

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Čichová komunikace u starosvětských opic a
lidoopů**

Bakalářská práce

Vendula Gregorová

Školitelka: Mgr. Martina Konečná, Ph.D.
Konzultant: doc. Jan Havlíček, Ph. D.

České Budějovice 2014

Gregorová, V., 2014: Čichová komunikace u starosvětských opic a lidoopů. [Olfactory communication in Old World monkeys and apes. Bc. Thesis, in Czech.] – 34 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

This thesis is focused on olfactory communication in Old World monkeys and apes. Olfaction has been generally overlooked in these groups of primates. Increasing number of studies, however shows that olfactory communication may play important role in their lives. The main aim of this thesis was to summarize published literature about olfaction and its role mainly in social interactions. First, I described the anatomy of the sense of smell and production of chemical stimuli. In the second part I discussed available literature on the use of chemical signals in the social behavior and reproduction.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným stanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s pozorováním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 23. 4. 2014

.....

Poděkování:

Ráda bych touto cestou poděkovala především své školitelce Martině Konečné za vedení práce, cenné rady, ochotu a čas strávený opravami textu. Dále bych chtěla poděkovat Janu Havlíčkovi za veškeré připomínky a užitečné komentáře. Též moc děkuji své rodině a příteli, kteří se mnou měli během psaní bakalářské práce velkou trpělivost a podporovali mě.

Obsah

1. ÚVOD	1
2. ČICH	2
2.1. Hlavní čichový orgán	2
2.1.1. Struktura	2
2.1.2. Funkce	2
2.2. Vomer nazální orgán (= Jacobsonův orgán)	3
2.2.1. Historie	3
2.2.2. Výskyt	4
2.2.3. Struktura	4
2.2.4. Funkce	5
2.3. Látky	6
2.3.1. Vnímání látek	6
2.3.2. Čichová citlivost k pachům	7
2.3.3. Schopnost látky rozlišovat	8
3. KOŽNÍ ŽLÁZY	9
3.1. Mazové žlázy	9
3.2. Potní žlázy	10
3.2.1. Potní žlázy	10
3.2.2. Pachové žlázy	11
4. PACHOVÉ ZNAČENÍ	12
5. FLÉMOVÁNÍ	14
6. INDIVIDUÁLNÍ ROZPOZNÁVÁNÍ	15
6.1. Rozpoznávání u poloopic a novosvětských opic	15
6.2. Rozpoznávání u lidoopů	16
6.2.1. Gorily	17
6.2.2. Giboni	17
7. ČICHOVÁ KOMUNIKACE V KONTEXTU PÁŘENÍ A REPRODUKCE	19
7.1. Nápadné sexuální otoky	19
7.2. Genitální inspekce	20
7.2.1. Makakové	21
7.2.2. Paviáni	22
7.2.3. Šimpanzi	23

7.3. MHC – hlavní histokompatibilní komplex.....	24
7.3.1. Vliv MHC při výběru partnera	24
8. ZÁVĚR	26
9. SEZNAM LITERATURY	27

1. ÚVOD

Přestože pro většinu druhů zvířat hraje čich ústřední roli v řízení jejich chování, nebyla mu v historii věnována přílišná pozornost. Tento smysl byl většinou opomíjen a považován za druhořadý. Nicméně v posledních letech se zájem o chemickou komunikaci zvyšuje. Prostudována byla u celé řady druhů zvířat, výjimku netvoří ani primáti. Čich má u primátů důležitý význam v sociálních, reprodukčních i potravních strategiích. Komunikace pomocí čichových podnětů byla dobře prostudovaná u novosvětských opic a poloopic. U starosvětských opic byla chemická signalizace ve srovnání s jinými způsoby komunikace přehlížena. Zřejmě za to může dlouho zastávaný názor, že jsou primáti především vizuální zvířata a na úkor zdokonalení zraku, konkrétně vývojem stereoskopického a barevného vidění, došlo k potlačení čichu. Nicméně v současné době existuje celá řada studií, které ukazují, že starosvětští primáti a lidoopi svůj čich používají, a to například v rozpoznávání ostatních jedinců. Navíc u nich byl pozorován výskyt speciálních pachových žláz, pomocí nichž někteří značí své okolí.

Ve své bakalářské práci zpracovávám dosavadní poznatky týkající se čichové komunikace s důrazem na starosvětské opice a lidoopy. Kromě hlavního čichového orgánu jsem se zaměřila na vomeronazální orgán, který je důležitý pro zachycení chemických podnětů z okolí a jehož funkčnost u primátů včetně člověka je v literatuře intenzivně diskutována. Poté na kožní žlázy, pomocí kterých mohou jedinci zanechávat pachové stopy. Dále jsem shrnula informace o chování, které je s čichovou komunikací pevně spjato a to například pachové značení nebo flémování. V neposlední řadě diskutuji poznatky týkající se využití čichové komunikace u primátů v kontextu rozpoznávání jedinců a sexuálních interakcí chování.

2. ČICH

Čich je prastarý smysl, který je přítomen u široké škály druhů zvířat - od hmyzu, přes ryby, ptáky až k savcům. Zvířecí i lidské chování je z mnoha hledisek řízeno čichem. Čich je u savců zprostředkován dvěma různými orgány uloženými v nosní dutině: hlavním čichovým orgánem a vomeronazálním orgánem. Pozoruhodná citlivost a rozsah čichového systému umožňuje organismům detekovat a rozlišovat mezi tisíci sloučeninami s nízkou molekulární hmotností. Obvykle se jedná o organické sloučeniny, které běžně nazýváme pachy (Rouquier & Giorgi 2007).

2.1. Hlavní čichový orgán

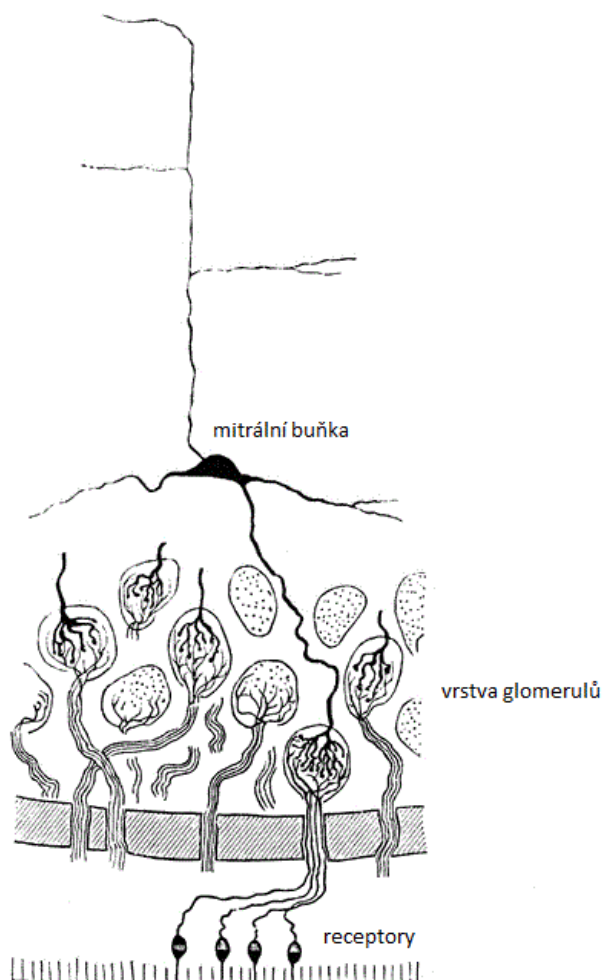
2.1.1. Struktura

Hlavní čichový orgán pochází stejně jako vomeronazální orgán z jedné zárodečné tkáně založené v nosní plakodě (Smith et al. 2007). Je obsažen jen v malé části nosu a nosní dutiny. Většina prostoru v nose je potřebná ke zpracování vzduchu. Sensorické buňky čichu jsou umístěné na stropu nosní dutiny ve dvou žlutohnědých plátcích tkáně. Dutina je lemována nosním epitelem, ve kterém jsou uloženy dvoupólové olfaktorické neurony (receptorové buňky). Tyto neurony mají na jednom svém konci několik řasinek, které na sobě nesou receptorové molekuly. Řasinky jsou zanořené do vrstvy hydrofilního hlenu, který produkují speciální Bowmanovy žlázy. Pomocí hlenu dochází k zachytávání prachu, bakterií a mimo jiné i chemických látek (Anon).

2.1.2. Funkce

K tomu, aby mohl být pach vnímán a zpracován musí dojít k nasátí molekul pachu do nosní dutiny. Molekuly pachu jsou navázány na čichové receptory sensorických buněk, které spouští tvorbu nervových impulsů. Každá sensorická buňka produkuje pouze jeden typ receptoru. Následně je signál veden druhým pólem neuronu, který funguje jako axon, až do glomerulu uvnitř oddělené části hlavního čichového bulbu (oblast mozku, která jako první přijímá čichový impuls). Vzruch je dále veden k mitrálním buňkám, odkud pokračuje až do primární čichové kůry, kde je zpracován (Obr. 1) (Ennis et al. 2007). Čichové receptory jsou u obratlovců kódovány největší

genovou rodinou, ve které je např. u hlodavců aktivních okolo 1 000 genů. Pravděpodobně kódují detekci různých pachů (Mombaerts 1999). Každá konkrétní aromatická látka obvykle neaktivuje pouze jeden typ receptoru, většinou je receptor aktivován skupinou látek s podobnou chemickou strukturou (Ennis et al. 2007).



Obr. 1: Ukázka jednoduché buněčné struktury hlavního čichového bulbu¹

2.2. Vomeronazální orgán (= Jacobsonův orgán)

Přestože oba čichové orgány mají důležitou úlohu v detekci biologicky relevantních pachů, vomeronazálnímu orgánu je u savců kvůli vnímání chemických látek uvolňovaných mezi jedinci stejného druhu přikládán větší význam v čichové komunikaci.

2.2.1. Historie

Už v 17. století se přírodovědec Niels Steensen jako první zmínil o struktuře umístěné v přední části nosní dutiny v těsné blízkosti nosní přepážky. Popsal

¹ http://etc.usf.edu/clipart/55800/55801/55801_olfactory.htm

a objevil sekreční kanál, který byl součástí nosní dutiny (Trotier & Døving 1998). Tuto skutečnost potvrdil Frederik Ruysch, který jako první popsal a ilustroval nosní přepážku (Bhatnagar & Smith 2003). Avšak nový orgán jako takový byl objeven dánským lékařem Ludvigem Jacobsonem, který ho podrobně popsal v roce 1813. Mezinárodní asociace vědců v roce 1895 zasedala a navrhla, aby se tento Jacobsonův orgán dále nazýval vomeronazální orgán (VNO). Jacobson podrobně studoval VNO u různých druhů savců. Snažil se přijít na to, zda je tento „nový“ orgán přítomen nejen mezi domestikovanými zvířaty, ale i mezi ostatními druhy (Trotier, & Døving, 1998).

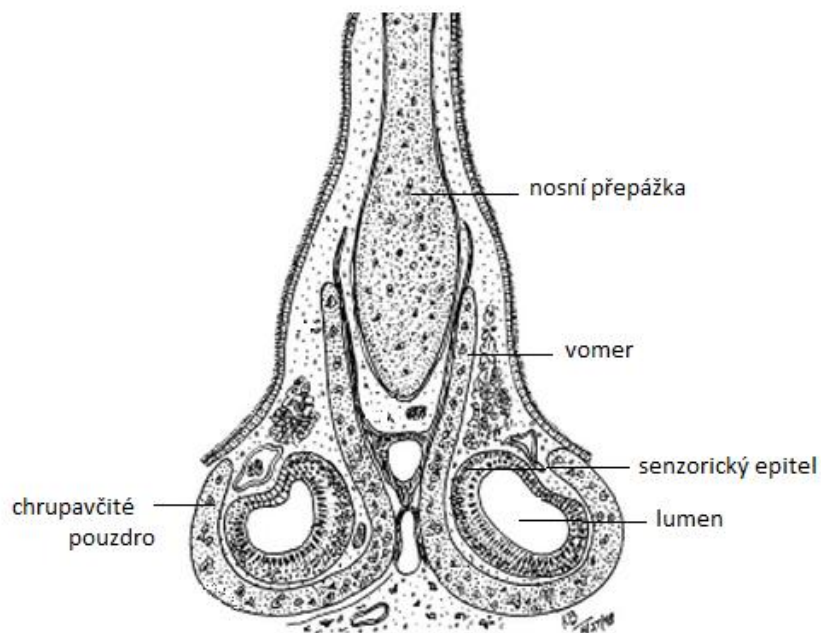
2.2.2. Výskyt

Vomeronazální orgán je paralelně fungující chemosenzorický čichový orgán některých obojživelníků, plazů a savců. Jak je uvedeno výše, Jacobson popsal VNO nejen u domestikovaných zvířat (kočka, kráva, pes, koza, kůň, prase a ovce), ale i u ostatních exotičtějších zvířat jako jsou tygři, velbloudi, buvoli, jeleni a tuleni (Trotier & Døving 1998). Obecně je zvláště u hlodavců, kopytníků a šelem tento orgán velmi dobře vyvinut. Přestože u krokodýlů a chameleonů nebyl VNO nalezen, u ostatních plazů přítomný je, a dokonce může být někdy větší než hlavní čichový orgán. Ryby postrádají VNO úplně. U ptáků se zakládá při embryonálním vývoji, avšak později se ztrácí. V případě některých placentárních savců dochází ve vomeronazálním orgánu ke značným redukčním (Døving & Trotier 1998). Většina druhů primátů je ve srovnání s ostatními savci tradičně považována za zvířata se slabě vyvinutým čichem, která se více spoléhají na zrak a sluch (Zhang & Webb 2003). Nicméně u některých druhů primátů, především u poloopic, např. outloň váhavý (*Nycticebus coucang*) a u novosvětských opic, např. malpa kapucínská (*Cebus capucinus*), je VNO dobře vyvinuté (Døving & Trotier 1998).

2.2.3. Struktura

U různých druhů dochází ve struktuře VNO ke značným anatomickým změnám. Obecně se jedná o párový orgán, který je obvykle uložen na obou stranách nosní přepážky, při bázi v její přední třetině. Většinou je uzavřen v chrupavčitém či kostním pouzdře (Hunter et al. 1984). Na obou stranách přepážky se nachází lumen VNO. Nesenzorická část umístěna na boční stěně

lumen obsahuje buňky, na jejichž povrchu jsou řasinky (cilie). Na střední straně lumenu (blíže ke středu nosní dutiny) jsou senzorycké buňky, které vytváří senzorycký epitel (Døving & Trotier 1998). Ten vystýlá nosní dutinu a jednoznačně nijak nesouvisí s čichovým epitelem, od něhož je dostatečně vzdálen (Krizek 1998). VNO je tvořen vomeronazální trubičkou, která vzadu slepě končí a vpředu se otevírá (Obr. 2) (Bhatnagar & Meisami 1998). Otevřená část trubičky může mít u různých druhů různé vyústění. Jednou z možností je vyústění otevřené části trubičky přímo do dutiny nosní, což je typické pro obojživelníky. U hadů a plazů dochází k otevření přímo do dutiny ústní. U těchto druhů živočichů se nevyskytuje žádné spojení s dutinou nosní (Negus 1956). Výjimku tvoří krokodýlové a chameleoni, u nichž chybí VNO úplně (Døving & Trotier 1998). V případě zajícovců, šelem a kopytníků se VNO otvírá do palatonazálního kanálku, který spojuje dutinu nosní s dutinou ústní. Toto spojení umožňuje přijímat stimuly jak z dutiny nosní, tak z dutiny ústní (Negus, 1956).



Obr. 2: Příčný řez vomeronazálním orgánem lemura *Microcebus murinus* (Bhatnagar & Meisami 1998)

2.2.4. Funkce

K zachycení chemických podnětů z okolí, je zapotřebí propojení VNO s řídicím centrem. Toto spojení umožňují periferní receptorové buňky

(neurony) na povrchu senzorického epitelu. Dvoupólové neurony mají na jednom pólu několik řasinek. Druhý pól představuje vomeronazální axon, který se přepojuje v přídavném čichovém bulbu a poté vede signál do limbického systému (amygdala a hypothalamus) (Smith et al. 2007). Na rozdíl od hlavního čichového orgánu existují ve VNO dva typy receptorů (V1R, V2R) (Zhang & Webb 2003).

Jak již bylo uvedeno výše, u některých druhů primátů došlo k redukci čichu. V případě poloopic a novosvětských opic zřejmě existuje funkční VNO obsahující mikroanatomické rysy, i když se značnou variabilitou mezi jednotlivými druhy (Smith et al. 2011). U starosvětských opic a lidoopů se obecně uvádí, že VNO chybí úplně nebo se vyskytuje pouze u plodu a během vývoje může přetrvávat do dospělosti v nefunkční formě (Hunter et al. 1984). Buňky v tomto přetrvávajícím VNO se podobají smyslovým neuronům, ale nebylo dokázáno jejich spojení s mozkem (Trotier et al. 2000). V některých studiích (Wilson & Hendrickx 1977; Boehm & Gasser 1993) autoři uvádí, že určité druhy starosvětských primátů (např. lidé, makakové) mají zárodečnou strukturu s dvoupólovými neurony, která se podobá senzorickým buňkám VNO. Tato struktura zůstává v dospělosti zakrnělá. Na druhou stranu v další práci se autoři přiklání k závěru, že makakové nemají žádnou strukturu podobnou VNO (Smith, Siegel, & Bhatnagar, 2001).

2.3. Látky

2.3.1. Vnímání látek

Většina savců má dvě odlišné sady chemosenzorických neuronů umístěných v hlavním čichovém epitelu a ve vomeronazálním orgánu (Keverne 1999). Oba orgány zpracovávají odlišný druh informace. Hlavní čichový orgán se významně specializuje na vnímání malých, vzduchem nesených, těkavých částic, které lze získat z četných environmentálních zdrojů. Zvířata ho používají jako primární smysl, aby našla potravu, odhalila predátora i kořist nebo aby rozpoznala své i cizí teritorium (Firestein 2001). Nicméně i přestože je hlavní čichový orgán považován za ten, co snímá a detekuje jemné rozdíly v molekulové struktuře těkavých aromatických látek, může v určitém kontextu vnitrodruhové komunikace zprostředkovávat rozdíly v pachu mezi jednotlivci (Restrepo et al. 2004). Oproti tomu vomeronazální orgán detekuje

většinou netěkavé látky, které mají těžší molekulovou hmotnost. Umožňuje také recepci feromonů, což jsou látky, které mezi sebou uvolňují jedinci stejného druhu. Vedle nich existují i alomony, na něž reagují jedinci jiného druhu (Eisenberg & Kleiman 1972; Charpentier et al. 2013). Feromony jsou ve vodě rozpustné chemikálie, ovlivňující chování nebo fyziologické změny (agrese mezi samci, nástup do puberty atd.). Vnímání feromonů začíná vazbou na příslušné feromonové receptory. Ty jsou umístěné na povrchu buněčné membrány sensorických neuronů ve vomeronazálním orgánu. Následně spouští signální transdukci, která vede k aktivaci hypotalamu (Zhang & Webb, 2003).

2.3.2. Čichová citlivost k pachům

Za specifický pach lidského těla jsou kromě mastných kyselin zodpovědné i těkavé steroidy. Steroidy, obecně 16 - androsteny, byly nalezeny v lidském potu stejně tak jako v moči, plazmě periferní krve a slinách získaných od mužů i žen (Gower & Ruparelia 1993). Dalo by se předpokládat, že i u primátů budou tyto složky součástí tělesného pachu a mít tak vliv na chemickou komunikaci.

Profesor Laska se svými kolegy provedl několik studií zaměřených na čichovou citlivost u daných skupin primátů. Během jednoho z experimentů zkoumal, zda jsou makakové vepří (*Macaca nemestrina*), kotulové (*Saimiri sciureus*) a chápani (*Ateles geoffroyi*) schopni detekovat vonné steroidy: androsteny (složky lidského tělesného pachu). U všech tří skupin byla pozorována velmi dobře vyvinutá čichová citlivost, přestože by kotulové a chápani měli být ve srovnání s makaky lépe čichově vybaveni. Výsledky prokázaly dovednost jedinců vnímat aromatické steroidy i při velmi nízké koncentraci. Protože jsou androsteny u prasat považovány za sexuální atraktanty, rozhodli se autoři získaná data porovnat s daty reprezentovanými ve studiích na prasatech. Zkoumané druhy primátů vykazovaly přinejmenším stejnou citlivost pro steroidy jako prasata (Laska et al. 2005).

Makakové byli hlavním objektem studia i v další práci (Laska 2001). Autoři se zaměřili na úspěšnost makaků ve dvou-výběrovém čichovém testu. Během pokusu byly jedincům předkládány tři typy vůní (burákové aroma, banánové aroma a kyselina n-pentanová, což je látka, která je hlavní složkou

tělesného pachu primátů). Testovala se senzitivita na tyto pachy. Výsledky práce ukazují, že byla zvířata schopna detekovat burákové aroma v ředění tak nízkém, jako je 1:10 000, u banánového aroma byla schopna vnímat až 30 000 násobné ředění a v poslední řadě citlivost na kyselinu n-pentanovou dosahovala až k ředění 1:300 000. Na základě porovnání s ostatními druhy živočichů zjistili, že makakové mají větší citlivost pro pach banánového aroma než psi, krysy či králíci. Oproti tomu jsou psi více citliví na tělesný pach primátů (Laska 2001). I přestože anatomické zkoumání čichového orgánu nasvědčuje tomu, že je čich málo vyvinutým smyslem. Z výsledků této a podobných studií vyplývá, že by se neměl čich u primátů podceňovat.

2.3.3. Schopnost látky rozlišovat

Hepper se svými kolegy (2008; 2012) studoval čichové schopnosti u goril. Ve své počáteční studii zkoumal, zda jsou gorily nížinné (*Gorilla gorilla gorilla*) schopné objevit a rozlišit různé typy pachů. Gorilám předkládal flanelové ručníky, které byly napuštěny mandlovou vůní, parfémem (hodící se pro obě pohlaví) a destilovanou vodou. Zaznamenávalo se, kolikrát zvíře ručník pouze drželo, čichalo k němu nebo jej lízalo či žvýkalo. Celkově byl pokus na gorilách prováděn devětkrát – třikrát jim byly prezentovány tři zmiňované vůně. Každý pokus byl oddělen dobou sedmi dnů. V jiném experimentu, který byl tomuto velmi podobný, Hepper použil místo ručníků plastové kopací míče. Tyto, pro gorily nové předměty, byly nastříkány buď mandlovým extraktem, vanilkovým extraktem nebo destilovanou vodou. V tomto případě se zaznamenávaly dva typy chování: čichání anebo lízání případně žvýkání. Míč byl pětikrát předkládán jednotlivým gorilám. Čtyřikrát šlo o stále stejný pach a popáté byla vůně změněna. Pozorovalo se, zda dojde ke změně chování při podání nové vůně. Výsledky obou studií dokazují, že gorily nížinné reagují na čichové podněty. Gorily výrazně delší dobu čichaly ručníky s mandlovým aroma než ty napuštěné parfémem a destilovanou vodou. Navíc testovaní jedinci vykazovali odlišnosti ve žvýkání či lízání ručníků s jednotlivými vůněmi. U kopacích míčů docházelo u goril při opakování stejné vůně ke snížení jejich zájmu, zatímco při předložení nového stimulu se opět reakce goril zvýšila. Obě studie naznačují, že jsou gorily schopné rozlišit jednotlivé pachy.

3. KOŽNÍ ŽLÁZY

Kůže je největší plošný orgán těla. Je složena ze tří vrstev: z povrchové pokožky, škáry a podkožního vaziva (Dylevsky 2000). Všichni savci téměř bez výjimky mají převrácený vztah mezi tloušťkou pokožky a množstvím chlupů. Poměrně slabá pokožka je po celém těle, které je obvykle chráněno srstí. Na obličejové části a místech, kde je srst řídká nebo úplně chybí, je pokožka mnohem silnější (Montagna 1972). Ve škáře jsou uloženy dva typy kožních žláz: mazové a potní (Dylevsky 2000).

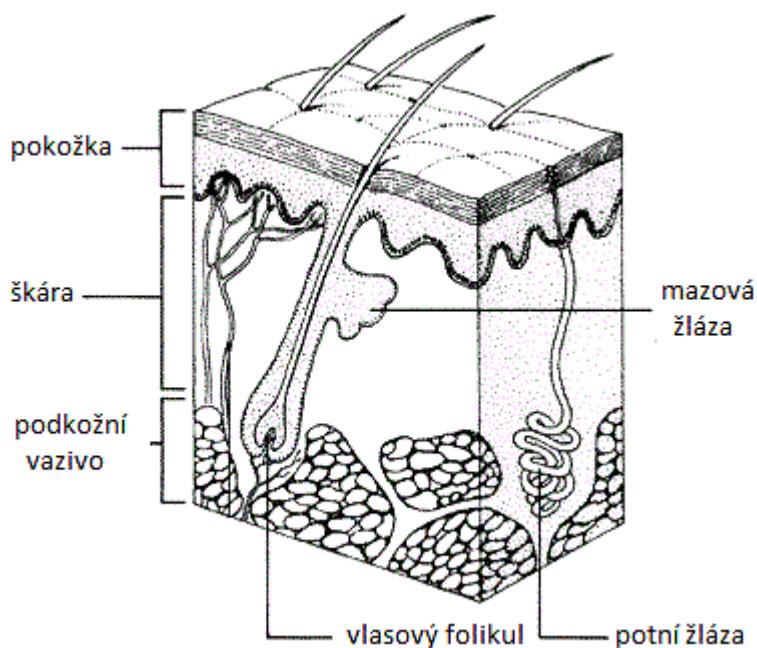
3.1. Mazové žlázy

Mazové žlázy jsou uloženy ve škáře hned vedle vlasů nebo chlupů (Obr. 3). Někde mohou volně vyústit na povrch kůže (př. zevní pohlavní orgány, rty). Na určitých místech, jako je kůže dlaní a plosky nohou, nejsou přítomny vůbec. (Merkunova & Orel 2008). Ve vzácných případech u savců chybí tyto žlázy úplně. Došlo k tomu u skupin, které ztratily srst např. kytovci (Hajniš 1992). Mezi primáty mají například lemuři tolik mazových žláz jako lidé. Navíc jsou podobné i jejich ultrastrukturou. U plodu i novorozence jsou žlázy připojeny k vlasovému folikulu, ale brzy dochází k jejich separaci a poté se otevírají přímo na povrch kůže. U většiny primátů jsou mazové žlázy četnější v obličejové části a anogenitální oblasti (Montagna 1972).

Žlázy vstupují krátkými vývody do pochvy vlasu nebo chlupu. Produkují kožní maz (sebum), který se skulinou mezi povrchem chlupu a stěnou pochvy dostává na povrch kůže. Vytváří tenkou vrstvu, která chrání kůži před vysycháním, olupováním a celkově ji zvláčňuje (Dylevsky 2000).

Maz vzniká tukovou přeměnou a rozpadem žlázových buněk. V sekretu jsou obsaženy estery tukových kyselin, cholesterol a jiné složky (Hajniš 1992). Lidské mazové žlázy produkují silnou olejovou sekreci bez pigmentu. Oproti tomu mnoho primátů, zahrnující šimpanze, gibony a gorily mnohdy produkuje sekrece zbarvené důsledkem melanocytů (Nicolaidis 1965). Předpokládá se, že velké množství kyselin (kyselina palmitová, myristová, stearová, linoleová, olejová), které jsou obecně aromatické, může přispívat k pachovému podpisu jedince (Nicolaidis & Apon 1977). Nicméně

za typický tělesný zápach může sekret vyloučený z pachových (apokrinních) žláz.



Obr. 3: Řez kůží ukazující mazové a potní žlázy²

3.2. Potní žlázy

Potní žlázy by se pro přehlednost daly rozdělit do dvou skupin: žlázy potní (ekrinní) a od nich odvozené žlázy pachové (apokrinní).

3.2.1. Potní žlázy

Potní (ekrinní) žlázy jsou drobné útvary, které se nacházejí nerovnoměrně v kůži skoro po celém těle. Nejvíce jich je na dlani, plosce nohy a na čele. Oproti tomu na kůži končetin, trupu, zad a tváří jich je nejméně (Hajniš 1992). Na okraji rtů chybí úplně (Dylevsky 2000). Potní žlázy jsou tvořeny v hloubce klubkem tubulů, z něhož ústí samostatné vývody až k povrchu kůže. Ve škáře se žláza nepravidelně lehce zprohýbává, pokožkou pak probíhá šroubovitě stočena (Hajniš 1992). Zevní ústí žláz jsou patrná pouhou lupou zvláště v oblasti obličejí (Hajniš 1992).

Z tkáňového moku se v okolí buněk potních žláz vytváří tekutý sekret zvaný pot. K jeho produkci dochází neustále, zejména pak při zvýšené tělesné teplotě (např. svalové práci, horečce). Složení potu je proměnlivé, především obsahuje vodu a chlorid sodný. Dále obsahuje malé množství dusíkatých látek

² http://nihseniorhealth.gov/skincancer/faq/faq3b_popup.html

- močovinu, kreatinin, kyselinu močovou, mastné kyseliny a řadu dalších (Merkunova & Orel 2008). Denní množství potu je velmi různé. Čím větší je objem a hmotnost jedince, tím větší je množství vyprodukovaného potu. Potní žlázy mají termoregulační funkci, jejich produkce se může zvyšovat se stresem, vzrušením, strachem apod. (Hajniš 1992).

Primáti mají potní žlázy na dlaních i chodidlech. U novosvětských primátů jsou na speciálním místě na ventrální straně ocasu, u goril a šimpanzů na kloubech ruky, po kterých chodí (Montagna 1972).

3.2.2. Pachové žlázy

Zvláštním typem potních žláz jsou žlázy pachové (apokrinní). Ve srovnání s potními žlázami jsou ty pachové podstatně větší. Jejich sekreční část je uložena v podkoží a jejich vývody ústí do vlasového folikulu. U lidí se vyskytují hlavně v podpaží, ohanbí, na kůži zevních pohlavních orgánů, v okolí konečníku a prsní bradavky. Žlázy začínají svou sekreční činnost v pubertě (Merkunova & Orel 2008). U dětí před pubertou jsou žlázy aktivní jenom málo, jejich výkon se více než ztrojnásobuje v období sexuální dospělosti (Stoddart 1990). Pachové žlázy jsou pravděpodobně původně pravé potní žlázy, jejichž funkci převzaly menší ekrinní jednotky (Stoddart 1990).

Přestože jsou pachové žlázy oproti mazovým žlázám rozmístěny jen na pár místech, neznamená to, že by se méně podílely na tvorbě tělesného pachu. Naopak pachové žlázy a sekrety z nich vyloučené jsou u lidí hlavním zdrojem tělesné vůně (Hajniš 1992). Samotný pot není zásobárnou typického zápachu. Čerstvá sekrece pachových žláz je téměř bez zápachu. Teprve až při kombinaci potu s kožními bakteriemi, a tedy činností celé mikroflóry na povrchu pokožky, vzniká typický tělesný zápach. Mikroflóra se v 80 % skládá z aerobní koryneformní bakterie (Leyden et al. 1981). U savců má pravděpodobně řada sekretů charakter feromonů. (Hajniš 1992).

4. PACHOVÉ ZNAČENÍ

Zvýšená koncentrace kožních žláz u některých skupin primátů je běžná v určitých oblastech těla. Například u kosmanů najdeme rozsáhlé tříslivé žlázy nebo u lemurů se vyskytují pažní brachiální žlázy (Montagna 1972). Jednou z neméně důležitých oblastí je střední část hrudníku, kde se mohou nacházet tzv. hrudní žlázy. Jejich výskyt byl zdokumentován např. u mandrilů (Feistner 1991). Dokonce existují jisté náznaky jejich existence během prenatalního vývoje i u lidoopů. Během zkoumání plodu orangutana si autoři povšimli malé kruhové jamky uprostřed hrudníku. Tato jamka byla lehce viditelná a otvírala se na povrchu kůže. Původní myšlenka, jež predikovala zranění, byla vyvrácena histologickým zkoumáním. Při zkoumání se přišlo na to, že uvnitř jamky se ve značném počtu objevují mazové žlázy. Během dalšího vývoje plodu dochází k degeneraci žláz. U starého jedince je už velice těžké hrudní jamku vůbec nalézt (Schultz 1921). Vědci zkoumali koncentraci žláz v hrudní oblasti i u dalších druhů primátů. Pocock (1925) zaměřil své studie na gibony, protože u dvou samců chovaných v zajetí pozoroval na hrudi tmavý vlhký flek. Mezi dospělými gibony byly hrudní žlázy jasně prokázány u siamangů (*Hylobates syndactylus*). Jedinci tohoto druhu produkují silně páchnoucí sekret, který může být rozeznatelný na vzdálenost několika metrů (Geissmann & Hulftegger 1994). Obecně jsou hrudní žlázy považovány za jedny z hlavních, které se uplatňují při čichové komunikaci, a předpokládá se, že jedinci je používají ke značení. Nicméně u gibbonů nebylo pozorováno chování, které by značení připomínalo (Geissmann 1987).

Sternální žlázy mají i mandrilové (*Mandrillus sphinx*) a drilové (*Manrillus leucophaeus*) (Hill, 1944). U mandrilů bylo navíc pozorováno i nápadné pachové značení. Při pachovém značení mandril postupuje tak, že přistoupí ke kmeni stromu a očichá ho. Někdy, když stojí na zemi, se vzpřímí na zadní nohy. Dolní ret často tře o kůru stromu. Pak strom sevře oběma rukama a začne se důrazně otírat hrudníkem o kmen nahoru a dolů. Buď během, anebo před samotným pachovým značením může jedinec dřít bradou o kůru. Občas může po mandrilovi zůstat na stromě viditelná vlhká skvrna nažloutlé barvy. V případě, že ke stromu jen čichá a otírá bradu, tak kontroluje vůni nanesenou na kůře. Výsledky studie ukázaly, že frekvence

značení je u samců pozitivně korelována s pozicí v sociální hierarchii. Značení bylo v menší míře pozorováno i u samic. Další pozorování mandrilů v zoo ukázalo, že nejvíce samci značí, když jsou vypuštěni do nového výběhu nebo když jsou jim do výběhu dány nové předměty, např. větve. Zřejmě se tak jedná o vyznačování teritoria (Feistner 1991).

Freeman a spol. (2012) se snažili ověřit tvrzení autorů v dřívějších studiích, kde bylo údajně u samců kočkodana obecného červenozeleného (*Chlorocebus aethiops pygerythrus*) zaznamenáno nápadné škrábání hrudi v kontextu se sociálního chování. Freeman sledoval skupinu volně žijících kočkodanů obecných (*Chlorocebus aethiops*). Výsledky práce ukazují, že si kočkodani škrábou hrudník poměrně stereotypně. I přesto byla frekvence škrábání hrudníku u samců významně častější v období páření. Navíc bylo pozorováno chování, které nápadně připomínalo pachové značení u ostatních druhů starosvětských primátů. Většinou stál dospělý samec na zadních nohách, poté popadl kmen oběma rukama a začal se třít o kůru stromu hrudí nebo krkem i tvářemi. Toto několikrát zopakoval a pak přiložil nos na zanechanou stopu. Autoři práce v závěru naznačují, že tření hrudi u samců kočkodanů slouží právě k pachovému značení.

U novosvětských opic mají čichové podněty významnou roli při komunikaci mezi jedinci. Většina primátů vykazuje několik vzorců chování, jimiž prostřednictvím sekretů pachových žláz značí na substrát (např. větve a liány). Jedinci pachově značí za různými účely. Jednou z možností je vytyčení a obrana teritoria, signalizace sociálního postavení a signalizace reprodukčního stavu, orientace v prostoru, značení zdrojů potravy apod. Mezi nejčastěji diskutované funkce pachového značení patří bezesporu vytyčení a obrana (shrnuto v Heymann 2006). Studie zabývající se pachovým značením u novosvětských opic je celá řada, avšak tato skupina není centrem zájmu této bakalářské práce, proto zde nebudou dále konkrétně diskutovány.

5. FLÉMOVÁNÍ

Jak již bylo uvedeno výše, VNO může být propojen trubičkou s dutinou ústní. Někteří savci (kopytníci, kočkovité šelmy), využívají tohoto propojení během specifického chování tzv. flémování. Při flémování nejčastěji dochází k transportu chemických podnětů (jako jsou například pohlavní feromony) z ústní dutiny do VNO. K flémování dochází při sociosexuálních interakcích. Poté co samci čicháním či lízáním zkoumají moč nebo vaginální sekrece samic, následuje typická odpověď v podobě flémování. Zvíře charakteristicky zvedne hlavu, zvrásní nos, zvedne a ohrne horní pysk. Na chvíli přestane dýchat. Takto setrvává po dobu několika sekund (Hart 1983).

Výše popsané chování rozhodně není pro primáty typické, ale je zajímavé zmínit recentní studii popisující tento fenomén u mandrilů (Charpentier et al. 2013). Mandrilové žijí ve skupinách, kde má v období rozmnožování hlavní postavení jeden dominantní alfa samec a je obklopen mnoha samicemi. Existuje mezi nimi veliký sexuální dimorfismus (Dixson 1993). Alfa samci mají sedmdesátiprocentní podíl na oplodnění všech samic (Charpentier 2005). Všichni členové skupiny pachově značí. Samci značí častěji než samice a dominantní jedinci značí více než ti podřízení. Autoři v této studii popisují zvláštní postoj, který byl pozorován u jedinců obou pohlaví. Do výběhu byla umístěna bambusová tyč, na kterou byl nanesen pach dalšího jedince. Jednotliví samci nebo samice pak přistupovali k tyči a při jejím zkoumání vykazovali chování, které autoři označili jako flémování. Častěji docházelo k flémování u samců. Navíc vedle flémování, jakožto chování typického pro zvířata s funkčním VNO, autoři během anatomického zkoumání potvrdili přítomnost otevřených palatonazálních kanálků (Charpentier et al. 2013). Z toho můžeme předpokládat, že by kanálky mohly sloužit k transportu pachů k VNO.

Mandrilové ale možná nejsou jedinými flémujícími primáty. Bailey (1978) již dříve pozoroval zvláštní chování u lemurů kata (*Lemur catta*), které také popisuje jako flémování. V další studii se autoři také zaměřili na skupinu lemurů kata a jejich detekci čichových podnětů. Samci prošetřovali pachovou značku samic především lízáním, v menší míře čicháním. Nicméně nezaznamenali nic, co by flémování připomínalo (Drea & Scordato 2008).

6. INDIVIDUÁLNÍ ROZPOZNÁVÁNÍ

Mnoho druhů savců používá chemické signály ke komunikaci. Jedinci tak podávají informace o svém druhu, pohlaví nebo v jaké jsou reprodukční kondici. Dokonce i emociální stav jedince může být sdělen pomocí chemických látek. Pach navíc poskytuje informace o příbuzenských vztazích ve skupině, dominanci a osobitosti. Hraje důležitou roli v teritorialitě, predaci v mnoha dalších aspektech společenského chování. Pro sociální druhy je pak důležité mít schopnost individuálně rozlišit jedince ve skupině (Eisenberg & Kleiman, 1972).

Zvířata uvolňují zápach různými způsoby. Pomocí sekrece ze specializovaných pachových žláz nebo pomocí exkrementů moči a stolice (Brown 1979). Ve většině případů jsou pachy jedinci uvolňovány do prostředí ve formě pachových značek. Mohou tak podávat informace o jedinci i v době, kdy se on sám již nachází jinde (Thom & Hurst 2004).

6.1. Rozpoznávání u poloopic a novosvětských opic

Poloopice využívají ke komunikaci kombinace čichových, vokálních a vizuálních způsobů. Oproti ostatním antropoidním primátům využívají čichovou komunikaci ve větší míře (Sauter 1999). Poloopice mají stejně jako řada novosvětských opic zachovaný funkční vomeronazální orgán a navíc mají dobře vyvinuté pachové žlázy. U samců i samic jsou přítomny genitální pachové žlázy, pomocí nichž mohou zanechávat značky. U samců se navíc vyskytují na předloktí antebrachiální žlázy, spojené s tvrdým zrohovatělým výběžkem (ostruhou) na zápěstí. Pomocí tohoto výběžku může samec na větvích či stromech vytvářet vodorovné škrábance napuštěné jeho vůní (Mertl 1975). Pachového značení je využíváno ke komunikaci uvnitř a mezi skupinami. Nejčastěji studovaným druhem poloopic jsou lemuři kata (*Lemur catta*). Mertl (1975) zjistil, že samci lemurů kata jsou schopni rozpoznat jedince pomocí jejich pachových značek zanechaných zrohovatělou ostruhou, a to jak v přírodních podmínkách, tak v zajetí. Nicméně při zkoumání chemického složení sekrece autoři došli k závěru, že zatímco sekrety z předloktní žlázy nejsou individuálně identické, tak zvláště retní (labiální) sekrece a v případě samců i skrotální sekrece jsou specifické pro každého

jedince (Scordato et al. 2007). Značky, které po sobě jedinci zanechají, mohou prozradit jejich pohlaví, reprodukční stav a individuální identitu (Scordato & Drea 2007), mimo to i genetickou informaci zahrnující zprávu o genetické příbuznosti a kvalitě jedince. Samci i samice jsou schopni detekovat tyto informace u jedinců stejného druhu. Mohou si pomocí čichu vybrat nejvhodnější sociální a sexuální partnery (Charpentier et al. 2010).

U novosvětských primátů jsou čichové podněty jedním z hlavních stimulů k rozlišování jedinců. Mezi nejvíce prostudované druhy novosvětských primátů, co se týče pachového značení a sociální komunikace, patří kosmani a tamaríni (Epple, 1972, 1973; Heymann, 2006; Smith, 2006). Kosmani bělovousí (*Callithrix jacchus*) jsou schopni od sebe rozlišit pachy známých jedinců a zcela nových jedinců obou pohlaví. Činí tak na základě čichání pachových značek z tzv. cirkumanálních kožních žláz. Dále rozlišují jedince pomocí moči nebo přímo samotné žlázové sekrece. Zvířata během pokusu strávila výrazně delší dobu prošetřováním nové vůně. Zřejmě se snažila z pachové značky získat další informace o daném jedinci (Smith, 2006). U tamarinů sedlových (*Saguinus fuscicollis*) prokázána schopnost rozeznat pachové značky u samců i samic. Tamaríni čichali bidélko, kde na jedné straně byl nanesen pach známého jedince ze skupiny a na druhé straně pach neznámého jedince. Pokusné zvíře znovu strávilo mnohem více času čicháním a i následným přeznačkováním nového pachu (Epple 1973).

6.2. Rozpoznávání u lidoopů

Schopnost identifikace a diskriminace jednotlivců byla zkoumána uvnitř skupin různých druhů starosvětských opic a lidoopů. Pozorováno bylo několik způsobů, jak se mezi sebou členové skupiny rozpoznávají. U šimpanzů bylo k rozlišování jedinců zaznamenáno použití zrakových či sluchových podnětů (Parr & Winslow 2000) i výrazných volání (Mitani et al. 1996). Kvůli zřejmé nadřazenosti zraku a sluchu byla často role čichu u lidoopů zpochybňována (Dominy et al. 2004). U lidoopů se často používá termínu „mikrosmatický“, tedy mající špatně vyvinutý čich. Naproti tomu pro většinu obratlovců (např. šelmy), u nichž má čich velký význam v chování, je užíváno termínu „makrosmatický“ (Smith & Bhatnagar 2004). I přes zavedené označení

skupin existují studie, které potvrzují schopnost primátů rozpoznat ostatní jedince na základě jejich zřetelného tělesného pachu.

6.2.1. Gorily

Při zkoumání genů kódujících čichové receptory u lidoopů se ukázalo, že přibližně 60 % lidských genů je považováno za pseudogeny (Gilad et al. 2004). Pseudogeny vznikají zpravidla určitou mutací a obvykle už nemají žádnou funkci. U šimpanzů, goril, orangutanů a makaků byl poměr pseudogenů odhadnut přibližně na 30 % (Gilad et al. 2003). Z toho lze vyvodit, že primáti Starého světa mají přibližně dvakrát tolik funkčních genů kódujících čichové receptory než lidé. To znamená, že čich u starosvětských primátů by měl být alespoň srovnatelný s čichem u lidí, ne-li lepší (Gilad et al. 2004). Toto byla jedna z věcí, která vedla Heppera a jeho kolegy (2010) ke zkoumání čichu na gorilách. Ve své práci Hepper studoval produkci tělesného pachu u goril. Již dříve byla prokázána přítomnost pachových a potních žláz u lidoopů (Montagna 1972). Otázkou bylo, zda gorily nížinné produkují individuální tělesný pach a zda jsou ho ostatní jedinci schopni čichově rozpoznat. K experimentu byli přizváni lidé do role „očichávačů“. Přestože je u lidí stejně jako u ostatních primátů funkce čichu považována za nevýraznou, některé práce ukazují, že lidé dokážou rozlišit i velmi malé rozdíly mezi pachy různých druhů savců (například u psů: Hepper & Wells 2000). K získání pachů goril se opět používaly flanelové ručníky. Ty se poté dávaly čichat předem vybrané skupině lidí. Prokázala se schopnost účastníků rozlišit tělesné pachy jednotlivých goril. Z výsledků navíc plyne, že pachy jsou specifické pro pohlaví a věkové kategorie. Nejjednodušeji byl identifikován stříbrohřbetý samec, hůře se účastníkům rozpoznávali mladé gorily (Hepper & Wells 2010). I přes jasné výsledky této studie, v literatuře nenajdeme mnoho pozorování goril i dalších lidoopů ve volné přírodě, při kterých by bylo popsáno využití čichu. Možná ale i proto, že tomu nebyla věnována přílišná pozornost.

6.2.2. Giboni

Jak již bylo zmíněno v kapitole o pachovém značení, siamangové mají na hrudi žlázy, které produkují sekrece silného a druhově specifického pachu. Hrudní žlázy gibbonů vykazují, jak makroskopické, tak i mikroskopické

podobnosti s podpažními žlázami u goril a lidí (Geissmann & Hultegger 1994). Protože lidské podpažní žlázy a steroidní hormony z nich vylučované hrají roli v čichové komunikaci (Stoddart 1990), dalo by se předpokládat, že tomu tak bude i v případě gibbonů, kteří jsou navíc lidem relativně blízce příbuzní. Práce založená na analýzách chemického složení sekretu, získaného z hrudní oblasti gibbonů, potvrdila přítomnost steroidních hormonů. Toto zkoumání podpořilo názor, že sternální žlázy siamangů a lidské podpažní žlázy mohou vykazovat podobné funkce, včetně role čichové komunikace a s tím i mimo jiné možnost rozpoznávat jedince na základě pachu (Geissmann & Manella 2008).

7. ČICHOVÁ KOMINUKACE V KONTEXTU PÁŘENÍ A REPRODUKCE

U většiny druhů savců se pářicí aktivita omezuje na období říje, kdy samice umožní samci páření. Sexuální chování a rozmnožování jsou tak časově pevně propojeny. Stejně je tomu i u poloopic, kde se řada druhů navíc rozmnožuje sezónně (Dixson 2012). Naproti tomu u ostatních primátů nabývá sexuální chování i nereprodukčního charakteru. Sexuální interakce tak probíhají i v době, kdy je nepravděpodobné, ne-li nemožné, že dojde k početí (např. během těhotenství nebo v období laktace). Samice většiny primátů jsou tedy receptivní po celou dobu cyklu. Během cyklu ovšem u samic dochází ke změnám sexuálního chování, které se označuje jako proceptivita. Proceptivní sexuální chování je takové, kdy samice aktivně vyhledává samce, využívá různá gesta, držení těla, mimiku či vokalizaci, aby samce vyzvala ke kopulaci. Navíc během cyklu dochází ke změnám atraktivity samice. U samic může docházet ke změnám tělesného pachu nebo vzhledu genitálií. Tyto změny pak vedou ke zvýšenému zájmu ze strany samců. Samci primátů mají tedy jen omezené možnosti, jak zjistit nejvhodnější čas k rozmnožování a proto by pro ně mělo být výhodné využívat některá vodítka, která jim samice v tomto ohledu poskytují. Informace obsažené v pachu by mohla být jedním z nich (Dixson 2012).

7.1. Nápadné sexuální otoky

U některých samic starosvětských primátů a lidoopů se vyvinuly vizuální a behaviorální podněty, jako vodítka ke zjištění fertility (Deschner et al. 2004). U většiny z nich se vyskytuje speciální oblast kůže (tzv. sexuální pokožka), která je obvykle omezena na anogenitální oblast a zadek. Často má vlivem specifického cévního zásobování růžovou nebo červenou barvu, například u makaků rhesus (*Macaca mulatta*). V některých případech se může také objevovat i na obličeji, jako je tomu např. u mandrilů (*Mandrillus sphinx*) nebo na hrudi v případě dželad (*Theropithecus gelada*) (Dixson 1983). U některých druhů kočkodanů (r. *Cercopithecus*) může mít kůže v důsledku kožních ložisek melaninu modrý nebo nazelenalý odstín (Dixson & Herbert 1974). U samic cyklické změny ve vzhledu kůže obvykle odráží kolísání sekrece hormonů z vaječníků během samičího cyklu (Dixson 1983).

Během folikulární fáze ovulačního cyklu se začnou objevovat nápadné sexuální otoky v místech okolo perinea (hráze), což je silná svalnatá oblast na spodině pánve mezi řitním otvorem a zevními pohlavními orgány. Jedná se o jednu z nejvíce zřejmých morfologických vodítek pro blížící se ovulaci u samic. Samičí atraktivita se během toho období zvyšuje. Otoky většinou přetrvávají, déle než je samotná fertilní fáze, nicméně maxima dosahují kolem předpokládané doby ovulace (Reichert et al. 2002). V době, kdy jsou zduřeniny největší se váha samice makaků vepřích (*Macaca nemestrina*) zvýší asi o 17 % (Dixon 1983). U paviánů čakmy (*Papio ursinus*) se váha neustále zvyšuje až do dne, kdy začne zduření ustupovat (Bielert & Busse 1983). Někdy dochází v oblasti vnějších genitálií pouze ke změnám zbarvení (Doty 1986).

Sexuální otoky byly v různých podobách pozorovány u celé řady primátů. Nicméně výskyt přehnaně nápadných a velkých otoků byl zaznamenán pouze u starosvětských opic a lidoopů (Nunn 1999). Podle fylogenetické rekonstrukce se nápadně zvětšené otoky vyvinuly několikrát nezávisle a to u kočkodanovitých, gueréz a lidoopů. Z kočkodanovitých došlo pravděpodobně ke ztrátám otoků u některých makaků a kočkodanů (Nunn 1999). Srovnávací analýzy odhalily, že taxony u nichž se vyskytují zduřeniny, žijí převážně v mnohosamco-samicových skupinách. Jedná se například o paviány, šimpanze a bonoby (Zinner et al. 2004).

7.2. Genitální inspekce

Chování, kdy samci přistupují k samicím a věnují zvýšenou pozornost jejich anogenitální oblasti, bylo pozorováno u řady druhů nezávisle na tom, zda má samice zduřeniny nebo ne. Jednou z forem genitální inspekce je u primátů právě čichání samců k anogenitální oblasti samic. Toto bylo pozorováno z poloopic např. u lemurů (Kappeler 1998) nebo u komb velikých (Eaton et al. 1973), z novosvětských opic pak např. u kosmanů zakrslých (Converse et al. 1995). Přestože by se dalo předpokládat, že bude genitální inspekce častější a významnější právě u těch, kteří se nemohou na otoky spolehnout, bylo stejné chování samců pozorováno i vůči samicím u druhů, pro které jsou typické výrazné anogenitální zduřeniny. Někdy samci vedle čichání zkoumají samice i manuálně (Zinner et al. 2004). Tomuto chování se věnuje jen málo

studií, a proto není moc dobře zdokumentováno napříč širokým spektrem druhů.

7.2.1. Makakové

Genitální inspekce je zřejmě nejvíce prostudovaná u makaků rhesus (*Macaca mulatta*). Přestože existuje několik studií, není zcela jednoznačné, zda jsou pachy z genitálií samic sexuálními atraktanty pro samce a zda samcům podávají informace o jejich reprodukčním stavu. Například v jedné ze starších prací (Michael & Keverne 1968) autoři ukázali, že atraktivita samic a sexuální vzrušení samců závisí, ve velkém rozsahu, na chemických podnětech. Autoři pracovali se třemi dospělými samci a třemi samicemi, kterým předem odstranili vaječníky. Během experimentu střídavě samicím vkládali do pochvy vaginální sekreci plodných samic. Poté je náhodně spárovali s jednotlivými samci. U samců pozorovali zvýšenou kopulační aktivitu vůči samicím, jimž byl do pochvy aplikován vaginální sekret plodných samic. Dále autoři zaznamenali pokles v kopulační aktivitě u samců, kteří byli dočasně anosmičtí, tzn. došlo u nich ke ztrátě čichu. Samcům do nosních dírek aplikovali zátky, které byly později opět odstraněny. Samci tedy nemohli během experimentu vnímat pach a následně ho rozpoznat. Z těchto poznatků lze usoudit, že samčí sexuální aktivita částečně závisí na schopnosti detekovat pachy produkované samicemi (Michael & Keverne 1968). Poznatky získané z této práce se snažili autoři potvrdit v následující studii (Goldfoot et al. 1976). Oproti předešlé práci, tato zahrnovala větší vzorek pokusovaných zvířat (19 samců a 27 samic). Ve třech experimentech autoři potírali genitálie pokusovaných samic, buď vaginálním výplachem z jiných kastrovaných samic, plodných samic anebo jenom vodou. Ve srovnání s vodou v žádném ze tří pokusů nevyvolala aplikace vaginálních výplachů významné zvýšení sexuální interakce mezi samcem a samicí. K nesrovnalostem v těchto studiích zřejmě došlo proto, že oba výzkumy nebyly provedeny za stejných podmínek. Goldfoot (1976) také poukázal na malý počet subjektů v původní práci a na možnost, že v případě, kdy samci přicházeli opakovaně do kontaktu pouze se třemi samicemi, mohlo dojít ke ztrátě samčího zájmu. Výsledky navazující studie podporují tvrzení, že makakové rhesus zřejmě patří mezi výjimky, u nichž není reprodukční stav samice signalizován změnou tělesného pachu.

V následující práci (Cerda-Molina et al. 2006) autoři studovali, jak chemické podněty ovlivňují sexuální chování u makaků medvědíh (*Macaca arctoides*). Tento druh si vybrali právě proto, že u nich chybí spolehlivý vizuální indikátor ovulace - sexuální otoky. Autoři pozorovali dva typy chování. V jednom z nich, samci čichali k samičím genitáliím a zaváděli prst do jejich pochvy. Následně k němu buď přičichli, nebo ho lízali. Stejně jako u ostatních druhů makaků, tak i v tomto případě obsahují vaginální sekrece sloučeniny, které zvyšují atraktivitu a schopnost vzrušit samce. Zvýšená frekvence samčího sexuálního chování korelovala se samičím cyklem. K významnému zvýšení průzkumného chování samce a snahy donutit samici k páření, docházelo v průběhu fáze, kdy je největší pravděpodobnost početí tj. od folikulární do počátku luteální fáze. Během menstruace a pozdní luteální fáze samci nevykazovali žádné větší vzrušení (Cerda-Molina et al. 2006).

7.2.2. Paviáni

Dalším studovaným druhem z hlediska sexuálního chování jsou paviáni čakma (*Papio ursinus*) (Bielert et al. 1989). V experimentu byli samci postupně seznamováni s kastrovanými samicemi, kterým byl podáván estradiol (pohlavní hormon). Autoři poté pozorovali sexuální chování samců. Následně znovu samce připouštěli k samicím, které oproti předešlému pozorování na sobě nosili model výrazných zduřenin anogenitální oblasti vyrobeného z termoplastu. Na model bylo postupně aplikováno osm různých barev. Červený model vyvolal u samců obdobné reakce spojené se sexuálním vzrušením, které byly pozorovány při setkání se samicemi, jimž byl podáván estradiolem (Bielert et al. 1989). V jiné práci byl proveden experiment, během něhož autor umožnil každému pokusovanému samci vstup do klece se samicí. Do pokusu bylo zahrnuto osm samic v různých fázích menstruačního cyklu. Navzdory tomu, že se předpokládá, že hlavní vodítkem jsou pro samce sexuální otoky samic, samci typicky vykazovali čichové zkoumání pokaždé při prvním setkání se samicí. Navíc bylo z dat čichové inspekce patrné, že byly samice zkoumány bez ohledu na to, v jaké fázi cyklu se nacházely (Bielert 1986). Odlišné výsledky byly publikovány na paviánech čakma (Clarke et al. 2009) a paviánech anubi (Rigaill et al. 2013). Autoři obou studií se přiklání k názoru, že samice paviánů využívají více způsobů, jak

signalizovat svou ovulaci. Nejen, že vykazují velmi výrazné pohlavní otoky, ale často také využívají kopulačního volání. V práci (Clarke et al. 2009) se autoři snažili zjistit, zda čichové podněty a samčí čichová inspekce patří mezi další ze způsobů, jak samci zjišťují ovulaci samic. Výsledky ukázaly, že nejvíce docházelo k čichovému prošetřování v době, kdy i sexuální otoky dosahují maximálního zduření. Navíc míra čichové kontroly vzájemně souvisela se změnami samičí plodnosti. Samci v podstatně větší míře čichali k samicím, u nichž dochází k opakování cyklů, než k těm, u kterých došlo k zastavení ovulace, jsou těhotné nebo kojí. Existuje jenom málo prací, kde se současně posuzuje vizuální, sluchové a čichové podněty jako vodítka ke zjištění reprodukčního stavu samice. Jednou z takových prací je studie paviánů anubi (Rigaill et al. 2013), kde autoři poukázali na to, že jsou samci schopní spolehlivě rozlišit fáze samičího reprodukčního cyklu. Autoři se domnívají, že pomocí vizuálních, behaviorálních a sluchových vodítek samci poznají, kdy je samice receptivní a čichovou kontrolu využívají k tomu, aby přesněji načasovali páření na nejvhodnější chvíli a zvýšili své šance zplodit potomky. Z těchto studií je zřejmé, že máji čich a genitální inspekce během páření a reprodukce určitý smysl. Abychom mohli vyvodit jasnější závěry o významu čichové komunikace, je zapotřebí více studií, které se tímto budou zabývat.

7.2.3. Šimpanzi

Makakové a paviáni nejsou ale jediní, u kterých byla pozorována genitální inspekce. Elina (2011) pozorovala šimpanze (*Pan troglodytes*) v zajetí a zaznamenávala okamžiky, kdy jedinci vykazovali chování související s čicháním. Výsledky ukázaly, že šimpanzi využívají čich ve značné míře a to hlavně při prošetřování nových předmětů a ke kontrole potravy, avšak autorka také pozorovala u samců časté čichání k anogenitální oblasti samic. Vzhledem k tomu, že jsou šimpanzi promiskuitní zvířata, autorka vysvětluje samcovu čichovou kontrolu jako šanci rozpoznat, kdy přesně je samice ve fertlní fázi cyklu. Genitální inspekce byla sledovaná i u bonobů (*Pan paniscus*) (Reichert et al. 2002), kde bylo cílem autorů zjistit, zda jsou sexuální otoky u bonobů spolehlivým indikátorem ovulace. Z výsledků bylo jasné, že tomu tak není. Doba, kdy sexuální otoky dosahovaly maxima, byla variabilní. Navíc u jedné

třetiny samic ovulace nastala, i když stávající otoky už začaly splaskávat. Autoři předpokládali, že by bonobové kromě otoků mohli detekovat ovulaci pomocí čichových podnětů, např. již zmiňovanou genitální inspekci nebo čicháním moči. Nicméně přestože bylo u samců pozorována čichová kontrola samičích genitálií častěji během období výrazných zduření, výsledky byly statisticky neprůkazné. Ačkoliv nebyla čichová komunikace jako taková zatím u bonobů studována, zdá se, že samci nevyužívají jiných než morfologických podnětů k posouzení ovulace.

7.3. MHC – hlavní histokompatibilní komplex

Hlavní histokompatibilní komplex (MHC) je mimořádně rozmanitá skupina genů, které kódují glykoproteiny nacházející se na povrchu buněk. Ty hrají důležitou roli v získání imunitní obrany tím, že prezentují na povrchu buněk antigeny cizorodého původu (Klein 1986). Produkty MHC genů lze nalézt v různých tělesných sekrecích. Z toho lze přepokládat, že jsou MHC genotypy spojené s unikátním pachovým podpisem pro každého jedince. Příbuzní nebo geneticky podobní jedinci mají i podobné MHC genotypy. Pomocí MHC genů mohou jedinci posoudit vhodnost potencionálního či sociálního partnera a vyhnout se tak páření s příbuznými. Pro jedince je z hlediska imunitního systému výhodné preferovat jedince, kteří mají odlišné MHC geny. To zvyšuje možnost tvorby nových kombinací protilátek. Preference pro jedince s odlišnými MHC by mohla mít důsledky pro jejich potomstvo, které by tak účinněji odolávalo většímu spektru parazitů a infekcí. Je jasné, že MHC geny tak hrají významnou roli v rámci reprodukčního a sociálního chování (Penn & Potts 1998).

7.3.1. Vliv MHC při výběru partnera

Poprvé byl výběr partnera na základě MHC zdokumentován u myši, kde si samice k páření vybírali samce, kteří nesli odlišné MHC geny (Yamazaki et al. 1976). Výběr partnera s odlišnými MHC geny může poskytnout několik výhod: zabrání příbuzenskému křížení a zvýší genovou rozmanitost, navíc produkuje z hlediska imunity potomstvo odlišné od rodičů (Penn & Potts 1999). Důkazy o vlivu MHC na výběr partnera mají svůj počátek právě ve studiích na laboratorních myších (Yamazaki et al. 1976), nicméně dnes je nalezneme u širokého spektra druhů ryb, ptáků a savců (shrnuto v Pierny

& Oliver 2006). Souvislost mezi MHC a výběrem partnera byla zdokumentována také u lidí. Některé studie naznačují, že rozdíly v MHC genech mohou hrát roli při výběru partnera u lidí (Ober et al. 1997), ale existují i práce, kde autoři vliv MHC na partnerský výběr nenašli (Ihara et al. 2000). Podobně nejednoznačné výsledky najdeme i u primátů. Například – u divokých pavíánů čákma bylo studováno, zda samice preferují samce s odlišnými MHC geny. Autoři této studie nenašli žádné důkazy, které by podporovaly volbu partnera podle MHC genů (Huchard et al. 2010). Obdobná studie byla prováděna dále u makaků rhesus, kde opět nebyl prokázán vliv MHC genů na výběr partnera (Sauermaun et al. 2001), kdežto oproti tomu u poloopice makiho trpasličího, *Microcebus murinus* tomu tak bylo a autoři zdokumentovali důležitost MHC při výběru partnera (Schwensow et al. 2008). Poměrně nedávno Setchell a spol. (2010) studovali reprodukci u mandrilů žijících v polopřírodních podmínkách, v souvislosti s genetickou příbuzností a genetickými vlastnostmi samců. V genetických analýzách je zajímavá vliv mikrosatelitů a právě MHC genů. Autoři se snažili vyřešit konkrétní otázky: Vybírají si mandrilové geneticky odlišné partnery, aby zabránili příbuzenskému křížení? Vybírají si úmyslně partnera s odlišným genotypem? Mají samci s větší genetickou rozmanitostí větší reprodukční úspěch? V závěru své práce autoři ukázali, že samice mandrilů využívají kombinaci strategií pro výběr partnera. Ne vždy je daný samec geneticky kompatibilní pro každou samici. Tato studie jako první demonstruje vliv odlišností v MHC genech pro výběr partnera u druhu, který se vyznačuje vysokými rozdíly v míře úspěšnosti reprodukce mezi samci (Setchell et al. 2010). U mandrilů byla také podrobněji studovaná souvislost mezi tělesným zápachem a MHC genotypem (Setchell et al. 2011). Předchozí studie ukázaly, že mandrilové preferují rozmnožování s jedinci, kteří mají odlišné MHC geny (Setchell et al. 2010) a jsou schopní rozpoznat příbuzné (Charpentier et al. 2007). Výsledky této studie naznačují, že zápach spolehlivě signalizuje různorodost MHC genů u mandrilů. Zápach tedy poskytuje informace, díky kterým může jedinec porovnat podobnosti s vlastním genotypem a posoudit tak vhodnost potenciálního partnera (Setchell et al. 2011). Toto zjištění přispívá k dalším důkazům, které naznačují, že jsou pachové podněty v komunikaci u primátů a lidí důležitější než se předpokládalo.

8. ZÁVĚR

Přestože bylo prozatím publikováno jen málo informací týkajících se čichu a chemické komunikace u starosvětských primátů, můžeme bez obav říci, že je čichový systém některých druhů poměrně dobře schopen odhalovat a rozlišovat chemické podněty. Vzdávající počet studií naznačuje, že čichové schopnosti zvláště u lidopů nejsou zcela bezvýznamné. Přibývá důkazů, že čichové podněty hrají u starosvětských opic důležitou roli v sociálním i sexuální životě. Dá se říci, že označení primátů za „mikrosmatická“ zvířata bylo předčasné a již není úplně vhodné. Přesto by bylo zapotřebí dalších histologických i behaviorálních studií. Velká pozornost je věnována především funkčnosti vomeronazálnímu orgánu, který je považován za hlavní detektor feromonů a u starosvětských opic je značně redukován. V tomto případě by bylo dobré se zaměřit i na funkci hlavního čichového orgánu. Je možné, že se tyto dva orgány mohou vzájemně ovlivňovat při zpracování sexuálních feromonů.

Většina studií byla provedena na primátech v zajetí. Chování i čichový profil těchto zvířat může být ovlivněn širokou škálou faktorů. Jmenovat lze například podmínky a prostory, ve kterých je zvíře chováno, emoční stav či stres. Je důležité se pokusit tyto faktory minimalizovat, aby byly závěry prací důvěryhodnější. Tyto studie mohou i tak přinést cenné a podrobné informace o úloze čichové komunikace u této skupiny. Studie z volné přírody mají svá omezení, co se týká možností experimentální manipulace, nicméně i dnes přináší nová a překvapivá zjištění o významné roli čichu v každodenním životě primátů.

Závěrem lze říci, že by se čich u starosvětských primátů a lidopů neměl podceňovat. V současné době je tak zapotřebí studií, jak deskriptivního charakteru, které by pomohly zjistit rozsah a význam přirozené čichové komunikace, tak i více experimentálních studií, které by objasnily detailněji čichovou citlivost a schopnost diskriminace jednotlivých pachů.

9. SEZNAM LITERATURY

Bailey, K. 1978. Flehmen in the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). *Behaviour*, 309–319.

Bhatnagar, K. P. & Meisami, E. 1998. Vomeronasal Organ in Bats and Primates : Extremes of Structural Variability and Its Phylogenetic Implications. *475*, 465–475.

Bhatnagar, K. P. & Smith, T. D. 2003. The human vomeronasal organ. V. An interpretation of its discovery by Ruysch, Jacobson, or Kölliker, with an English translation of Kölliker (1877). *The Anatomical Record*, **270B**, 4–15.

Bielert, C. 1986. Sexual interactions between captive adult male and female chacma baboons (*Papio ursinus*) as related to the female's menstrual cycle. *Journal of Zoology*, 521–536.

Bielert, C. & Busse, C. 1983. Influences of ovarian hormones on the food intake and feeding of captive and wild female chacma baboons (*Papio ursinus*). *Physiology & Behavior*, **30**, 103–111.

Bielert, C., Girolami, L. & Jowell, S. 1989. An experimental examination of the colour component in visually mediated sexual arousal of the male chacma baboon (*Papio ursinus*). *Journal of Zoology*, **219**, 569–579.

Boehm, N. & Gasser, B. 1993. Sensory receptor-like cells in the human foetal vomeronasal organ. *NeuroReport*, **4**, 867–870.

Brown, R. E. 1979. Mammalian social odors: a critical review. *Advances in the Study of Behavior*, **10**, 103–162.

Cerda-Molina, A. L., Hernández-López, L., Rojas-Maya, S., Murcia-Mejía, C. & Mondragón-Ceballos, R. 2006. Male-Induced Sociosexual Behavior by Vaginal Secretions in *Macaca arctoides*. *International Journal of Primatology*, **27**, 791–807.

Clarke, P. M. R., Barrett, L. & Henzi, S. P. 2009. What role do olfactory cues play in chacma baboon mating? *American journal of primatology*, **71**, 493–502.

Converse, L., Carlson, A., Ziegler, T. & Snowdon, C. 1995. Communication of ovulatory state to mates by female pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*. *Animal Behaviour*, 615–621.

Deschner, T., Heistermann, M., Hodges, K. & Boesch, C. 2004. Female sexual swelling size, timing of ovulation, and male behavior in wild West African chimpanzees. *Hormones and behavior*, **46**, 204–15.

- Dixson, A. F.** 1983. Observations on the evolution and behavioral significance of “sexual skin” in female primates. *Advances in the Study of Behavior*, **13**, 63–106.
- Dixson, A. E.** 1993. Male Dominance and Genetically Determined Reproductive Success in the Mandrill (*Mandrillus sphinx*). **34**, 525–532.
- Dixson, A. F.** 2012. *Primate sexuality: comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and humans*. 2nd edn. New York, NY: Oxford University Press.
- Dixson, A. & Herbert, J.** 1974. The effects of testosterone on the sexual skin and genitalia of the male talapoin monkey. *Journal of reproduction and fertility*, 217–219.
- Dominy, N. J., Ross, C. F. & Smith, T. D.** 2004. Evolution of the special senses in primates: past, present, and future. *The anatomical record. Part A, Discoveries in molecular, cellular, and evolutionary biology*, **281**, 1078–82.
- Doty, R.** 1986. Odor-guided behavior in mammals. *Experientia*, **42**, 257–271.
- Døving, K. & Trotier, D.** 1998. Structure and function of the vomeronasal organ. *Journal of Experimental Biology*, **2925**, 2913–2925.
- Drea, C. M. & Scordato, E. S.** 2008. Olfactory Communication in the Ringtailed Lemur (*Lemur catta*): Form and Function of Multimodal Signals. In: *Chemical signals in vertebrates 11*, pp. 91–102. New York, NY: Springer New York.
- Dylevsky, I.** 2000. *Somatologie: [učebnice pro zdravotnické školy a bakalářské studium]*. 2nd edn. Epava.
- Eaton, G., Slob, A. & Resko, J.** 1973. Cycles of mating behaviour, oestrogen and progesterone in the thick-tailed bushbaby (*Galago crassicaudatus crassicaudatus*) under laboratory conditions. *Animal behaviour*, **21**, 309–315.
- Eisenberg, J. & Kleiman, D.** 1972. Olfactory communication in mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **3**, 1–32.
- Elina, L.** 2011. Olfactory-Related Behaviors in Captive Chimpanzees (*Pan troglodytes*).
- Ennis, M., Hamilton, K. & Hayar, A.** 2007. Neurochemistry of the main olfactory system. *Handbook of neurochemistry and ...*,
- Epple, G.** 1972. Social communication by olfactory signals in marmosets. *International Zoo Yearbook*, **12**, 36–42.

- Epple, G.** 1973. The role of pheromones in the social communication of marmoset monkeys (Callithricidae). *Journal of reproduction and fertility. Supplement*, **19**, 447–454.
- Feistner, A. T. C.** 1991. Scent marking in mandrills, *Mandrillus sphinx*. *Folia Primatologica*, **57**, 42–47.
- Firestein, S.** 2001. How the olfactory system makes sense of scents. *Nature*, **413**, 211–8.
- Freeman, N., Pasternak, G. & Rubi, T.** 2012. Evidence for scent marking in vervet monkeys? *Primates*, **53**, 311–5.
- Geissmann, T.** 1987. A Sternal Gland in the Siamang Gibbon (*Hylobates syndactylus*). **8**, 1–15.
- Geissmann, T. & Hultegger, A.** 1994. Olfactory communication in gibbons. *Current primatology*, **2**, 199–206.
- Geissmann, T. & Manella, B.** 2008. Steroid secretion in siamang (*Symphalangus syndactylus*) skin glands. *Gibbon Journal*, 56–63.
- Gilad, Y., Man, O., Pääbo, S. & Lancet, D.** 2003. Human specific loss of olfactory receptor genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**, 3324–7.
- Gilad, Y., Wiebe, V., Przeworski, M., Lancet, D. & Pääbo, S.** 2004. Loss of olfactory receptor genes coincides with the acquisition of full trichromatic vision in primates. *PLoS biology*, **2**, 120–125.
- Goldfoot, D. ., Kravetz, M. ., Goy, R. . & Freeman, S. .** 1976. Lack of effect of vaginal lavages and aliphatic acids on ejaculatory responses in rhesus monkeys: Behavioral and chemical analyses. *Hormones and Behavior*, **7**, 1–27.
- Gower, D. B. & Ruparelia, B. A.** 1993. Olfaction in humans with special reference to odorous 16-androstenes: their occurrence, perception and possible social, psychological and sexual impact. *J. Endocrinol*, **137**, 167–187.
- Hajniš, K.** 1992. *Anatomie člověka pro biology*. 2nd edn. H&H.
- Hart, B. L.** 1983. Flehmen behavior and vomeronasal organ function. In: *Chemical signals in vertebrates 3*, pp. 87–103. Springer US.
- Hepper, P. G.** 2008. Olfaction in the Gorilla. In: *Chemical signals in vertebrates 11*, (Ed. by J. L. Hurst, R. J. Beynon, S. C. Roberts, & T. D. Wyatt), pp. 103–110. New York, NY: Springer New York.

- Hepper, P. G. & Wells, D. L.** 2000. The discrimination of dog odours by humans. *Perception*, **29**, 111 – 115.
- Hepper, P. G. & Wells, D. L.** 2010. Individually identifiable body odors are produced by the gorilla and discriminated by humans. *Chemical senses*, **35**, 263–8.
- Hepper, P. G. & Wells, D. L.** 2012. Olfactory discrimination in the western lowland gorilla, *Gorilla gorilla gorilla*. 121–126.
- Heymann, E.** 2006. Scent marking strategies of New World primates. *American Journal of Primatology*, **66**, 650–661.
- Hill, W. C. O.** 1944. An Undescribed Feature in the Drill (*Mandrillus leucophaeus*). *Nature*, **153**, 199.
- Huchard, E., Knapp, L. a, Wang, J., Raymond, M. & Cowlshaw, G.** 2010. MHC, mate choice and heterozygote advantage in a wild social primate. *Molecular ecology*, **19**, 2545–61.
- Hunter, A., Fleming, D. & Dixon, A.** 1984. The structure of the vomeronasal organ and nasopalatine ducts in *Aotus trivirgatus* and some other primate species. *Journal of anatomy*, 217–225.
- Charpentier, M.** 2005. Constraints on control: factors influencing reproductive success in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Behavioral Ecology*, **16**, 614–623.
- Charpentier, M., Peignot, P., Hossaertmckey, M. & Wickings, E.** 2007. Kin discrimination in juvenile mandrills, *Mandrillus sphinx*. *Animal Behaviour*, **73**, 37–45.
- Charpentier, M., Crawford, J., Boulet, M. & Drea, C.** 2010. Message “scent”: lemurs detect the genetic relatedness and quality of conspecifics via olfactory cues. *Animal Behaviour*, **80**, 101–108.
- Charpentier, M. J. E., Mboumba, S., Ditsoga, C. & Drea, C. M.** 2013. Nasopalatine ducts and flehmen behavior in the mandrill: reevaluating olfactory communication in Old World primates. *American journal of primatology*, **75**, 703–14.
- Ihara, Y., Aoki, K. & Tokunaga, K.** 2000. HLA and human mate choice: tests on Japanese couples. *Anthropological Science*, **108**, 199–214.
- Kappeler, P. M.** 1998. To whom it may concern: the transmission and function of chemical signals in *Lemur catta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **42**, 411–421.
- Keeverne, E. B.** 1999. The vomeronasal organ. *Science (New York, N.Y.)*, **286**, 716–20.

Klein, J. 1986. *Natural history of the histocompatibility complex*. New York, NY: Wiley.

Krizek, G. O. 1998. The Human Vomeronasal (Jacobson's) Organ and its Psychiatric Aspects. *Ceska a Slovenska psychiatrie*, **94**, 394–403.

Laska, M. 2001. A two-choice discrimination method to assess olfactory performance in pigtailed macaques, *Macaca nemestrina*. **72**, 511–519.

Laska, M., Wieser, A. & Salazar, L. 2005. Olfactory responsiveness to two odorous steroids in three species of nonhuman primates. *Chemical senses*, **30**, 505–11.

Leyden, J. J., McGinley, K. J., Hölzle, E., Labows, J. N. & Kligman, A. M. 1981. The microbiology of the human axilla and its relationship to axillary odor. *Journal of Investigative Dermatology*, **77**, 413–416.

Lidské tělo: Srozumitelný a zevrubný průvodce po strukturách a funkcích lidského organismu. 1996. 1st edn. Praha: CESTY, nakladatelství a vydavatelství.

Merkunova, A. & Orel, M. 2008. *Anatomie a fyziologie člověka: pro humanitní obory*. 1st edn. Praha: Grada Publishing.

Mertl, A. S. 1975. Discrimination of individuals by scent in a primate. *Behavioral biology*, **14**, 505–509.

Michael, R. P. & Keverne, E. B. 1968. Pheromones in the communication of sexual status in primates. *Nature*, **218**, 746–749.

Mitani, J. C., Gros-Louis, J. & Macedonia, J. M. 1996. Selection for acoustic individuality within the vocal repertoire of wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, **17**, 569–583.

Mombaerts, P. 1999. Odorant receptor genes in humans. *Current opinion in genetics & development*,

Montagna, W. 1972. The skin of nonhuman primates. *American Zoologist*, 3–22.

Negus, V. 1956. The organ of Jacobson. *Journal of anatomy*,

Nicolaidis, N. 1965. Skin lipids. II. Lipid class composition of samples from various species and anatomical sites. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, **42**, 691–702.

Nicolaidis, N. & Apon, J. M. B. 1977. The saturated methyl branched fatty acids of adult human skin surface lipid. *Biological Mass Spectrometry*, **4**, 337–347.

- Nunn, C. L.** 1999. The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signal hypothesis. 229–246.
- Ober, C., Weitkamp, L. R., Cox, N., Dytch, H., Kostyu, D. & Elias, S.** 1997. HLA and mate choice in humans. *American journal of human genetics*, **61**, 497–504.
- Parr, L. & Winslow, J.** 2000. Recognizing facial cues: Individual discrimination by chimpanzees (*Pan troglodytes*) and rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative ...*, **114**, 47–60.
- Penn, D. & Potts, W.** 1998. How do major histocompatibility complex genes influence odor and mating preferences. *Adv. Immunol*, **69**, 411–436.
- Penn, D. J. & Potts, W. K.** 1999. The Evolution of Mating Preferences and Major Histocompatibility Complex Genes. *The American Naturalist*, **153**, 145–164.
- Piertney, S. B. & Oliver, M. K.** 2006. The evolutionary ecology of the major histocompatibility complex. *Heredity*, 7–21.
- Pocock, R. I.** 1925. 57. The External Characters of the Catarrhine Monkeys and Apes. In: *Proceedings of the zoological society of London*, pp. 1479–1579. Blackwell Publishing Ltd.
- Reichert, K. E., Heistermann, M., Hodges, J. K., Boesch, C. & Hohmann, G.** 2002. What Females Tell Males About Their Reproductive Status : Are Morphological and Behavioural Cues Reliable Signals of Ovulation in Bonobos (*Pan paniscus*)? **600**, 583–600.
- Restrepo, D., Arellano, J. & Oliva, A.** 2004. Emerging views on the distinct but related roles of the main and accessory olfactory systems in responsiveness to chemosensory signals in mice. *Hormones and ...*, **46**, 247–56.
- Rigall, L., Higham, J. P., Lee, P. C., Blin, A. & Garcia, C.** 2013. Multimodal sexual signaling and mating behavior in olive baboons (*Papio anubis*). *American journal of primatology*, **75**, 774–87.
- Rouquier, S. & Giorgi, D.** 2007. Olfactory receptor gene repertoires in mammals. *Mutation research*, **616**, 95–102.
- Sauermann, U., Nürnberg, P., Bercovitch, F., Berard, J., Trefilov, A., Widdig, A., Kessler, M., Schmidtke, J. & Krawczak, M.** 2001. Increased reproductive success of MHC class II heterozygous males among free-ranging rhesus macaques. *Human Genetics*, **108**, 249–254.
- Sauther, M.** 1999. The socioecology of the ringtailed lemur: Thirty-five years of research. ... : *Issues, News, and ...*, 120–132.

- Scordato, E. & Drea, C.** 2007. Scents and sensibility: information content of olfactory signals in the ringtailed lemur, *Lemur catta*. *Animal Behaviour*, **73**, 301–314.
- Scordato, E., Dubay, G. & Drea, C.** 2007. Chemical composition of scent marks in the ringtailed lemur (*Lemur catta*): glandular differences, seasonal variation, and individual signatures. *Chemical senses*, **32**, 493–504.
- Setchell, J. M., Charpentier, M. J. E., Abbott, K. M., Wickings, E. J. & Knapp, L. a.** 2010. Opposites attract: MHC-associated mate choice in a polygynous primate. *Journal of evolutionary biology*, **23**, 136–48.
- Setchell, J. M., Vaglio, S., Abbott, K. M., Moggi-Cecchi, J., Boscaro, F., Pieraccini, G. & Knapp, L. a.** 2011. Odour signals major histocompatibility complex genotype in an Old World monkey. ... *of the Royal ...*, **278**, 274–80.
- Schultz, A.** 1921. The occurrence of a sternal gland in orang-utan. *Journal of Mammalogy*, **2**, 194–196.
- Schwensow, N., Eberle, M. & Sommer, S.** 2008. Compatibility counts: MHC-associated mate choice in a wild promiscuous primate. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **275**, 555–64.
- Smith, T.** 2006. Individual olfactory signatures in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American journal of primatology*, **604**, 585–604.
- Smith, T. D. & Bhatnagar, K. P.** 2004. Microsmatic Primates : Reconsidering How and When Size Matters. 24–31.
- Smith, T., Siegel, M. & Bhatnagar, K.** 2001. Reappraisal of the vomeronasal system of catarrhine primates: ontogeny, morphology, functionality, and persisting questions. *The Anatomical Record*, 176–192.
- Smith, T. D., Rossie, J. B. & Bhatnagar, K. P.** 2007. Evolution of the nose and nasal skeleton in primates. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, **16**, 132–146.
- Smith, T. D., Garrett, E. C., Bhatnagar, K. P., Bonar, C. J., Bruening, A. E., Dennis, J. C., Kinzner, J. H., Johnson, E. W. & Morrison, E. E.** 2011. The vomeronasal organ of New World monkeys (platyrrhini). *Anatomical record (Hoboken, N.J. : 2007)*, **294**, 2158–78.
- Stoddart, D. M.** 1990. *The scented ape: the biology and culture of human*. Cambridge University Press.
- Thom, M. & Hurst, J.** 2004. Individual recognition by scent. *Annales Zoologici Fennici*, 765–787.

Trotier, D. & Døving, K. B. 1998. Anatomical description of a new organ in the nose of domesticated animals by Ludvig Jacobson (1813). *Chemical senses*, **23**, 743–54.

Trotier, D., Eloit, C., Wassef, M., Talmain, G., Bensimon, J. L., Døving, K. B. & Ferrand, J. 2000. The vomeronasal cavity in adult humans. *Chemical senses*, **25**, 369–80.

Wilson, D. & Hendrickx, A. 1977. Quantitative aspects of proliferation in the nasal epithelium of the rhesus monkey embryo. *Journal of embryology and ...*, **38**, 217–26.

Yamazaki, K., Boyse, E. & Mike, V. 1976. Control of mating preferences in mice by genes in the major histocompatibility complex. *The Journal of ...*, **144**, 1324–1335.

Zhang, J. & Webb, D. M. 2003. Evolutionary deterioration of the vomeronasal pheromone transduction pathway in catarrhine primates. **100**, 8337–8341.

Zinner, D. P., Nunn, C. L., van Schaik, C. P. & Kappeler, P. M. 2004. Sexual selection and exaggerated sexual swellings of female primates. In: *Sexual selection in primates: New and comparative perspectives*, Vol 11 pp. 71–89.