

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



Olfaktorická paměť psa

Bakalářská práce

Autor práce: Marešová Nikola

Obor studia: Kynologie ABPC

Vedoucí práce: Ing. Milena Santariová. Ph.D.

© 2019 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci “Olfaktorická paměť“ psa jsem vypracoval(a) 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 neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne datum odevzdání

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Mileně Santariové. Ph.D.vedoucí práce za všechny odborné rady a také všem co mi byli při psaní práce oporou.

Olfaktorická paměť psa

Souhrn: Tato práce je rozdělena do dvou tematických částí. První část práce se zabývá pamětí a učením obecně. Oba procesy, paměť i učení, jsou v této části definovány. Posléze jsou paměť a učení rozděleny na jednotlivé typy a ty jsou dále detailněji rozvedeny. Fázemi paměti, kódováním, ukládáním a vybavováním informací se zabývá samostatná podkapitola, stejně jako konsolidací. Popsány jsou rovněž základní mechanismy paměti a učení, související s chemickými a fyzikálními procesy probíhajícími v nervové soustavě. V této části práce jsou zmíněny také techniky umožňující zkoumání mozku, a to jak metody invazivní tak, metody modernější, neinvazivní.

Druhá část práce je věnována olfaktorické paměti a učení. O olfaktorické paměti, stejně jako o olfaktorickém učení psa v současné době neexistuje dostatečné množství vědeckých studií, proto tato práce hodnotí i výzkumy zabývající se olfaktorickou pamětí a učením u jiných druhů zvířat a také u lidí. Mezi často zkoumané živočichy patří například druh velmi využívaný celkově pro studium paměti, druh dvoukřídlého hmyzu *Drosophila melanogaster*, ze savců jsou ve výzkumu dosti využíváni potkani. Práce shromažďuje výzkumy z oblastí olfaktorické paměti a učení, zaměřuje se na struktury mozku, které s procesy olfaktorické paměti a učením souvisí, slouží pro příjem, ukládání nebo zpracování olfaktorických informací. Zabývá se jedinečností olfaktorických vzpomínek oproti vzpomínkám spojených s jinými smyslovými vjemy. Tato jedinečnost olfaktorické paměti spočívá především ve výrazném propojení s emocemi a se zasahováním olfaktorických vzpomínek hluboko do minulosti. Výzkum propojení olfaktorické paměti s emocemi je zaměřen především na studie s lidmi, a to z důvodu že lidé mohou slovně charakterizovat své pocity a vjemy.

Jedna z podkapitol je věnována i olfaktorické komunikaci, která je obzvláště u psů důležitým druhem komunikace, ale jejíž výzkum je zatím spíše opomíjen.

Závěrečná část je věnována historickému vývoji zkoumání olfaktorické paměti a shrnutí nejdůležitějších poznatků z výzkumů olfaktorické paměti a učení u různých živočišných druhů.

Klíčová slova: olfaktorická paměť, olfaktologie, pes

Dog olfactory memory

Summary : This work is divided into two thematic parts. The first part of the work deals with memory and learning in general. Both processes, memory and learning, are defined in this section. Then, memory and learning are divided into individual types and these types are further elaborated in more detail. The stages of memory, coding, storage and retrieval of information are addressed in a one subchapter as well as consolidation. There are also described the basic mechanisms of memory and learning related to the chemical and physical processes occurring in the nervous system. In this part of the thesis are also mentioned techniques for exploring the brain, both invasive and more modern, noninvasive methods.

The second part is devoted to olfactory memory and learning. There is not enough scientific studies about olfactory memory, as well as olfactory learning of a dog, so this work also evaluates research into olfactory memory and learning in other animal and human species. For example, the species widely used to study memory, *Drosophila melanogaster*. From mammals are often used for research a rats. The work collects research from olfactory memory and learning areas, focuses on brain structures related to olfactory memory processes and used to receive, store or process olfactory information. This part deals with the uniqueness of olfactory memories compared to memories associated with other sensory perceptions. This uniqueness of olfactory memory lies above all in a strong connection with emotions and the interference of olfactory memories deep into the past. Research on linking olfactory memory to emotions is focused on human studies, because people can verbally characterize their feelings and perceptions.

One of the subchapters also deals with olfactory communication, which is an important type of communication, especially in dogs, but whose research is rather neglected.

The final part is devoted to the historical development of the exploration of olfactory memory and the summary of the most important findings from the research of olfactory memory and learning in various animal species.

Key words : olfactory memory, olfactory, dog

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Cíl práce.....	2
3 Paměť.....	3
3.1 Dělení paměti.....	3
3.2 Učení.....	5
3.3 Neurofyziologie paměti.....	8
3.4 Fáze paměti.....	10
3.5 Konsolidace.....	11
4 Olfaktorická paměť.....	12
4.1 Související struktury.....	14
4.2 Emoce a jejich propojení s olfaktorickou pamětí.....	15
4.3 Olfaktorická komunikace.....	16
5 Olfaktorické učení.....	19
5.1 Pachová identifikace.....	21
5.2 Vliv věku a pohlaví na identifikaci.....	23
6 Výzkum olfaktorické paměti.....	24
6.1 Zkoumání živočichové.....	24
7 Závěr.....	27
8 Použitá literatura.....	28

1 Úvod

Paměť je pojem, kterému každý podvědomě rozumí, ale už hůře si ho dokáže představit a popsat jakým způsobem vlastně funguje.

Psychologický slovník Hartl & Hartlová (2000) uvádí definici paměti, jako schopnost organismu uchovat strukturované informace v čase. Základními funkcemi, procesy paměti jsou kódování, uchovávání a vybavování informací (Nákonečný 2003).

Paměť je předmětem interdisciplinárního výzkumu, je zkoumána z hlediska mnoha oborů. Pro pochopení fungování paměti je nutné prolínání výzkumů z těchto jednotlivých oborů, jakými jsou například psychologie, neuropsychologie, kognitivní neuropsychologie, neurofyziologie a další. (Klenerová & Hynie 2010).

Mechanismy stojící za pamětí, na molekulární úrovni týkající se například syntézy specifických proteinů, mechanismy utvářející dlouhodobou, krátkodobou paměť, nebo řešící ukládání přijatých informací jsou zkoumány na vývojově primitivnějších živočiších jako jsou *Aplysia*, druh mořského plže, nebo *Drosophila*, octomilka (Hawkins et al. 2006, Pascual & Prétat 2001).

Psi jsou jedním z druhů modelových zvířat pro zkoumání lidského mozku, kupříkladu dopadů stárnutí na lidský mozek a s tím souvisejících poruch paměti a poruch kognitivních funkcí (Dam & Deyn 2011; Cotman et al. 2002). Psi a lidé mají obdobnou neuropatologii stárnutí mozku a vývoje Alzheimerovy choroby (Head 2001).

U psů i u jiných zvířat, například, krys byly zjištěny dostatečné psychologické předpoklady pro období episodické paměti u lidí (Babb & Cristal 2006; Fugazza, Pogány & Miklósy 2016). Epizodická paměť, paměť pro události byla předtím pokládána za pouze lidskou doménu (Tulving 1972).

Mezi významné objevy do oblasti paměti psů se řadí experiment Kaminsky et al. (2004), kdy zjistili, že pes si je schopen zapamatovat velké množství slov a správně si je spojit s předměty, ke kterým patří, a že učení nových slov u psa se dost podobá, učení malých dětí.

Jiné výzkumy se zaměřili na prostorovou paměť psa, a jeho schopnost řídit se podle orientačních bodů (Fiset 2007). Další se zabývali dlouhodobou pamětí psů, kupříkladu frekvencí a délkou tréninku, která je nejlepší pro vytvoření dlouhodobé paměťové stopy (Demant et al. 2011).

Poměrně málo je studií zabývajících se sluchovou a zejména vizuální senzoryckou pamětí u psů. Zaměřením této práce jsou studie týkající se jedné ze senzoryckých pamětí, paměti olfaktorické.

U psů je čich udáván jako prioritní ze smyslů. Má důležitou roli v sociální vnitrodruhové komunikaci, nebo vyhledávání potravy (Ache & Young 2005).

Čich je vývojově nejstarším smyslem a od ostatních smyslů se odlišuje například tím, že informace jsou přímo spojeny s mozkovou kůrou, bez toho aby nejdříve procházeli thalamem (Davis 2004).

Čichový systém má úzké spojení s limbickým systémem. Vzpomínky, které jsou vybavovány v kontextu s pachem mají větší emoční náboj, než vzpomínky vybavované ve spojitosti s jinými podněty, například vizuálními (Herz & Schooler 2002).

Častým organismem sloužícím pro výzkum olfaktorické paměti je *Drosophila*. Olfaktorický systém u *Drosophily* je podobný olfaktorickému systému u obratlovců, antennální lalok u hmyzu je obdobou čichového laloku obratlovců (Güven – Ozkan & Davis 2004 ; Yu et al. 2004). Mezi další patří myši, potkani a značná část výzkumu je prováděna i na lidech (Ramus & Eichenbaum 2000; Sobel et al. 1998).

2 Cíl práce

Zpracování rešerše týkající se olfaktorické paměti se zaměřením na psa domácího.

3 Paměť

Ke konci devadesátých let dvacátého století uvedl definici paměti, ve které zároveň zároveň uvádí rozdíl mezi učením a pamětí Larry Squirem (1986). „Učení je proces získávání nových dovedností, zatímco paměť je přetrvávání naučeného ve stavu, který umožňuje vybavení informace v pozdějším období“. Jinde je popisována jako funkce, která umožňuje jedinci získávat informace, uchovávat informace a řídit se předchozími zkušenostmi, jež nabyl (Sherry & Schacter 1987; Tulving 1984).

Na procesu paměti se podílí mnoho vzájemně interagujících nervových struktur (Mishkin & Appenzeller 1987). Mozkové struktury mají odlišnou důležitost pro různé typy paměti (Buchanan et al. 2003; Ergorul & Eichenbaum 2004)

Synaptická plasticita je v dnešní době uznávána jako nezbytný mechanismus pro procesy učení a paměti (Morris et al. 2003).

Synaptická plasticita je schopnost synapsí zeslabovat, nebo naopak zesilovat přenos nervového vzruchu, dle toho jak často jsou různá spojení aktivována. Předpokládá se, že tato schopnost je důležitá pro tvorbu a ukládání paměťových stop (Martin, Grimwood, Morris 2000).

3.1 Dělení paměti

Tulving (1984) a Squire (1996) uvažují o paměti jako o souboru více samostatných systémů. Tulvingovo schéma paměťového systému (multiple memory systems) se skládá ze sémantické, episodické a proceduální paměti (Tulving 1984).

„Episodická i sémantická paměť mají mnoho podobných vlastností. Obě reprezentují velký, komplexní systém, v podstatě s neomezenou kapacitou pro ukládání informací“ (Wheeler, Stuss, Tulving 1997). Sémantická paměť dala vzniknout a je nadřazená paměti epizodické. Epizodická paměť nedokáže pracovat nezávisle na paměti sémantické, ale sémantická paměť samostatně pracovat může (Tulving 1993).

Epizodická paměť pracuje s fakty a událostmi, vázanými na osobní zkušenosti jedince, a časoprostorovým kontextem (Tulving 1972). Tato definice byla později upravena. V novější definici se v souvislosti s epizodickou pamětí mluví pouze o paměti pro události nikoli pro fakta, jako tomu bylo v definici minulé. Fakta jsou zde řazena do paměti sémantické (Tulving 1993).

Na epizodickou paměť u zvířat se odkazuje jako na episodic – like memory. Episodic – like memory, také uváděna jako what – where – when memory, popisuje schopnost zvířat zapamatovat si co, kde a kdy se stalo, na základě minulé zkušenosti. Neví se jestli se u zvířat jedná o vědomé vybavení vzpomínky (Babb & Cristal 2006; Clayton & Dickinson 1998; Clayton et al. 2001). U potkanů bylo vyhodnoceno, že splňují kritéria pro episodic – like memory. Potkani si byli schopni zapamatovat umístění oblíbené potravy i to, po jak dlouhém čase je potrava znovu k dispozici. Potkani byli vpuštěni do bludiště s osmi rameny, kde jim bylo umožněno získat čtyři různé druhy potravy. Na dvou místech byla umístěna potrava výraznější chuti, po získání potravy se nová objevila po delším intervalu 6 hodin. Potkani byli pak do bludiště pouštěni po kratší době čekání (1 hod.), nebo po delším časovém intervalu. Místa s umístěním chuťově výrazné potravy potkani vyhledávali mnohem častěji při vpuštění do bludiště po delším časovém období, než po krátkém. Pokud byla jedna oblíbená potrava s výraznou chutí znehodnocena, začali se jí vyhýbat a častěji navštěvovali umístění druhé oblíbené potravy s nezměněnou chutí (Babb & Cristal 2006).

U psů se schopnost epizodické paměti, zkoumala neočekávaným testem paměti. Psi byli nejprve

vycvičení napodobovat činnost člověka na povel dělej jako já. Po tomto povelu měli napodobit činnost člověka, kterou viděli (např. vylézt na židli). Po zvládnutí tohoto povelu byli psi vycvičení aby na povel lehni, zalehli bez ohledu na to co člověk dělal. Místo povelu dělej jako já, dostali po předvedení akce člověkem povel lehni. Pes po delší době, kdy dostával povel lehni na místo povelu dělej jako já, očekával že místo napodobení akce, předváděnou majitelem (např. stoupnutí na židli), bude muset ležet. Toto očekávání psa se projevovalo jeho tendencí spontánně si lehnout ještě před daným povellem. Autory zajímalo jestli si pes bude schopen danou informaci z minulosti vybavit po jejím nezáměrném, neúmyslném vstřípení. Po krátkém intervalu (1 min.) a dlouhém (1. hod) pak psi v opaku toho co očekávali, psi si po provedení akce člověkem sami od sebe spontánně lehali, dostali povel napodobit dříve demonstrované chování. Psi byli po krátkém i dlouhém intervalu schopni napodobit činnost člověka, tento pokus prokazuje episodické-like memory také u psa (Fugazza, Pogány & Miklósy 2016).

Paměť sémantická je spojená se všeobecnými znalostmi, mimo jiné i s jazykovými dovednostmi. Zahrnuje nejen zapamatování si samotných slov, ale také jejich význam, vztahy mezi jednotlivými slovy a další procesy, které jsou nutné pro používání slov, sestavování vět a pro celkovou komunikaci. Sémantická paměť umožňuje abstraktní myšlení (Tulving 1972; 1993).

V Squierově rozdělení paměti jsou hlavními typy paměť deklarativní a nedeklarativní. Pod paměť deklarativní je řazena paměť epizodická a sémantická, pod nedeklarativní pak klasické podmiňování a priming (Squire 1986). Deklarativní paměť je schopnost vědomě si vybavit fakta a události, do nedeklarativní paměti se řadí schopnosti a učení, které jedinec využívá nevědomě. Tyto dva typy paměti využívají jiné mozkové struktury. Vzájemnou interakci mozkových struktur mezi sebou a spojení mezi pamětí a strukturami pro ní důležité, lze vyhodnocovat například využitím testů, při kterých jsou porovnávány živočichové s poškozením určité struktury mozku se zdravých jedinců. K vyhodnocování lze využít také moderních zobrazovacích metod (Squire 1996).

Jednotlivé typy paměti vykazují jinou míru odolnosti proti stresu. Stres při plnění úkolů týkajících se deklarativní paměti, má negativní účinek na výkonost, například na počet vybavených slov, které se jedinec dříve naučil. Nedeklarativní paměť ovlivněna není (Lupien et al. 1997) Ze studií vyplývá, že stresový faktor působí na deklarativní paměť, respektive na její výkon, rozdílně u žen a u mužů. Při testování mladých lidí v dobrém zdravotním stavu, byla souvislost mezi zvyšující se hladinou kortisolu, při stresu, a snižujícím se výkonem pozorována pouze u mužů, nikoli u žen (Wolf et al. 2001). Ve studii, kde se porovnávaly výsledky starších mužů a žen, byly stresovými situacemi před testováním, více negativně ovlivněny ženy (Wolf et al. 1999).

Atkinson a Shiffrin (1968) popisují tři prvky struktury paměti, sensorický registr, přijímající smyslovými orgány informace z prostředí, a dva úložné prostory, krátkodobý a dlouhodobý. Nejkratší dobu jsou informace uchovávány v sensorickém registru, v krátkodobém úložišti setrvávají déle a informace v dlouhodobém úložišti jsou poměrně trvalého charakteru.

„Dlouhodobá paměť je rozsáhlý seznam znalostí a předchozích událostí“ (Cowan 2008).

Atkinson a Shiffrin (1968) považují krátkodobou a pracovní paměť za totožné systémy. V literatuře je pracovní paměť někdy zařazována pod krátkodobou paměť, nebo je naopak krátkodobá paměť uváděna jako podsystém paměti pracovní (Engle et al. 1999; Colom et al. 2006). V krátkodobé i v pracovní paměti jsou informace ukládány po omezenou dobu. Pracovní paměť se na rozdíl od paměti krátkodobé týká zpracovávání na sebe navazujících informací. (Colom et al. 2006). Do paměti krátkodobé se řadí například rozeznávání jednotlivých písmen, ale samotné čtení náleží do paměti pracovní (Engle et al. 1999). Větší zatížení pracovní paměti může ovlivnit vyvolávání

informací, při provádění složitějšího úkolu vzniká více chyb, než u úkolu jednoduššího (Anderson, Reder & Lebiere 1996).

Senzorická paměť závisí na druhu přijímaných informací smyslovými orgány, podle kterých se rozděluje na vizuální, sluchovou, taktilní, chuťovou a olfaktorickou (Phillips 1974; Tulving 1972; Levitin & Cook 1996; Harris et al. 2002; Wilson, Best & Sullivan 2004).

Phillips (1974) podává důkazy o dvou typech vizuální paměti, senzorického úložiště s vysokým kapacitním objemem a krátkodobé vizuální schématické paměti. Vysokokapacitní senzorické úložiště je spojeno s prostorovým umístěním objektů.

Tyto dva typy jsou analogické k dlouhodobému a krátkodobému typu paměti (Phillips & Christie 1977). U krátkodobé vizuální paměti se projevuje výrazné zhoršení během 10 - 20 sekund, pracovní vizuální paměť je vůči zhoršení odolnější (Phillips 1974). Výsledky výzkumů naznačují velkou kapacitu pracovní vizuální paměti u lidí. Kapacita je zkoumána prostřednictvím počtu obrazů, které si jedinec dokáže zapamatovat, rozeznat zda už se s nimi v minulosti setkal (Endress & Potter 2013). Důležitým faktorem pro pozdější rozpoznávání je doba zobrazení obrazu, časový interval mezi snímky byl vyhodnocen jako nepodstatný (Shaffer & Shiffrin 1972).

Stejně jako u paměti vizuální rozlišujeme i u paměti sluchové mezi sluchovou dlouhodobou a krátkodobou pamětí (Cowan 1984). Tulving (1972) rozděluje krátkodobou sluchovou paměť do kategorie akustické a artikulační. U lidí je z dlouhodobého hlediska velmi dobré zapamatování tempa a rytmu. Lidé jsou schopni s velkou přesností přezpívat píseň.

Zvířata od sebe dokáží rozlišit podle zvukového projevu známé a cizí jedince (Levitin & Cook 1996). Podle frekvence a tóniny lze u psů rozeznat v jaké jsou situaci, jestli se cítí ohroženi, hrají si, nebo jsou například izolováni od majitele. Pro každého psa je jeho projev typický, je to jeden ze způsobů jak se mezi sebou jedinci dokáží rozeznat (Yin & McCowan 2004). Vizuální paměť u lidí v porovnání se sluchovou pamětí, disponuje větší kapacitou (Cohen, Horowitz & Wolf 2009; Cohen et al. 2011). Poměrně nedávná studie odhaduje, že člověk je schopen detekovat více než trilion olfaktorických stimulů, u vizuálních stimulů se mluví o několika miliónech a u sluchu se předpokládá, že je člověk schopen vnímat asi půl miliónu tónů (Bushdid et al. 2015). V druhé části této práce, bude olfaktorická paměť podrobněji rozebrána.

3.2 Učení

Učení je proces, při kterém jedinec získává nové dovednosti (Quirenzem 1986). Na základě získávání nových dovedností, jedinec upravuje své chování (Stadion 1983). Při učení jedinec tedy využívá zkušeností, jež nabyl a to mu umožňuje přizpůsobit se měnícímu se okolí a situacím. Proces učení je nutně propojen s pamětí, bez paměti, by se učením získané informace neměli kde uložit (Nekonečný 2003).

Stejně jako paměť i učení se dá rozdělit dle toho zda je vědomé nebo ne, na učení explicitní a implicitní (Stadler 1997). Explicitní učení si jedinec osvojuje záměrně a také si ho záměrně vybavuje, klasickým příkladem je školní vzdělávání (Nákonečný 2003).

Dalším kritériem pro rozdělení učení, je utváření nebo neutváření asociace mezi dvěma událostmi, podněty. Základem asociativního učení je vytvoření asociace mezi dříve nesouvisejícími podněty, zatímco učení neasociativní zahrnuje reakci na nepodmiňovaný podnět (Schausberger & Peneder 2017).

Asociativní učení závisí na utvoření vazby mezi určitými po sobě následujícími událostmi. Tato

vazba se může zeslabovat nebo zesilovat (Hall 2003).

Jeden z asociativních typů učení je i klasické pavlovské podmiňování, to bylo časem upravováno, tak aby bylo v souladu s novými poznatky (Rescorla 1988). Při klasickém podmiňování se zvíře naučí, že jedna událost předpovídá jinou. Z neutrálního podnětu nemajícího pro zvíře význam, jakým může být například zvuk zvonku, se při opakovaném párování s podnětem nepodmíněným, stává podnět podmíněný. Tento proces nastává za předpokladu, že podnět nepodmíněný je pro zvíře významný. Zvíře se naučí, že podmíněný podnět, zvuk zvonku, předchází podání potravy, nepodmíněnému podnětu (Staddon 1983). Potrava sama o sobě vyvolává u psa nepodmíněnou reakci, například slinění. Při vytvoření vazby mezi zvukem zvonku a potravou, vyvolá slinění už samotný zvuk zvonku, slinění je v tomto případě reakcí podmíněnou (Hall 2003; Staddon 1983).

Dalším typem asociativního učení je učení operantní. Thordnikeův zákon efektu, říká, že chování přinášející jedinci uspokojení, bude častěji opakováno, zatímco výskyt chování, které má naopak pro jedince negativní důsledek, se bude snižovat. Zvíře se učí na základě svého minulého chování. (Postman 1947). Operantní učení tedy závisí na tom, jaké důsledky mělo určité chování v minulosti. V případě že chování představuje riziko, toto riziko může v případě člověka představovat kupříkladu získání velké nebo malé finanční odměny, další chování velmi záleží na výsledku první volby (Shteingart et.al. 2013).

Odměny chování pozitivně posilují. Existují specifické nervové mechanismy zpracovávající odměňování, a to jednak přítomnost těchto podnětů, ale také pravděpodobnost jejich výskytu, podle vyhodnocení předchozích zkušeností. Významným neurotransmiterem v mechanismu zpracování odměn je dopamin (Schultz 2000).

Mezi formy neasociativního učení patří habituace a senzitivace. Habituace je definována jako snížení odezvy chování, na situaci, vlivem opakované stimulace, která není posilována (Blumstein 2016; Rankin et al. 2009). Jednoduše bychom mohli habituaci popsat jako navyknutí. Opakovaná stimulace, vyvolávající reflexní chování, může vést kromě snížení odezvy, k jejímu zvýšení, dochází k senzitivaci. Senzitivace může být vyvolána i jinými podněty, než pouze tím který původně k vyvolání reflexu vedl. Pokud reakci prvotně zapříčinila střelba, další vyvolání jen střelba způsobit nemusí, reakce může být zapříčiněna i jinými hlasitými podněty. U habituace rozšíření na více podnětů neplatí. Podle údajů, získaných při vyhodnocování aktivity v různých centrech mozku, za použití opakované elektrické stimulace vyvolávající úlekovou reakci, autoři předpokládají, že by senzitivace mohla souviset s motorickou dráhou reflexních oblouků a habituace se senzomotorickou dráhou (Davis et al, 1982). Díky senzitivaci se zvířata mohou rychle vyhnout situacím, které by pro ně mohli představovat nebezpečí (Blumstein 2016).

Na základě sociálního aspektu, se učení dělí na formu sociální a nesociální, individuální. K sociálnímu učení dochází přes interakci s ostatními zvířaty a jejich pozorováním. Roli v sociálním učení nemá jen samotný demonstrátor, pozorovatel se může řídit i jeho produkty, například pachem nebo výkaly (Heyes 1994).

Sociální učení, pro jedince může představovat jednodušší cestu k získávání důležitých informací. Napodobováním ostatních jedinec dokáže získat životně důležité informace například o umístění zdrojů vody a potravy, bez větší námahy ze své strany. Nemusí individuálně prohledávat území a vystavovat se nebezpečí (Laland 2004). Na druhou stranu napodobování příkladu druhého, může být někdy na úkor využití vlastních zkušeností, díky kterým, by problém mohl být vyřešen rychleji a efektivněji (Pongrácz et al. 2003). Bez jedinců, kteří sami zkoumají okolí a získávají informace

individuálně, využívají vlastní zkušenosti, by sociální učení nebylo možné (Laland 2004).

Psi využívají sociální učení jednak v rámci vlastního druhu a také u lidí. Demonstrátorem, pro psího pozorovatele, může být pes i člověk. Schopnost použít sociální učení, nebo míra s jakou je využíváno, k vyřešení situace, závisí u psů i na postavení jednotlivce ve skupině. Výkon po sledování demonstrátora, při řešení úkolu, byl u dominantních i podřazených psů stejný pokud demonstrátorem byl člověk. Pokud, byl ale demonstrátorem neznámý pes, lepší výkon byl pozorován u psů podřazených. Podřazení psi měli větší tendenci využívat informace z pozorování psího demonstrátora (Pongráz et al. 2008).

Základními formami sociálního učení jsou imitace, emulace, posílení místem (local enhancement), posílení objektem (stimulus enhancement) a sociální facilitace (Zentall 2003; Heyes 1994; Mersmann et al. 2011).

U posílení místem je pozornost jedince přitahována na specifické místo v prostředí, a to buď přítomností samotného demonstrátora, nebo produkty, značícími, že se na místě nacházel (pach, výkaly, moč) (Heyes 1994). Například krysy preferují potravu, kterou konzumoval demonstrátor, především tu, která ještě není začleněna do jejich potravního repertoáru. Rozšiřují si tak množství bezpečné potravy ke konzumaci (Galef 1993). Posílení objektem funguje na podobném principu jako posílení místem, jen pozornost pozorovatele je zaměřena na objekt, se kterým je demonstrátor v interakci (Mersmann et al. 2011). Nezávisle na chování demonstrátora, i samotný pohyb objektu, může být dostačující k zaujetí pozorovatele. Pokud je pozorovatel předmětem upoután, pravděpodobněji se k němu přiblíží a bude s ním manipulovat (Zentall 2003).

U obou posílení je důležité individuální učení. Jedinec pozorované chování přímo nekopíruje, k chování, vedoucí k cíli, musí dospět metodou pokusu a omylu (Mersmann et al. 2011).

Jiná forma sociálního učení, imitace, je založená na kopírování, napodobování akce prováděné demonstrátorem (Acerbi et al 2011). Předpokládá se, že pro imitaci je nutné aby pozorovatel chápal souvislost mezi chováním demonstrátora a svým chováním, aby uměl toto chování správně použít. Psi například napodobují demonstrátora v tom jakým způsobem získává potravu. Pro získání upřednostňují tlapu, pokud jí používá demonstrátor, i když za normálních okolností by preferovali získat potravu pomocí tlamy. Pokud ale demonstrátor používá tlapu, protože tlamu použít nemůže (například drží míček), použije pozorovatel spíše tlamu, protože on sám nijak omezen není. Jiný pokus ukázal, že psi jsou schopni napodobit demonstrátora (psa) nejen v činnosti samé (například zatlačení tabule na stranu), ale také použít stejný směr jako demonstrátor (zatlačení vlevo, vpravo). Za odsunutí tabule správným směrem dostal pes odměnu ve formě potravy a byl také slovně pochválen (Miller et al 2009).

Emulace má za cíl docílit stejného výsledku (přesně definováno jako kopírování výsledku), jaké mělo demonstrátorovo chování. Výsledku ale může být docíleno jinou cestou, jiným chováním. Pro tuto formu sociálního učení je hlavní pochopit záměr za jakým demonstrátor chování provádí (Acerbi et al 2011). Typ tohoto sociálního učení byl pozorován také u psů. Cílem psího demonstrátora, je například získání hračky nebo potravy z krabice. Pozorovatel, který ví co je záměrem chování demonstrátora, nemusí napodobovat jeho chování, ale může použít vlastní způsob pro získání odměny (Kubinyi et al. 2009).

Sociální vliv na jednotlivce řeší sociální facilitace. Facilitace je posílení přirozeného chování zvířete, tím, že toto chování předvádí zvíře jiné. Příkladem může být například zvýšený příjem potravy skupinových zvířat v přítomnosti ostatních zvířat, než pokud jsou sami (Zajonc 1965).

3.3 Neurofyziologie paměti

Objektivní zkoumání mozku umožnil nástup moderní techniky. V dnešní době již existuje mnoho technik zobrazení mozku, které jsou zcela neinvazivní (Kulišťák 2003). Stále větší význam má i výzkum uměle vytvářených nervových sítí, které umožňují i takový výzkum, pro jaký nemáme v případě přirozených sítí vhodnou metodiku či techniku (Clark, Rafelski & Winston 1985). Důležité je také zmínit metody, které novodobým metodám zkoumání mozku předcházeli a také se zasloužili o významné objevy. Dříve byly studie založené na porovnávání zvířat se záměrně poškozenými mozkovými strukturami se zvířaty kontrolními, zdravými. Jde například o studii zkoumající úlohu hippocampu v utváření dlouhodobé paměti, nebo studii (Zola - Morgan & Squire 1990). Metoda využívající poškození mozkových struktur byla k různým vědeckým výzkumům použita i v případě psů, jednalo se například o studium chování (Dabrowska 1975; Lagowska & Fonberg 1975).

Další metodou je stimulace, případně ablace určitých mozkových struktur za využití elektrického proudu (Davis et al, 1982).

Neurofyziologie je obor zabývající se fyzikálními a chemickými procesy probíhajícími v nervové soustavě. Základní anatomickou jednotkou nervového systému je nervová buňka (Kulišťák 2003). Z fyziologického hlediska je základní funkční jednotkou nervový vzruch. Nervové signály se šíří pomocí aferentních (dostředivých) a eferentních (odstředivých) drah (Kvasnička et al. 1997). Pro přenos signálů mezi jednotlivými neurony je nutné funkční spojení mezi nimi, toto spojení zajišťují synapse (Nelson et al. 1989; Greengard 2001). Jeden neuron může být s okolními neurony propojen stovkami až tisíci synapsí. Samotný přenos nervového vzruchu souvisí se změnami elektrického potenciálu na membráně buňky, ten je dán s rozložením draselných a sodíkových iontů na vnější a vnitřní straně membrány. Při nervové stimulaci dochází k otevření sodných kanálů a sodíkové ionty se na základě koncentračního spádu dostávají do buňky, membránový potenciál je vychýlen a dochází k depolarizaci. Po otevření draselných kanálů dochází k repolarizaci a návratu na původní membránový potenciál. Ke vzniku akčního potenciálu dojde v případě překročení prahového potenciálu, je-li depolarizace dostatečně velká. V synapsi se mění elektrický signál na chemický. V presynaptickém útvaru se hromadí váčky s neurotransmitery. Vzruch otevře vápníkové kanály a to zapříčiní aktivaci přenosu váčků a vylití neurotransmiterů do synaptické štěrbině, kde se naváží na receptor postsynaptického útvaru. Velikost depolarizace nebo repolarizace závisí na množství neurotransmiterů navázaných na receptor (Kvasnička et al. 1997; Reece 2011).

Pro paměť a učení je důležitá schopnost mozku měnit svou funkci a strukturu, nazývaná plasticita. Tyto změny mohou probíhat jako reakce na poškození nervové tkáně, nebo například jako odpověď na stimulaci dlouhodobou či krátkodobou. Plasticita se dá rozdělit, kromě druhu příčiny jejího vzniku, dle úrovně mozku na které probíhá od plasticity synaptické po plasticitu na úrovni funkčních systémů mozku (multimodulární) (Kulišťák 2003).

Synaptická plasticita souvisí se schopností synapsí zeslabovat a zesilovat spojení mezi neurony (Martin & Grimwood 2000).

O přenosu signálu mezi synapsí a synaptické plasticitě existuje mnoho podrobně zpracovaných rešerší, popisující detailně neurofyziologické děje na molekulární úrovni (Jay 2003; Sutton & Schuman 2006; Lamprecht & LeDoux 2004).

Mezi procesy synaptické plasticity patří dlouhodobá potenciace a dlouhodobá deprivace (LTP a LTD) (Malenka 1994).

Dlouhodobá potenciace (LTP) vzniká při opakovaném vzniku akčního potenciálu. Jedná se o

dlouhodobé zvýšení synaptického přenosu mezi neurony. Děje se tak díky zvýšenému uvolňování neuromediátorů a zároveň se zvyšující se citlivostí postsynaptického neuronu (navyšování postsynaptických NMDA receptorů), na tyto neurotransmitery. LTP je jedním ze základních mechanismů učení a paměti (Brown et al. 1988). Ke vzniku dlouhodobé potenciace může dojít velmi rychle (Malenka 1994). LTD ovlivňuje synaptickou transmissi opačným způsobem než LTP, synaptický přenos mezi neurony se dlouhodobě snižuje (Malenka & Bear 2004).

Úroveň paměťových procesů je závislá na počtu synaptických spojení mezi neurony. Obohacené prostředí podporuje u jedince přibývání synaptických spojení a to přispívá k lepším paměťovým procesům (Einchenbaum & Harris 2000).

Myšim byl ve výzkumu, který se zabýval vlivem obohaceného prostředí na tvorbu nových synaptických spojení, deaktivován NMDA receptor vyvolávající dlouhodobou potenciaci u jednoho regionu (CA1) v hippocampu. Takto zmutované myši, měly problémy s prostorovou pamětí a rovněž učením (Tsien et al. 1996) a poškození prokazovali i v testech, které se prostorových dovedností netýkaly (Rampon et al. 2000). Při obohacení jejich životního prostředí (tunely, překážky...), byl zjištěn jak u myších normálních, bez mutace tak u myši s mutací vyšší počet synaptických spojení, než u myši žijících v prostředí neobohaceném, to je pravděpodobně způsobeno možností vytvářet si různorodé asociace. Obohacené prostředí podpořilo tvorbu nových synaptických spojení a tím i paměťových stop i v případě, že myšim chyběl NMDA receptor potřebný pro vznik dlouhodobé potenciace - LTP (Tsien et al. 1996; Rampon 2000). Howard Einchenbaum a Kristen Harris (2000) tuto studii rozšiřují, pokládají si otázku je li možné aby poškozenou funkcí plasticidu nahradila plasticida anatomická. Navrhují že by tento jev mohl být způsobený jednak rozšířením sítě spojů uvnitř hippocampu a nahrazením LTP procesy nezávislými na NMDA. Další možným vysvětlením je rozšíření sítě spojů mimo hippocampus do míst, kde NMDA není dotčený mutací (Einchenbaum & Harris 2000).

Han et al. (2007) uvádí jako základ pro formování paměti konkurenci mezi neurony. Do paměťové stopy jsou zapojovány pouze některé neurony. Autoři například zjistili, že neurony se zvýšenou aktivitou transkripčního CREB proteinu se spíše zapojovali do paměťové stopy. Ovšem aktivita CREB proteinu zvýhodňovala neurony pouze po určitém období učení. Bez předchozího učení sama o sobě aktivita CREB proteinu nervové funkce nezlepšovala.

Paměťové stopy jsou utvářeny, ukládány a upevňovány (Alberini 2005, Alberini & LeDoux 2013), znovu vybavovány a v rámci rekonsolidace mohou procházet i určitými změnami (Alberini & LeDoux 2013).

Výzkum mechanismů stojících za pamětí se provádí především na nižších bezobratlých živočiších, u kterých jsou tyto mechanismy také dobře popsány (Davis 2011, Krause & Davis 2008), zatímco u vyšších živočichů je výzkum prováděn v menší míře (Thompson & Krupa). Mechanismy ukládání paměti zahrnují jak fyzikální, chemické tak strukturální změny na synapsích tak změny exprese genů v neuronech (Thompson & Krupa 1994).

3.4 Fáze paměti

Klasický model procesu paměti zahrnuje tři fáze, vstípení, neboli kódování (encoding), ukládání (storage) a vybavování informací (retrieval) (Buckner & Koustaal 1998; Nákonečný 2003).

Paměť je možno představit si jako knihovnu. Každá nová informace, musí být zpracována, je jí přiřazen význam a podle toho je pak zařazena mezi jiné, již uložené informace podobného charakteru. Příčinné uložení informací je předpokladem pro jejich rychlé a správné dohledání, vybavení (Nákonečný 2003).

Prostřednictvím funkčně zobrazovacích metod jako jsou magnetická rezonance, metoda využívající magnetických vlastností tkání, funkční magnetická rezonance, metoda, využívající magnetických vlastností látek, přesněji hemoglobinu v okysličené a neokysličené krvi, nebo počítačová tomografie (Kulišťák 2003), lze v mozku rozlišit jednotlivé fáze paměti (Brewer et al. 1998) a zjistit jaké struktury mozku jsou do jednotlivých fází zapojeny (Buckner & Koustaal 1998). S využitím magnetické rezonance, lze podle aktivity ve frontálním a mediálním temporálním laloku, při prohlížení fotografií, předpokládat jak bude daná vizuální informace zapamatována (Brewer 1998).

Do kódování jsou zapojeny odlišné struktury mozku, podle druhu informací, jinak jsou vštěpována slova a jinak například obraz, při kódování obrazu byla zaznamenána aktivita v obou hemisférách, ale při kódování verbálních informací dochází k aktivitě převážně v hemisféře levé (Kirchhoff et al 2000).

Prefrontální kůra a mediální temporální lalok jsou struktury aktivované při kódování episodické paměti (Nyberg et al 1996). Episodická vzpomínka musí být vštípena po jedné události (Rutishauser et.al. 2008). Pokud má informace emocionální kontext je pro její vštípení do paměti důležitá vzájemná interakce mezi hippokampem a amygdalou. Amygdala je nervový systém, který je obecně spojován s emocemi (Richardson et al. 2004).

Hippokampus i amygdala jsou struktury patřící do temporální mediální laloku, ten je důležitý pro procesy učení a paměti. Amygdala je struktura pojící se s pamětí nedeklarativní. Hippokampus je struktura mající vliv naopak na deklarativní paměť (Marshall et al. 2006; Schuman et al. 2008). Hippokampus je struktura nezbytná pro ukládání informací do paměti, ale pouze po omezenou dobu po naučení. Zvířata s poškozením hippokampu měla problémy se vzpomínáním si na objekty, které se naučili v nedávné době, ale objekty, které se naučili několik měsíců zpátky, ještě před poškozením, si pamatovali a vybavovali stejně dobře v porovnání se zvířaty normálními (Zola - Morgan & Squire 1990).

Pro vybavování episodických vzpomínek je důležitá aktivita amygdaly společně s hippokampem. Vyvolání episodické paměti se skládá ze dvou komponent, z vybavení určitého předmětu a času a místa kdy byl tento předmět viděn. Někdy si může jedinec vybavit předmět jako známý, ale už si nemusí vzpomenou na kontext, kdy nebo kde předmět viděl. Neurony rozlišují známý podnět od nového. Může dojít i k falešnému rozpoznání, kdy neurony vyhodnotí nový podnět jako známý. Vyvolání obou složek, rozeznání předmětu a kontextu s ním spojeného, závisí na neuronové aktivitě amygdaly společně s hippokampem, dvou struktur náležících do mediálního temporálního laloku. Čím silnější je neuronová odezva v mediálním temporálním laloku, tím je vyvolávaná paměť silnější a stabilnější (Schuman et al. 2008). Na vyvolání epizodické paměti působí zvuky, pachy nebo vizuální podněty, které byli přítomné při kódování dané vzpomínky. Stačí část vzpomínky, paměťové stopy, například smyslový podnět aby v hippokampu, který je společným bodem vstupů

ze senzorických oblastí, mohlo dojít k celkové rekonstrukci paměťové stopy (Gottfried et al. 2004). Nové poznatky poukazují na to, že hippokampus je důležitá struktura pro vyvolávání vzpomínek kontextu, tedy podrobností kdy a kde, a epizodických vzpomínek bez ohledu na to jak daleko do minulosti tyto vzpomínky sahají (Wiltgen 2010).

Celkově jsou vzpomínky vybavovány lépe za podobných podmínek, za kterých byly naučeny, vštípeny (Nákonečný 2003; Dijkstra et al. 2007). Například vzpomínky s kladným emočním nábojem jsou lépe vybavovány, pokud i postoj člověka, který si je vybavuje je kladný, usmívá se, stojí vzpřímeně. Stejně tak jsou autobiografické vzpomínky lépe získávány, pokud je postoj těla podobný jako při jejich získání (například sezení u stolu) (Dijkstra et al. 2007). Během vybavování určité paměti, je daná vzpomínka náchylná ke změně (Alberini & LeDoux 2013)

3.5 Konsolidace

Konsolidace je proces při němž jsou nové nestabilní vzpomínky stabilizovány, upevněny a převedeny do trvalejší formy, kdy nejsou náchylné ke změnám a narušení (Nákonečný 2003; Alberini 2005, Alberini & LeDoux 2013).

Pokud jsou ale vzpomínky uložené v paměti vybaveny stávají se opět nestabilními a tak i náchylnými ke změnám, protože paměťová stopa je znovu aktivována. Proces kdy, je vzpomínka vybavena a následně znovu uložena a upevňována do stabilní formy ať už v pozměněné podobě či ne, je nazývaný rekonsolidace. Rekonsolidace je tedy opětovná konsolidace u vzpomínky, která už konsolidována, stabilizována byla (Alberini & LeDoux 2013)

Ke konsolidaci paměti přispívají různé faktory, tyto faktory se vzhledem k typu paměti, která je upevňována, mohou lišit.

K dlouhodobému upevnění nových vzpomínek celkově přispívá spánek (Rasch et al. 2007; Marshall et al. 2006, Tucker et al. 2006). Spánek je jedním z hlavních faktorů ovlivňující konsolidaci (Harand et al. 2012). Konsolidace během spánku souvisí s neuronální oscilací, která se vytváří v neokortexu.

Největší význam pro upevnění deklarativní paměti má hluboký spánek fáze non - REM s pomalými EEG vlnami, kdy jsou tyto oscilace nejvýraznější.

Ve studii kde hodnotili vliv spánku na deklarativní paměť, zkoumali kolik slov si byl jedinec schopný vybavit, z předchozího učení, před a po spánku. Zjistili, že po spánku byl výkon vyšší, lidé si dokázali vybavit více slov, než před spánkem. Pokusy s úkoly týkající se nedeklarativní paměti prokázali, že vliv pomalých vln v hlubokém spánku na konsolidaci, se týká pouze paměti spojené s hippokampem, tedy s pamětí deklarativní (Marshall et al. 2006). Pro zkoumání vlivu spánku na nedeklarativní paměť je častým proceduálním neboli nedeklarativním úkolem učení a zapamatování si určité sekvence, například sekvence úderů prsty na klávesnici (Spencer. et al. 2007, Marshall et al. 2006). Delší spánek s REM fází je důležitý pro upevnění motorických a jiných dovedností spojených s pamětí nedeklarativní (Tucker et al. 2006), pro upevnění deklarativní paměti má pak, jak již bylo zmíněno, vliv především non - REM spánek (Marshall et al. 2006). Pro upevnění deklarativní paměti tedy stačí i krátký denní spánek, který se skládá pouze z non – REM fáze.

Rasch et al. (2007) také zkoumali vliv spánku na konsolidaci a stejně jako v předchozí studii došli k závěru, že pouze na upevňování deklarativní paměti má vliv spánek s pomalými vlnami. Pokus se sestával z učení deklarativních a nedeklarativních úkolů. V rámci tohoto učení byli lidé

vystavení určitému pachu, vůni.

Během spánku s pomalými vlnami, pak byli pachu, kterému byli dříve vystaveni v kontextu s učením, vystaveni znovu. Opětovné vystavení pachu během této fáze spánku zlepšilo konsolidaci deklarativní, ale už ne nedeklarativní paměti. Při použití magnetické rezonance autoři zjistili, že opětovné vystavení pachu během brzkého non – REM spánku, spojeného s pomalými vlnami, způsobuje vysokou aktivaci v hippocampu.

Opětovné vystavení jedince pachu během jiné fáze spánku, nebo během bdění neprokázalo žádný významný vliv na konsolidaci deklarativní paměti (Rasch et al. 2007).

Dalším faktorem ovlivňující konsolidaci je věk. I konsolidace během spánku se může lišit u mladších a starších jedinců, kvůli změnám, které se odehrávají v průběhu stárnutí v mozku (Harand et al. 2012). Schopnost konsolidace během spánku se s věkem zhoršuje (Spencer et al. 2007).

4 Olfaktorická paměť

Olfaktorická neboli také čichová paměť je sensorická paměť sloužící k přijímání, zpracovávání, ukládání a zpětnému vybavování olfaktorických informací (Lledo et al. 2005)

Některé literární zdroje poukazují na to, že se olfaktorická paměť od jiných typů sensorické paměti, jako je vizuální nebo sluchová, odlišuje (Koster 2005; Herz & Engen 1996). Důvodem pro tento předpoklad je i samotný pach, který se strukturálně liší od ostatních podnětů (Koster 2005). Rozpoznání pachové látky na olfaktorickém receptoru, souvisí s fyzikálně – chemickými vlastnostmi odorantu (Saito et al. 2009). Existuje více teorií o tom, jakým způsobem k rozpoznání dochází, jakým způsobem olfaktorické receptory rozeznají pach jednotlivých molekul. Jedny teorie zastávají názor, že pro rozeznání je hlavní tvar molekuly, podle jiných rozeznání závisí na vibracích molekul, nebo zohledňují tvar i vibrace (Brookes, Horsfield & Stoneham 2012).

Přijímání olfaktorických signálů probíhá přes olfaktorické receptory. U psa nalezneme přes 1000 genů pro olfaktorické receptory z toho více než 800 genů je funkčních (Olender et al. 2004; Robin et al. 2009). Geny pro čichové receptory (OR) jsou velmi rozmanité. Rozdíly nenajdeme jen mezi jednotlivými druhy, ale i mezi plemeny a jednotlivci. OR geny jsou obecně velmi polymorfní, mají velké procento výskytu jednonukleotidových polymorfismů, jedná se o obměnu jedné nukleotidové báze v určité pozici v genomu. Šest plemen zkoumaných v rámci studie se lišilo především v rámci počtu genů, u kterých se jednonukleotidové polymorfismy vůbec nevyskytovali (Robin et al. 2009).

Polgár a jeho kolegové se zaměřili na zjištění, zda šlechtění psů, má vliv na olfaktorickou kapacitu jednotlivých plemen. Olfaktorická kapacita byla porovnávána u plemen psů šlechtěnými kvůli čichovým schopnostem, s vlky, plemeny brachycefalickými a ostatními plemeny. Kapacita byla zjišťována podle schopnosti psa, nebo vlka najít ukrytou potravu v jednom z keramických hrnců v řadě, úroveň obtížnosti byla určena počtem otvorů pro pronikání pachu z hrnce. V této studii byli vyhodnoceni vlci a plemena psů, šlechtěná pro pachové schopnosti, jako lepší, tedy s vyšší olfaktorickou kapacitou, v porovnání s plemeny ostatními a brachycefalickými. Pro potvrzení nebo vyvrácení těchto výsledků bude muset být provedeno více studií (Polgár et al. 2016)

Obecně se udává, že pravá hemisféra ovládá levou část těla a opačně, levá hemisféra ovládá pravou část těla. V případě čichu je ale propojení ipsilaterální, to znamená, že pravá nozdra je propojena s pravou hemisférou a naopak (Royet & Plailly 2004)

To potvrzuje i výzkum zabývající se lateralitou olfakce u psů. V pokusu byly psům dány k načichání neutrální pachy (vanilka, káva) a pachy s velkým emocionálním kontextem (adrenalin, pachy spojené veterinou). Při neutrálních pachových podnětech psi nejdříve využívali pravou

nozdrů v souvislosti se zapojením pravé hemisféry do zpracovávání nových podnětů, s dalším vystavováním pachů pak přecházeli na používání nozdry levé, rutinní chování je spojeno s hemisférou levou. V případě pachů s velkým emocionálním podnětem, používali psi i po opakovaném vystavování stále k načichávání nozdrů pravou, to odpovídá tomu, že je pravá hemisféra zapojena do emocionálních procesů. Nebyly pozorovány žádné významné rozdíly v pozorování opačných pohlaví (Siniscalchi et al. 2011).

To jaký bude mít odorant účinek, čichovou odezvu, ovlivňuje rychlost proudění vzduchu, čas po který je odorant nasáván, množství odorantu a schopnost odorantu vstřebat se do olfaktorické sliznice. Odoranty s pomalou absorbcí se vstřebávají více za pomalého proudění vzduchu, kdy mají více času na vstřebání. Odoranty s rychlejším vstřebáváním mají lepší podmínky pro vstřebání při vysokém proudění vzduchu, obsáhnou tak větší plochu do které se mohou vstřebat (Mozel et al. 1991).

Bylo pozorováno, že v jedné z nozder dochází k většímu proudění vzduchu než ve druhé. Pokus ukázal, že lidé, kterým byla dána k načichání směs dvou látek o různé vstřebatelnosti, určují množství těchto látek jinak, pokud vzorek načichávají nosní dírkou s větším nebo s menším prouděním vzduchu. Obsah obou látek ve směsi byl vždy stejný. Z toho můžeme usuzovat že, nosní dírka s vyšším prouděním vzduchu je více citlivá na odoranty s vyšší schopností vstřebat se do sliznice, druhá s nižším prouděním je citlivější na odoranty s pomalejším vstřebáváním. Každá tak přenáší do mozku trochu odlišný obraz (Sobel et al. 1999).

Oxid dusnatý (NO), v mozku primárně působí jako mezibuněčný posel a je zapojen v procesech různých typů paměti. Pokusem, při kterém byly zablokovány skupiny enzymů zodpovídající za produkci NO, použitím inhibitoru Arg(NO₂), bylo zjištěno, že větší dávky tohoto inhibitoru (100 mg/kg) u krys způsobují změnu sociálního chování, respektive zhoršenou vzájemnou rekognici jedinců mezi sebou. Jedinci nebyli dle čichu, schopni identifikovat známé jedince od neznámých. Samotný čich ovlivněn nebyl. Tento pokus ukazuje, že NO je zapojen i v procesech olfaktorické paměti (Bohme et al. 1993).

Oxid dusnatý pravděpodobně působí na ukládání a formování olfaktorické paměti prostřednictvím změn na na synaptické plasticitě (Kendrick et al. 1997).

Průměrný výkon u lidí pro rozpoznávání starých obrazů od nových je skoro 100% a během prvního měsíce výkonost klesá jen nepatrně. Délka udržení informací ve vizuální paměti se pohybuje kolem 4 měsíců (Shepard 1967). U běžných pachů se výkon rozeznávání starých pachů, kterým byl subjekt dříve vystaven, od nových pohybuje od 70 % do 90 % v závislosti na druhu látky a během prvního měsíce klesá zhruba o 15 % (Lawless 1978).

William a Johnston ve své studii zkoumali jak ovlivňuje výcvik psa na diskriminaci a detekci více pachů, další trénink a detekci jednotlivých látek.

Pes se postupně učil rozeznávat 10 zápachů, na naučení pachu měl 10 dnů, poté byl vždy testován na všechny jemu už známé látky, po každém testování, před začátkem učení nové látky, byl výcvik upevněn. Na konci pokusu byl pes testován na všech 10 pachů najednou.

Bylo zjištěno, že se zvyšujícím se počtem látek neklesá schopnost rozeznávat dříve naučené pachy a čas potřebný k výcviku pro diskriminaci nové látky má klesající tendenci (William & Johnston 2002).

Také u krys byla prokázána dobrá schopnost zapamatovat si pachy, které se dříve naučily, společně s jejich kladným nebo záporným významem (Slotnick et al. 1991).

4.1 Související struktury

Olfaktorické senzory (OSN) společně s podpůrnými buňkami utvářejí neuroepitel na povrchu nosních skořep. OSN jsou bipolární neurony, utvářeny jedním axonem a jedním dendritem, konec dendritu je vypouklý a pokrytý cíliemi, s odorantovými receptory (Firestein 2001), přijímající stimuly z prostředí (Vassar et al. 1994). Jednotlivé receptory rozeznávají různé odoranty, stejně tak i odoranty mohou být rozeznány větším počtem receptorů. Kombinace zapojených receptorů do rozeznávání, je nezbytná pro diskriminaci pachu (Mombaerts, Wang & Dulac 1996; Malnic et al. 1999). Některé z odorantů jsou při odlišných koncentracích, vnímány jako rozdílné pachy (Malnic et al. 1999). Citlivost receptoru na pach a celkovou reakci olfaktorického systému, ovlivňují i předchozí zkušenosti jedince, každý jedinec může být odlišně citlivý na vystavení různým pachům (Fletcher & Wilson 2003).

Prvotní strukturou mozku pro zpracování olfaktorických informací je čichový kyj (Mori, Nagao & Yoshihara 1999; Firestein 2001). V čichovém kyji se axony OSN sdružují v glomerulech, tvoří sférické synaptické spojení s dendrity mitrálních a chomáčkovitých buněk (Firestein 2001; Price & Powell 1970). Axony neuronů se specifickým receptorem jsou vedeny do glomerulů ve stejných topografických zón v čichovém kyji (Mombaerts et al. 1996).

Axony mitrálních a chomáčkovitých buněk dohromady utváří *tractus olfactorius*, rozdělený na tři hlavní svazky, stria (lateralis, medialis, inermialis) zajišťující spojení s vyššími kortikálními centry (Vassar et al. 1994; Philips, Powell & Shepherd, 1963). Například *stria olfactoria* intermedia je spojena s *tuberculum olfactorium*, který dále utváří eferentní spojení s mediodorsálním jádrem thalamu a hypothalamem (Farlex Partner Medical Dictionary 2012).

Primární čichová kůra má přímé spojení s čichovým kyjem. Axony, které mitrální a chomáčkovité buňky vysílají do oblastí koncového mozku se pojí s pyramidálními neurony piriformního kortexu (Price & Powell 1970). Informace přicházející z čichového kyje jsou v piriformním kortexu kódovány velkým množstvím neuronů. Čím více neuronů se podílí na rozeznávání pachu tím je výkon lepší. Odlišné stimuly nevyvolávají stejnou neuronální odezvu (Miura, Mainen & Uchida 2012). Odorant aktivuje specifický soubor neuronů v kortexu, neurony tvoří shluky, ale jsou rozptýleny v prostoru (Stettler & Axel 2009). Sekundární oblasti jsou spojeny s čichovým kyjem nepřímo přes primární čichovou kůru.

Orbitofrontální kůra se nachází ve ventromediální části frontálního laloku, má vliv na rozhodování, společně s dalšími významnými systémy, amygdalou a nervovým systémem. Proces rozhodování je spojen s emocemi. Pokud je tato část mozku poškozena, jedinec do vyhodnocování situací emoce nezapojuje. Jedinec je tak velmi omezen v sociálním chování (Bechara, Damasio & Damasio 2000). Podle neuronální aktivity při úkolech s určováním pachů je orbitofrontální kortex významnou strukturou pro rozpoznávací čichovou paměť, pro schopnost zapamatovat si a rozeznat olfaktorické stimuly (Ramus et al. 2000).

Při řešení úkolů s rozeznáváním pachů byla u potkanů zaznamenána neuronální aktivita jak v basolaterální amygdale tak v orbitofrontálním kortexu. Neurony v basolaterální amygdale vykazovali aktivitu brzy ze začátku tréninku, zatímco orbitofrontální kortex byl zapojen do hodnocení zápachu až poté co byl pach potkanem naučen (Schoenbaum et al. 1999).

Studie u pacientů s poškozením amygdaly, oboustranným i jednostranným, prokazuje, že amygdala u lidí je důležitá struktura pro olfaktorickou paměť (Buchanan et al. 2003). Podílí se na emočním zpracování olfaktorických stimulů (Zald & Pardo 1997).

Struktury nacházející se ve středním temporálním laloku, hipokampu, entorhinální, perirhinální

a parahipokampální kůra, slouží pro vytváření paměťové stopy, ta se na těchto strukturách stává postupně nezávislá a ukládá se do neokortexu, se kterým je mediální temporální lalok propojen (Squire & Zola 1996). Tyto struktury jsou rovněž důležité pro diskriminaci pachů. Pacient H.M s poškozeným středním temporálním lalokem, nebyl schopen rozeznat pro něj známé objekty pomocí čichu, také nedokázal identifikovat starý pach od nového. Schopnost určit intenzitu zápachu zůstala zachována (Eichenbaum et al. 1983).

Přítomnost zápachu, bez cíleného nasávání pachu, čichání, působí na jiná místa olfaktorické kůry v lidském mozku než cílené čichání, neboli „sniffing“. Samotné čichání i bez přítomnosti zápachu vyvolává aktivitu v čichovém kyji a v primární kůře temporálního laloku, to odpovídá umístění primární čichové kůry u člověka. Aktivitu piriformní kůry stimuluje procházení vzduchu nozdrami. Samotný pach aktivuje činnost v orbitofrontální kůře čichového laloku, neboli v sekundární čichové kůře, a také v limbickém systému (Sobel et al. 1998).

4.2 Emoce a jejich propojení s olfaktorickou pamětí

Pro zpracování emocí v mozku slouží limbický systém. Jedná se o primitivní nervový systém, společný pro lidi i zvířata (Haririr et al). Mezi struktury limbického systému patří hipokampální formace, hypothalamus, amygdala a limbická kůra (Rajmohan & Mohandas 2007). Limbický systém je v blízkém pojení se systémem olfaktorickým (Herz & Schooler 2002).

Vlivem evoluce došlo u různých druhů savců k odlišné relativní velikosti limbického a čichového systému v rámci mozku. U primátů se předpokládá, že redukci limbického a čichového systému zapříčinilo jejich primární využívání vizuálního smyslu. U mořských savců pak došlo k redukci olfaktorického systému pravděpodobně jeho menší potřebou využití v daném životním prostředí (Reep et al. 2007).

Samotný pach, díky blízkému napojení olfaktorického systému na systém limbický, vyvolává v limbickém systému aktivitu. Uvažovalo se o tom, že právě vzrušivost provázející samotný pach, je důvodem proč pach vyvolává emocionálnější vzpomínky než jiné smyslové podněty (Herz et al. 2004). Existuje značné množství studií zabývajících se pachem vyvolávanými vzpomínkami a jejich jedinečností, ta spočívá ve výrazném propojení s emocemi a se zasahováním olfaktorických vzpomínek hluboko do minulosti.(Herz et al. 2004; Willander & Larsson 2007; Chu & Downes 2002; Gottfried et al. 2004).

Willander & Larsson (2007) zjišťovali jak hluboko do minulosti zasahují vzpomínky vyvolané olfaktorickým stimulem a rovněž jak působí na emoce účastníků. Účastníci byli vystaveni třem typům stimulů, samotnému pachu, samotnému názvu pachu a nebo verbálnímu i olfaktorickému podnětu dohromady.

Věk účastníků se pohyboval od 65 do 80 let. Bylo vyhodnoceno, že všechny typy stimulů vyvolávají více vzpomínek z prvních dvou desetiletí života účastníků, z toho více vzpomínek se týkalo prvního desetiletí. Ze všech tří typů stimulů vyvolal samotný pach v rámci prvního desetiletí nejvíce vzpomínek.

Vzpomínky vyvolané pouze pachem byly také uváděny účastníky jako příjemnější a mnohem více emocionálnější, než tomu bylo pokud byly vyvolané verbálním podnětem, názvem pachu. Stejně tak byly uváděny jako více emocionálnější a živé, než vzpomínky vyvolávané názvem pachu a pachem dohromady (Willander & Larsson 2007).

Působení pachů na vyvolání autobiografických vzpomínek zkoumali rovněž Chu & Downes

(2002). Účastníkům pokusu experimentátoři nejdříve určili slovo s požadavkem aby si pokusili k danému slovu vybavit vzpomínku, tuto vzpomínku následně měli účastníci ohodnotit. Hodnotila se emotivnost vzpomínky, to jestli byla vzpomínka pro zúčastněného příjemná, nebo nepříjemná. Posléze bylo účastníkům buď znovu dané slovo zopakováno s prosbou aby si pokusili vybavit více podrobností, nebo byli za tímto účelem vystaveni vizuálnímu podnětu nebo pachu, který se buď shodoval s pocitovou hodnotou předchozího slova nebo ne. To znamená, že pokud vyvolávalo slovo v účastníkovi příjemné pocity, dostal pach který v něm vyvolával příjemné pocity také, nebo pach s jinou pocitovou hodnotou, než jaký měl verbální podnět.

Autoři dospěli k závěru že pachy jsou silnými podněty pro vyvolání autobiografických vzpomínek, a že tato skutečnost nesouvisí s vyšší, stimulací limbického systému spojené se zápachem, protože nekongruentní a kongruentní zápach vykazují velké rozdíly ve vybavování nových detailů k vzpomínané události. Pach s návazností na předchozí slovo, pomohl vyvolat více detailů vzpomínky, než pach nekongruentní (Chu & Downes 2002)

Stejného výsledku dosáhli i autoři Herz et al. (2004). Při pokusu kdy si účastníci vybavovali vzpomínky vyvolávané vizuálními nebo olfaktorickými podněty, byli účastníci zároveň podrobeni magnetické rezonanci. Ačkoli veškeré pachy vyvolávali aktivaci v limbickém systému, pach, který měl pro člověka větší emoční význam vyvolával významnější aktivitu. Aktivita je v tomto případě spojena s emocemi, které vzpomínka vyvolává a nikoli s pachem samotným. To vychází ze zjištění že kontrolní pach, nespojený s žádnými vzpomínkami, nevyvolával v amygdale tak velkou aktivitu jako experimentální pach.

Vizuální podněty nevyvolávaly v amygdale tak velkou aktivitu jako pach (Herz et al. 2004).

Ve studii Gottfrieda et al. (2004) byl zkoumán vliv přítomnosti pachu na vybavení a rozlišení nových vizuálních podnětů od starých. Subjekty měli za úkol zapamatovat si obrázky a spojit si je s pachem, kterému byly v době učení vystaveny. Pach přítomný při kódování informací, pomáhal následně při vybavování dané informace. Nejlépe byli vybavovány informace spojené s příjemnými pachy. Při úspěšném rozpoznání starých objektů od nových byla zaznamenána aktivita v předním hippokampu a primární čichové kůře. Primární čichová kůra je základní struktura pro ukládání olfaktorických informací.

Emoce souvisí i s utvářením paměťové stopy. Pro averzivní a pozitivní olfaktorické vzpomínky se vytváří jiné paměťové stopy, přičemž pozitivní přetrvávají po delší dobu (Sandovall & Davis 2012). Vytvoření dlouhodobé olfaktorické paměti probíhá rychleji pokud je pach spojen s příjemným podnětem, než pokud je v asociaci s podnětem averzivním (Krashes & Waddell 2008).

4.3 Olfaktorická komunikace

Olfaktorická informace je přenášena pachovými molekulami, pomocí vzduchu nebo vody. Způsob uvolňování pachu může být různý, například postupný nebo neustálý. Přenos informace záleží na vnějších podmínkách a také na samotných vlastnostech pachové látky.

Olfaktorická informace vyvolává v příjemci poměrně rychlou odezvu, zprostředkovanou změnou jeho chování (Bossert & Wilson 1963).

Jedním z typů komunikace je vzájemné očichávání psů mezi sebou. O určité části těla projevují psi při čichání intenzivnější zájem, než o jiné. Jedná se především o tvář, krk a perianální oblast (anální vāčky). Tyto oblasti vyvolávají různé zápachy a jsou zdrojem odlišných informací (Siniscalchi 2018).

Dalším druhem olfaktorické intraspecifické komunikace je pachové značení (močí, trusem). Při tomto druhu komunikace, nemusí být interagující strany v komunikaci ve stejnou dobu na stejném místě, je tak možno například předejít případným konfliktům. Moč také může mimo jiné poskytnout informace o pohlaví, zdraví a o sociálním statutu jedince (Lisberg & Snowdon 2009, Siniscalchi 2018).

Defekace je na rozdíl od močení k záměrnému předávání olfaktorické informace, ke značkování, využívána výjimečně (Cafazzo et al. 2012). Mezi značením a pouhým vylučováním močí či trusu se rozeznává pomocí postoje při vylučování a podle chování pozorované před ním nebo po něm. Značení většinou předchází očichání daného místa. Vylučování ve stoje nebo v podřepu je všeobecně spojováno s pouhým vylučováním (Cafazzo et al. 2012; Wells & Bekoff 1981).

Značkování je u psovitých rozšířeným druhem komunikace. Při pozorování kojotů préríjních ve volné přírodě bylo vypořádáno, že míra značkování se u různého chování liší. Největší míra značkování byla u samic kojotů préríjních sledována zejména při přesunech územím, během agresivního chování a před přijímáním potravy, naopak nejméně ke značkování docházelo během odpočinku. Na zvyšování počtu značkování za určitý čas, měla vliv také velikost skupiny. Osamocení kojot značkoval méně než kojot nacházející se ve skupině, čím větší skupina, tím bylo značkování pozorováno častěji (Wells & Bekoff 1981).

Pozorování volně žijící smečky psů domácích přineslo obdobné výsledky. U samic bylo více pozorováno značkování, než pouhé vylučování, zatímco u samic tomu bylo naopak. U psů se jako nejčastější poloha značení vyskytovalo močení se zvednutou nohou, nejvíce pozorované při značení na obvodu hranic teritoria, nebo vně hranic. U samic nikdy značení mimo hranice teritoria pozorováno nebylo. Stejně jako u kojotů psi značkovali mnohem častěji během agresivního chování a při přesunech (Caffazo et al. 2012).

V případě psů žijících v lidské společnosti jsou faktory ovlivňující jejich vzájemnou olfaktorickou komunikaci v přítomnosti majitele především upoutání na vodítko a pohlaví. Psi mnohem častěji značí pokud na procházce se svými majiteli nejsou na vodítku, stejně tak více očichávají ostatní psy. Nejčastěji samci očichávají feny. Dalším faktorem ovlivňující značení je pohlaví, kdy samci, ve shodě s předchozími zjištěními u psovitých, značí mnohem častěji než feny (Řezáč et al. 2011). Samci vlastním značením častěji překrývají moč jiných samic, než samic (Bekof 2001).

Stejně tak i doba po kterou je určitý vzorek moči psem zkoumán závisí na pohlaví, kastraci a postavení daného jedince, zda je submisivní nebo dominantní (Lisberg & Snowdon 2009). Celkově se psi i feny velmi zajímají o vzorky moči cizích psů (Lisberg & Snowdon 2009; Bekof 2001). Vlastní moč je zkoumána jen zběžně, pes o ní rychle ztrácí zájem, zatímco zájem o cizí moč přetrvává (Bekof 2001, Horowitz 2017).

Úroveň zájmu, doba po kterou ji pes zkoumá, se může u různých vzorků lišit. Kupříkladu kastrování psi delší dobu zkoumají moč nekastrovaných psů déle než nekastrovaných fen. U submisivních jedinců celkově docházelo k delšímu zkoumání vzorků cizí moči (Lisberg & Snowdon 2009).

Psi musí komunikovat mezi sebou v rámci vlastního druhu, ale také s lidmi, v jejichž společnosti žijí. Komunikace probíhá vizuálně, akusticky, přes dotyky a také pomocí čichu. Nedávno vznikla souhrnná práce zabývající se komunikací u psa domácího, pojednávající o všech výše uvedených typech komunikace. Autoři zmiňují, že jak interspecifická tak intraspecifická olfaktorická komunikace je v současné době méně prozkoumána, než ostatní komunikace, především akustická a

vizuální (Siniscalchi et.al. 2018).

V interspecifické komunikaci byla například podrobně zkoumána schopnost psa využívat lidských ukazovacích gest (Szetei et.al. 2003, Elgier et.al. 2009). Diskutuje se zda je tato jejich schopnost způsobena domestikací, jejich dlouhodobým soužitím ve společnosti lidí, nebo jestli souvisí s interakcí s lidmi v rané fázi ontogeneze psa. Pravděpodobný je vliv jak domestikace, tak působení interakce s lidmi v rané fázi ontogeneze. Za účelem zodpovězení této otázky, byly například porovnávány výkony psů a vlků ve věku 11 měsíců. Vlci u kterých proběhla socializace byli ve využívání gest podobně úspěšní jako domácí psi, žijící s lidmi (Virányi et al. 2008).

Rovněž bylo zkoumáno například porozumění psa lidským slovům a jejich významu. Studie vedly k zjištění, že pes si je schopen zapamatovat velké množství slov a jejich význam a dokáže se učit podobným způsobem jako malé děti. Pomocí vyřazovací metody zvládne přiřadit nové neznámé slovo k novému předmětu (Kaminsky et al. 2004).

Méně studií se zaměřuje na olfaktorickou komunikaci psů a člověka. V jedné z takto zaměřených studií byla zkoumána aktivita jakou vyvolávají v mozku psa lidské pachy a pachy vlastního druhu, zkoumán byl také rozdíl mezi pro psa známými a cizími jedinci.

Autoři pozorovali caudate nucleus u psů za použití fMRI, aby zjistili vztah psů, sociální vazbu, k vlastnímu druhu a k člověku. Caudate nucleus je mimo jiné struktura ze značné části se podílející na procesech zpracovávání odměn v mozku.

Čichový kyj byl stimulován stejně všemi zkoumanými pachy (cizí pes, cizí člověk, známý člověk, cizí pes), ale největší aktivace byla v nucleusu caudate pozorována u pachu známého člověka (ne psovod, ale osoba psovi blízká – psa nekrmili, vztah spíše přes hraní). S tímto pachem měli psi pozitivní spojení. Asociace mezi člověkem a odměnou je zřejmě silnější, než asociace mezi odměnou a psy. Celkově byla větší aktivita vyvolána u známých pachů psů a lidí.

V oblasti mediálního frontálního laloku, docházelo naopak k silnější reakci při vystavení pachu od známých psů (Berns et al. 2015).

V rámci sociálních vztahů mezi psy a lidmi, bylo zkoumána schopnost psů rozeznat lidské emoce, z jejich výrazu tváře (Muller et al. 2015) nebo z tónu lidského hlasu a schopnost empatie k lidským pocitům, štěstí strachu nebo smutku (Custance & Mayer 2012). Jen málo studií se věnuje rozpoznávání a zapamatování si emocí z pachů psem. Příkladem takové studie je výzkum D'Aniello et al (2017), kde se autoři se zaměřili na otázku, zda lidský pach poskytuje psům informaci o jejich emocionálním stavu a zda podle tohoto stavu psi uzpůsobují své chování. Pokud tomu tak je musí být pes schopen identifikovat emotivní pach a pamatovat si jej. V rámci pokusu byl mužům dvakrát odebírán pach mezitím co sledovali video vyvolávající strach a štěstí. Experiment se skládal z pozorování reakcí a tepové frekvence psa v přítomnosti majitele a jedné cizí osoby, (experimentátora) během vystavení emotivně zbarveným pachům (štěstí, strach) a jednomu pachu neutrálnímu. Po zahájení pokusu se jak experimentátor tak majitel vyhýbali očnímu kontaktu se psem. Zjistilo se, že během doby kdy byl pes vystaven pachu strachu od svého majitele, se výrazně zvýšila jeho srdeční činnost, oproti ostatním pachům.

5 Olfaktorické učení

Olfaktorické učení se dělí podle období ve kterém probíhá na prenatalní, neonatální a učení v dospělosti. Při olfaktorickém učení v dospělosti jsou aktivovány jiné mozkové struktury, než při učení v neonatálním období, v neonatálním období je nervový okruh značně zjednodušen (Mennela et al. 2001; Hepper et al. 2006; Moriceau & Sullivan 2004).

Chemosenzorické učení v prenatalním a brzkém postnatálním období může být pro jedince výhodné po jeho narození, získá jím informace například o tom jaké potraviny jsou bezpečné (Mennela et al. 2001)

Mláďata savců preferují chutě a pachy, podle stravy jejich matky během březosti a během neonatálního období mláděte, při kterém přijímají mateřské mléko (Todrank et al. 2011). Prostřednictvím potravy, kterou přijímá matka v době březosti, si vytvoří preference pro určitou potravu po narození. Chuť stravy, její aroma a vůně, kterou matka přijímá během těhotenství, březosti je přenášena plodovou vodou k plodu. Po narození je pak přenos zprostředkován mateřským mlékem (Mennela et al. 2001).

Autoři zkoumali olfaktorické učení u psů, vliv vystavení anýzu v prenatalním, postnatálním a perinatálním období prostřednictvím stravy přijímané matkou, na pozdější chování štěnat při přijímání potravy po odstavu. Štěňata byla testována ve věku 10 týdnů po prenatalní expozici anýzem (v posledních 20 dnech březosti), po postnatální expozici (v prvních 20 dnech po narození), nebo po kombinaci prenatalního a postnatálního vystavení, po perinatální expozici. Po perinatální expozici štěňata mnohem víc preferovala potravu s anýzem, než po ostatních druzích expozice, postnatální a prenatalní. Ve skupině štěnat, které byly anýzu vystaveny pouze v prenatalním období, nebyl v době testování (10 týden věku štěnat) znát žádný vliv vystavení anýzu v prenatalním období štěnat, jejich výsledky byly podobné jako u kontrolní skupiny (Hepper et al. 2006).

U mláďat potkanů, mláďata která byla vystavena vůni peprmintu při stimulaci (kojení) matkou, později vykazovala větší preferenci k vůni peprmintu, než ostatní mláďata. Během prenatalního období plod pachu peprmintu vystaven nebyl (Wilson et al. 1987)

Studie u lidí také zkoumala, jak potrava, kterou matka přijímá během těhotenství a během kojení ovlivňuje pozdější přijímání potravy dítětem. Zda dítě preferuje chutě, jakým bylo vystaveno v prenatalním a postnatálním období. Matky v kontrolní skupině pily vodu při těhotenství i během kojení. V jedné studijní skupině pily matky vodu během těhotenství a mrkvovou šťávu během kojení, ve druhé to bylo opačně. Výsledky poukazují na to, že kojenci vystaveni chuti mrkve ať už v plodové vodě nebo mateřském mléku, měli pozitivnější přístup k jídlu s příchutí mrkve, než děti v kontrolní skupině (Mennela et al. 2001).

Olfaktorické učení je možné rozdělit, stejně jako učení obecně, na asociativní a neasociativní učení. Asociativní učení, zvláště olfaktorické klasické podmiňování, je jedním ze základních učení, zkoumaných na drosophile. Výzkum u hmyzu, přesněji u druhu drosophila, pomohl pochopit základy fungování mozku, procesy paměti a učení (Roman et al. 2001; Busto et al. 2010) . Olfaktorický systém u hmyzu má podobné funkční struktury, jaké se nacházejí u savců (Davis 2004). V olfaktorickém klasickém podmiňování je pach podmíněným stimulem, spojený buď s averzivním nebo appetitivním, kladným nepodmíněným stimulem (Busto et al 2010; Yu et al 2004). Olfaktorické asociativní učení je u drosophily nejčastěji zkoumaným chováním (Busto et al. 2010; Roman et al. 2001).

U drosophily, bylo zjištěno, že při olfaktorickém klasickém podmiňování dochází ke změně v

neurálním kódu naučeného pachu, přidáním nových synapsí do sestavy. Jestliže se spároval nepodmíněný averzivní podnět, elektrický stimul, s podmíněným pachovým stimulem reagovali dohromady nově zapojené synapse se starými. Rychlé zapojování nových synapsí do původního kódu může být jedním z hlavních mechanismů tvorby krátkodobé paměti (Yu et al. 2004).

Olfaktorické klasické podmiňování vyžaduje aktivitu molekul na místě v mozku kde se neurální cesty pro podmíněné a nepodmíněné stimuly prolínají (Busto et al. 2010; Roman et al. 2001). U drosophil je tímto místem struktura mozku zvaná mushroom body (Roman et al. 2001).

Výzkum asociativního olfaktorického učení, byl prováděn také na potkanech. Během neonatálního období se potkaní mláďata naučí spojovat pach se svou matkou (Moriceau & Sullivan 2004; Wilson et al. 1987). Asociace, vazba mezi pachem a matkou se vytváří rychle a je velmi odolná. Pro toto učení slouží zjednodušený nervový obvod zahrnující čichový kyj a lokus ceruleus. U dospělého jedince jsou do učení zapojeny struktury amygdala, hippokampus a prefrontální kůra (Moriceau & Sullivan 2004). Pro asociativní olfaktorické učení v neonatálním období je důležitou látkou noradrenalin (Sullivan et al. 1992; Moriceau & Sullivan 2004).

Autoři ve studii, na přelomu dvacátého a dvacátého prvního století, zaznamenal při řešení nového diskriminačního olfaktorického problému u dospělých potkanů aktivitu v orbitofrontálním kortexu a basolaterální amygdale. Při reakci na správný pach (vlození tlamy do místa, kde se objevovala tekutina) dostali potkani odměnu v podobě cukerného roztoku, pokud takto zareagovali na nesprávný zápach dostali roztok chininu (pro potkany odporný).

V první fázi tréninku byla aktivita neuronů bazolaterální amygdaly větší při vystavení kladnému zápachu, než u negativního. Předpokládá se že, basolaterální amygdala je z větší části zaměřena na kódování asociativního významu podnětů (jaký pach je spojen s kladnou reakcí a naopak). Neuronů orbitofrontálního kortexu jsou pak hlavní pro využívání této informace při porovnávání, diskriminaci pachů (Schoenbaum et al. 1999).

V průběhu života jedince se v olfaktorickém kyji objevují nové neurony, vznikají v subvetrikulární a subgranulární zóně v hippokampu z kmenových buněk, odtud migrují nové neurony do čichového kyje. Nové neurony jsou stejně jako jiné součástí funkčního obvodu čichového kyje, vytvářejí nové synapse během několika málo dnů. Nové neurony ale většinou nepřežívají déle než měsíc (Allonso et al. 2006; Ming & Song 2005, Mandarion et al. 2011). Přibývání nových neuronů během dospělosti souvisí s adaptací na okolní (pachové) prostředí.

Autoři chtěli zjistit, zda má na delší zachování neuronů vliv olfaktorické učení, přesněji diskriminační olfaktorické učení.

U myši bylo zkoumáno přežití a topologické rozmístění neuronů po olfaktorickém diskriminačním učení. Výsledky studia naznačují, že olfaktorické učení zvyšuje míru přežití nových neuronů v čichovém kyji, ale rozmístění neuronů s větší životností je nerovnoměrné (Alonso et al. 2006). Pouhé aktivování smyslových sensorů, pro zvýšené přežívání neuronů nestačí, jak se dříve předpokládalo (Yamaguchi & Mori 2005). Prostorové rozmístění nových neuronů bylo citlivé i na krátce trvající učení. Neuronů vykazovaly větší míru přežití tam, kde byla zaznamenána větší aktivita vůči ještě „neupevněným“ pachovým látkám. Je tak možné, že větší důležitost pro přežití nových neuronů, mají pachy, nespárované s odměnou (Alonso et al. 2006).

Jednoduchou neasociativní formou olfaktorického učení je habituace. To je snížení odezvy na biologicky nevýznamný opakující se podnět, pach.

Reakce na pach, kterému je jedinec opakovaně vystavován, se snižuje se zvyšujícím se počtem expozicí pachu. Pokud byli myši pravidelně po určitou dobu každý den vystavováni určitému

pachu, doba po kterou myši čichali k předmětu s daným pachem, se postupně snižovala (Freedman et al 2013)

5.1 Pachová identifikace

Schopnost detekovat a rozlišovat mezi vzájemně podobnými pachy velmi záleží na tréninku, na naučení pachu.

Jedinec, který je určitému pachu vystaven delší časové období má lepší předpoklad pro rozlišení daného zápachu od jiného, dokáže rozlišit mezi vzájemně více podobnými pachy, než jedinec, který byl pachu vystaven v kratším časovém intervalu, nebo vůbec. Pro zkoumání vlivu vystavení pachu na pachovou diskriminaci byl využit test pachové diskriminace. Spontánní diskriminace je test pro posouzení krátkodobé neasociativní paměti a její specifčnosti. Myši byli po různé délce habituace (po 2, 4 a 8 expozicích pachu) testováni na spontánní diskriminaci, mezi jim známým pachem, na který si navykaly a mezi strukturně podobnými pachy, lišící se jen v počtu uhlíků v uhlíkovém řetězci. Nejlepší výkon byl u myši s nejdelší dobou habituace, tyto jedinci zvládli odlišit i pachy lišící se jen v jednom uhlíku v uhlíkovém řetězci (Freedman et al 2013).

Mandarion et al (2006) ve studii sledovali jak obohacené pachové prostředí ovlivňuje spontánní diskriminaci pachů. Autoři porovnávali spontánní diskriminaci potkanů, před a po vystavení obohacenému pachovému prostředí. Potkani byli, po dobu jedné hodiny dvakrát denně celkem dvacet dní, vystaveni buď jednomu pachu, nebo dvojici pachů sobě podobných, nebo nepodobných. Diskriminace pachů byla ve všech skupinách lepší po expozici pachům. I v případě, že se jedincovo obohacené prostředí sestávalo jen z jednoho pachu byl výkon v testu spontánní diskriminace lepší, než tomu bylo před expozicí, obzvláště pokud jedinec rozlišoval mezi látkou, které byl vystaven ve svém obohaceném prostředí a látkou jí podobnou. Pachovou diskriminaci tak pravděpodobně zlepšuje už pouhá pasivní expozice pachu, kdy si jedinec na pach nebo pachy navykne, zlepšení diskriminace se projevilo i u pachů, kterým jedinec vystaven nebyl (Mandarion et al. 2006).

Rychlost s jakou se je pes schopen naučit detekovat a rozeznat daný pach od ostatních se zvyšuje pokud je pach, kterému je jedinec například pes vystaven, spojen klasickým podmiňováním s biologicky významným podnětem, například s potravou. Rychlost s jakou se je pes schopen naučit detekovat a rozeznat daný pach od ostatních se zvyšuje (Hall et al. 2014).

Schopnost psa detekovat a rozpoznávat pachy je závislá i na biologickém významu pachu pro psa (Helton 2009). Stejně tak je u psů pro diskriminaci pachů důležitý trénink, protože pes v prostředí, v jakém nyní žije v lidské společnosti, nepotřebuje čich využívat do takové míry, jako je tomu například u vlka, a tak není schopný, naučený rozeznávat malé rozdíly mezi jednotlivými pachy. Vlk využívá čichu mnohem více než pes, využívání čichu je pro vlka každodenní nutností, je důležitý například pro lov a pro vzájemnou komunikaci mezi členy smečky (Szetei et al 2003; Horowitz et al 2013).

Pomocí diskriminačního testu byly zkoumány čichové schopnosti u psů, kteří neprošli žádným olfaktorickým výcvikem. Test se skládal z několika zkoušek. V první zkoušce měl pes na výběr mezi talířem s menším a větším množstvím potravy, jeden talíř obsahoval jeden kousek potravy (párku), druhý pět. Talíře byly v jednom pokusu zakryté, v druhém odkryté, aby se zjistilo, zda pes dokáže poznat rozdílné množství potravy pomocí čichu. Výsledky neprokázaly, že psi nejsou schopni rozeznat rozdílné množství potravy jen pomocí čichu. Někteří psi vykazovali lepší výsledky než jiní. Je možné, že výsledky jsou způsobeny tím, že psi nebyli trénováni a kvůli tomu

nebyli naučeni a schopni rozeznávat malé rozdíly mezi pachy. I během zkoušky s odkrytými talíři si psi, ale pokaždé nevybrali ten s větším množstvím potravy (Horowitz et al 2013).

Diskriminace pachů u psů domácích může být ovlivněna také plemennou příslušností (Hall et al. 2015; Polgár et al. 2016).

Ačkoli pokus Polgár et al. (2016) ukazoval na to, že plemena šlechtěná pro čichové schopnosti mají větší olfaktorickou kapacitu, než plemena ostatní (Polgár et al. 2016). V jiném výzkumu oproti očekávání dospěli k výsledkům, kdy brachycefalická plemena překonala v pachové diskriminaci německé ovčáky, řadící se do plemen mesocefalických a taktéž mezi plemena šlechtěná pro jejich čichové schopnosti a hojně využívaná pro pachové práce.

Využití určitých plemen ve větší míře pro pachové práce, není důkazem pro lepší čichové schopnosti těchto plemen. Existují faktory jako trénovatelnost, motivace k práci, fyzické schopnosti daného plemene, které s tímto výběrem mohou souviset spíše, než lepší olfaktorické schopnosti těchto plemen (Hall et al. 2015; Jamieson 2017).

Úroveň s jakou je jedinec schopen diskriminovat od sebe pachy úzce souvisí s jeho schopností pachy identifikovat. Čím je diskriminace lepší, tím více pachů by měl být jedinec schopen identifikovat a také zapamatovat (de Wijk & Cain 1994).

U lidí je identifikování pachu spojené se sémantickou pamětí, vybavují si název s pachem spojený. Lidé prokazovali celkově lepší výkon v určování pachu, pokud měli při identifikaci pachu na výběr z několika alternativ, názvů pachu, než když měli sami bez pomoci pach určit (Cain et al. 1998)

Pes je nejvíce rozšířený druh používaný jako takzvaný biologický detektor (Concha et al. 2014, Leitch et al. 2013). Pes je jako biologický detektor využíván pro detekci látek v policejních a vojenských složkách, například pro vyhledávání výbušnin (Harper et al. 2005) nebo psychotropních a omamných látek (Jeziarski et al. 2014)

Autoři Jeziarski et al. (2014) zkoumali úspěšnost psů na detekci drog. Svým výzkumem reagovali na publikace, které účinnost psů na vyhledávání drog zpochybňovali kvůli nedostatečnému vědeckému podložení. Výzkum se týkal cvičených policejních psů různé plemenné příslušnosti, hodnocený byl také vliv prostředí, kde byla droga vyhledávána a typ hledané drogy. Psi byli z více než 85 % schopni detekovat drogu. Ze zúčastněných plemen (labradorský retriever, německý ovčák, teriéři, anglický kokršpaněl) byl nejlépe vyhodnocen německý ovčák.

Z vyhledávaných drog se pro psy jevila marihuana jako nejjednodušší a heroin jako nejtěžší k nalezení, na základě času, který psi potřebovali pro nalezení látky.

Autoři prokázali, že vyhledávání drog pomocí psů není a nemůže být stoprocentní, ale je účinné (Jeziarski et al. 2014).

Detekce látek za pomoci psa má využití i v lékařství, například je zkoumáno využití psa pro včasné rozpoznání karcinomu, například u rakoviny vaječnicků, kde je velká úmrtnost spojena především s pozdní diagnostikou. Ve studii zajímaví se o rakovinu vaječnicků a možnosti detekovat ji psem vycházeli z předpokladu, že rakovina u lidí je charakteristická specifickým pachem, který by se pes mohl naučit vyhledávat. Psy v rámci studie učili detekovat různé hystopatologické typy karcinomu vaječnicku a dospěli k zjištění, že nejvíce běžné typy karcinomu vaječnicků jsou pravděpodobně specifické jedním pachem (Horvath et al. 2008).

Odstavce výše obsahovali jen malou část z výčtu možností využití psa jako biologického detektoru.

Možnost využití detekce látek psem je i v zemědělství, například identifikování estru u krav,

který má také svůj typický zápach. Autoři udávají úspěšnost při vyhledávání od 70 % do 90 % (Kiddy 1978).

Psa je možno naučit detekovat obrovské množství látek, které mají specifický pach (Kiddy et al. 1978; Horvath et al. 2008)

Detekce pachu psem není neomylná a je také na psovodovi aby dokázal určit, jestli pes pozitivně neoznačil vzorek bez cílového pachu a nebo naopak jestli vzorek s pachem nepřešel jako negativní. Studie Concha et al. (2014) zkoumala jestli dle chování při čichání lze rozeznat chybové jednání psa. V pokusu zjistili, že pes se chová rozdílně v případě, že daný pach skutečně rozpoznal, nebo ne. Z pozorování vyplynulo, že pes déle zkoumá vzorky, které jsou vyhodnoceny jako falešně negativní (pes je neoznačí i když pach ve vzorku je přítomen), než vzorek skutečně negativní. K negativním vzorkům, o kterých si je pes jistý, že v nich pach není přítomen, se pes kontrolně nevrací (znovu je neočichává). Jedním ze způsobů jak předcházet chybným výsledkům je důsledné sledování psa jeho psovodem (Concha et al. 2014).

5.2 Vliv věku a pohlaví na identifikaci

Kromě již zmíněného vlivu plemene a tréninku na identifikaci a diskriminaci pachů se diskutuje o vlivu pohlaví a také věku. Velké množství studií zaměřené na tuto problematiku se zabývá lidmi (Larson et al. 2000; Choundhury et al. 2003; Doty & Cameron 2009; Doty et al. 2011). Výzkum toho jak pohlaví ovlivňuje olfaktorické schopnosti probíhá již po poměrně dlouhou dobu. Výsledky výzkumů se převážně shodují na lepší čichové schopnosti žen nad muži. Lepší výkony žen byly zaznamenány alespoň u některých pachů v pachové diskriminaci (Doty & Cameron 2009), identifikaci (Oberger et al. 2002; Doty et al. 2011) a i v krátkodobé čichové paměti (Choundhury et al. 2003). Jiné studie naopak významné rozdíly v pachové identifikaci mezi pohlavím neshledávají (Konstantinidis et al. 2006). U žen je u vyhodnocování úrovně jejich pachových schopností důležité zhodnotit momentální stav menstruačního cyklu, nebo těhotenství, protože čichové schopnosti jsou pravděpodobně ovlivňovány hormony, převážně pak pohlavními (Olberg et al 2002; Doty & Cameron 2009).

S postupujícím věkem se schopnost pachové identifikace u lidí zhoršuje (Larsson et al. 2000; Doty et al. 2011). Jak u žen tak i mužů dochází k zhoršování pachové identifikace a krátkodobé čichové paměti především od čtyřicátého do sedmdesátého roku života (Choundhury et al. 2003). Zhoršená schopnost identifikace pachů se netýká všech pachů ve stejné míře. Některé pachy jsou se zvyšujícím se věkem hůře identifikovány než jiné. U určitých pachů nedochází vlivem věku ke zhoršené identifikaci, schopnost je identifikovat se s věkem výrazně nemění. To souvisí s příjemností, nebo nepříjemností daného pachu. Podobných výkonů v identifikaci pachů dosahovali starší a mladí lidé u pachů, které byly lidmi vnímány jako nepříjemné, zatímco pachy příjemného charakteru byli lidé se zvyšujícím se věkem schopni hůře identifikovat (Konstantinidis et al. 2006). Nebyly zjištěny statisticky významné korelace mezi věkem a pohlavím pro identifikaci pachu (Larsson et al. 2000; Konstantinidis et al. 2006).

Kromě věku a pohlaví byl na čichové schopnosti lidí sledován například také vliv genetiky, dědičnost čichových schopností, fyzické a duševní zdraví jedince, jeho postavení ve společnosti nebo jeho životní styl (Larsson et al. 2000; Doty et al. 2011).

U psů je počet studií zabývajících se vlivem věku a pohlaví na pachovou identifikaci a další olfaktorické schopnosti i na samotnou olfaktorickou paměť zanedbatelný. Informace o vlivu pohlaví

nebo věku lze nalézt v rámci některých výzkumů čichových schopností, olfaktorické paměti nebo učení u psů (Wells & Hepper 2003; Hepper et al. 2006), ale je nedostatek studií, které by se touto problematikou zabývaly přímo.

Hepper et al. (2006) ve studii o perinatálním olfaktorickém učení nenalezli významný vliv pohlaví (Hepper et al. 2006). Wells & Hepper (2003) ve své studii zaměřující se na stopování pachu a určení směru, kterým stopa vede, zjistili že mladší psi podávají celkově lepší výkony, než psi starší. Z výsledků rovněž vyplývalo, že lepšího výkonu v identifikaci směru stopy dosahovali spíše samci než feny (Wells & Hepper 2003)

6 Výzkum olfaktorické paměti

Počátky výzkumu paměti se dle dostupných vědeckých publikací datují do devatenáctého století (Dunton 1895, Macpherson & Edin 1885, Caldwell 1877), ale o vysvětlení tohoto jevu už se pokoušeli před našim letopočtem například filozofové ve starověkém Řecku (Burnham 1888).

Kdy započal výzkum olfaktorické paměti nejde přesně určit, studie o tomto typu paměti se ve větší míře datují do dvacátého století (Clark 1956; Li 1996, Hammer & Menzel 1995, Slotnic 1991). Největšího rozsahu dosáhl výzkum olfaktorické paměti ve druhé polovině dvacátého a ve dvacátém prvním století (Kendric et al. 1997; Keene & Waddel 2007; Shea et al. 2008; Guven-Ozkan & Davis 2014).

6.1 Zkoumaní živočichové

Postupný pokrok ve výzkumu olfaktorické paměti je velmi znatelný ve studiích na druhu *Drosophila*. *Drosophila* je pravděpodobně nejvíce využívaný živočich pro výzkum jak paměti obecně tak olfaktorické paměti, společně s některými dalšími druhy hmyzu například se včelou medonosnou (Clark 1956; Hammer 1993, Keene & Waddel 2007; Guven-Ozkan & Davis 2014).

Studie na druhu *Drosophila* pomohly odhalit jaké jsou základy principy fungování paměti a učení (Busto et al. 2010), například procesy pojící se s formováním paměti (Guven-Ozkan & Davis 2014). Stejně tak je výzkum olfaktorické paměti u druhu *Drosophila* důležitý pro pochopení základů tohoto typu paměti a pro další výzkum olfaktorické paměti u vyšších živočichů, například u savců, jejichž olfaktorický systém je sice složitější než u hmyzu, ale sdílí s ním podobné funkční struktury (Davis 2004).

Velká část výzkumu olfaktorické paměti u *Drosophila* je věnována asociativnímu učení, zejména olfaktorickému klasickému podmiňování. Při olfaktorickém klasickém podmiňování je pach v postavení podmíněného stimulu a je spojený buď s kladným nebo záporným nepodmíněným stimulem. U *Drosophila*, byla při olfaktorickém klasickém podmiňování pozorována změna v neurálním kódu naučeného pachu, změna byla zprostředkována přidáním nových synapsí do sestavy. Předpokládá se, že toto zapojování nových synapsí do původního kódu může být jedním z hlavních mechanismů tvorby krátkodobé paměti. Pro tento typ olfaktorického učení je nutná aktivita molekul v mozku na místě prolínání neurálních cest pro podmíněné a nepodmíněné stimuly. (Roman et al. 2001; Yu et al. 2004; Busto et al. 2010). Olfaktorické učení a paměť u *Drosophila* už je zkoumáno více než čtyřicet let (McGuire et al. 2005)

Z vyšších živočichů jsou pravděpodobně nejčastěji využíváni pro studium olfaktorické paměti a učení potkani (Moriceau & Sullivan 2004; Wilson et al. 1987, Ravel et al. 1994). Výzkumy na potkanech pomohli například s poznáním úloh některých mozkových struktur pro olfaktorickou

paměť (Staubli et al. 1984; Staubli et al. 1986; Ramus & Eichenbaum 2000). U potkanů byl zkoumán vliv hippocampusu ve spojitosti se zapomínáním olfaktorických informací. Hippokampus má v olfaktorické paměti důležitou úlohu. Potkani s poškozeným hippocampem měli problém s dlouhodobým zapamatováním si olfaktorických informací (Staubli et al. 1984; Staubli et al. 1986). Dále byla zkoumána úloha i dalších mozkových struktur, třeba role orbitofrontálního kortexu v rozpoznávání pachů, orbitofrontální kortex je důležitý pro schopnost zapamatovat si a rozeznat olfaktorické stimuly (Ramus & Eichenbaum 2000). Existují ale i studie zabývající se formováním olfaktorické paměti (Bohme et al. 2000). Nebo studie zaměřené na olfaktorické učení v prenatalním, nebo brzkém postnatálním období (Wilson et al. 1987). Tyto výzkumy byly v pozdějších letech prováděny také u dalších druhů savců, například u lidí nebo u psů (Mennela et al. 2001; Hepper et al. 2006).

I studie na lidech velmi pomohli pro pochopení významu některých struktur mozku a se zjištěním jejich funkcí v olfaktorické paměti. Například s funkcí amygdaly ve zpracování emocí spojených s olfaktorickými informacemi (Zald & Pardo 1997; Buchanan et al. 2003), nebo s úlohou temporálního laloku v diskriminační olfaktorické paměti (Eichenbaum et al. 1983). Moderní zobrazovací techniky mozku dopomohli k zjištění jaké struktury mozku pachy ovlivňují a že to jaké struktury budou do zpracovávání pachu zapojeny, záleží i na tom jestli jsou informace přijímány záměrně nebo pasivně (Sobel et al. 1998).

Studie zabývající se lidmi mají jednu nespornou výhodu. Lidé mohou pomocí slov definovat pach, který cítí (Cain et al. 1998). I z tohoto důvodu jsou velmi důležité studie zabývající se emocemi v rámci olfaktorické paměti (Willander & Larsson 2007; Chu & Downes 2002).

Čich má mezi ostatními smysly jedinečný význam, olfaktorický systém je úzce spojen se systémem limbickým (Herz et al. 2004). V několika studiích bylo potvrzeno, že pach je dobrým stimulem pro vyvolávání vzpomínek, vzpomínky spojené s pachy sahají hluboko do minulosti a jsou oproti vzpomínkám spojeným s jinými smysly více emotivní, právě díky blízkému spojení čichu a limbického systému. Bylo pozorováno, že pachy samy o sobě způsobují aktivitu v limbickém systému (Willander & Larsson 2007; Herz et al. 2004).

V porovnání s předchozími zmíněnými druhy je olfaktorická paměť u psa méně prozkoumaná. Pomocí zobrazovacích metod mozku jako je magnetická rezonance nebo funkční magnetická tomografie byl stejně jako lidský, zmapován i mozek u psa. Bylo zjištěno, jaké struktury mozku reagují na pach a jaké z nich jsou aktivní při zpracování různých pachů, například pachu psa a pachu člověka (Berns et al. 2015). Důležité je také zjištění rozdílného vlivu každé nozdry na další zpracování pachu v mozku, nejenom že každá z nozder kvůli rozdílné turbulenci vzduchu zpracovává lépe rozdílné typy odorantů (Mozel et al. 1991), ale ipsilaterální napojení čichu na pravou a levou hemisféru mozku je důležité pro porozumění přijímání neutrálních a emotivně zabarvených pachů psem (Siniscalchi et al. 2011)

Podrobněji byly zkoumány olfaktorické receptory sloužící pro příjem olfaktorického signálu a to s cílem porovnání různých druhů zvířat a u psa také ke zkoumání rozdílů olfaktorických receptorů mezi plemeny (Olender et al. 2004; Robin et al. 2009)

Rozdíly mezi jednotlivými plemeny byly zkoumány i v olfaktorické kapacitě. Pes s vyšší olfaktorickou kapacitou, by měl být schopen určit větší množství pachů, měl by mít nižší práh pro rozpoznání pachů. Z výzkumů jaké jsou zatím k dispozici nejde s určitostí říci, jestli mají některá plemena lepší olfaktorické schopnosti než plemena jiná (Hall et al. 2015; Polgar et al. 2016).

Kromě rozdílné úrovně čichových schopností se někteří autoři zaměřili i na rozdíl mezi čichovými

schopnostmi psů trénovaných a netrénovaných na pachové práce, například na diskriminaci pachů. Mnohem méně studií je zaměřeno na to kolik pachových látek se je pes schopen naučit a zapamatovat, jak počet naučených pachů ovlivňuje další učení a po jakou dobu se informace uchovává v paměti (William & Johnston 2002).

7 Závěr

Olfaktorické paměti se věda věnuje od minulého století. Od té doby bylo shromážděno mnoho poznatků. Podrobně bylo popsáno přijímání olfaktorických informací, přes olfaktorické sensorické neurony a čichový kyj, po vedení informací do vyšších mozkových struktur. Důkladně byly zkoumány také úlohy mozkových struktur ve zpracovávání nebo ukládání olfaktorických informací. Zjištěna byla například důležitost orbitofrontálního kortexu a bazolaterální amygdaly pro rozpoznávání a zapamatování si pachů, nebo významná úloha mediálního temporálního laloku pro utváření paměťových stop. Jedním z objevů v olfaktorickém učení byl nález dvojího nervového obvodu pro asociativní olfaktorické učení u potkanů v různých obdobích vývoje. Potkani využívají v neonatálním období značně zjednodušený nervový obvod, než v dospělosti. Hlavně u nižších druhů živočichů byly předmětem výzkumu také mechanismy olfaktorické paměti a učení probíhající na molekulární úrovni.

Zkoumán byl charakter olfaktorických vzpomínek. Olfaktorická paměť se od ostatních typů smyslové paměti liší, jedním z důvodů této odlišnosti je blízké propojení čichu s limbickým systémem. Mnoho výzkumů potvrdilo že olfaktorické vzpomínky jsou více emotivní než vzpomínky spojené s jinými smyslovými vjemy a také to, že tyto vzpomínky sahají hluboko do minulosti. Pachy byly z hlediska vyvolávání vzpomínek vyhodnoceny jako výborné stimuly, obzvláště pachy příjemného charakteru.

Také diskriminace a identifikace pachů byly v předešlých letech studovány docela výrazně, i přes to chybí mnoho důležitých informací. Například u psů nebyl zcela prokázán nebo vyvrácen vliv pohlaví na diskriminaci a identifikaci pachů, kvůli malému vědeckému podložení, a rozporuplné jsou v současné době i výsledky studia vlivu plemenné příslušnosti. Pomoci by v tomto případě mohly studie vlivu věku a pohlaví na identifikaci pachů u lidí, kde je tato problematika více prozkoumána.

Olfaktorická paměť je celkově v porovnání s ostatními typy sensorických pamětí méně prozkoumaná a v mnoha oblastech studia olfaktorické paměti bude potřeba více výzkumů, aby byly informace dostatečně vědecky podložené. Pro další výzkum olfaktorické paměti psa mnohdy už existují pilotní studie, od kterých je možné se odrazit a dále rozvíjet jejich výsledky (William & Johnston 2002; Siniscalchi et al 2011; Polgar et al. 2016). Pro podrobnější studie olfaktorické paměti u psů, je rovněž možné využít předešlých studií u jiných živočišných druhů, k využití použitých metod, nebo pro porovnání dosažených výsledků (Yu et al. 2004; Busto et al. 2010; Freedman et.al 2013). V dalším studiu by také mohly pomoci metody využívané u výzkumů jiných typů pamětí a učení u psů. Ze studie Kaminski et al (2004) je známo, že pes je schopen zapamatovat si velké množství slov a přiřadit je k danému předmětu (hračce). Dokázal by se pes naučit a přiřadit názvy k pachům?

Studií o olfaktorické paměti v průběhu posledních let přibývá a snad i nadále bude mít vzrůstající tendenci.

8 Použitá literatura

1. Acerbi A, Tennie C, Nunn ChL. 2011. Modeling imitation and emulation in constrained search spaces. *Learning Behavior* **39**: 104-114.
2. Ache, B. W. , Young, J. M. 2005. Olfaction: Diverse Species, Conserved Principles. *Neuron* **48**(3): 417-430.
3. Alberini CM. 2005. Mechanisms of memory stabilization: are consolidation and reconsolidation similar or distinct processes. *TRENDS in Neurosciences* **28**(1): 51-56.
4. Alberini CM, LeDoux JE. Memory reconsolidation. *Current Biology* **23**(1): 46-50
5. Alonso M, Viollet C, Gabellec MM, Meas-Jedid V, Olivo-Marin JCh, Lledo PM. 2006. Olfactory Discrimination Learning Increase the Survival of Adult – Born Neurons in the Olfactory Bulb. *The Journal Neuroscience* **26**(41): 10508-10513.
6. Anderson, J. R. , Reder, L. M. , Lebiere, Ch. 1996. Working Memory: Activation Limitations on Retrieval. *Cognitive Psychology* **30**(3): 221-256.
7. Atkinson, R.C. , Shiffrin, R. M. 1968. Human Memory: A Proposed System and its Control Processes. *Psychology of Learning and Motivation* **2**: 89-195.
8. Babb, S.J, Crystal, J.D. 2006. Episodic-like Memory in the Rat. *Current Biology* **16**(13) 1317-1321.
9. Bechara, A. , Damasio, H. , Damasio, A. R. 2000. Emotion, Decision Making and the Orbitofrontal Cortex. *Cerebral Cortex* **10**(3): 295-307.
10. Bekof M. 2001. Observations of Scent-Marking and Discriminating Self from Others by a Domestic Dog (*Canis familiaris*) : Tales of Displaced Yellow Snow. *Behavioural processes* **55**(2): 75-79.
11. Berns GS, Brooks AM, Spivak M. 2015. Scent of the familiar: An fMRI study of the canine brain responses to familiar and unfamiliar human and dog odors. *Behavioural Processes*. **110**: 37-46.
12. Berry J, Krause WC, Davis RL. 2008. Olfactory memory traces in *Drosophila*. *Progress in brain research* **169**: 293-304.
13. Blumstein DT. 2016. Habituation and sensitization: new thoughts about old ideas. *Animal Behavior* **120**: 255-262.

14. Bohme GA, Bon CH, Lemaire M, Reibaud M, Piot O, Stutzmann JM, Doble A, Blanchard JCH. 1993. Altered synaptic plasticity and memory formation in nitric oxide synthase inhibitor – treated rats. *PNAS* **90**: 9191-9194.
15. Bossert WH, Wilson EO. 1963. The Analysis of Olfactory Communication Among Animals. *J. Theoret. Biol* **5**: 443-463.
16. Brewer JB, Zhao Z, Desmond JE, Glover GH, Gabrieli JDE. 1998. Making Memories : Brain Activity that Predicts How Well Visual Experience Will Be Remembered. *Science* **28**: 1185-1187.
17. Brown TH, Chapman PF, Kairiss EW, Keeman CL. 1988. Long – Term Synaptic Potentiation. *Science. New Series* **242**(4879): 724 – 728.
18. Buchanan, T. W., Tranel, D., Adolphs, R. 2003. A Specific Role for the Human Amygdala in Olfactory Memory. *Learning & Memory* **10**(5): 319-325.
19. Buckner RL, Koutstaal. 1998. Functional neuroimaging studies of encoding, priming and explicit memory retrieval. *PNAS* **95**: 891-898.
20. Bushdid, S. , Magnasco, M. O. , Vosshall, L. B. , Keller, A. 2014. Humans can Discriminate more than one Trillion Olfactory Stimuli. *Science*. **343**(6177): 1370-1372.
21. Busto GU, Cervantes – Sandoval I, Davis RL. 2010. Olfactory Learning in *Drosophila*. *Physiology* **25**: 338-446.
22. Burnham WH. 1888. Memory, Historically and Experimentally Considered. I. An Historical Sketch of the Older Conceptions of Memory. *The American Journal of Psychology* **2**(1): 39-90.
23. Cafazzo S, Natoli E, Valsecchi P. 2012. Scent-Marking Behaviour in a Pack of Free-Ranging Domestic Dogs. *Ethology* **118**: 1-12.
24. Cain WS, de Wijk R, Luleijan Ch, Schiet F, See LCh. 1998. Odor Identification: Perceptual and Semantic Dimensions. *Chemical Senses* **23**: 309-326.
25. Caldwell JJ. 1877. The Action of the Nervous System. *The American Journal of Dental Science* **11**(7): 289.
26. Cervantes-Sandoval I, Davis RL. 2012. Distinct Traces for Appetitive versus Aversive Olfactory Memories in DPM Neurons of *Drosophila*. *Current Biology* **22**(13): 1247-1252.
27. Churchill, J.D, Stanis, J.J, Press, C. , Kushelev, M. , Greenough, W.T. 2003. Is procedural memory relatively spared from age effects. *Neurobiology of aging* **24**(6): 883-892.
28. Clark WLG. 1957. The Ferrier Lecture-Inquiries into the anatomical basis of olfactory discrimination. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B-Biological Sciences* **146**(924): 299-319.

29. Clark, J. W. , Rafelski, J. , Winston, J. V. 1985. Brain without mind: computer simulation of neural networks with modifiable neuronal interactions. *Physics Reports* **123**(4): 215-273.
30. Clayton, N.S, Dickinson, A. 1998. Episodic – like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature* **395**: 272-274.
31. Clayton, N.S. , Griffiths, D.P. , Emery, N.J. , Dickinson, A. 2001. Elements of episodic – like memory in animals **356**(1413): 1483-1491.
32. Cohen, M. A. , Horowitz, T. S. , Wolfe, J. M. 2009. Auditory recognition memory is inferior to visual recognition memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**(14): 6008-6010.
33. Cohen, M. A. , Evans, K. K. , Horowitz, T. S. , Wolfe, J. M. 2011. Auditory and visual memory in musicians and nonmusicians. *Psychonomic Bulletin and Review* **18**(3): 586-591.
34. Colom, R. , Shih, P. Ch. , Flores-Mendoza, C. , Quiroga, M. A. 2006. The real relationship between short-term memory and working memory. *Memory* **14**(7): 804-814.
35. Concha A, Mills DS, Feugier A, Zulch H, Guest C, Harris R, Pike TW. 2014. Using Sniffing Behaviour to Differentiate True Negative from False Negative Responses in Trained Scent – Detection Dogs. *Chemical Senses* **39**: 749-754.
36. Cotman CW, Head E, Muggenburg BA, Zicker S, Milgram NW. 2002. Brain aging in the canine : a diet enriched in antioxidants reduces cognitive dysfunction. *Neurobiology of Aging* **23**: 809-818.
37. Cowan, N. 1984. On Short and Long Auditory Stores. *Psychological Bulletin* **96**(2): 341-370.
38. Cowan, N. 2008. What are the differences between long-term, short-term, and working memory?. *Esence of Memory*. Elsevier. *Progress in Brain Research* **169**. 323 – 338.
39. Custance D, Mayer J. 2012. Empathic – like responding by domestig dogs (*Canis familiaris*) to distress in humans: an axploratory study. *Animal Cognition* **15**: 851-859.
40. Dabrowska J. 1975. Prefrontal lesions and avoidance reflex differentiation in dogs. *Acta. Neurobiol. Ext* **35**: 1-15.
41. D’Aniello B, Semin GR, Alterisio A, Aria M, Scandurra A. 2017. Interspecies transmission of emotional information via chemosignals: from humans to dogs (*Canis lupus familiaris*). *Animal Cognition*. doi: DOI 10.1007/s10071-017-1139-x
42. Dam DV, Deyn PP. 2011. Animal models in the drug discovery pipeline for Alzeimer s disease. *British Journal of Pharmacology* **164**: 1285-1300.
43. Davis RL.2004.Olfactory learning. *Neuron* **44**: 31-48.
44. Davis RL. 2011. Traces of *Drosophila* Memory. *Neuron* **70**(1): 8-19.

45. Davis M, Parisi T, Gendelman DS, Tischler M, Kehne JH. 1982. Habituation and sensitization of Startle Reflex Elicited Electrically from the Brainstem. *Science. New Series* **218**(4573): 688 – 690.
46. Demant H, Ladewig J, Balsby TJS, Dabelsteen T. 2011. *Applied Animal Behaviour Science* **133**: 228-234.
47. de Wijk, R.A. and Cain, W.S. (1994) Odor quality: discrimination versus free and cued identification. *Percept. Psychophys* **56**: 12-18.
48. Dijkstra K, Kaschak MP, Zwaan RA. 2006. Body posture facilitates retrieval of autobiographical memories. *Cognition* **102**(1): 139 – 149.
49. Doty RL, Cameron EL. 2009. Sex differences and reproductive hormone influences on human odor perception. *Physiology & Behaviour* **97**(2): 213 – 228.
50. Doty RL, Petersen I, Mensah N, Christensen. 2011. Genetic and Environmental Influences on Odor Identification Ability in the Very Old. *Psychology & Aging* **26**(4): 864 – 871.
51. Dunton L. 1895. The old psychology and the new. *The Journal of Education* **42**(3): 59 – 61.
52. Eichenbaum H, Harris K. 2000. Toying with memory in the hippocampus. *Nature Neuroscience* **3**(3): 205-206.
53. Eichenbaum, H. , Morton, T. H. , Potter, H. , Corkin, S. 1983. Selective olfactory deficits in case H. M. *Brain* **106**: 459-472.
54. Elgier AM, Jakovcevic A, Barrera G, Mustaca AE, Bentosela M. 2009. Communication between domestic dogs (*Canis familiaris*) and humans: Dogs are good learners. *Behavioural Processes* **81**: 402-408.
55. Endress AD, Potter MC. 2014 , Large capacity temporary visual memory. *Journal of Experimental Psychology: General* **143**(2): 548-565.
56. Engle RW, Tuholski SW, Laughin JE, Conway ARA. 1999. Working Memory, Short – Term Memory, and General Fluid Intelligence: A Latent – Variable Approach. *Journal of Experimental Psychology: General* **128**(3): 309-331.
57. Ergorul C, Eichenbaum H. 2004 . The Hippocampus and Memory for "What," "Where," and "When". *Learning & Memory* **11**(4): 397-405.
58. Firestein S. 2001. How the olfactory system makes a sense of scents. *Nature* **413**: 211-218.
59. Fiset S. 2007. Landmark – Based Search Memory in the Domestic Dog (*Canis familiaris*). *Journal of Comparative Psychology* **121**(4): 345 – 353.
60. Fletcher ML, Wilson DA. 2003. Olfactory Bulb Mitral – Tufted Cell Plasticity: Odorant - Specific Tuning Reflects Previous Odorant Exposure. *The Journal of Neuroscience* **23**(17): 6946 – 6955.

61. Freedman KG, Radhakrishna S, Escanilla O, Linster Ch. 2013. Duration and Specificity of Olfactory Nonassociative Memory. *Chemical Senses* **38**(4): 369–375.
62. Fugazza C, Pogány A, Miklósi A. 2016. Recall of Others Actions after Incidental Encoding Reveals Episodic – like Memory in Dogs. *Current Biology* **26**(23): 3209-3213.
63. Galef JrBG. 1993. Functions of social learning about food: a causal analysis of effects of diet novelty on preference transmission. *Animal Behaviour* **46**(2): 257-265.
64. Gottfried JA, Smith APR, Rugg MD, Dolan RJ. 2004. Remembrance of Odors Past: Human Olfactory Cortex in Cross – Modal Recognition Memory. *Neuron* **42**(4): 687-695.
65. Greengard P. 2001. The Neurobiology of slow synaptit transmission. *Science* **294**: 1024-1030.
66. Guven – Ozkan T, Davis RL. 2014. Functional neuroanatomy of Drosophila olfactory memory formation. *Learning Memory* **21**: 519-526.
67. Hall G. 2003. Learned changes in the sensitivity of stimulus representations: Associative and nonassociative mechanisms. *The quarterly journal of experimental psychology* **56B** (1): 43 -55.
68. Hall NJ, Glenn K, Smith DW, Wynne CDL. 2015. Performance of Pugs, German Shepherds, and Greyhounds (*Canis lupus familiaris*) on an Odour - Diskrimination Task. *Journal of Comparative Psychology*. doi: <http://dx.doi.org/10.1037/a0039271>
69. Hall NJ, Smith DW, Wynne CDL. 2014. Effect of odor preexposure on acquisition of an odor disrkimination in dogs. *Learn Behaviour* **42**: 144-152.
70. Hammer M. 1993. An identified neuron mediates the unconditioned stimulus in associative olfactory learning in honeybees. *Nature* **366**(6450): 59.
71. Hammer M, Menzel R.1995. Learning and memory in the honeybee. *Journal of Neuroscience* **15**(3): 1617-1630.
72. Han JH, Kushner SA, Yiu AP, Cale ChJ, Matynia A, Brown RA, Neve RL, Guzowski JF, Silva AJ, Josselyn SA. 2007. Neuronal Competition and Selection During Memory Formation. *Science* **316**: 457-460.
73. Harand C, Bertran F, Doidy F, Guénoilé F, Desgranges B, Eustache F, Rauchs G. 2012. How aging affects sleep – dependent memory consolidation. *Frontiers in Neurology*. doi: <https://doi.org/10.3389/fneur.2012.00008>
74. Hariri AR, Bookheimer SY, Mazziotta JC. 2000. Modulating emotional responses: effects of a neortical network on the limbic system. *Neuroreport* **11**: 43-48.
75. Harris JA, Miniussi C, Harris IM, Diamond ME. 2002. Transient Storage of a Tactile Memory Trace in Primary Somatosensory Cortex. *The Journal of Neuroscience* **22**(19): 8720 – 8725.

76. Hartl P, Hartlová H. 2000. Psychologický slovník. Praha. Portál. ISBN : 80 -7178-303-X
77. Hawkins RD, Kandel ER, Bailey CH. 2006. Molecular Mechanism of Memory Storage in Aplysia. *Biological Bulletin* **210**: 174-191.
78. Head E. 2001. Brain Aging in Dogs: Parallels with Human Brain Aging and Alzheimer s disease. *Veterinary Therapeutics*. **2** (3). 247 – 260.
79. Helton WS. 2009. Canine Ergonomics: The Science of Working Dogs. CRC Press. ISBN 9781420079913
80. Hepper PG, Wells DB. 2006. Perinatal Olfactory Learning in the Domestic Dog. *Chem. Senses* **31**: 207-212.
81. Herz RS, Engen T. 1996. Odor memory: Reviews and analysis. *Psychonomic Bulletin & Review* **3**(3): 300-313.
82. Herz RS, Eliassen J, Beland S, Souza T. 2004. Neuroimaging evidence for the emotional potency of odor-evoked memory. *Neuropsychologia* **42**: 371-378.
83. Herz RS, Schooler JW. 2002. A naturalistic study of autobiographical memories evoked by olfactory and visual cues : Testing the Proustian Hypothesis. *The American Journal of Psychology* **115**(1): 21-32.
84. Heyes BC. 1994. Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological Review*. **69**: 207-231.
85. Horowitz A. 2017. Smelling themselves: Dogs investigate their own odours longer when modified in an “olfactory mirror” test. *Behavioural Processes* **143**: 17-24.
86. Horowitz A, Hecht J, Dedrick A. 2013. Smelling more or less: Investigating the olfactory experience of domestic dog. *Learning and Motivation*.
87. Horvath G, Jarverud GK, Jarverud S, Horváth I. 2008. Human Ovarian Carcinomas Detected by Specific Odor. *Integrative Cancer Therapies* **7**(2): 76-80.
88. Hummel T, Sekinger B, Wolf SR, Pauli E, Kobal G. 1997. 'Sniffin' Sticks': Olfactory Performance Assessed by the Combined Testing of Odor Identification, Odor Discrimination and Olfactory Threshold. *Chemical Senses* **22**: 39-52.
89. Choundhury ES, Moberg P, Doty RL. 2003. Influences of Age and Sex on a Microencapsulated Odor Memory Test. *Chemical Senses* **28**(9): 799-805.
90. Chu S, Downes JJ. 2002. Proust nose best: odors are better cues of autobiographical memory. *Memory & Cognition* **30**(4): 511-518.
91. Jamieson TJ, Baxter GS, Murray PJ. 2017. Identifying suitable detection dogs. *Applied Animal Behaviour Science* **195**: 1-7.

92. Jay MT. 2003. Dopamine: a potential substrate for synaptic plasticity and memory mechanisms. *Progres in Neurobiology* **69**: 375-390.
93. Jeziernski T, Adamkiewicz E, Walczak M, Sobczyńska M, Górecka-Bruzda A, Ensminger J, Papet E. 2014. Efficacy of drug detection by fully-trained police dogs varies of breed, training level, type of drug and search environment. *Forensic Science International* **237**: 112-118.
94. Kaminski J, Call J, Fischer J. 2004. Word Learning in a Domestic Dog: Evidence for "Fast Mapping". *Science* **304**: 1682-1683.
95. Keene AC, Waddell S. 2007. Drosophila olfactory memory: single genes to complex neural circuits. *Nature Reviews Neuroscience*. **8** (5). 341.
96. Kendrick KM, Guevara-Guzman R, Zorrilla J, Hinton MR, Broad KD, Mimmack M, Ohkura S. 1997. Formation of olfactory memories mediated by nitric oxid. *Nature* **388**: 670-674.
97. Kiddy CA, Mitchell DS, Bolt DJ, Hawk HW. 1978. Detection of Estrus – Related Odors in Cows by Trained Dogs. *Biology of Reproduction* **19**: 389-395.
98. Kirchoff BA, Wagner AD, Maril A, Stern ChE. 2000. Prefrontal – Temporal Circuitry for Episodic Encoding and Subsequent Memory. *The Journal of Neuroscience* **20**(16): 6173-6180.
99. Klenerová H, Hynie S. 2010. Paměť a její poruchy. *Československá fyziologie* **59**(1): 15-20.
100. Konstantinidis I, Hummel T, Larsoon. 2006. Identification of unpleasant odors is independent of age. *Archives of Clinical Neuropsychology* **21**: 615-621.
101. Koster EP. 2005. Does Olfactory Memory Depend on Remembering Odors ? *Chemical Senses*. **30**. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjh201>
102. Krashes MJ, Waddell S. 2008. Rapid Consolidation to a radish and Protein Synthesis Dependent Long-Term Memory after Single-Session Appetitive Olfactory Conditioning in Drosophila. *Journal of Neuroscience* **28**(12): 3103-3113.
103. Krupa DJ, Thompson JK, Thompson RF. 1993. Localization of a Memory Trace in the Mammalian Brain. **260** (5110). 989 – 991.
104. Kubinyi E, Pongrácz P, Miklósi Á. 2009. Dog as a model for studying conspecific and heterospecific social learning. *Journal of Veterinary Behavior* **4**:31-41.
105. Kulišťák P. 2003. *Neuropsychologie*. Praha. Portál. ISBN : 80-7178-554-7
106. Kvasnička V, Benušková L, Pospíchal J, Farkaš I, Tiňo P, Král A. [Úvod do teorie neuronových sítí](#). 1972
107. Lamprecht R, LeDoux J. 2004. Structural plasticity and memory. *Neuroscience* **5**: 45-54.

108. Lagovska J, Fonberg E. 1975. Salivary reactions in dogs with dorsomedial amygdalar lesions. *Acta. Neurobiol. Ext* **35**: 17-26.
109. Laland KN. 2004. Social learning strategies. *Learning & Behavior* **32**(1): 4-14.
110. Larsson M, Finkel D, Pedersen NL. 2000. Odor Identification: Influences of Age, Gender, Cognition and Personality. *The Journals of Gerontology: Series B* **55**(1): 304-310.
111. Lawless HT. 1978. Recognition of common odors, pictures, and simple shapes. *Perception & Psychophysics* **24**: 493-495.
112. Leitch O, Anderson A, Kirkbride KP, Lennard C. 2013. Biological organisms as volatile compounds detectors, *Forensic Sci. Int* **232**: 92–103.
113. Levitin DJ, Cook PR. 1996. Memory for musical tempo: Additional evidence that auditory memory is absolute. *Perception and Psychophysics* **58**(6): 927-935.
114. Li W, Tully T, Kalderon D. 1996. Effects of a conditional *Drosophila* PKA mutant on olfactory learning and memory. *Learning & Memory* **2**(6): 320-333.
115. Lisberg AE, Snowdon ChT. 2009. The effects of sex, gonadectomy and status on investigation patterns of unfamiliar conspecific urine in domestic dogs, *Canis familiaris*. *Animal Behaviour* **77**: 1147-1154.
116. Lledo PM, Gheusi G, Vincent JD. 2005. Information Processing in the Mammalian Olfactory System. *Physiological Reviews* **85**: 281-317.
117. Lubow RE, Kahn M, Frommer R. 1973. Information processing of olfactory stimuli by the dog: I. The acquisition and retention of four odor- pair discriminations. *Bull.Psychon.Soc* **1**(2): 143-145.
118. Lupien SJ, Gaudreau S, Tchiteya BM, Maheu F, Sharma S, Nair NPV, Hauger RL, McEwen BS, Meaney MJ. 1997. Stress Induced Declarative Memory Impairment in Healthy Elderly Subjects: Relationship to Cortisol Reactivity. *The Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism* **82**(7): 2070-2075.
119. Macpherson, J. 1885. Two Cases of Epilepsy. *Edinburgh Medical Journal* **31**(1): 36.
120. Malenka RC. 1994. Synaptic Plasticity in the Hippocampus: LTP and LTD. *Cell* **78**: 535-538.
121. Malenka RC, Bear MF. 2004. LTP and LTD: An Embarrassment of Riches. *Neuron* **44**(1): 5-21.

122. Mandarion N, Stack C, Kiselycznyk C, Linster Ch. 2006. Enrichment to Odors Improves Olfactory Discrimination in Adults Rats. *Behavioral Neuroscience* **120**(1): 173-179.
123. Mandarion N, Sultan S, Nouvian M, Sacquet J, Didier A. 2011. Involment of Newborn Neurons in Olfactory Associative Learning? The Operant or Non – operant Component of the Taks Makes All the Difference. *The Journal of Neuroscience* **31**(35): 12455-124600.
124. Martin SJ, Grimwood PD, Morris RGM. 2000. Synaptic Plasticity and Memory: An Evaluation of the Hypothesis. *Annual Review of Neuroscience* **23**(1): 649-711.
125. Marshall L, Helgadóttir H, Molle M, Born J. 2006. Boosting slow oscillations during sleep potentiates memory. *Nature Letters* **444**(30). doi: 10.1038/nature05278
126. Mennella JA, Jagnow CP, Beauchamp GK. 2001. Prenatal and Postnatal Flavor Learning by Human Infants. *Pediatrics*. **107**(6): E88.
127. Mersmann D, Tomasello M, Call J, Kaminski J, Taborsky M. 2011. Simple Mechanisms Can Explain Social Learning in Domestic Dogs (*Canis Familiaris*). *Ethology* **117**: 675-690.
128. Miller HC, Rayburn-Reeves R, Zentall TR.2009. What do dogs know about hidden objects? *Behavioural processes* **81**(3): 439-446.
129. Ming G, Song H. 2005. Adult Neurogenesis in the Mammalian Central Nervous System. *Annual Review of Neuroscience* **28**: 223-250.
130. Mishkin M, Appenzeller T. 1987. The Anatomy of Memory. *Scientific American* **256**(6): 80-89.
131. Mombaerts P, Wang F, Dulac C, Chao SK, Nemes A, Mendelsohn M, Edmondson J, Axel R. 1996. Visualing an Olfactory Sensory Map. *Cell* **87**(4): 675-686.
132. Mori K, Nagao H, Yoshihara Y. 1999. The Olfactory Bulb: Coding and Processing of Odor Molecule Information. *Science, New Series* **286**(5440): 711-715.
133. Moriceau S, Sullivan RM. 2004. Unique Neural Circuitry for Neonatal Olfactory Learning. *The Journal of Neuroscience* **24**(5): 1182-1185.
134. Morris RGM, Mosser EI, Riedel G, Martin SJ, Sandin J, Day M, Carroll O.C. 2003. Elements of a neurobiological theory of the hippocampus: the role of activity-dependent synaptic plasticity in memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **358**(1432): 773-786 .
135. Muller CA, Schmitt K, Barber ALA, Huber L. 2015. Dogs Can Discriminate Emotional Expressions of Human Faces. *Current Biology* **25**(5): 601-605.
136. Nákonečný M. 2003. Úvod do psychologie.Praha. Akademia. ISBN : 80-200-0993-0

137. Nelson PG, Yu Ch, Fields RD, Neale EA. 1989. Synaptic Connections in Vitro: Modulation of Number and Efficacy by Electrical Activity. *Science. New Series* **244**(4904): 585-587.
138. Nyberg L, Cabeza R, Tulving E. 1996. PET studies of encoding and retrieval : The HERA model. *Psychonomic Bulletin & Review* **3**(2): 135-148.
139. Oberg Ch, Larsson M, Backman L. 2002. Differential sex effects in olfactory functioning: The role of verbal processing. *Journal of International Neuropsychological Society* **8**: 691 -698.
140. Olender T, Fuchs T, Linhart Ch, Shamir R, Adams M, Kalush F, Khen M, Lancet D. 2004. The canine olfactory subgenome. *Genomics* **83**: 361-372.
141. Pascual A, Pr at T. 2001. Localization of Long – Term Memory Within the *Drosophila* Mushroom Body. *Science*. **294**: 1115-1117.
142. Phillips CG, Powell TPS, Shepherd GM. 1963. Responses of mitral cells to stimulations of the lateral olfactory tract in the rabbit. *The Journal of Physiology* **168**(1): 65-88.
143. Phillips WA. 1974. *Perception and Psychophysics* **16**(2): 283-290.
144. Phillips W.A, Christie DFM. 1977. Components of visual memory. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology* **29**: 117-133.
145. Polg r Z, Kinnunen M,  jv ry D, Mikl si  , G sci M. 2016. A Test of Canine Olfactory Capacity: Comparing Various Dog Breeds and Wolves in a Natural Detection Taks. *PLoS ONE*. **11**(5): e0154087.
doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154087>
146. Pongracz P, Mikl si  , Kubinyi E, Top l J, Cs nyi V. 2003. *Animal Behavior* **65**: 595-603.
147. Pongr cz P, Vida V, B nhegyi P, Mikl si  . 2008. How does dominance rank status affect individual and social learning performance in the dog (*Canis familiaris*)? *Animal Cognition* **11**: 75-82.
148. Postman L. 1947. The history and present status of the law of effect. *Psychological Bulletin* **44**(6): 489-563.
149. Rajmohan V, Mohandas E. 2007. The limbic system. *Indian Journal of Psychiatry* **49**(2): 132-139.
150. Rampon C, Yang YP, Goodhouse J, Shimizu E, Kyin M, Tsien JZ. 2000. Enrichment induces structural changes and recovery from nonspatial memory deficits in CA1 NMDAR1-knockout mice. *Nature Neuroscience* **3**(3): 238-244.

151. Ramus SJ, Eichenbaum H. 2000. Neural Correlates of Olfactory Recognition Memory in the Rat Orbitofrontal Cortex. *Journal of Neuroscience* **20**(21) 8199- 8208.
152. Rankin CA, Abrams T, Barry RJ, Bhatnagar S, Clayton D, Colombo J, Coppola G, Geyer MA, Glanzman DL, Marsland S, McSweeney F, Wilson DA, Chun – Fang Wu, Thompson RF. 2009. Habituation Revisited: An Updated and Revised Description of the Behavioral Characteristics of Habituation. *Neurobiology of learning and memory* **92**(2) 135-138.
153. Rasch B, Buchel Ch, Gais S, Born J. 2007. Odor Cues During Slow – Wave Sleep Prompt Declarative Memory Consolidation. *Science* **315**: 1426-1429.
154. Ravel N, Elaagouby A, Gervais R. 1994. Scopolamine injection into the olfactory bulb impairs short-term olfactory memory in rats. *Behavioral neuroscience* **108**(2): 317.
155. Reece WO. *Fyziologie a funkční anatomie domácích zvířat. 2., rozš. vyd. Praha: Grada, 2011, 473 s. ISBN 978-80-247-3282-4.*
156. Reep RL, Finlay BL, Darlington RB. 2007. The Limbic System in Mammalian Brain Evolution. *Brain Behaviour and Evolution* **70**: 57-70.
157. Rescorla RA. 1988. Pavlovian Conditioning it is not what you think it is. *American Psychologist* **43**(3): 151-160.
158. Richardson MP, Strange BA, Dolan RJ. 2004. Encoding of emotional memories depend on amygdala and hippocampus and their interactions. *Nature Neuroscience* **7**(3): 278-285.
159. Robin S, Tacher S, Rimbault M, Vaysse A, Dréano S, André C, Hitte Ch, Galibert F. 2009. Genetic diversity of canine olfactory receptors. *BMC Genomic* **10**(21). doi: <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-21>
160. Roman G, Davis RL. 2001. Molecular biology and anatomy of Drosophila olfactory associative learning. *BioEssays* **23**: 571-581.
161. Royet JP, Plailly J. 2004. Lateralization of Olfactory Processes. *Chemical Senses* **29**: 731-745.
162. Rutishauer U, Schuman EM, Mamelak AN. 2008. Activity of human hippocampal and amygdala neurons during retrieval of declarative memories. *PNAS* **105**(1): 329 – 334.
163. Řezáč P, Viziová P, Dobešová M, Havlíček Z, Pospíšilová D. 2011. Factors affecting dog-dog interactions on walks with their owner. *Applied Animal Behaviour Science* **134**: 170-176.
164. Saito H, Chi Q, Zhuang H, Matsunami H, Mainland JD. 2009. Odor Coding by a Mammalian Receptor Repertoire **2**(60): ra9. doi: [10.1126/scisignal.2000016](https://doi.org/10.1126/scisignal.2000016)

165. Shaffer WO, Shiffrin RM. 1972. Rehearsal and storage of visual information. *Journal of Experimental Psychology* **92**(2): 292-296.
166. Shea SD, Katz LC, Mooney R. 2008. Noradrenergic induction of odor-specific neural habituation and olfactory memories. *Journal of Neuroscience* **28**(42): 10711-10719.
167. Shepard RN. 1967. Recognition Memory for Words, Sentences, and Pictures. *Journal of verbal learning and verbal behavior*: **6**: 156-163.
168. Schausberger P, Peneder S. 2017. Non-associative versus associative learning by foraging predatory mites. *BMC Ecology*. **17** (2).
doi: <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0112-x>
169. Schoenbaum G, Chiba AA, Gallagher M. 1999. Neural Encoding in Orbitofrontal Cortex and Basolateral Amygdala during Olfactory Diskrimination Learning. *The Journal of Neuroscience* **19**(5): 1876-1884.
170. Schoenbaum G, Chiba AA, Gallagher M. 1999. Neural Encondig in Orbitofrontal Cortex and Basolateral Amygdala during Olfactory Discrimination Learning. *The Journal Neuroscience* **19**(5): 1876-1884.
171. Schultz W. 2000. Multiple reward signals in the brain. *Nature Reviews*. **1**: 199 -207.
172. Sherry DF, Schacter DL. 1987. The Evolution of Multiple Memory Systems. *Psychological Review* **94**: 439 – 454.
173. Shteingart H., Neiman T, Loewenstein Y. 2013. The role of first impression in operant learning. *Journal of experimental psychology* **142**(2): 476 – 488.
174. Siniscalchi M, d’Ingeo S, Minunno M, Quaranta A. 2018. Communication in Dogs. *Animals*. **8**. 131. doi: [10.3390/ani8080131](https://doi.org/10.3390/ani8080131)
175. Siniscalchi M, Sasso R, Pepe AM, Dimatteo S, Vallortigara G, Quararra A. 2011. Sniffing with the right nostril: lateralization of response to odour stimuli by dogs. *Animal Behaviour* **82**: 399-404.
176. Slotnick BM, Kufera A, Silberberg AM. 1991. Olfactory Learning and Odor Memory in the Rat. *Physiology & Behavior* **50**: 555-561.
177. Sobel N, Prabhakaran V, Desmond JE, Glover GH, Goode RL, Sullivan EV, Gabrieli JDE. 1988. Sniffing and smelling: Separate subsystems in the human olfactory cortex. *Nature* **392**: 282-285.
178. Spencer RMC, Gouw AM, Ivry RB. 2007. Age – related decline of sleep – dependent consolidation. *Learning and Memory* **14**: 480-484.
179. Squire LR. 1986. Mechanisms of Memory. *Science* **232**(4758): 1612-1619.

180. Squire LR. 1996. Memory systems of the brain: A brief history and current perspective. *Neurobiology of Learning and Memory* **82**(3): 171-177.
181. Squire LR, Zola SM. 1996. Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems. *PNAS* **93**(24): 13515-13522.
182. Staddon JER. 1983. Adaptive behavior and learning. Cambridge university press. Cambridge.
183. Stäubli U, Ivy G, Lynch G. 1984. Hippocampal denervation causes rapid forgetting of olfactory information in rats. *PNAS* **81**(18): 5885-5887.
184. Stäubli U, Fraser D, Kessler M, Lynch G. 1986. Studies on retrograde and anterograde amnesia of olfactory memory after denervation of the hippocampus by entorhinal cortex lesions. *Behavioral and neural biology* **46**(3): 432-444.
185. Sullivan RM, Zyzak DR, Skierkowski P, Wilson DA. 1992. The role of olfactory bulb norepinephrine in early olfactory learning. *Developmental Brain Research* **70**: 279-282.
186. Sutton MA, Schuman EM. 2006. Dendritic Protein Synthesis, Synaptic Plasticity, and Memory. *Cell* **127**(1): 49-58.
187. Thompson RF, Krupa DJ. 1994. Organization of memory traces in the mammalian brain. *Annu. Rev. Neurosci* **17**: 517-549.
188. Todrank J, Heth G, Restrepo D. 2011. Effects of in utero odorant exposure on neuroanatomical development of the olfactory bulb and odour preferences. *Proceedings of the Royal Society* **278**: 1949-1955.
189. Tsien JZ, Huerta PT, Tonegawa S. 1996. The Essential Role of Hippocampal CA1 NMDA Receptor-Dependent Synaptic Plasticity in Spatial Memory. *Cell* **87**: 1317-1326.
190. Tucker MA, Hirota Y, Wamsley EJ, Lau H, Chaklader A, Fishbein W. 2006. A daytime nap containing solely non-REM sleep enhances declarative but not procedural memory. *Neurobiology of Learning and Memory*. **86**(2): 241-247.
191. Tulving E. 1972. Episodic and Semantic Memory. *Organization of memory*.

Tulving E. 1984. *Multiple Learning and Memory Systems*. Psychology in the 1990's. Elsevier. s. 163-184.
192. Tulving E. 1993. What Is Episodic Memory. *Current Directions in Psychological Science* **2**(3): 67-70.
193. Vassar R, Chao SK, Sitcheran R, Nuñez JM, Vosshall RA. 1994. Topographic Organization of Sensory Projections to the Olfactory Bulb. *Cell* **79**: 981-991.

194. 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**(3): 373.
195. Wells DL, Hepper PG. 2003. Directional tracking in the domestic dog, *Canis familiaris*. *Applied Animal Behaviour Science* **84**(4): 297-305.
196. Wells MC, Bekoff M. 1981. An observational study of scent marking in coyotes, *Canis Latrans*. *Animal Behaviour* **29**(2): 332-350.
197. Wheeler MA, Stuss DT, Tulving E. 1997. Toward a Theory of Episodic Memory: The Frontal Lobes and Autonoetic Consciousness. *Psychological bulletin* **121**(3): 331-354.
198. Willander J, Larsson M. 2007. Olfaction and emotion: The case of autobiographical memory. *Memory & Cognition* **35** (7): 1659-1663.
199. Wilson DA, Best AR, Sullivan RM. 2004. Plasticity in the Olfactory System: Lessons for the Neurobiology of Memory. *The Neuroscientist*. **10**(6): 513-524.
200. Wolf OT, Schommer NC, Hellhammer DH, McEwen BS, Kirschbaum C. 2001. The relationship between stress induced cortisol levels and memory differs between men and women. *Psychoneuroendocrinology* **26**(7): 711-720.
201. Wolf OT, Kudielka BM, Hellhammer DH, Hellhammer J, Kirschbaum C. 1998. Opposing effects of DHEA replacement in elderly subjects on declarative memory attention after exposure to a laboratory stressor. *Psychoneuroendocrinology* **23**(6): 617 -629.
202. Williams M, Johnston JM. Training and maintaining the performance of dogs (*Canis familiaris*) on an increasing number of odor discriminations in a controlled settings. *Applied Animal Behaviour Science* **78**: 55-65.
203. Wilson DA, Sullivan RM, Leon M. 1987. Single – Unit Analysis of Postnatal Olfactory Learning : Modified Olfactory Bulb Output Response Patterns to Learned Attractive Odors. *The Journal of Neuroscience* **7**(10): 3154-3162.
204. Yamaguchi M, Mori K. 2005. Critical period for sensory experience – dependent survival of newly generated granule cells in the adult mouse olfactory bulb. **102**(27): 9697-9702; <https://doi.org/10.1073/pnas.0406082102>
205. Yin S, McCowan B. 2004. Barking in domestic dog: context specificity and individual identification. *Animal Behavioral* **68**: 343 – 355.
206. Yu D, Ponomarev A, Davis RL. 2004. Altered Representation of the Spatial Code for Odors after Olfactory Classical Conditioning: Memory Trace Formation by Synaptic Recruitment. *Neuron* **42**: 437 – 449.
207. Zajonc RB. 1965. Social Facilitation. *Science: New Series* **149** (3681). 269-274.

208. Zald DH, Pardo JV. 1997. Emotion, olfaction, and the human amygdala: Amygdala activation during aversive olfactory stimulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**: 4119 – 4124.
209. Zentall TR. 2003. Imitation by Animals: How Do They Do It? *Current Directions in Psychological Science* 12(3): 91-95.
210. Zola – Morgan SM, Squire LR. 1990. The Primate Hippocampal Formation: Evidence for a Time – Limited Role in Memory Storage. *Science, New Series* **250**(4978): 288 – 290.
211. tuberculum olfactorium. (n.d.) Farlex Partner Medical Dictionary. 2012. Dotupné z: <https://medical-dictionary.thefreedictionary.com/tuberculum+olfactorium>

