze všech skořep, zasahuje až k rostrálnímu konci nosní kosti. Střední nosní skořepa se skládá z druhého endoturbinále. Ventrální nosní skořepa, nebo také maxilloturbinálie, má základ v horní čelisti a leží ve ventrální části nosní dutiny. Je krátká, ale velmi široká (Najbrt et al. 1980; Evans 2013). Ventrální a pravděpodobně i dorzální nosní skořepa jsou pokryty respiračním epitelem. Jejich hlavní úlohou je vdechovaný vzduch filtrovat, zvlhčovat, ohřívat nebo ochlazovat (Valkenburgh et al. 2004).

Dorzální nosní průchod vede do čichového labyrintu a je orientován mezi dorzální nosní skořepou a nosní kostí. Mediálně přechází ve společný nosní průchod, který, jak už název napovídá, propojuje všechny průchody. Střední nosní průchod leží mezi dorzální a ventrální nosní skořepou. Ventrální nosní průchod je lokalizován mezi ventrální nosní skořepou a hřbetem tvrdého patra.

V kaudální části nosní dutiny se rozléhá již zmíněné čichové bludiště, ze kterého vyrůstají tenké kostěné svitky utvářející čichové skořepky (*ethmoturbinalia*). Ty jsou spojeny s vnější destičkou a s řetěznou ploténkou, a jsou téměř celá pokryta olfaktorickým epitelem. Můžeme je dále rozdělit podle umístění k nosní přepážce na *endoturbinalia* a *ectoturbinalia*. Endoturbinalia jsou blíže k nosní přepážce, jsou větší, zasahují do dutiny nosní dále a jsou na každé straně jsou čtyři. Ectoturbinalia jsou menší a je jich na každé straně šest (Najbrt et al. 1980; Evans 2013).



Obrázek 2. Laterální (A) a mediální (B) pohled na konchy (skořepy) a ethmoturbinalia (skořepky). DNC = dorzální nosní skořepa, VNC = ventrální nosní skořepa, MNC = střední nosní skořepa. Endoturbinalia I-IV, ectoturbinalia 1-6 (Barrios et al. 2014).

3.2 Funkční anatomie olfaktorické oblasti

Olfakce je komplexní děj, který můžeme rozdělit na dvě fáze. Tou první je fáze detekční, probíhající v nose, kdy se do něj dostávají odoranty. Následuje fáze analyzační, kdy se vjemy zpracovávají a dále předávají do příslušných částí mozku (Galibert et al. 2016). Průběh olfakce je založen na principu přijímání chemických signálů z okolí souhrou vícero sensorických systémů (Dulac & Herrada 1997). Mezi primární patří hlavní olfaktorický systém a vomeronasální systém (Dulac & Herrada 1997; Barrios et al. 2014), též nazývaný jako přídatný olfaktorický systém (Firestein 2001; Liu et al. 2009; Salazar et al. 2012; Barrios et al. 2014). Dalším sensorickým systémem je septální orgán (Breer et al. 2005; Barrios et al. 2014) nebo Gruenebergovo ganglium (Liu et al. 2009; Barrios et al. 2014). Těmito systémy však psi od ostatních savců, například myši, nedisponují (Barrios et al. 2014).

Chemické signály zachycují sensorické receptory, které jsou u psa uloženy ve dvou epitelech. Tím prvním je hlavní olfaktorický epitel, tvořící hlavní olfaktorický systém. Tato skupina receptorů zachycuje převážně těkavé odoranty (Buck & Axel 1991; Dulac & Herrada 1997; Rouquier & Giorgi 2007). Druhý, vomeronasální epitel, pokrývá vomeronasální orgán a detekuje zejména netěkavé feromony (Adams & Wiekamp 1984; Dulac & Herrada 1997; Rouquier & Giorgi 2007). Protože jsou od sebe oba tyto epitely odděleny, může se zdát, že jejich funkce jsou vymezeny přesně. Nicméně se má za to, že se překrývají. Myši, kterým byl znefunkčnen hlavní olfaktorický systém, byly stále schopné díky vomeronasálnímu orgánu vnímat určité odoranty (Wong et al. 2000). Opačnou situaci potvrzují i Keverne (1999) nebo Hohenbrink et al. (2014), kteří tvrdí, že hlavní olfaktorický systém dokáže detekovat určité feromony díky expresi některých vomeronasálních genů v hlavním olfaktorickém epitelu.

S olfakcí jsou úzce spojeny doposud plně neobjasněné pojmy mikrosmie a makrosmie. Ač tyto pojmy nejsou podloženy dostatkem studií, lze předpokládat, že makrosmatická zvířata mají lepší čich než zvířata mikrosmatická. O tom, zdali je zvíře mikrosmatické či makrosmatické rozhoduje dle novějších studií s největší pravděpodobností výskyt *recessus olfactorius* (Craven et al. 2010), což je útvar izolovaný od hlavního i přídatného olfaktorického systému (Nowack et al. 2013), nacházející se pouze u zvířat makrosmatických. Vzniká oddělením ethmoidální oblasti od nosohltanu pomocí horizontální desky (*lamina transversa*). Díky této struktuře je vzduch s odoranty v nosní dutině déle zadržěn a tím pádem i lépe zpracováván (Craven et al. 2010).

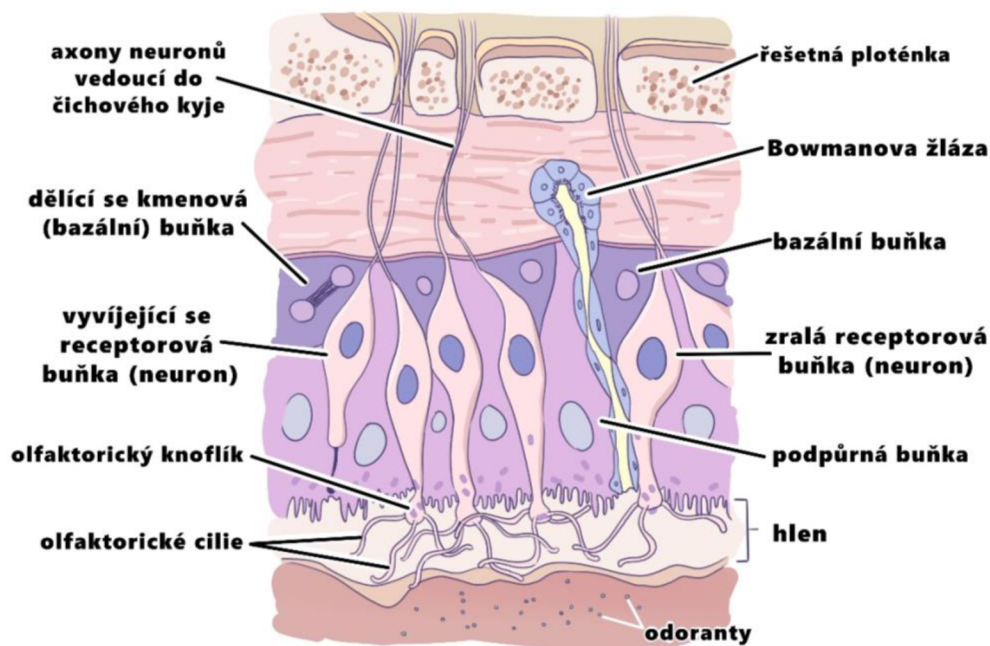
3.2.1 Hlavní olfaktorický systém

Hlavní olfaktorický systém je pro olfakci stěžejní. Má za úkol vyhledávat a rozpoznávat vhodné zdroje potravy, varovat organismus před predátory či rozpoznávat hranice teritoria (Firestein 2001). Je tvořen olfaktorickou sliznicí nažloutlé barvy, která se

skládá z laminy propria a olfaktorického epitelu (Obrázek 3). Lamina propria obsahuje svazky nervových vláken, Bowmanovi žlázy, žilky a tepénky. Olfaktorický epitel se skládá z olfaktorických receptorových neuronů, podpůrných a bazálních buněk (Salazar et al. 2019).

Bowmanovi žlázy produkují hlen, který obsahuje proteiny vážící odoranty (OBP, z anglického „odorant-binding proteins“). OBP jsou malé rozpustné proteiny patřící do skupiny lipokalinů. Tato skupina slouží jako přenašeči malých hydrofobních molekul, jako jsou steroidy, retinoidy nebo právě hydrofobní odoranty (Zarzo 2007). Výskyt OBP nikdy nebyl prokázán u ryb, což naznačuje, že tyto proteiny mohou být funkční adaptací olfaktorického systému suchozemských živočichů (Millery et al. 2005). V hlenu je dále obsažen laktoferrin, lysozym, IgA a další imunoglobuliny, které zajišťují ochranu před patogeny (Preston & Wilson 2012). I podpůrné buňky poskytují kromě fyzické podpory metabolickou podporu. Obsahují například enzym cytochrom P450, katabolizující potencionálně nebezpečné chemikálie vstupující do nosní dutiny (Purves et al. 2004). Bazální buňky slouží jako kmenové buňky a slouží tak jako prekuzory k vytváření nových olfaktorických neuronů (Buck & Axel 1991; Purves et al. 2004; Salazar et al. 2019).

Olfaktorický epitel zaujímá plochu přibližně od kaudální části nosní přepážky až po kostěné lamely endoturbinálií a ectoturbinálií, na které na vnější ploše přiléhá. Přesněji rostrální hranici olfaktorické sliznice na nosní přepážce udává ventrálně kaudální okraj čtvrtého premoláru, dorsálně úroveň kaudálního okraje druhého premoláru. Dále sliznice pokrývá třetí endoturbinéle až do úrovně čtvrtého premoláru. Hranice na dorsální nosní skořepě je v úrovni druhého premoláru, na střední nosní skořepě v úrovni rostrálního okraje premoláru čtvrtého (Najbrt et al. 1980).



Obrázek 3. Průřez olfaktorickým epitelem. Překresleno autorkou podle Purves et al. (2004).

3.2.1.1 Velikost olfaktorického epitelu

Mezi první vědce, kteří se pokoušeli plochu psího epitelu změřit, patřil Dieulafé (1906). Plochu stanovil na pouhých 9,76 cm², ale plemeno psa neuvedl. O dvacet let později se o výpočet pokusil Precioso (1927). Pro svůj výzkum si vybral německého ovčáka, setra, buldoga a německého krátkosrstého ohaře. Metoda měření spočívala v tom, že vypreparovaný epitel pokrýval papírky o velikosti 50 mm². Součet papírků mu potom dal celkovou plochu epitelu. Výsledky byly následující:

| | | | |
|----------------|--------------------|---------------------|-----------------------|
| ohař | 53 cm ² | buldog | 41,75 cm ² |
| setr | 50 cm ² | německý ovčák . . . | 31,5 cm ² |

Tato makroskopická metoda byla však velmi nepřesná. Nebylo možné, aby Precioso (1927) za pomoci papírků kompletně pokryl veškerou plochu epitelu, obklopující například drobná *ethmoturbinálie*. Také nelze makroskopicky určit, kde přesně končí epitel olfaktorický a začíná epitel respiratorní (Lauruschkus 1942; Craven et al. 2007). Pozdější práce už zahrnovaly mikroskopické metody, a právě díky přesnějšímu vymezení olfaktorického epitelu se výsledky od Preciosa (1927) výrazně liší. Příkladem takové práce je disertační práce od Wielanda (1938). Dle jeho výsledků uvedených níže si lze všimnout, že v této práci je plocha olfaktorického epitelu nejmenšího psa dokonce o čtvrtinu větší než plocha olfaktorického epitelu největšího psa v Preciosově práci.

| | | | |
|--------------------------|-----------------------|------------------|-----------------------|
| německý špic velký . . . | 86,09 cm ² | kokršpaněl . . . | 67,49 cm ² |
| erdelteriér | 83,53 cm ² | | |

Jen o čtyři roky později se ještě lepší výpočet plochy olfaktorického epitelu podařilo změřit Lauruschkusovi (1942). Také si nevybral náhodná plemena, ale právě ta, která se tělesně nejvíce lišila. Byl si jako ostatní vědom toho, že plocha olfaktorického epitelu je závislá na celkové velikosti psa a samozřejmě i na tvaru jeho lebky. Vybral si tedy chrtu, jako dolichocefalické plemeno, mezaticefalické německé ovčáky a z brachycefalických psů vybral plemena dvě – větší boxery a menší pekingské palácové psíky. Největší plochy olfaktorického epitelu dosahovali němečtí ovčáci, kteří také vykazovali největší závislost velikosti olfaktorického epitelu na velikosti těla. Jako další se umístili boxeři a chrti, u nich už ale dle Lauruschkuse (1942) žádná závislost velikosti těla a epitelu zjištěna nebyla. Až v případě pekingských palácových psíků, kde dochází k výraznému zkrácení lebky, se vlivem zúžení sliznice relativně k tělu zmenšil i olfaktorický epitel, a to na pouhých 27cm². V téže práci byly

vypočteny plochy olfaktorického epitelu i pro dvě kočky, pro porovnání se zkoumanými psy jsou tyto údaje ve výčtu také:

| | |
|--|--|
| německý ovčák č. 1 . . . 169,46 cm ² | chrt 93,56 cm ² |
| německý ovčák č. 2 95,69 cm ² | pekingský palácový psík č. 1 . . 26,89 cm ² |
| německý ovčák č. 3 . . . 152,24 cm ² | pekingský palácový psík č. 2 . . 30,67 cm ² |
| boxer č. 1 121,22 cm ² | kočka č. 1 37,38 cm ² |
| boxer č. 2 124,97 cm ² | kočka č. 2 32,65 cm ² |

Přesnější poznatky o velikosti olfaktorického epitelu získané modernější technikou přinesli až Craven et al. (2007). Za pomoci magnetické rezonance a matematického modelování zmapovali nosní dutinu křížence labradorského retrívra, jakožto zástupce středně velkého plemena mezaticefalického typu. Došli k výsledku, že ethmoidální oblast nosní dutiny, tedy ta, která nese olfaktorický epitel, má přibližně 210 cm². Vypočítali také oblast nesoucí respiratorní epitel, ta je téměř dvakrát menší, čítá zhruba 120 cm².

Tloušťka olfaktorického epitelu psa činí $72,5 \pm 2,9 \mu\text{m}$, pro porovnání u ovce je to $56,8 \pm 3,1 \mu\text{m}$ (Kavoi et al. 2010).

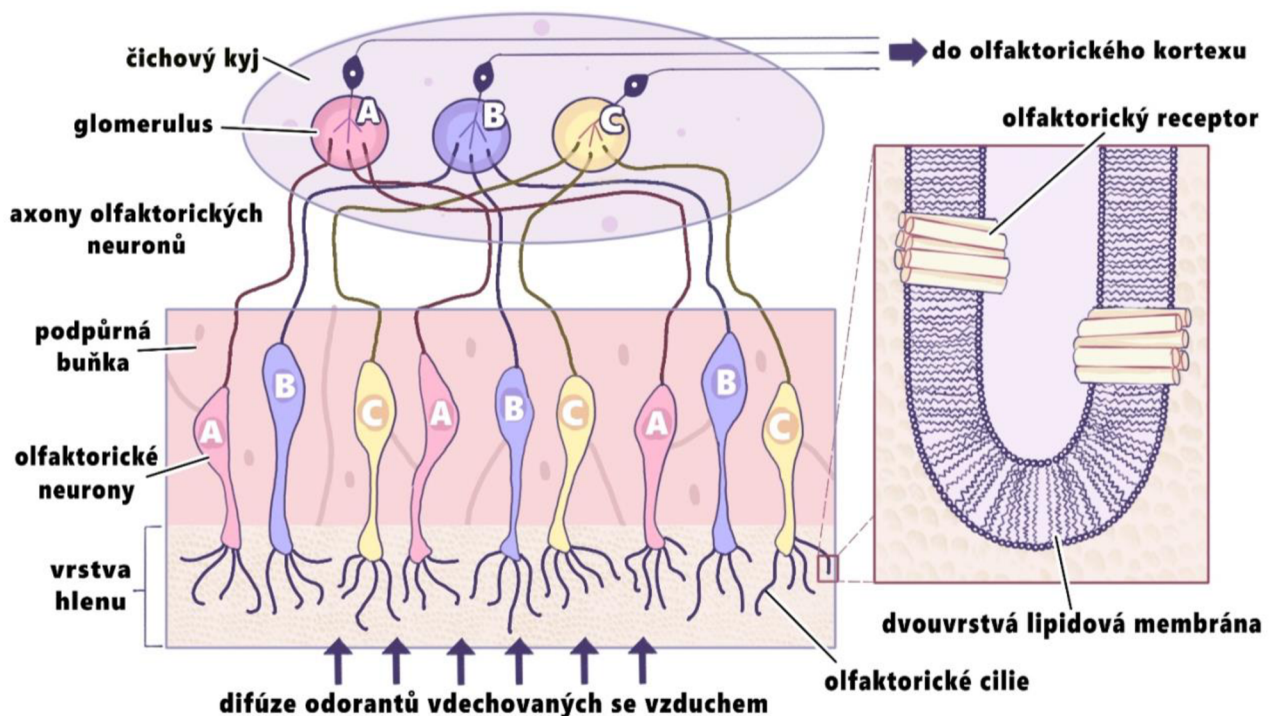
3.2.1.2 Neurony a receptory hlavního olfaktorického systému

Neurony a receptory olfaktorického systému nejsou to samé, jak tvrdí například Uemura (2015) v jeho knize veterinární medicíny. Olfaktorické neurony jsou receptorové buňky, kdežto olfaktorické receptory patří mezi transmembránové proteiny.

Olfaktorické neurony jsou bipolární, mají protáhlý tvar a z každého z nich vychází jeden axon a jeden dendrit. Axony jsou tenké, nemyelizované a vytváří svazky sbíhající se do glomerulů, které se nachází v čichovém kyji (*bulbus olfactorius*) (Buck & Axel 1991; Purves et al. 2004). Dlouhé dendrity jsou zakončené čichovými knoflíky, které jsou zanořené ve vrchní části epitelu. Na povrchu každého čichového knoflíku se nacházejí nepohyblivé čichové vlásky nazývané cilie, které jsou u dospělého psa dlouhé zhruba $2 \mu\text{m}$ (Kavoi et al. 2010). Ty vystupují nad úroveň povrchu olfaktorického epitelu a vytváří v hlenovité sliznici hustou řasinkovitou síť (obrázek 4) (Purves et al. 2004). Počet cilií je variabilní podle druhu zvířete, netopýři jich mají 5-20 (Gerhard 2000), žáby 6 (Menco 1980), psi 19 ± 3 , ovce 7 ± 2 (Kavoi et al. 2010). Savci obecně jich mají v průměru 17 (1980). Na povrchu cilií se nacházejí olfaktorické receptory. Právě cilie jsou tedy počátečním místem transdukce, ke které dochází, když se na receptory zabudované v jejich plazmatické membráně naváže odorant (Firestein 2001). Chybějící cilie (a tím pádem chybějící receptory) mohou zapříčinit anosmii, tedy úplnou ztrátu čichu. Takový případ je ale znám pouze u lidí (Douek et al. 1975).

Jak bylo již zmíněno, olfaktorické neurony mají schopnost neurogeneze (Buck & Axel 1991; Purves et al. 2004; Salazar et al. 2019). Tato schopnost je pro ně klíčová, protože oproti dalším neuronům v organismu mají mnohem kratší životnost. To je dáno tím, že olfaktorické neurony jsou neustále vystavovány vnějšímu prostředí, které pro ně může být často škodlivé, až smrtící. Generují se ze zhruba 4-7 μm velkých kmenových bazálních buněk uložených v olfaktorickém epitelu (Holbrook et al. 1995). U hlodavců obměna neuronů trvá zhruba 6-8 týdnů (Purves et al. 2004).

Na každém neuronu se nachází pouze jeden typ receptorů (Zhang & Firestein 2002). Neurony nesoucí stejné typy receptorů mohou být v olfaktorickém epitelu rozmístěny odděleně. Může se zdát, že rozmístění těchto neuronů je zcela náhodné, ve skutečnosti se ale překrývají a vznikají tak dvě subpopulace – laterální a mediální. Tyto neurony nesoucí stejný typ receptorů se svými axony sbíhají pouze do dvou bilaterálních glomerulů. Platí přitom, že laterální subpopulace se sbíhá do jednoho laterálního glomerulu a mediální subpopulace se sbíhá do jednoho mediálního glomerulu (Vassar et al. 1994; Ressler et al. 1994; Belluscio et al. 2002). Sběh neuronů se stejným typem receptorů do jednoho glomerulu je znázorněn na Obrázku 4. Počet glomerulů v čichovém kyji je závislý na živočišném druhu, pes hyenový jich má zhruba 3500 (Chengetanai et al. 2020), kosman bělovousý mezi 1500 až 1800 (Moriya-Ito et al. 2015), myš kolem 1800 (Royet et al. 1988), potkan zhruba 2400 (Meisami 1990) a drobná sladkovodní rybka dánío pruhované kolem pouhých 80 glomerulů (Baier & Korsching 1994).



Obrázek 4. Schéma savčího olfaktorického systému. Překresleno autorkou podle Zarzo (2007).

Olfaktorické receptory se nachází přímo na neuronech, proto spadají do kategorie primárních sensorických receptorů (Buck & Axel 1991; Salazar et al. 2019). Patří do skupiny receptorů spřažených s G-proteiny (GPCR, z anglického „G-protein-coupled receptors“), což jsou transmembránové proteiny, které sedmkrát prochází dvojitou buněčnou membránou (Obrázek 4) (Buck & Axel 1991). Olfaktorické receptory se rozdělují na dvě třídy (Rouquier & Giorgi 2007; Zarzo 2007; Niimura et al. 2014). Třída I váže ve vodě rozpustné hydrofilní odoranty a poprvé byla identifikována u ryb na začátku devadesátých let minulého století (Ngai et al. 1993). O pět let později bylo zjištěno, že u nadřádu paprskoploutvých ryb kostnatí (*Telostei*), kam patří například karas zlatý, se nacházela opět pouze třída I (Freitag et al. 1998), ovšem v té samé práci byla u žab zjištěna jak třída I, tak třída II olfaktorických receptorů. Třída II váže těžké hydrofóbní odoranty, a protože byla přítomna u obojživelných žab, vše napovídalo tomu, že savci postrádají olfaktorické receptory z třídy I a disponují pouze těmi z třídy II. Velmi brzy se ale přišlo na to, že i savci jako jsou myši (Zhang & Firestein 2002), lidé (Glusman et al. 2001), ptakopysk, vačice nebo pes (Niimura & Nei 2007) mají ve svém repertoáru třídy obě. Podíl třídy I v celkovém počtu olfaktorických receptorů je sice u všech savců menší, ale rozhodně ne zanedbatelný, průměrně činí kolem 15 % (Niimura & Nei 2007).

V roce 1991 Linda Buck a Richard Axel popsali objev velké skupiny genů kódujících tyto olfaktorické receptory (OR genes), za což dostali v roce 2004 Nobelovu cenu. Tyto geny lze dále rozdělit na geny aktivní a na pseudogeny, které nekódují žádné aminokyseliny. Popsat lze ještě třetí skupinu genů, tzv. „truncated“ (zkrácené) geny, které jsou definovány jako částečné neporušené sekvence lokalizované na kontigovém konci (Niimura et al. 2014). Pes má dle Niimura & Nei (2007) dohromady 1100 OR genů a člověk má dle Matsui et al. (2010) OR genů 821. Ač jsou tato čísla podobná, neznamena to, že podobné jsou i čichové schopnosti. Velkou roli hraje podíl pseudogenů z celkového počtu OR genů, který u člověka tvoří více než polovinu, kdežto u psa pouze kolem čtvrtiny (Niimura & Nei 2007). Zkrácené geny se při výpočtu podílu pseudogenů zařazují mezi funkční geny, protože po dokončení sekvence genomů by se zkrácené geny mohly jevit jako geny funkční (Niimura & Nei 2007). Počty OR genů různých zvířat jsou přehledně zpracovány v Tabulce 1. Každý typ receptoru kóduje pouze jeden gen (Ressler et al. 1994; Vassar et al. 1994). V praxi to znamená, že pokud má pes 821 funkčních OR genů, má i 821 funkčních typů receptorů. Žádná studie však nepotvrdila spojitost vyššího počtu typů receptorů s vyšší citlivostí čichu, pouze s lepší schopností rozlišovat mezi jednotlivými odoranty (Wackermannová et al. 2016).

V roce 2006 popsali Liberles a Buck ještě druhou rodinu receptorů v olfaktorickém epitelu, tzv. TAAR receptory (z anglického „trace amine-associate receptor“). Počty genů kódujících TAAR receptory většinou korelují s počtem OR genů, např. delfín má velmi málo

OR genů (26) a žádné TAAR geny, myši, potkani a vačice mají vysoké oba počty genů (15, 17, 22 TAAR genů, v tomto pořadí), naopak primáti mají obou genů méně, lidé mají pouze 6 TAAR genů. U psů tato korelace neplatí, OR genů mají mnoho, ale TAAR geny jen dva. Může to být způsobeno tím, že právě vysoký počet OR genů „vytlačil“ TAAR geny (Eyun et al. 2016).

Tabulka 1. Porovnání počtů OR genů psa a různých savců. Upraveno podle ¹Niimura & Nei (2007); ²Matsui et al. (2010); ³Niimura et al. (2014).

| Druh | Genů celkem | Funkční geny | Pseudogeny | Zkrácené geny* | Podíl pseudogenů (%) |
|------------------------|-------------|--------------|------------|----------------|----------------------|
| Pes ¹ | 1100 | 811 | 278 | 11 | 25,3 |
| Slon ³ | 4267 | 1948 | 2230 | 89 | 52,3 |
| Kůň ³ | 2658 | 1066 | 1569 | 23 | 59 |
| Kráva ³ | 2284 | 1186 | 1057 | 41 | 46,3 |
| Krysa ¹ | 1767 | 1207 | 508 | 52 | 28,7 |
| Vačice ¹ | 1492 | 1188 | 294 | 10 | 19,7 |
| Myš ³ | 1366 | 1130 | 236 | 0 | 17,3 |
| Člověk ² | 821 | 396 | 425 | 0 | 51,8 |
| Orangutan ² | 821 | 296 | 488 | 37 | 59,4 |
| Ptakopysk ¹ | 718 | 265 | 370 | 83 | 51,5 |

*Zkrácené geny se předpokládají za geny funkční.

3.2.1.3 Počty olfaktorických neuronů

Zřejmě prvním vědcem, který se zabýval počtem olfaktorických neuronů v hlavním olfaktorickém epitelu psa, byl Adam Müller (1955). Provedl to tak, že nejprve stanovil plochu samotného epitelu pro jezevčíka, která činila 74,82 cm². Poté s mikroskopickým zobrazením určil hustotu neuronů v epitelu, která byla, a i dnešní době (Lawson et al. 2012) je považována za víceméně konstantní po celé ploše. V závěru práce Müller uvádí průměrnou hustotu jako 37,5 neuronu na 2250 μm². U dalších dvou plemen pokračoval způsobem takovým, že si od Wielanda (1938) a Lauruskuse (1942) propůjčil údaje o velikostech olfaktorických epitelů erdelteriéra a německého ovčáka. Počty neuronů určil následovně:

| | plocha olfaktorického epitelu | počet olfaktorických neuronů |
|---------------|-------------------------------|------------------------------|
| jezevčík | 74,82 cm ² | 124 289 459 |
| foxtériér | 83,5 cm ² | 147 200 000 |
| německý ovčák | 150 cm ² | 224 800 000 |

3.2.1.4 Nejasnosti a citační podvody

S počty olfaktorických neuronů psa se váže i řada citačních nejasností. Autoři studií často chtějí do svých prací zahrnout obecné údaje platné o čichových schopnostech psa. Bohužel přejímají údaje bez ověření, odkud skutečně pocházejí. Veškeré nejasnosti zřejmě začaly s knihou Vituse Bernwarda Dröschera „Magie der Sinne im Tierreich“ z roku 1966. Dröschera zde uvádí, že jezevčík má 125 milionů, foxteriér 147 milionů a německý ovčák 220 milionů čichových buněk (neuronů). Tato čísla souhlasí s Müllerovými (1955) čísly, avšak Dröschera nikoho necituje. Další knihou nevědeckého charakteru je „Scent and the Scenting dog“ vydaná roku 1972 Williamem G. Syrotuckem, která od Dröschera údaje o počtech neuronů přejímá. Syrotucka cituje například Furton et al. (2015). Další renomovaní autoři svých vědeckých studií a knih zřejmě nechtěli do zdrojů uvádět nevědecké knihy, uvedli u počtů neuronů pouze „dle různých zdrojů“, jako například Miklósi (2007) či Uemura (2015). Nebo neuvedli nic, jako je to v případě Lippiho a Heaneyho (2020) a Beebe et al. (2016). Další údaj, který Lippi a Heaney a dále Quignon et al. (2012) neocitovali, byla velikost olfaktorického epitelu. Quignon et al. uvádí, že epitel kokršpaněla má 67 cm², což odpovídá práci Wielanda (1938).

Ani údaje o počtech olfaktorických receptorů nejsou citovány tak, jak by měly. Často lze narazit na tvrzení, že psi jich mají miliardu, dokonce i dvě miliardy (Ramaihgari et al. 2018). Neocitovaný údaj o miliardě receptorů se vyskytuje například v odborně naučné knize Strause a Kloubka „Kriminalistická odorologie“ (2010). Velmi pravděpodobně tyto „miliardové“ údaje pochází od Moultna (1977). V závěru své práce totiž uvádí: „Kalkulace naznačují, že v olfaktorickém epitelu německého ovčáka je více než miliarda receptorů, což je o něco více než stonásobek počtu udávaného pro člověka“.

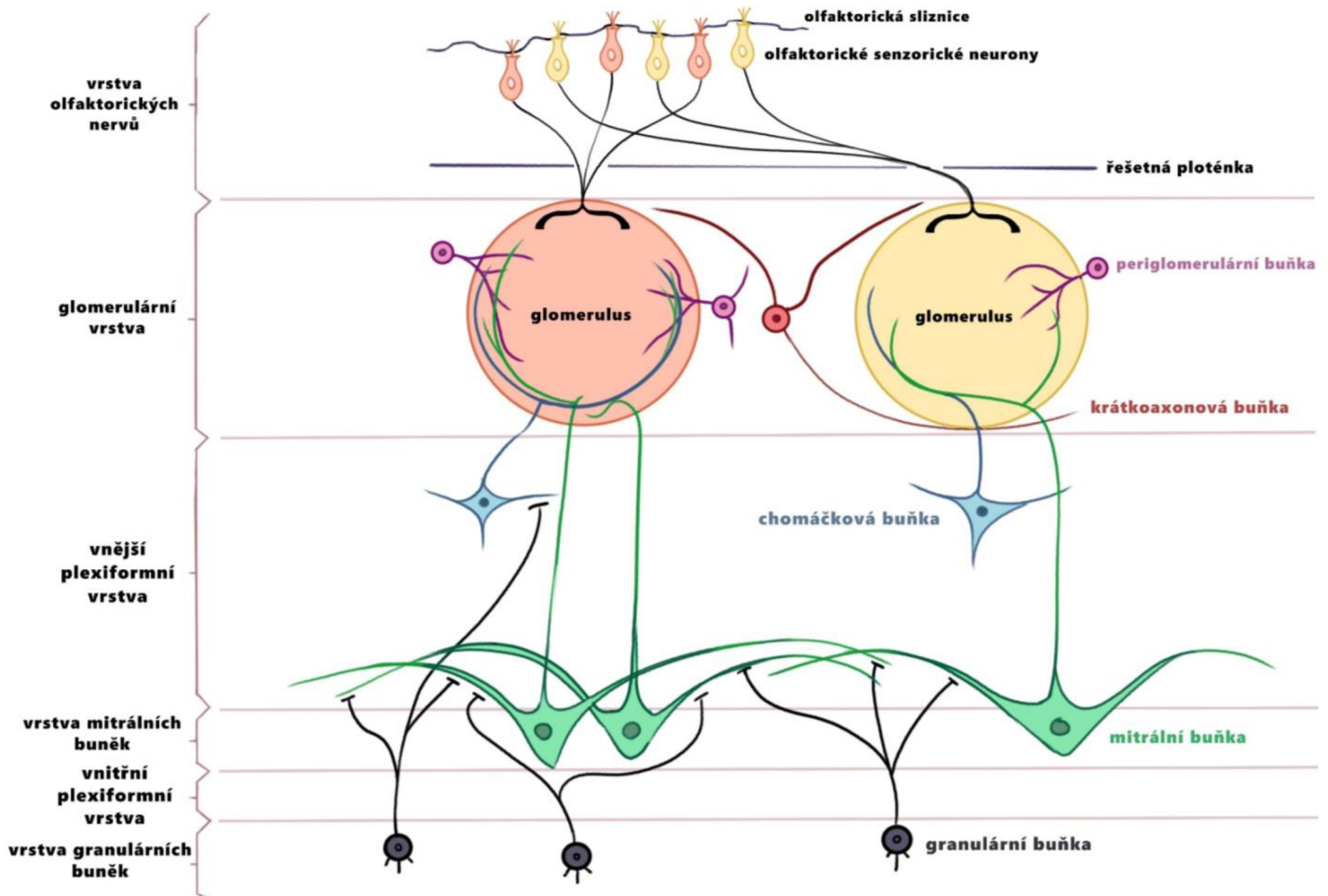
Velmi často jsou chybně udávány i počty cilií. Jak stanovil Kavoi et al. (2010) přímo pro psa, nebo Menco (1980) obecně pro savce, je jich na jednom olfaktorickém neuronu kolem 19. Řada autorů (Uemura 2015; Jenkins et al. 2018; Jendry 2021; Frank et al. 2022) však často bez citací tvrdí, že jich je až stovka.

3.2.1.5 Čichový kyj

Čichový kyj (*bulbus olfactorius*) vejčitého tvaru je součástí čichového mozku (*rhinencephalon*) a tvoří rostrální část čichového laloku (*lobus olfactorius*). Je uložen v čichové jamce (*fossa ethmoidalis*) a přiléhá k řešetné ploténce (*lamina cribrosa*). Nasedá na nožku čichového kyje (*pedunculus olfactorius*), která je dutá, stejně jako celý čichový kyj. Dutý vnitřek se nazývá olfaktorická komora a obsahuje mozkomíšní mok (Najbrt et al. 1980; Evans 2013). Velikost čichového kyje pro psa, kozu a člověka vypočítali Kavoi & Hassanali (2011) následovně:

| | | | |
|------------------|------------------------------|-----------|--|
| pes | $0.18 \pm 0.02 \text{ cm}^3$ | | což odpovídá 0,31 % z celkového objemu mozku |
| koza | $0.17 \pm 0.01 \text{ cm}^3$ | | což odpovídá 0,18 % z celkového objemu mozku |
| člověk | $0.06 \pm 0.01 \text{ cm}^3$ | | což odpovídá 0,01 % z celkového objemu mozku |

Funkce čichového kyje spočívá ve sběru informací z olfaktorických neuronů a jejich předávání dále do vyšších center v mozku, zejména do piriformního kortexu (Purves et al. 2004). Toho je dosaženo pomocí různých buněk rozmístěných v různých vrstvách (Obrázek 5). V první vrstvě se nachází nemyelizované axony olfaktorických neuronů, které se v druhé glomerulární vrstvě sbíhají do glomerulů. Glomeruly jsou zde inervovány periglomerulárními buňkami a jsou propojeny s dendrity mitrálních buněk. Dále jsou zde viditelné krátkoaxonové buňky. Ve třetí vrstvě, která se nazývá vnější plexiformí vrstva, se nachází dendrity granulárních buněk a chomáčkovité buňky. Čtvrtou vrstvu tvoří velké mitrální buňky, jejich kuželovitá těla jsou vyrovnána v řadě. Pod nimi je vnitřní plexiformní vrstva, která je tenká a pouze jí prochází granulární buňky. Jejich těla však tvoří samostatnou vrstvu. Poslední vrstvou je vrstva bílé hmoty, která je tvořena pouze axony (Choi et al. 2010; Evans 2013).



Obrázek 5. Schematické zobrazení olfaktorické dráhy čichového kyje. Překresleno autorkou podle Nagayama et al. (2014).

3.2.2 Vomeronasální systém

Úkolem přídatného olfaktorického systému je zachycení feromonů v okolí. Ty významně ovlivňují reprodukční chování, napomáhají s volbou vhodného partnera a pro samce přináší například zjištění, v jaké fázi pohlavního cyklu se samice nachází (Firestein 2001). S tímto je spojen jev, který se nazývá flémování. Je typický pro kopytnatce, ale i pro kočkovité šelmy (Weeks et al. 2002). Spočívá v ohrnutí horního pysku nahoru tak, že se samci obnaží horní zuby. Zvíře zároveň vdechuje vzduch ústy společně s uzavřenými nozdrami po dobu několika sekund (Keverne 1999). Důvodem, proč toto dělají, je lepší umožnění přístupu feromonů do vomeronasálního orgánu (Keverne 1999, Weeks et al. 2002). Po vdechnutí vzduchu smíšeného s feromony se vytváří ve vomeronasálním orgánu hlen. Ve stěnách orgánu dochází k vazokonstrikci cév a následnému zvětšení lumenu uvnitř orgánu. Hlen skládající se především z hydrofobních molekul se mísí se složkami feromonů, které se váží na proteiny vázající feromony (PBP, z anglického „pheromone-binding proteins“). Tyto proteiny pak stimulují receptory umístěné na membráně senzoričkových buněk. Po zpracování

vjemů se vomeronasální orgán opět pročišťuje. Dojde k vazodilataci cév, čímž se zmenší průměr lumenu orgánu – tímto dochází k vypuzení vzniklého hleny obsahující složky feromonů a PBP. U šelem není tento hlen viditelný, na rozdíl od hřebců, kterým hlen může vytékat z nozder (Pageat & Gaultier 2003). Z psovitých bylo flémování dle Ewera (1973) zpozorováno jen u kojota (*Canis latrans*), šakala pruhovaného (*Canis adustus*) a psa pralesního (*Speothos venaticus*). U psa se dá zpozorovat obdobné chování, kdy během analyzování trusu, moči nebo proestrální krve pes při zrychleném dýchání pozvedne horní ret a jazykem přejíždí po řezákovém kanále, který spojuje vomeronasální orgán s ústní dutinou. Nejedná se však o opravdové flémování (Pageat & Gaultier 2003). Vomeronasální systém se podílí i na agresivitě jedince, kontaktu matky s potomkem skrze sání a v neposlední řadě i na teritorialitě (Firestein 2001).

3.2.2.1 Vomeronasální orgán

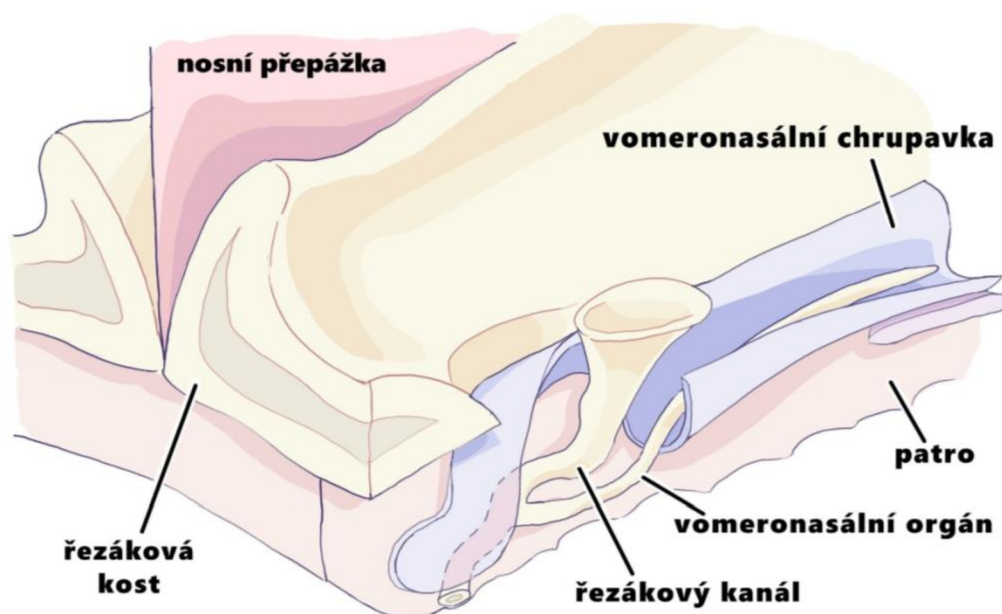
Vomeronasální systém je tvořen vomeronasálním orgánem (*organum vomeronasale*), též známým jako Jacobsonův orgán (Obrázek 6). Je to tubulární párový orgán, který leží v přední části nosní dutiny, po obou stranách nosní přepážky v její spodní části (Salazar et al. 2012; Evans 2013, Yilmaz 2008). Je přítomen u obojživelníků, plazů (u hadů je dle Takamiho (2002) vyvinut nejdokonaleji) a většiny savců. Dříve se mělo za to, že chybí u primátů a ptáků (Stoddart 1980), dnešní studie ale dokazují, že například lemuři jím disponují (Smith et al. 2015). U člověka se obecně uvádí, že vomeronasální orgán sice lze nalézt v embryonálním stádiu, ale u dospělců je zakrnělý a nefunkční (Berliner et al. 1996). U psů byl na počátku zkoumání považován za redukovaný a neobsahující žádné senzory (Barone et al. 1966). Později byl přirovnán k vomeronasálnímu orgánu morčete a králíka (Ciges et al. 1977). Dnešní studie však prokázaly, že je vysoce vyvinutý (Adams & Wiekamp 1984, Yilmaz 2008).

Tento orgán se podílí především na reprodukčním a sociálním chování, a to skrze detekování feromonů (Adams & Wiekamp 1983, Wysocki & Lepri 1991, Keverne 1999, Yilmaz 2008). Pravděpodobně se podílí i na vnímání chuti (Halpern et al. 2005). Několik studií prokázalo, že po odstranění vomeronasálního orgánu došlo ke ztrátě sexuálního a mateřského chování (Booth & Katz 2000, Wysocki & Lepri 1991). U koček (Asproni et al. 2016) a prasat (Asproni et al. 2018) se zánětem vomeronasálního orgánu došlo také k agresivě v rámci svého druhu i k druhům ostatním, úměrně k míře zánětu.

Anatomie vomeronasálního orgánu byla popsána u psa již ke konci 19. století Kleinem (1882), nebo o půl století později Ramserem (1935), který ho popsal jako zakrnělý. Studie vydané později (Adams & Wiekamp 1984, Yilmaz 2008) však dokazují, že tento orgán je u psů vyvinutý velmi dobře. Jednou z nich je například Yilmazova (2008) studie, kde byl tento orgán podrobněji popsán na šesti labradorských retrievrech. Popsal ho jako tubulární útvar, který je

uzavřený, slepě končí kaudálně a otevírající se kraniálně do řezákového kanálu spojujícího nosní a ústní dutinu. Obklopuje ho hyalinní vomeronasální chrupavka, mající tvar písmene „J“. Spojení má s kostí řezákovou, radličnou a s horní čelistí. Je dlouhý $25,36 \pm 1,89$ mm, na kraniálním konci má průměr $1,92 \pm 0,27$, uprostřed $2,36 \pm 0,23$ mm, na kaudálním konci $2,13 \pm 0,43$ mm. To odpovídá délce od třetích řezáků po druhé třenové zuby, po obou stranách v horní čelisti. Na transverzálním řezu připomíná na výšku postavený půlměsíc.

Vomeronasální orgán obsahuje dva typy epitelů, sensorický a nesenzorický (Adams & Wiekamp 1984; Keverne 1999; Takigami et al. 2004; Yilmaz 2008; Salazar et al. 2012). Nesenzorický epitel je víceřadý cylindrický, obsahuje buňky bazální, pohárkové, řasinkové a kartáčové. Řasinkové buňky jsou dlouhé a každá z nich nese mnoho cilií (řasinek). Na povrchu kartáčových buněk se nachází mikroklky. Nesenzorický epitel se podobá respiratornímu epitelu a na sliznici je uložen laterálně (Adams & Wiekamp 1984). Sensorický epitel je víceřadý cylindrický a obsahuje receptorové neurony, buňky bazální a buňky podpůrné. Tloušťka sensorického epitelu po narození roste, ale kolem dvou měsíců věku růst ustává a tloušťka se nemění. (Keverne 1999).



Obrázek 6. Vomeronasální orgán. Překresleno autorkou podle Evans (2013).

3.2.2.2 Neurony a receptory vomeronasálního systému

Neurony vomeronasálního systému jsou podobné těm olfaktorickým. Jsou bipolární, mají dlouhé dendrity a axony a obnovují se. Konec dendritu se také rozšiřuje do knoflíku, ale receptory se nenachází na ciliích, nýbrž na mikroklcích (Døving & Trotier 1998). Axony neuronů se slučují dohromady a vytváří vomeronasální nervy, které vstupují do přídatného čichového kyje (Keverne 1999). Platí, že tyto neurony jsou izolovány od normálně

vdechovaného vzduchu, který prochází nosní dutinou. Aby tedy došlo jejich k aktivaci, musí dojít k určité stimulaci, vzrušení (Keverne 1999).

Protože vomeronasální orgán je spojován s detekcí feromonů, někdy se receptory vomeronasálního systému označují jako feromonové receptory (Dulac 1997). Pojem „feromon“ zavedli po polovině dvacátého století Karlson & Lüscher (1959). Jméno odvodili z řeckého „*pherein*“ čili přenášet a „*hormōn*“ čili stimulovat. Toto pojmenování bylo vytvořeno k popsání biologicky aktivních chemikálií u hmyzu, které vyvolávaly u opačného pohlaví specifické behaviorální reakce. Dnes jsou feromony chápány jako stimulující netěkavé substance, které pro detekci vyžadují přímý kontakt s k tomu určenými sensorickými buňkami. Jsou produkovány sekrečními žlázami a nacházejí se v tělesných tekutinách jako je například moč, pot a sliny (Matsunami & Amrein 2003, Rouquier & Giorgi 2007). Dalšími zdroji feromonů jsou žlázy perianální a periorální (Pageat & Gaultier 2003).

Stejně jako olfaktorické receptory patří do skupiny receptorů spřažených s G-proteiny (GPCR) (Dulac & Axel 1995). U savců rozlišujeme dvě rodiny receptorů – V1R a V2R. V1R receptory se nachází v apikální vrstvě sensorického epitelu vomeronasálního orgánu, kde se nachází i $G_{\alpha_{i2}}$ proteiny. V2R receptory je lokalizována společně s G_{α_0} proteiny v bazální vrstvě sensorického epitelu. Má se tedy za to, že V2R receptory jsou exprimovány v neuronech s $G_{\alpha_{i2}}$ proteiny a V2R receptory v neuronech s G_{α_0} proteiny (Ryba & Tirindelli 1997; Dulac & Herrada 1997; Takigami et al. 2004; Barrios et al. 2014). U psů však G_{α_0} proteiny identifikovány nebyly (Takigami et al. 2004, Salazar et al. 2012), což vysvětluje, že nemají žádné funkční geny kódující V2R receptory, pouze 9 pseudogenů. Podobně jsou na tom i krávy a primáti včetně člověka, ve svém repertoáru mají pouze pseudogeny (Young & Trask 2007). Funkčních V1R genů mají psi pouze 8, pseudogenů 54 (Young et al. 2005). Pro kontrast, myši, potkani a vačice mají mnohem vyšší počty obou typů VR genů – například potkan má 106 funkčních V1R genů (Young et al. 2005) a 79 funkčních V2R genů (Young & Trask 2007). Mohlo by to znamenat, že psi ztratili tyto geny vlivem domestikace a dochází tedy k involučnímu procesu (Young et al. 2005; Barrios et al. 2014).

3.2.2.3 Přídavný čichový kyj

Přídavný čichový kyj (*bulbus olfactorius accessorius*) je malý vejčitý útvar, který je zakotven mezi čichovým kyjem a nožkou čichového kyje. Stejně jako čichový kyj je tvořen několika vrstvami, ale je obtížnější odlišit je od sebe. Spolehlivě lze určit pouze vrstvu s axony vomeronasálních neuronů a glomerulární vrstvu. Rozpoznat lze ještě hranice třetí vrstvy, ale je sporné, zdali je to vrstva s mitrálními nebo s chomáčkovitými buňkami (Mahdy et al. 2019). Nelze jasně rozeznat vrstvu granulárních buněk a ani jednu plexiformní vrstvu (Salazar et al. 2012).

Tabulka 2. Souhrn údajů popisujících olfaktorické ústrojí psa

| | |
|--|--|
| tloušťka olfaktorického epitelu | 72,5 ± 2,9 μm (Kavoi et al. 2010) |
| velikost olfaktorického epitelu | 9,76 cm ² (Dieulafé 1906) 31,5 cm ² (německý ovčák; Precioso 1927) 67,49 cm ² (kokršpaněl; Wieland 1938) 152,24 cm ² (německý ovčák; Lauruschkus 1942) 210 cm ² (kříženec labradorského retrívra; Craven et al. 2007) |
| průměrná hustota neuronů v hlavním olfaktorickém epitelu | 37,5 neuronu na 2250 μm ² (Müller 1955) |
| počet olfaktorických neuronů | 225 milionů (zaokrouhleno; německý ovčák; Müller 1955)* |
| počet cilií na knoflíku | 19 ± 3 (Kavoi et al. 2010) |
| celkový počet OR genů | 1100 (Niimura & Nei 2007) |
| počet funkčních OR genů | 811 (Niimura & Nei 2007) |
| počet pseudogenů | 278 (Niimura & Nei 2007) |
| počet zkrácených genů | 11 (Niimura & Nei 2007) |
| podíl pseudogenů z celkového počtu OR genů | 25,3 % (Niimura & Nei 2007) |
| velikost olfaktorického kyje | 0.18 ± 0.02 cm ³ (Kavoi & Hassanali 2011) |
| délka vomeronasálního orgánu | 3 cm (Klein 1882) 25,36 ± 1,89 mm (Yilmaz 2008) |
| počet V1R genů | 8 (Young et al. 2005) |
| počet V2R genů | 0 (Young & Trask 2007) |

*Müller tuto hodnotu pouze odhadl vynásobením průměrné hustoty neuronů a plochy olfaktorického epitelu

4 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo shromáždění a ucelení volně dostupných zdrojů o anatomii olfaktorického ústrojí psa. Psi k olfakci nevyužívají pouze hlavní olfaktorický systém skládající se z olfaktorického epitelu s neurony a receptory, vnímající zejména odoranty, ale i vomeronasální systém, který vnímá primárně feromony. Nejdůležitější údaje popisující oba tyto systémy jsou shrnuty v Tabulce 2, kde je přihlédnuto i na vývoj jejich zkoumání od počátků až do současné doby. Práce je také doplněna o vlastní obrázky tam, kde to bylo možné. V původní verzi je zachován pouze jeden (Obrázek 2), a to z důvodu zachování co nejpřesnějších detailů.

Psi jsou pro svůj čich neustále využíváni, a ač existují stovky studií, čeho všeho jsou schopni, informovanost o olfaktorickém ústrojí psa má stále své mezery. Těchto nedostatků si lze povšimnout například v podkapitole „Počty olfaktorických neuronů“, kde zahrnují pouze jedinou studii, a to téměř sedmdesát let starou. Údaje v této studii jsou navíc pouze odhadnuté vynásobením průměrné hustoty olfaktorických neuronů a plochy olfaktorických epitelů, které jsou převzaté z jiné studie. Vzhledem k tomu, že tyto odhadnuté údaje jsou často přejímány dalšími autory, je žádoucí, aby byly znovu a důkladně přeměřeny za pomoci modernějších technologií. Novější studii zaměřující se na počty olfaktorických neuronů se mi bohužel nepodařilo nalézt. Pokud nějaká existuje, není dostatečně známá či volně přístupná.

Tato bakalářská práce dále v podkapitole „Nejasnosti a citační podvody“ poukazuje na mnohdy nesprávně citované údaje týkajících se olfaktorického ústrojí psa, ať jde o výše zmíněné olfaktorické neurony, receptory či samotnou plochu olfaktorického epitelu. Jedná se o informace, které jsou nejčastěji přejímány z poloviny minulého století, avšak původní zdroje jsou uváděny jen velmi zřídka. V některých případech je i možné uvést novější poznatky, jako je tomu například v případě plochy olfaktorického epitelu. V dnešní době už totiž existuje solidní studie Cravena et al., která tuto plochu pro středně velkého psa stanovuje na 210 cm², ovšem spousta renomovaných vědců dodnes přejímá zažité údaje staré přes osm desítek let.

5 Seznam literatury

Adams DR, Wiekamp MD. 1984. The canine vomeronasal organ. *Journal of Anatomy* **138**:771-788.

Asproni P, Cozzi A, Verin R, Lafont-Lecuelle C, Bienboire-Frosini C, Poli A, Pageat P. 2016. Pathology and behaviour in feline medicine: Investigating the link between vomeronasalitis and aggression. *The Journal of Feline Medicine and Surgery* **18**:997–1002.

Asproni P, Mechin V, Cozzi A, Chabaud C, Lafont-Lecuelle C, Mainau E, Nagnan-Le Meillour P, Pageat P, Bienboire-Frosini C. 2018. How inflammation interferes with vomeronasal chemoreception in pigs: an immunohistochemical study. Page 40 in Annual Meeting of the Association-for-Chemoreception-Sciences, Bonita Springs (Florida), USA.

Bae HB, Pak D, Lee S. 2021. Dog Nose-Print Identification Using Deep Neural Networks. *IEEE Access* **9**:49141-49153.

Baier H, Korsching S. 1994. Olfactory glomeruli in the zebrafish form an invariant pattern and are identifiable across animals. *The Journal of neuroscience: The official journal of the Society for Neuroscience* **14**:219-230.

Barone MMR, Lombard M, Morand M. 1966. Organe de Jacobson, nerf vomeronasal et nerf terminal di chien. *Bulletin de la Société des sciences vétérinaires et de médecine comparée de Lyon* **68**:257-270.

Barrios AW, Sánchez-Quinteiro P, Salazar I. 2014. Dog and mouse: toward a balanced view of the mammalian olfactory system. *Frontiers in Neuroanatomy* **25**:106.

Beebe SC, Howell TJ, Bennett PC. 2016. Using Scent Detection Dogs in Conservation Settings: A Review of Scientific Literature Regarding Their Selection. *Frontiers in veterinary science* **3**:96.

Belluscio L, Lodovichi C, Feinstein P, Mombaerts P, Katz LC. 2002. Odorant receptors instruct functional circuitry in the mouse olfactory bulb. *Nature* **419**:296-300.

Berliner DL, Monti-Bloch L, Jennings-White C, Diaz-Sanchez V. 1996. The functionality of the human vomeronasal organ (VNO): Evidence for steroid receptors. *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* **58**:259-265.

Bijland LR, Bomers MK, Smulders YM. 2013. Smelling the diagnosis: a review on the use of scent in diagnosing disease. *The Netherlands Journal of Medicine* **71**:300-307.

- Bird DJ, Murphy WJ, Fox-Rosales L, Hamid I, Eagle RA, Van Valkenburgh B. 2018. Olfaction written in bone: Cribriform plate size parallels olfactory receptor gene repertoires in Mammalia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **285**:1-9.
- Bird DJ, Amirkhanian A, Pang B, Van Valkenburgh B. 2014. Quantifying the cribriform plate: Influences of allometry, function, and phylogeny in Carnivora. *Anatomical Record* **297**:2080-2092.
- Bird DJ, Jacquemetton C, Buelow SA, Evans AW, Van Valkenburgh B. 2021. Domesticating olfaction: Dog breeds, including scent hounds, have reduced cribriform plate morphology relative to wolves. *Anatomical Record* **304**:139-153.
- Blatt CM, Taylor CR, Habal MB. 1972. Thermal panting in dogs: the lateral nasal gland, a source of water for evaporate cooling. *Science* **177**:804-805.
- Booth KK, Katz LS. 2000. Role of the vomeronasal organ in neonatal offspring recognition in sheep. *Biology of Reproduction* **63**:953–958.
- Breer H, Hoppe R, Kaluza J, Levai O, Strotmann J. 2005. Olfactory subsystems in mammals: Specific roles in recognizing chemical signals? *Chemical Senses* **30**:144-145.
- Brown SW, Strong V. 2001. The use of seizure-alert dogs. *Seizure* **10**:39-41.
- Browne C, Stafford K, Fordham R. 2006. The use of scent-detection dogs. *Irish veterinary journal* **59**:97-102.
- Buck L, Axel R. 1991. A novel multigene family may encode odorant receptors: a molecular basis for odor recognition. *Cell* **65**:175–187.
- Chengetanai S, Bhagwandin A, Bertelsen MF, Hård T, Hof PR, Spocter MA, Manger PR. 2020. The brain of the African wild dog. II. The olfactory system. *Journal of Comparative Neurology* **528**:3285-3304.
- Choi JH, Lee CH, Yoo KY, Hwang IK, Lee IS, Lee YL, Shin HC, Won MH. 2010. Age-related Changes in Calbindin-D28k, Parvalbumin, and Calretinin Immunoreactivity in the Dog Main Olfactory Bulb. *Cellular and molecular neurobiology* **30**:1-12.
- Ciges M, Labella T, Gayoso M, Sanchez G. 1977. Ultrastructure of organ of Jacobson and comparative study with olfactory mucosa. *Acta otolaryngologica* **83**:47-58.

- Craven BA, Neuberger T, Paterson EG, Webb AG, Josephson EM, Morrison EE, Settles GS. 2007. Reconstruction and morphometric analysis of the nasal airway of the dog (*Canis familiaris*) and implications regarding olfactory airflow. *Anatomical record (Hoboken)* **290**:1325–1340.
- Craven BA, Paterson EG, Settles GS. 2010. The fluid dynamics of canine olfaction: unique nasal airflow patterns as an explanation of macrosmia. *Journal of the Royal Society, Interface* **7**:933–943.
- Dieulafé L. 1906. Morphology and embryology of the nasal fossae of vertebrates. *Annals of Otology, Rhinology, and Laryngology* **15**:267-349.
- Döring D, Bartels A, Erhard MH. 2020. The importance of the tactile hairs in domestic dogs and the problem of trimming these from an animal welfare perspective. *Tierarztl Prax Ausg Kleintiere Heimtiere* **48**:186-195.
- Douek E, Bannister LH, Dodson HC. 1975. Recent advances in the pathology of olfaction. *Proceedings of the Royal Society of Medicine* **68**:467-470.
- Døving KB, Trotier D. 1998. Structure and function of the vomeronasal organ. *The Journal of experimental biology* **201**:2913–2925.
- Dröscher VB. 1966. *Magie der Sinne im Tierreich*. List Verlag, München.
- Dulac C. 1997. Molecular biology of pheromone perception in mammals. *Seminars in cell & developmental biology* **8**:197–205.
- Dulac C, Axel R. 1995. A novel family of genes encoding putative pheromone receptors in mammals. *Cell* **83**:195–206.
- Dulac C, Herrada G. 1997. A novel family of putative pheromone receptors in mammals with a topographically organized and sexually dimorphic distribution. *Cell* **90**:763-773.
- Eyun S, Moriyama H, Hoffmann FG, Moriyama EN. 2016. Molecular Evolution and Functional Divergence of Trace Amine–Associated Receptors. *Public Library of Science One* **11**:e0151023
- Evans H. 2013. *Miller’s Anatomy of the Dog*, 4th Edition. Elsevier Saunders, St. Louis.
- Ewer RF. 1973. *The Carnivores*. Cornell University Press, New York.

Frank KJ, Holness HK, Furton KG, DeGreeff LE. 2022. Explosives detection by dogs. Pages 47-75 in Avi Kagan, Jimmie C. Oxley, editors. Counterterrorist Detection Techniques of Explosives (Second Edition).

Firestein S. 2001. How the olfactory system makes sense of scents. *Nature* **413**:211-218.

Freedman AH, Lohmueller KE, Wayne RK. 2016. Evolutionary history, selective sweeps, and deleterious variation in the dog. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **47**:73-96.

Freitag J, Ludwig G, Andreini I, Rossler P, Breer H. 1998. Olfactory receptors in aquatic and terrestrial vertebrates. *Journal of comparative physiology. A, Sensory, neural, and behavioral physiology* **183**:635–650

Furton KG, Myers LJ. 2001. The scientific foundation and efficacy of the use of canines as chemical detectors for explosives. *Talanta* **54**:487–500.

Furton KG, Caraballo NI, Cerreta MM, Holness HK. 2015. Advances in the use of odour as forensic evidence through optimizing and standardizing instruments and canines. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **370**:20140262.

Galibert F, Azzouzi N, Quignon P, Chaudieu G. 2016. The genetics of canine olfaction. *Journal of Veterinary Behavior* **16**:86-93.

Gerhard N. 2000. *Biology of bats*. Oxford University Press, Oxford.

Glusman G, Yanai I, Rubin I, Lancet D. 2001. The complete human olfactory subgenome. *Genome research* **11**:685–702.

Hall NJ, Glenn K, Smith DW, Wynne CDL. 2015. Performance of pugs, german shepherds, and greyhounds (*Canis lupus familiaris*) on an odor-discrimination task. *Journal of Comparative Psychology* **129**:237–246.

Halpern M, Daniels Y, Zuri I. 2005. The role of the vomeronasal system in food preferences of the gray short-tailed opossum, *Monodelphis domestica*. *Nutrition & metabolism* **2**:6.

Hardin DS, Anderson W, Cattet J. 2015. Dogs Can Be Successfully Trained to Alert to Hypoglycemia Samples from Patients with Type 1 Diabetes. *Diabetes therapy: research, treatment and education of diabetes and related disorders* **6**:509–517.

Hohenbrink P, Dempewolf S, Zimmermann E, Mundy NI, Radespiel U. 2014. Functional promiscuity in a mammalian chemosensory system: extensive expression of vomeronasal receptors in the main olfactory epithelium of mouse lemurs. *Frontiers in Neuroanatomy* **8**:102.

Holbrook EH, Szumowski KE, Schwob JE. 1995. An immunochemical, ultrastructural, and developmental characterization of the horizontal basal cells of rat olfactory epithelium. *The Journal of comparative neurology* **363**:129–146.

Jendryn P, Schulz C, Twele F, Meller S, von Köckritz-Blickwede M, Osterhaus A, Ebberts J, Pilchová V, Pink I, Welte T, Manns MP, Fathi A, Ernst C, Addo MM, Schalke E, Volk HA. 2020. Scent dog identification of samples from COVID-19 patients – a pilot study. *BMC infectious diseases* **20**:536.

Jendryn P, Twele F, Meller S, Osterhaus A, Schalke E, Volk HA. 2021. Canine olfactory detection and its relevance to medical detection. *BMC infectious diseases* **21**:838.

Jenkins EK, DeChant MT, Perry EB. 2018. When the Nose Doesn't Know: Canine Olfactory Function Associated With Health, Management, and Potential Links to Microbiota. *Frontiers in veterinary science* **5**:56.

Kavoi B, Hassanali J. 2011. Comparative Morphometry of the Olfactory Bulb, Tract and Stria in the Human, Dog and Goat. *International Journal of Morphology* **29**:939-946.

Kavoi B, Makanya A, Hassanali J, Carlsson HE, Kiama S. 2010. Comparative functional structure of the olfactory mucosa in the domestic dog and sheep. *Annals of Anatomy – Anatomischer Anzeiger* **192**:329-337.

Klein E. 1882. The organ of Jacobson in the dog. *Quarterly Journal of Microscopical Science* **22**:299-310 (Cited in Moulton 1967).

Kokocińska-Kusiak A, Woszczyło M, Zybała M, Maciocha J, Barłowska K, Dzięcioł M. 2021. Canine Olfaction: Physiology, Behavior, and Possibilities for Practical Applications. *Animals: an open access journal from MDPI* **11**:2463.

König HE, Liebich HG. 2009. *Veterinary anatomy of domestic mammals: Textbook and colour Atlas, 4th Edition*. Schattauer Verlag, Stuttgart.

Kurz ME, Billard M, Rettig M, Augustiniak J, Lange J, Larsen M, Warrick R, Mohns T, Bora R, Broadus K. 1994. Evaluation of canines for accelerant detection at fire scenes. *Journal of forensic sciences* **39**:1528–1536.

Lauruschkus G. 1942. Über Riechfeldgröße und Riechfeldkoeffizient bei einigen Hunderassen und der Katze. Schweizer Archiv für Tierheilkunde **77**:473-497.

Lawson MJ, Craven BA, Paterson EG, Settles GS. 2012. A Computational Study of Odorant Transport and Deposition in the Canine Nasal Cavity: Implications for Olfaction. Chemical Senses **37**:553–566.

Lippi G, Heaney LM. 2020. The "olfactory fingerprint": can diagnostics be improved by combining canine and digital noses? Clinical chemistry and laboratory medicine **58**:958–967.

Liu CY, Fraser SE, Koos DS. 2009. Grueneberg ganglion olfactory subsystem employs a cGMP signaling pathway. The Journal of comparative neurology **516**:36–48.

Mahdy E, El Behery EI, Mohamed S. 2019. Comparative morpho-histological analysis on the vomeronasal organ and the accessory olfactory bulb in Balady dogs (*Canis familiaris*) and New Zealand rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Journal of advanced veterinary and animal research **6**:506–515.

Matsui A, Go Y, Niimura Y. 2010. Degeneration of Olfactory Receptor Gene Repertoires in Primates: No Direct Link to Full Trichromatic Vision. Molecular Biology and Evolution **27**:1192–1200.

Matsunami H, Amrein H. 2003. Taste and pheromone perception in mammals and flies. Genome Biology **4**:220.

McCulloch M, Jezierski T, Broffman M, Hubbard A, Turner K, Janecki T. 2006. Diagnostic accuracy of canine scent detection in early and late stage lung and breast cancers. Integrative Cancer Therapies **5**:30-39.

Meisami E. 1990. A new morphometric method to estimate the total number of glomeruli in the olfactory bulb. Chemical Senses **15**:407–418.

Menco B. 1980. Qualitative and quantitative freeze-fracture studies on olfactory and nasal respiratory structures of frog, ox, rat, and dog. Cell and Tissue Research **207**:183-209.

Miklósi Á. 2007. Dog Behaviour, Evolution, and Cognition. Oxford University Press, United Kingdom.

Millery J, Briand L, Bézirard V, Blon F, Fenech C, Richard-Parpaillon L, Quenedey B, Pernollet JC, Gascuel J. 2005. Specific expression of olfactory binding protein in the aerial olfactory cavity of adult and developing *Xenopus*. The European journal of neuroscience **22**:1389–1399.

- Morey D. 1994. The Early Evolution of the Domestic Dog. *American Scientist* **82**:336-347.
- Moriya-Ito K, Tanaka I, Umitsu Y, Ichikawa M, Tokuno H. 2015. The olfactory bulb and the number of its glomeruli in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Neuroscience research* **93**:158–163.
- Moulton DG. 1967. Olfaction in mammals. *American zoologist* **7**:421–429.
- Moulton DG. 1977. Minimum Odorant Concentrations Detectable by the Dog and Their Implications for Olfactory Receptor Sensitivity. Pages 455-464 in Müller-Schwarze M, Mozell MM, editors. *Chemical Signals in Vertebrates*. Plenum Press, New York and London.
- Müller A. 1955. Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. *Zeitschrift für Zellforschung* **41**:335–350.
- Najbrt R, Červený Č, Kaman J, Mikyska E, Štarha O, Štěrbá O. 1980. *Veterinární anatomie 1*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- Nagayama S, Homma R, Imamura F. 2014. Neuronal organization of olfactory bulb circuits. *Frontiers in neural circuits* **8**:98.
- Ngai J, Dowling MM, Buck L, Axel R, Chess A. 1993. The family of genes encoding odorant receptors in the channel catfish. *Cell* **72**:657–66.
- Niimura Y, Nei M. 2007. Extensive gains and losses of olfactory receptor genes in mammalian evolution. *Public Library of Science* **8**:708.
- Niimura Y, Matsui A, Touhara K. 2014. Extreme expansion of the olfactory receptor gene repertoire in African elephants and evolutionary dynamics of orthologous gene groups in 13 placental mammals. *Genome research* **24**:1485–1496.
- Nowack C, Jordan S, Wittmer C. 2013. The recessus olfactorius: A cryptic olfactory organ of anuran amphibians. Pages 37-48 in East M, Dehnhard M, editors. *Chemical Signals in Vertebrates 12*. Springer, New York.
- Ovodov ND, Crockford SJ, Kuzmin YV, Higham TF, Hodgins GW, van der Plicht J. 2011. A 33,000-year-old incipient dog from the Altai Mountains of Siberia: evidence of the earliest domestication disrupted by the Last Glacial Maximum. *Public Library of Science One* **6**:e22821.

- Pageat P, Gaultier E. 2003. Current research in canine and feline pheromones. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice* **33**:187-211.
- Phelan J, Webes S. 2003. Chemical Sensing for Buried Landmines: Fundamental Processes Influencing Trace Chemical Detection. Pages 209-286 in: McLea IG, editor. *Mine Detection Dogs: Training Operations and Odour Detection*. Geneva International Centre for Humanitarian Demining (GICHD), Geneva, Switzerland.
- Precioso. 1927. Regio olfaetoria. *Nuovo Ercolani* 32 (Cited in Müller 1955).
- Preston RR, Wilson TE. 2012. *Physiology*. Lippincott Williams & Wilkins, Pennsylvania, USA.
- Purves D, Augustine GJ, Fitzpatrick D, Katz LC, LaMantia AS, McNamara J, Williams SM. 2004. *Neuroscience*, 3th Edition. Sinauer Associates, Massachusetts, USA.
- Quignon P, Rimbault M, Robin S, Galibert F. 2012. Genetics of canine olfaction and receptor diversity. *Mammalian genome: official journal of the International Mammalian Genome Society* **23**:132–143.
- Ramaihgari B, Pustovyy OM, Waggoner P, Beyers RJ, Wildey C, Morrison E, Salibi N, Katz JS, Denney TS, Vodyanoy VJ, Deshpande G. 2018. Zinc Nanoparticles Enhance Brain Connectivity in the Canine Olfactory Network: Evidence From an fMRI Study in Unrestrained Awake Dogs. *Frontiers in Veterinary Science* **5**:127.
- Ramser R. 1935. *Zur Anatomie des Jacobson'schen Organs beim Hunde*. Dissertation, Veterinaranatomisches Institut der Friedrich-Wilhelms-Universität Berlin.
- Ressler KJ, Sullivan SL, Buck LB. 1994. Information coding in the olfactory system: evidence for a stereotyped and highly organized epitope map in the olfactory bulb. *Cell* **79**:1245–1255.
- Rouquier S, Giorgi D. 2007. Olfactory receptor gene repertoires in mammals. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis* **616**:95-102.
- Royet JP, Souchier C, Jourdan F, Ploye H. 1988. Morphometric study of the glomerular population in the mouse olfactory bulb: numerical density and size distribution along the rostrocaudal axis. *The Journal of comparative neurology* **270**:559–568.
- Ryba NJ, Tirindelli R. 1997. A new multigene family of putative pheromone receptors. *Neuron* **19**:371–379.

Salazar I, Cifuentes JM, Sánchez-Quinteiro P. 2012. Morphological and immunohistochemical features of the vomeronasal system in dogs. *Anatomical Record* **296**:146-155.

Salazar I, Sanchez-Quinteiro P, Barrios AW, López Amado M, Vega JA. 2019. Anatomy of the olfactory mucosa. *Handbook of clinical neurology* **164**:47–65.

Settles GS, Kester DA, Dodson-Dreibelbis LJ. 2003. The external aerodynamics of canine olfaction. Pages 323-335 in Barth FG, Humphrey JAC, Secomb TW, editors. *Sensors and sensing in biology and engineering*. New York: Springer-Verlag Wien.

Schoenebeck JJ, Ostrander EA. 2013. The genetics of canine skull shape variation. *Genetics* **193**:317–325.

Schwarz T, Sullivan M, Hartung K. 2000. Radiographic anatomy of the cribriform plate (Lamina cribrosa). *Vet Radiol Ultrasound* **41**:220-225.

Smith TD, Muchlinski MN, Bhatnagar KP, Durham EL, Bonar CJ, Burrows AM. 2015. The vomeronasal organ of Lemur catta. *American journal of primatology* **77**:229–238.

Straus J, Kloubek M. 2010. *Kriminalistická odorologie*. Aleš Čeněk, Plzeň.

Stoddart MD. 1980. *The ecology of vertebrate olfaction*. Springer Netherlands, Heidelberg.

Syrotuck WG. 1972. *Scent and the Scenting dog*. Barkleigh Productions, United Kingdom.

Takami S. 2002. Recent progress in the neurobiology of the vomeronasal organ. *Microsc. Res. Tech.*, **58**:28-250

Takigami S, Mori Y, Tanioka Y, Ichikawa M. 2004. Morphological Evidence for Two Types of Mammalian Vomeronasal System. *Chemical Senses* **29**:301-310.

Uemura EE. 2015. *Fundamentals of Canine Neuroanatomy and Neurophysiology*. Wiley-Blackwell, New Jersey.

Valkenburgh BJ, Theodor A, Friscia A, Pollack A, Rowe T. 2004. Respiratory turbinates of canids and felids: a quantitative comparison. *Journal of Zoology* **264**:281-293.

Vassar R, Chao SK, Sitcheran R, Nuñez JM, Vosshall LB, Axel R. 1994. Topographic organization of sensory projections to the olfactory bulb. *Cell* **79**:981–991.

Wackermannová M, Pinc L, Jebavý L. 2016. Olfactory sensitivity in mammalian species. *Physiological research* **65**:369–390.

Wayne RK, Ostrander EA. 2007. Lessons learned from the dog genome. *Trends in Genetics* **23**:557–567.

Weeks JW, Cromwell-Davis SL, Heusner G. 2002. Preliminary study of the development of the Flehmen response in *Equus caballus*. *Applied Animal Behavior Science* **78**:329-335.

Wieland G. 1938. Über die Größe des Riechfeldes beim Hund. *Zeitschrift für Hundeforschung. Neue Folge* **12**:1-23 (Cited in Lauruschkus 1942).

Wong ST, Trinh K, Hacker B, Chan GC, Lowe G, Gaggar A, Xia Z, Gold GH, Storm DR. 2000. Disruption of the type III adenylyl cyclase gene leads to peripheral and behavioral anosmia in transgenic mice. *Neuron* **27**:487-497.

Wysocky C, Lepri J. 1991. Consequences of removing the vomeronasal organ. *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* **39**:661–669.

Young JM, Kambere M, Trask BJ, Lane RP. 2005. Divergent V1R repertoires in five species: Amplification in rodents, decimation in primates, and a surprisingly small repertoire in dogs. *Genome research* **15**:231–240.

Young JM, Trask BJ. 2007. V2R gene families degenerated in primates, dog and cow, but expanded in opossum. *Trends in genetics* **23**:212–215.

Zarzo M. 2007. The sense of smell: molecular basis of odorant recognition. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* **82**:455–479.

Zhang X, Firestein S. 2002. The olfactory receptor gene superfamily of the mouse. *Nature neuroscience* **5**:124–133.

6 Seznam použitých zkratk

GPCR – G-protein-coupled receptors; receptory spřažené s G-proteiny

IgA – imunoglobulin A

OBP – odorant-binding proteins; proteiny vážící odoranty

OR geny – olfactory receptor genes; geny olfaktorických receptorů

PBP – pheromone-binding proteins; proteiny vážící feromony

TAAR – trace amine-associate receptor; receptory spojené se stopovými aminy

V1R – type-1 vomeronasal receptor; vomeronasální receptor prvního typu

V2R – type-2 vomeronasal receptor; vomeronasální receptor druhého typu

7 Seznam pojmů

Anosmie – úplná ztráta čichu

Bipolární neuron – neuron s jedním dendritem a jedním axonem

Kontig – souvislá sekvence určité oblasti genomové DNA, která se skládá z klonovaných fragmentů pomocí jejich překrytí

Odorant – chemická látka vyvolávající reakci olfaktorických receptorů

Olfakce – čichový vjem

Olfaktorický neuron – jinak také: čichový neuron, čichová buňka, olfaktorický sensorický (receptorový) neuron, olfaktorická sensorická (receptorická) buňka

Olfaktorický receptor – jinak také čichový receptor; vlastní receptor ve formě transmembránového proteinu

Transdukce – přeměna podnětů na nervové impulsy následně vedené do mozku

Transmembránový protein – protein prostupující buněčnou membránou

Vazodilatace – rozšíření cév

Vazokonstrikce – zúžení cév