

SENSIBILIDADE OLFATÓRIA EM HOMENS E CÃES: UM ESTUDO COMPARATIVO^Y

Fernanda Daiani Lourenço*, Maria Montserrat Diaz Pedrosa Furlan**[□]

Lourenço FD, Furlan MMDP. Sensibilidade olfatória em homens e cães: um estudo comparativo. Arq Mudi. 2007;11(2):14-9.

RESUMO. O olfato é um sentido que possibilita, tanto à espécie humana quanto a outras espécies terrestres, receber informações referentes ao ambiente que são transmitidas por substâncias químicas. No entanto, quando estudos comparam as habilidades olfatórias da espécie humana com a de outros mamíferos, principalmente com a do cão, constata-se que a capacidade olfatória desse animal é muito maior que a do homem. Sendo assim, o presente trabalho teve por objetivo fazer um levantamento comparativo dos aspectos anatômicos e fisiológicos do sistema olfatório do homem e do cachorro para tentar identificar onde se encontram as diferenças da sensibilidade desse sistema.

PALAVRAS-CHAVE: olfato; homem; cão.

Lourenço FD, Furlan MMDP. Olfactory sensitivity in men and dogs: a comparative study. Arq Mudi. 2007;11(2):14-9.

ABSTRACT. Smell is a sense that allows both humans and other terrestrial species to get information about the environment that is transmitted by chemical substances. However, when the studies compare the olfactory capacities of humans with those of other mammals, specially the dog, it is noticed that the sense of smell of this animal is far greater than that of the man. Therefore, this work had the purpose of making a comparative survey of the anatomical and physiological aspects of the olfactory system of men and dogs in an attempt of identifying where the different sensitivities of this sense are found.

KEY WORDS: smell; human; dog.

INTRODUÇÃO

Muitas moléculas de importância biológica procedem de fontes que estão a certa distância do organismo. As fontes podem ser plantas, predadores, presas ou outros membros da mesma espécie. Os receptores para essas substâncias químicas estimulantes se chamam quimiorreceptores olfatórios. A quimiorrecepção é a sensação mais antiga e universal do reino animal. As moléculas trazidas pelo ar sinalizam prazer ou perigo e informam sobre alimento e bebida, ou a presença de algo para procurar ou evitar. Assim como os outros sentidos, o olfato informa sobre o mundo externo. Além disso, contudo, também conecta essa percepção com informações sobre o

ambiente interno, suas necessidades, e suas satisfações: fome, sede, sexo e saciedade. O olfato e o paladar também têm um acesso significativo a circuitos neurais que controlam estados emocionais do corpo e certas memórias (Hickman et al., 2004; Buck, 2000). O olfato é mais desenvolvido, entre os vertebrados terrestres, nos mamíferos.

Apesar do sentido da olfação ser filogeneticamente primitivo, os detalhes precisos a respeito de como as substâncias químicas odoríferas, ou odorantes, exercem seus efeitos sensoriais e comportamentais não são totalmente conhecidos.

Nesse contexto, esta revisão analisou até que ponto se conhece sobre os aspectos anatômicos e

*Aluna do Curso de Especialização em Biologia: Funcionamento do Organismo Humano no Contexto Interdisciplinar, Departamento de Ciências Morfofisiológicas, Universidade Estadual de Maringá; Docente do Departamento de Ciências Morfofisiológicas, Universidade Estadual de Maringá Departamento de Ciências Morfofisiológicas.

[□]Universidade Estadual de Maringá. Av. Colombo, 5790, Bloco H79, Sala 113a, CEP: 87020-900, Maringá-PR. e-mail: mmdpfurlan@uem.br.

^YTrabalho resultante de monografia de especialização

fisiológicos que determinam as diferenças da sensibilidade entre o homem e o cão quanto ao sentido do olfato. Embora seja, geralmente, considerado que o tamanho do bulbo olfatório em relação ao restante do cérebro seja uma boa indicação de quão sensível um animal é aos odores, ainda não se pode afirmar que é este aspecto isoladamente que indica maior ou menor sensibilidade olfatória dentre as espécies. A seguir será apresentada uma breve discussão comparando o sistema olfatório entre essas duas espécies de mamíferos, mostrando onde são encontradas algumas das diferenças que possam justificar o grau de sensibilidade olfatória de cada espécie.

DESENVOLVIMENTO

Os seres humanos podem ser capazes de discriminar 10.000 odores diferentes (Carlson, 2002). Apesar de esse número ser bastante grande, nossas habilidades olfatórias são fracas quando comparadas às dos cães, que são pelo menos um milhão de vezes mais sensíveis do que os humanos. Uma característica que favorece a competência canina é a posição do nariz, próximo ao chão, onde os odores das criaturas que por lá passam tendem a permanecer (Hickman et al., 2004). Um cão explora ao seu redor com o seu nariz assim como os humanos fazem com os olhos.

O nariz é a estrutura anatômica associada ao olfato. É formado por duas cavidades ou fossas nasais, as quais possuem orifícios anteriores que fazem contato com o meio externo, denominadas narinas, e orifícios posteriores que, por sua vez, se comunicam com a faringe. O epitélio que forra as fossas nasais é chamado de mucosa e, por ser muito rico em vasos sanguíneos, tem aspecto avermelhado (Vilela, 2005a). A secreção mucosa das glândulas protege o epitélio contra atritos provocados por partículas suspensas no ar. Aprisionadas no muco, essas partículas são levadas para a faringe, onde são deglutidas junto com a saliva ou o alimento. A secreção mucosa também facilita a dissolução das substâncias odoríferas que penetram nas fossas nasais junto com o ar inspirado.

Cães e humanos têm duas áreas diferenciadas de mucosa dentro das fossas nasais, ambas com finalidades sensoriais. A primeira e mais evidente é a mucosa olfatória, origem do sistema olfatório principal, de posição aproximadamente dorsocaudal na cavidade nasal. A segunda é o órgão vomeronasal, que forma o sistema olfatório acessório, relacionado a capacidades olfatórias

específicas, localizado próximo às aberturas das fossas nasais para o exterior (Carlson, 2002).

O sistema olfatório principal origina-se na mucosa olfatória, de aspecto amarelado, onde estão as células receptoras do olfato, aquelas que reagem às substâncias químicas odoríferas. Em cães essa mucosa repousa sobre as conchas ósseas do nariz, no prolongamento das narinas. Essas conchas são irregulares e estão separadas pelos seios, por entre os quais penetra o ar e são aprisionados os odores (Legros, 2001). A mucosa olfatória canina se estende para baixo sobre a superfície do septo superior, e lateralmente, estende-se sobre a concha nasal superior e, até mesmo, sobre a pequena porção da superfície superior da concha nasal média. Em humanos, a mucosa olfatória ocupa uma pequena área no terço superior da cavidade nasal. A membrana olfatória humana tem superfície de, aproximadamente, 2,5cm² (Guyton, Hall, 2002), enquanto que no cão pode chegar a 150cm² (Legros, 2001).

A mucosa olfatória do sistema olfatório principal possui células de sustentação, células progenitoras, glândulas secretoras de muco e milhares de células receptoras olfatórias (Douglas, 2002; Hickman et al., 2004). A mucosa olfatória é recoberta por uma camada de muco, assim como o restante da mucosa nasal. Dentro desse muco, foram encontradas moléculas especiais que parecem participar do processo de olfação. Essas moléculas foram chamadas de proteínas ligantes de odorantes (em inglês, OBPs). Ao que parece, elas têm a propriedade de ligar-se às moléculas odorantes que penetram na cavidade nasal com o ar inspirado, concentrando-as sobre a mucosa olfatória e aumentando, assim, a resposta dos receptores (Zigmond et al., 1999).

As células receptoras constituem-se no principal componente da mucosa olfatória, uma vez que são responsáveis pela recepção dos estímulos olfatórios, sua conversão em sinais elétricos e sua transmissão para as regiões olfatórias do sistema nervoso central (SNC). Os receptores olfatórios são neurônios bipolares que têm um dendrito periférico curto e um axônio central longo. O dendrito se estende para a superfície da mucosa, onde termina em um botão olfatório expandido com vários cílios (Buck, 2000). O axônio central se projeta para o SNC. Em humanos existem cerca de 5 milhões dessas células, de onde se projetam de 4 a 25 cílios ou pêlos olfatórios que podem medir 0,3 micrômetros de diâmetro e até 200 micrômetros de comprimento (Guyton, Hall, 2002). Em contraste, um cão possui

mais de 200 milhões de células sensoriais, cada qual com pelo menos 100 pêlos sensoriais (Correa, 2005; Vilela, 2005a).

As células progenitoras da mucosa olfatória dão origem, continuamente, a novos neurônios sensoriais olfatórios, cuja vida média está em torno de 60 dias. Isso é surpreendente por dois fatores. Primeiro, não se conhece outra parte do sistema nervoso que seja capaz de substituição de neurônios, quer seja constitutivamente, quer seja após, por exemplo, uma lesão. Segundo, como os receptores olfatórios estão conectados a milhares de outras células nervosas através de sinapses químicas, essas conexões devem ser também refeitas continuamente, à medida que os neurônios perdidos são substituídos por novos neurônios (Buck, 2000).

A única porção dos receptores olfatórios que está exposta às moléculas odoríferas do ar são os cílios. A ligação do odorífero ao cílio gera um sinal elétrico conduzido ao longo dos axônios em direção ao bulbo olfatório, na base do encéfalo. Deste ponto a informação olfatória é enviada ao córtex olfatório, onde os odores são analisados (Guyton, Hall, 2002; Hickman et al., 2004).

A membrana plasmática que recobre os cílios dos neurônios sensoriais olfatórios contém proteínas receptoras especiais. A porção extracelular da proteína receptora tem uma organização tridimensional específica para uma determinada molécula odorante; a porção intracelular interage com uma seqüência de proteínas intracelulares que são responsáveis pela transdução do estímulo, ou seja, a conversão da ligação odorante-proteína receptora em um sinal elétrico na célula receptora (Carlson, 2002). Esta é a base para a codificação neural do olfato e para o processamento adicional das informações olfatórias pelos centros cerebrais superiores, sendo bastante universal em todos os grupos, vertebrados e invertebrados, dotados de olfato (Ache, 1994; Hildebrand, Shepherd, 1997).

A interação entre a molécula odorífera e a proteína receptora na membrana do cílio do neurônio olfatório causa uma mudança de conformação na proteína receptora. Isso ativa uma proteína intracelular chamada de proteína G, acoplada à proteína receptora. A proteína G é uma combinação de três subunidades protéicas. Com a excitação da proteína receptora, a subunidade alfa desprende-se da proteína G e imediatamente ativa a enzima adenil ciclase, que está ligada ao interior da membrana ciliar perto do corpo da célula receptora (Menco et al., 1992; Nakamura, Gold,

1987). A ciclase ativada, por sua vez, transforma muitas moléculas intracelulares de trifosfato de adenosina (ATP) em monofosfato cíclico de adenosina (cAMP). Finalmente, esse cAMP ativa outra proteína próxima da membrana, um canal regulado para íons sódio, permitindo a entrada de grande quantidade de íons sódio, através da membrana, para o interior do citoplasma da célula receptora, alterando seu potencial elétrico (Hertz, 2005; Guyton, Hall, 2002).

Um neurônio sensorial olfatório não estimulado tem uma diferença de potencial através de sua membrana de cerca de -55mV (negativo no meio intracelular em relação ao extracelular). Nesse potencial de membrana, a maior parte desses neurônios gera potenciais de ação (impulsos nervosos) esporádicos, numa freqüência de um, a cada 20 segundos, até dois ou três por segundo. Quando o odorante ativa o receptor olfatório e causa a entrada de íons sódio no meio intracelular, o potencial de membrana torna-se menos negativo, ou seja, sofre despolarização, aumentando enormemente a freqüência de produção de potenciais de ação (Guyton, Hall, 2002). Além disso, quanto maior o número de moléculas odorantes ligadas às proteínas receptoras na membrana do cílio, maior será a despolarização, e maior a freqüência de potenciais de ação de um dado neurônio receptor. Este princípio, segundo o qual quanto maior a intensidade do estímulo maior a freqüência de impulsos nervosos em um receptor, é um princípio universal de funcionamento dos sistemas sensoriais (Buck, 2000; Carlson, 2002).

O conhecimento sobre a discriminação de odores ainda é fonte de muita pesquisa e controvérsia no meio científico, mas tem avançado bastante. Os mamíferos têm em seu genoma cerca de 1000 genes que codificam proteínas receptoras de olfato, embora nem todas sejam expressas pelos neurônios olfatórios. Em humanos, sabe-se que o número de proteínas receptoras olfatórias depende da etnia e até mesmo do indivíduo (Wikipedia, 2005). Um determinado neurônio sensorial olfatório tem em sua membrana ciliar apenas um tipo de proteína receptora. Cada tipo de proteína receptora reconhece uma característica molecular única, de forma que uma molécula odorante, dependendo de sua estrutura, pode ativar um ou mais neurônios receptores. Neurônios olfatórios sensíveis à mesma estrutura molecular projetam seus axônios para o mesmo glomérulo dentro do bulbo olfatório; o padrão de ativação glomerular desencadeado por uma molécula de odor forma, então, uma base primária para o reconhecimento

dos odores (Carlson, 2002; Wikipedia, 2005).

Os potenciais de ação dos neurônios olfatórios são conduzidos do ramo periférico da célula (o cílio) para o ramo central (o axônio). Ao alcançarem as sinapses dos terminais axonais no bulbo olfatório, os potenciais de ação causam a liberação de um ou mais neurotransmissores, de forma que as informações são transferidas para as células subseqüentes do sistema olfatório (Guyton, Hall, 2002). Os axônios dos neurônios olfatórios formam feixes de 10 a 100 fibras, formando os filetes do nervo olfatório que atravessam a placa cribiforme do osso etmóide e alcançam o bulbo olfatório (Vilela, 2005a). A mucosa olfatória de cada cavidade nasal projeta seus axônios sensoriais para o bulbo olfatório ipsilateral (do mesmo lado).

O sentido de olfato é único entre os sistemas sensoriais pelo fato de que suas conexões centrais projetam-se primeiro para porções filogeneticamente mais velhas do córtex cerebral antes de alcançar o tálamo e, eventualmente, o neocórtex (Buck, 2000).

No bulbo olfatório, os axônios das células receptoras fazem contato sináptico, em estruturas denominadas glomérulos, com dendritos de interneurônios e com dendritos de neurônios de segunda ordem (células mitral e em tufo) que processam e refinam a informação sensorial antes de levá-la ao córtex olfatório pelo trato olfatório lateral. O córtex olfatório é subdividido em cinco áreas principais que são: *núcleo olfatório anterior*, que parece mediar, por meio da comissura anterior, a comunicação entre regiões bilateralmente simétricas dos dois bulbos olfatórios; *córtex piriforme*, que se constitui na principal área envolvida na discriminação olfatória; *tubérculo olfatório*, que envia projeções ao núcleo médio-dorsal do tálamo, que por sua vez se projeta ao córtex orbito-frontal, envolvido na percepção olfatória consciente e na combinação das percepções olfatórias e gustativas (Carlson, 2002; Buck, 2000); *núcleo cortical da amígdala*, e *córtex entorrinal*, os quais se projetam para o hipotálamo e o hipocampo. Estes são componentes do sistema límbico, parecendo estar envolvidos nos atributos afetivos que acompanham um estímulo olfatório (Costanzo, 1999; Buck, 2000). As células cerebrais ligadas à decodificação dos odores são quarenta vezes mais numerosas no cérebro do cão do que no humano (Legros, 2001).

Também existem projeções convergentes ao bulbo olfatório que partem de várias regiões do SNC, incluindo: áreas corticais olfatórias; prosencéfalo basal; *locus ceruleus*, e núcleos de rafe.

Por meio desse controle aferente, o bulbo olfatório pode ser modulado por circuitos límbicos, permitindo a atribuição de diferentes significados a um mesmo odor, dependendo das circunstâncias fisiológicas e comportamentais do organismo. A importância dessa modulação olfatória torna-se evidente se considerarmos a relevância da olfação em comportamentos decisivos à adaptação do indivíduo, tais como ingestão alimentar e o acasalamento (Costanzo, 1999).

Os cães usam o ato de farejar para acentuar a discriminação olfatória. Este consiste na interrupção do padrão ventilatório normal por uma série de inalações e exalações curtas. As relações anatômicas das estruturas que compõem as cavidades nasais dos cães asseguram o deslocamento do ar farejado preferencialmente para o epitélio olfatório e sua retenção nessa região, onde as substâncias odoríferas podem se concentrar pela repetição do ato de farejar (Correa, 2005). O ato de cheirar ou farejar, ou seja, movimentar o ar dentro da cavidade nasal e sobre a mucosa olfatória, ativa os neurônios do bulbo olfatório e os do córtex piriforme independentemente da presença ou ausência de uma molécula odorante. Por outro lado, a presença de um odorante, com ou sem o ato de cheirar, ativa principalmente os giros orbito-frontais (Sobel et al., 1998).

O sistema olfatório acessório é representado pelo órgão vomeronasal (OVN), que consiste em um par de bolsas rodeadas por receptores sensoriais. As bolsas do OVN conectam-se à cavidade nasal por um ducto (Carlson, 2002; Vilela, 2005). Em cães foi demonstrado que esses receptores têm origem neurogênica (Dennis et al., 2003), e o mesmo deve se aplicar aos humanos.

Os sinais químicos detectados pelos receptores do OVN são denominados feromônios (Carlson, 2002). Os feromônios são muito variados em termos moleculares; já foram identificados feromônios que são ácidos graxos, terpenos, álcoois, acetatos, hidrocarbonetos e compostos aromáticos. Na maioria dos casos, os feromônios são moléculas simples de baixo peso molecular (Vilela, 2005). Os feromônios estão envolvidos no comportamento sexual e na demarcação de território e, dessa forma, afetam a fisiologia e o comportamento de outro indivíduo da mesma espécie ou de outras espécies. A comunicação intra- e interespecies através de feromônios é muito conhecida e tem grande poder sobre as manifestações comportamentais entre os insetos, mas é sabido que muitos vertebrados, inclusive os

caninos, têm o sistema olfatório acessório bem desenvolvido.

Alguns mamíferos fazem uma expressão característica chamada “flehmen” para direcionar o ar para o OVN (Wikipedia, 2005). A partir do bulbo olfatório acessório, as informações passam para a amígdala límbica e o hipotálamo, que são áreas ligadas com condutas sexuais, alimentares e agressivas (Carlson, 2002; Douglas, 2002).

Em humanos, a emissão e detecção de feromônios não atraíram a atenção dos pesquisadores por muito tempo, mas hoje estão sendo intensamente investigadas em seus aspectos básicos e também com finalidades comerciais e clínicas. Nos homens e mulheres, o odor de caráter feromonal é liberado através das glândulas apócrinas, localizadas nas axilas, ao redor dos mamilos e na virilha, e começa a ser secretado na puberdade (Vilela, 2005b).

Ao longo das últimas décadas estudos sistemáticos têm demonstrado que determinados odores influenciam o ciclo menstrual das mulheres e as interações sociais entre os sexos, e poderiam até mesmo permitir a identificação de compatibilidade imunológica e de indivíduos familiares (Carlson, 2002; Wikipedia, 2005). O envolvimento do OVN em pelo menos alguns desses fenômenos recebeu crédito quando esse órgão foi identificado em humanos durante cirurgias plásticas (Garcia-Velasco, Mondragon, 1991).

Ao que parece, ao contrário do que acontece com cães e outros animais dotados de sistema olfatório acessório, em humanos as informações provenientes do OVN não alcançam o nível perceptual como as outras informações olfatórias, e as modificações de conduta, quando acontecem, não são conscientemente atribuídas ao olfato feromonal. Por exemplo, na síndrome de Kalman, há um pareamento entre alterações hormonais que prejudicam a puberdade e ausência congênita de olfato. O comportamento sexual é diretamente afetado e, por isso, há um interesse em conhecer os feromônios humanos envolvidos e desenvolver estratégias medicinais de tratamento (Vilela, 2005).

A organização geral do sistema olfatório humano é, como seria de se esperar, muito semelhante à do cão. Em termos funcionais, os mecanismos de transdução dos estímulos e de processamento neural das informações codificadas pelos receptores de olfato também são equivalentes. Mesmo animais de outros grupos, vertebrados e invertebrados, evidenciam processos olfatórios básicos semelhantes, indicando uma

certa universalidade da fisiologia olfatória (Hildebrand, Shepherd, 1997).

Por outro lado, especialmente no que se refere à sensibilidade e à capacidade de discriminação olfatória entre mamíferos, o olfato canino não pode ser menosprezado. Os cães domésticos originaram-se dos lobos e dos cães selvagens (Wikipedia, 2007), que certamente tinham uma grande vantagem predatória ao serem capazes de seguir suas presas e localizar congêneres pelo olfato, especialmente quando a vegetação das florestas e bosques dificultava a localização visual.

As capacidades olfatórias notáveis dos cães são de conhecimento popular. Relata-se que há quase um século, um cão seguiu o rastro de um ladrão por 160 km! (Gomes, 2005). Isso justifica o uso de cães, com sucesso, em diversas situações. Por exemplo, os cães são usados para rastrear drogas em bagagens, procurar sobreviventes em escombros e localizar vítimas de crimes e criminosos (Correa, 2005; Harvey, Harvey, 2003; Kurz et al., 1994; Lassetter et al., 2003). O emprego bem sucedido de cães nessas tarefas de rastreamento, nas quais os seres humanos dependem do uso de equipamentos, testemunha que o olfato deve ter, para os cães, uma utilidade muito maior do que tem para os humanos, sendo responsável pela condução de uma grande parte de seu comportamento.

Menos conhecidos são outros usos que se faz do olfato canino. Médicos têm tentado com sucesso treinar cães para identificar pacientes portadores de alguns tipos de câncer, como melanoma maligno, câncer de pulmão, próstata e mama (Balseiro, Correia, 2006; McCulloch et al., 2006).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os dados mostrados nesta revisão mostram uma grande similaridade fisiológica no sistema olfatório de cães e humanos. Porém, em comparação com os humanos os cães mostram a) uma mucosa olfatória maior, com b) um número maior de receptores olfatórios, os quais se projetam c) para um bulbo olfatório de maior tamanho, de onde as informações alcançam outras áreas do SNC, e em todas essas regiões d) o número de células para o processamento das informações olfatórias é maior. Adicionalmente, o dobramento interno da cavidade nasal, as narinas alongadas e o ato de farejar devem contribuir para a maior sensibilidade olfatória dos cães.

Entretanto, a maior evidência da alta

eficiência olfatória canina vem do uso dos cães em situações de resgate, busca, investigação, e diagnóstico clínico, nas quais os seres humanos dependem de uso de equipamentos e uma boa capacidade de dedução.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ache BW. Towards a common strategy for transducing olfactory information. *Semin Cell Biol.* 1994;5:55-63.

Balseiro SC, Correia HR. Is olfactory detection of human cancer by dogs based on major histocompatibility complex-dependent odor components? – a possible cure and a precocious diagnosis of cancer. *Med Hypotheses.* 2006;66:270-2.

Buck LB. Smell and taste: the chemical senses. In: Kandel ER. *Principles of neural science.* 4.ed. New York: McGraw-Hill; 2000. p.625-45.

Carlson NR. *Fisiologia do comportamento.* 7.ed. Barueri: Editora Manole; 2002. p.236-40, 317-20.

Correa JE. The dog's sense of smell. Alabama Cooperative Extension System. 2005. Disponível: <http://www.aces.edu/pubs/docs/U/UNP-0066/UNP-0066.pdf>. Acesso em: 13.06.2007.

Costanzo LS. *Fisiologia.* 1.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 1999. p.135-6.

Dennis JC, Allgier JG, Desouza LS, Eward WC, Morrison EE. Immunohistochemistry of the canine vomeronasal organ. *J Anat.* 2003;203:329-38.

Douglas CR. *Fisiologia aplicada às ciências da saúde.* 5.ed. São Paulo: Robe Editorial; 2002. p. 205-11.

García-Velasco J, Mondragon M. The incidence of the vomeronasal organ in 1000 human subjects and its possible clinical significance. *J Steroid Biochem Mol Biol.* 1991;39:561-63.

Gomes S. Olfato mais aguçado. 2005. Disponível: <http://infonet.com.br/biologia/recordes.htm>. Acesso em: 20.06.2005.

Guyton AC, Hall JE. *Tratado de fisiologia médica.* 10.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan; 2002. p.574-9.

Harvey LM, Harvey JW. Reliability of bloodhounds in criminal investigations. *J Forensic Sci.* 2003;48:811-6.

Hertz J. Olfacção. 2005. Disponível: http://www.nodita.dk/~hertz/course/Lecture_12-filer/frame.htm#slide0001.htm. Acesso em: 20/06/2005.

Hickman CP, Roberts LS, Larson A. *Princípios integrados de zoologia.* 11.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan; 2004. p.698-700.

Hildebrand JG, Shepherd GM. Mechanisms of olfactory discrimination: converging evidence for common principles across phyla. *Annu Rev Neurosci.* 1997;20:595-631.

Lasseter AE, Jacobi KP, Farley R, Hensel L. Cadaver

dog and handler team capabilities in the recovery of buried human remains in the southeastern United States. *J Forensic Sci.* 2003;48:617-21.

Legros D. *Enciclopédia do cão Royal Canin.* 1.ed. Roma: Aniwa Publishing; 2001. p.517-18.

Kurz ME, Billard M, Rettig M, Augustiniak J, Lange J, Larsen M, Warrick R, Mohns T, Bora R, Broadus K. Evaluation of canines for accelerant detection at fire scenes. *J Forensic Sci.* 1994;39:1528-36.

McCulloch M, Jezierski T, Broffman M, Hubbard A, Turner K, Janecki T. Diagnostic accuracy of canine scent detection in early- and late-stage lung and breast cancers. *Integr Cancer Ther.* 2006;5:30-9.

Menco BP, Bruch RC, Dau B, Danho W. Ultrastructural localization of olfactory transduction components: the G protein subunit Golf alpha and type III adenylyl cyclase. *Neuron.* 1992;8:441-53.

Nakamura T, Gold GH. A cyclic nucleotide-gated conductance in olfactory receptor cilia. *Nature.* 1987;325:442-4.

Sobel N, Prabhakaran V, Desmond JE, Glover GH, Goode RL, Sullivan EV, Gabrieli JD. Sniffing and smelling: separate subsystems in the human olfactory cortex. *Nature.* 1998;392:282-6.

Vilela ALM. O olfato. 2005a. Disponível: <http://www.afh.bio.br/sentidos/Sentidos7.asp>. Acesso em: 20/06/2005.

Vilela ALM. O órgão vomeronasal e a atração sexual. 2005b. Disponível:

<http://www.afh.bio.br/sentidos/sentidos8.asp>. Acesso em: 20.06.2005.

Wikipedia. Olfaction. 2005. Disponível: www.wikipedia.org/wiki/olfaction. Acesso em: 20.06.2005.

Wikipedia. Dogs. 2007. Disponível: <http://en.wikipedia.org/wiki/Dog#Origins>. Acesso em: 13/06/2007.

Zigmond MJ, Bloom FE, Landis SC, Roberts JL, Squire LR. *Fundamental neuroscience.* San Diego: Academic Press; 1999. p.719-59.

Recebido em: 29.08.06

Aceito em: 29.08.07

Revista indexada no *Periodica*, índice de revistas Latino Americanas em Ciências <http://www.dgbiblio.unam.mx> (ISSN 1980.959X).

Continuação de: Arquivos da Apadec (ISSN 1414.7149)