

Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBI



Lucie Kapicová

Rozpoznávání příbuzných u člověka

Kin recognition in humans

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Zuzana Štěrbová

Konzultant: doc. Mgr. Jan Havlíček, Ph. D.

Praha, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13.5.2016

Podpis

Poděkování:

Můj největší dík patří mé školitelce Mgr. Zuzaně Štěřbové za ochotu a čas, který mi věnovala, že mě vždy dokázala uklidnit a povzbudit k další činnosti. Dále pak doc. Mgr. Janu Havlíčkovi, Ph. D. za cenné připomínky, rady a čas, kterého nemá nazbyt. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat všem svým přátelům a rodině za veškerou podporu všech možných podob.

Abstrakt

Předložená práce poskytuje přehled dosavadních studií zaměřených na problematiku rozpoznávání příbuzných u člověka. Nejdříve jsou stručně pojednány evoluční důvody k rozpoznávání příbuzných, následně se práce zabývá vymezením pojmu rozpoznávání příbuzných a s ním spjatými komplikacemi, v další části představuje mechanismy rozpoznávání (mechanismus porovnávání fenotypové podobnosti, rozpoznávání alel, mechanismus založený na prostorové lokalizaci a asociativní učení) a následně modalitu rozpoznávání (vizuální, olfaktorické, akustické a taktilní). Tato práce má navíc za cíl poukázat na kulturní aspekty, které jsou autory mnohdy opomíjeny, ačkoli mají na rozpoznávání příbuzných u člověka zásadní dopad. V předložené práci jsou kulturní aspekty dány do souvislosti s rozpoznáváním příbuzných z biologického pohledu.

Klíčová slova

rozpoznávání příbuzných; příbuzenský výběr; mechanismy rozpoznávání příbuzných; tvář; hlas; tělesná vůně; hmat; antropologie příbuzenství

Abstract

This work reviews various papers focused on human kin recognition. First, it briefly describes evolutionary reasons for kin recognition; then, it deals with issues regarding the terminology, and it continues with the introduction of recognition mechanisms (phenotype matching, recognition alleles, spatial distribution and association) and of modalities utilized for recognition (visual, olfactory, acoustic, and tactile modalities). This work also discusses the cultural aspects of kin recognition. Cultural aspects are often omitted by authors even though they play an important role in human kin recognition. This work links the cultural aspects of kin recognition with the biological ones.

Key words

kin recognition; kin selection; mechanisms of kin recognition; face; voice; body odour; touch; kin anthropology

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Příbuzenský výběr	2
2.1	Hamiltonova teorie inkluzivní fitness	2
2.2	Důvody pro rozpoznávání příbuzných	3
2.2.1	Kooperace a altruismus.....	3
2.2.2	Vyhnutí se inbreedingu	4
3	Definice rozpoznávání příbuzných.....	5
3.1	Diskriminace, upřednostňování, rozpoznávání a detekce příbuzných	5
4	Mechanismy rozpoznávání příbuzných.....	8
4.1	Rozpoznávání alel	9
4.2	Fenotypová podobnost	10
4.3	Prostorové lokalizace	12
4.4	Asociativní učení.....	13
4.5	Předpoklad fungování mechanismů přímého rozpoznávání	14
5	Rozpoznávání příbuzných pomocí jednotlivých modalit	15
5.1	Vizuální modalita.....	15
5.1.1	Rozpoznávání příbuzných v rámci primární rodiny.....	16
5.1.2	Vliv podobnosti ve tváři na výběr partnera	19
5.2	Olfaktorická modalita	19
5.2.1	Rozpoznávání příbuzných v rámci primární rodiny.....	20
5.2.2	Vliv podobnosti vůně na výběr partnera.....	22
5.3	Akustická modalita	23
5.4	Taktilní modalita	25
6	Role kulturních aspektů na rozpoznávání příbuzných.....	26
7	Závěr.....	31
	Seznam použité literatury	32

1 Úvod

V roce 1964 postuloval William D. Hamilton teorii inkluzivní fitness. Podle této teorie se reprodukční zdatnost jedince nezvyšuje pouze množstvím vlastních potomků, ale také prostřednictvím potomků geneticky příbuzných jedinců. Právě teorie inkluzivní fitness vzbudila zájem o výzkum rozpoznávání příbuzných, neboť jedním ze způsobů navýšení inkluzivní fitness je vzájemná spolupráce. Aby však byla spolupráce efektivní, musí existovat mechanismus, který rozpoznávání příbuzných umožňuje. Tento mechanismus je důležitý i z hlediska zamezení příbuzenskému křížení, které může mít negativní vliv na životaschopnost potomků jedince.

Počátky výzkumu se zaměřovaly zejména na studium mechanismů, kterými by k rozpoznávání příbuzných mohlo docházet. Jedná se konkrétně o porovnávání fenotypové podobnosti, rozpoznávání alel, mechanismus založený na prostorové lokalizaci a asociativní učení. Studium rozpoznávání příbuzných komplikuje nejednotné užívání terminologie jednotlivými autory, neboť v základních termínech nepanuje obecná shoda.

Jelikož geneticky příbuzní jedinci sdílejí společné geny, je možné rozpoznat příbuzného na základě fenotypové podobnosti. Fenotypová podobnost je detekována prostřednictvím vizuálních, olfaktorických, akustických a taktilních modalit, které jsou pro rozpoznávání u člověka klíčové. Rozpoznávání příbuzných u lidí je navíc silně ovlivněno kulturou. Kultura určuje pravidla, podle kterých příbuzenství posuzujeme, a zároveň určuje pravidla s příbuzenstvím spojené. Proto je důležité zahrnout do rozpoznávání u člověka i aspekt kultury.

Cílem této bakalářské práce je kritické zhodnocení studií týkajících se rozpoznávání příbuzných u člověka včetně vlivu kultury. Téma rozpoznávání příbuzných je velice široké, proto není cílem práce podrobně rozpracovat otázku rozpoznávání příbuzných u všech druhů, ale primární zřetel je brán na člověka. Kapitola popisující jednotlivé mechanismy podává ilustrativní příklady s jinými obratlovci, zejména primáty, neboť některé z mechanismů není možné u člověka přímo zkoumat.

První část práce je věnována biologickému aspektu rozpoznávání, konkrétně vymezení pojmu rozpoznávání příbuzných, mechanismům rozpoznávání a modalitám, které se rozpoznávání u člověka účastní. Druhá část práce zpracovává kulturní aspekty rozpoznávání pomocí příkladů vnímání příbuzenství u vybraných kultur. V závěru jsou diskutovány možné směry budoucího výzkumu.

2 Příbuzenský výběr

Klíčové téma pro rozpoznávání příbuzných představuje příbuzenský výběr. Příbuzenský výběr znamená, že se za určitých okolností může šířit chování, které zvyšuje reprodukční úspěch příbuzných jedinců a to i přesto, že snižuje reprodukční úspěch jedince samotného. Na základě příbuzenského výběru je tak možné vysvětlit směřování kooperace a altruistického chování vůči příbuzným jedincům. Vzhledem k tomu, že jsou příbuzní jedinci nositeli společně sdílených genů, je pro ně vzájemné upřednostňování výhodné. Projevem příbuzenského výběru je nepotismus, díky kterému k upřednostňování vlastních příbuzných před ostatními jedinci dochází. V extrémních případech může vést k sebeobětování se pro záchranu života příbuzného (Smith, 1964). Příbuzenský výběr lze blíže vysvětlit Hamiltonovou teorií inkluzivní fitness (Hamilton, 1964a).

2.1 Hamiltonova teorie inkluzivní fitness

Výzkum rozpoznávání příbuzných započal William D. Hamilton svou teorií inkluzivní fitness (1964a). Tato teorie popisuje reprodukční zdatnost jedince skrze množství přenesené vlastní genetické informace nejen v přímé linii, ale i prostřednictvím potomků geneticky příbuzných jedinců. Jedná se o evoluční strategii, ve které má jedinec za určitých podmínek tendenci upřednostňovat reprodukci svých příbuzných na úkor své vlastní, či dokonce za cenu své smrti.

Geneticky příbuzní jedinci se liší od nepříbuzných jedinců tím, že sdílejí více společných genů. Rozdíl ve vztahu rodič – potomek a vztahu sourozeneckém není z pohledu pravděpodobnosti výskytu společných genů¹ téměř žádný. Jestliže jedinec nese konkrétní gen, střední hodnota výskytu daného genu u jakéhokoli sourozence je jedna polovina, což je stejná hodnota jako u vztahu rodič – potomek. Podobná situace je u sourozenců, kteří sdílí pouze jednoho společného rodiče; v tomto případě je situace podobná jako u vztahu prarodič – vnouče, kdy pravděpodobnost sdílení společného genu je jedna čtvrtina. Z tohoto pohledu může být pro jedince stejně výhodné pomoci sourozenci jako pomoci vlastním potomkům (v případě sdílení jen jednoho společného rodiče je stejně výhodné pomoci sourozenci jako vnoučatům). Nejčastějším způsobem pro zvýšení vlastní inkluzivní zdatnosti je u většiny druhů pomoc rozmnožit se svým vlastním potomkům nebo sourozencům (Hamilton, 1964a). U člověka je také častá pomoc vnoučatům.

¹Pravděpodobnost výskytu společného genu je počítána skrze koeficient příbuznosti r .

$r = \left(\frac{1}{2}\right)^n$, kde n udává rozdíl generací, který dělí jedince, pro něž je r počítáno.

Základní princip zvyšování fitness jedince vysvětluje teorie rodičovských investic (Trivers, 1972). Ta zahrnuje veškeré prostředky rodiče vynaložené na vyšší šanci přežití potomků do jejich pohlavní zralosti. V době, kdy se o sebe potomci dokáží postarat, přestává být pro rodiče péče o ně výhodná. Výhodnější je investovat do dalších vlastních potomků. Rodič si pomyslně volí mezi navýšením vlastní (exkluzivní neboli přímé) fitness, ke kterému dochází prostřednictvím hledání dalších příležitostí reprodukce, nebo mezi pomocí k navýšení fitness svých potomků. Rodičovská péče výrazně zvyšuje pravděpodobnost mláďat k jejich reprodukci, což má pozitivní výsledný dopad na růst inkluzivní zdatnosti rodiče.

Na teorii inkluzivní fitness je postavena babičkovská hypotéza, podle níž ženy v postreprodukčním období pomáhají vychovat svá vnoučata (Hawkes, O'Connell, Jones, Alvarez, & Charnov, 1998). Tato hypotéza je jedním z několika vysvětlení pro výskyt menopauzy u žen, kdy ženy skrze pomoc svým vnoučatům navyšují vlastní inkluzivní fitness. Vzhledem k délce závislosti dětí na rodičích a rizikovosti porodu ve starším věku, je pro ženy, na rozdíl od jiných druhů, výhodnější investovat do potomků svých příbuzných než do svých vlastních potomků. Důležitost péče ze strany babiček ukázala např. studie prováděná na vesnické populaci v Etiopii (Gibson & Mace, 2005), kdy byla mortalita dětí bez babiček vyšší než mortalita dětí s fungujícími babičkami. K podobným výsledkům došly i jiné studie (pro přehled Sear & Mace, 2008).

2.2 Důvody pro rozpoznávání příbuzných

Aby se zamezilo zbytečnému vynaložení investic do nepříbuzných jedinců, je nezbytné, aby byl jedinec schopen své příbuzné rozpoznat. Z teorie příbuzenského výběru a inkluzivní fitness jsou patrné důvody, kvůli kterým by mělo k rozpoznávání mezi příbuznými docházet. Jedná se především o vzájemnou kooperaci a altruismus nebo snahu vyhnout se příbuzenskému křížení.

2.2.1 Kooperace a altruismus

Kooperací rozumíme chování, při kterém jedinci spolupracují. V takovém případě buď oba účastníci získávají (mutualismus), nebo jeden z nich může ztratit, zatímco druhý jedinec získá (altruismus) (Sachs, Mueller, Wilcox, & Bull, 2004; West, Griffin, & Gardner, 2007). Ziskem pro jedince je v takovém případě navýšení jeho reprodukční zdatnosti.

Za altruismus jsou považovány veškeré projevy chování, kterými jedinec pomáhá navýšit reprodukční zdatnost (fitness) druhého jedince, přičemž jimi snižuje fitness vlastní

(exkluzivní i inkluzivní) (Trivers, 1971). Jedinec tak musí vynaložit náklady, které však nesmí převýšit míru zisku z dlouhodobého hlediska. Dlouhodobým ziskem pro dárce může být v případě pomoci genetickému příbuznému navýšení vlastní inkluzivní fitness, v případě pomoci nepříbuznému jedinci potenciální možnost pomoci v budoucnu. Chování, kdy jedinec očekává pomoc za oplátku, se nazývá reciproční altruismus. Taková forma altruismu je pojmenována chybně jako reciproční, neboť se v podstatě jedná o mutualistický vztah, ve kterém oba jedinci získávají – jeden z krátkodobého hlediska, druhý z dlouhodobého (Hamilton, 1996). Proto se pro ni využívá také pojem reciprocita (Alexander & Richard, 1974).

Za jakých podmínek je pomoc vlastnímu geneticky příbuznému jedinci pro dárce výhodná, určuje Hamiltonovo pravidlo:

$$r \cdot B > C^2$$

Hamilton svým pravidlem vysvětlil vyšší pravděpodobnost výskytu altruistického chování mezi geneticky příbuznými jedinci než mezi jedinci nepříbuznými. Mezi příbuznými je současně častější výskyt kooperace (Gardner & West, 2007). Příbuzní často tvoří skupiny složené z „*cooperative-breeders*“³, neboli skupin s kooperativní péčí o mláďata. Ve společnosti *cooperative-breeders* je vzájemná spolupráce přínosem pro celou skupinu, neboť jedinci, kteří jsou její součástí, mají lepší schopnosti sběru potravy a obrany, čímž je dána mláďatům vyšší šance na přežití (Kokko, Johnstone, & Clutton-Brock, 2001).

2.2.2 Vyhnutí se inbreedingu

Inbreeding je křížení geneticky příbuzných jedinců, které může mít negativní dopad na životaschopnost jedince. U potomků dvou geneticky příbuzných jedinců existuje vyšší pravděpodobnost, že budou homozygotní, což zvyšuje riziko hromadění letálních alel a s ním spojený výskyt dědičných chorob a nižší životaschopnost (Lyons et al., 2009). Zároveň se prokázal negativní vliv inbreedingu na plodnost u mužů (Álvarez, Ceballos, & Berra, 2015). Oproti tomu zkrížením dvou nepříbuzných jedinců s větší pravděpodobností vznikne heterozygot, který má alely rozdílné. Heterozygoti jsou obvykle odolnější např. v případě poškození jedné alely, a mají vyšší životaschopnost oproti homozygotům (Charlesworth & Willis, 2009). Vzhledem k tomu, že příbuzenské křížení může značně

² r – koeficient příbuznosti, B – zisk pro příjemce, C – náklady pro dárce při altruistickém chování

³ Za *cooperative-breeders* jsou označováni jedinci, kteří vzájemně spolupracují při výchově mláďat -sběru potravy nebo jejich obraně.

snižovat reprodukční úspěch jedince, je možné, že se v jeho důsledku vyvinuly psychologické mechanismy, které by mu zabraňovaly. Jedním z takových mechanismů by mohl být negativní sexuální imprinting.

2.2.2.1 Negativní sexuální imprinting

Negativní sexuální imprinting, též nazývaný Westermarckův efekt, spočívá v tendenci vytvářet si sexuální averzi vůči blízkým osobám (nejčastěji rodiče či sourozenci), se kterými jedinec vyrůstal během raného dětství (Westermarck, 1891).

Negativní imprinting byl zjištěn např. v izraelských kibucích, ve kterých spolu vyrůstají a jsou vychovávány děti od útlého dětství až do dospělosti. Tito jedinci mají následně v dospělosti tendenci vyhledávat partnera mimo vlastní kibuc (Shepher, 1971). Podobně je tomu i při plánovaných sňatcích na Tchaj-wanu, kde je zvykem, aby byla dívka v útlém věku poslána do rodiny budoucího manžela, ve které ji manželovi rodiče vychovají společně s jejím budoucím mužem. Takto sezdané páry jsou méně plodné a spokojené v porovnání s páry, které se seznámily v dospělosti. Zároveň se u takových párů vyskytuje vyšší míra rozvodovosti (Wolf & Huang, 1980).

Z výše uvedeného vyplývá, že schopnost rozpoznání příbuzných může mít zásadní dopad na některé sociální interakce. Schopnost rozpoznat příbuzné by mohla být důležitá zejména během reprodukce, kdy slouží k výběru geneticky vhodného partnera. Zároveň je potřebná k nreciproční kooperaci, a to zejména při pomoci s péčí o potomky příbuzných, která vede k navýšení inkluzivní fitness jedince.

3 Definice rozpoznávání příbuzných

Existuje několik různých způsobů nahlížení na koncept „rozpoznávání příbuzných“, což studium dané problematiky významně komplikuje. Na rozpoznávání lze nahlížet z pohledu proximálního – jak k rozpoznávání dochází (mechanismy rozpoznávání), a z pohledu ultimálního – proč k rozpoznávání dochází (Holmes & Sherman, 1983).

3.1 Diskriminace, upřednostňování, rozpoznávání a detekce příbuzných

Někteří autoři (např. Holmes & Sherman, 1983) definují rozpoznávání příbuzných jako schopnost určit příbuzného a následně se k němu chovat odlišně než k nepříbuznému

jedinci. Odlišným chováním dokazují schopnost rozpoznat příbuzné. Problémem této definice je, že v sobě zahrnuje dva rozdílné procesy – percepční/kognitivní mechanismus a chování (Byers & Bekoff, 2010). Důležité je, že rozpoznávání příbuzných nemusí nutně souviset s rozdílným chováním vůči příbuzným a absence takového chování neznamená absenci rozpoznávacích schopností (Barnard, 1991; Hepper, 1991; Waldman, Frumhoff, & Sherman, 1988). Pro chování spojené s rozpoznáváním příbuzných jsou navíc autory používány rozdílné pojmy – diskriminace příbuzných a upřednostňování příbuzných, které jsou často s termínem rozpoznávání příbuzných zaměňovány a různě kombinovány. Přehled používaných termínů a jejich definování jednotlivými autory udává tabulka 1.

Definice pojmu „rozpoznávání příbuzných“ lze rozlišit na základě různého chápání pojmů z širšího a užšího úhlu pohledu.

V širším úhlu pohledu by se rozpoznávání příbuzných dalo chápat jako „*schopnost identifikovat, rozlišit nebo klasifikovat příbuzné od nepříbuzných, bez zahrnutí [kognitivního] mechanismu nebo evoluční funkce*“ (Penn & Frommen, 2010; str. 4), což ale zároveň popisuje zavedený pojem „upřednostňování příbuzných“. Bez kognitivního mechanismu dochází k rozpoznávání příbuzných u rostlin, kde již byla tato schopnost pozorována při preferenci směru růstu kořenů (Biedrzycki, Jilany, Dudley, & Bais, 2010).

Z úzkého úhlu pohledu je rozpoznávání příbuzných definováno jako interní kognitivní mechanismus (Byers & Bekoff, 1986; Hepper, 1991; Waldman, 1987). Například Grafen (1990) a Halpin (1991) tento mechanismus chápou jako schopnost detekovat genetickou podobnost. Penn a Frommen (2010) podotýkají, že snaha o zúžení na čistě kognitivní nebo neurální mechanismus zamítá možnost existence schopnosti rozpoznat příbuzné u bakterií, améb, rostlin a jiných druhů bez nervové soustavy.

	Definice		Autoři
Diskriminace příbuzných („ <i>kin discrimination</i> “)	Schopnost rozlišit příbuzné a následně se k nim chovat odlišně.		(Holmes & Sherman, 1983; Penn & Frommen, 2010)
	Upřednostňování příbuzných díky procesu rozpoznávání.		(Barnard, Hurst, & Aldous, 1991; Byers & Bekoff, 1986; Waldman, 1987)
	Schopnost rozlišit konkrétní příbuzné		(Halpin, 1986)
	Odlišné chování vůči příbuzným jedincům, ale bez řešení otázky možného kognitivního procesu.		(Tang-Martinez, 2001)
Rozpoznávání příbuzných („ <i>kin recognition</i> “)	Široký úhel pohledu	Schopnost rozpoznat příbuzné díky procesu rozpoznávání příbuzných a následně se k nim chovat odlišně.	(Hepper, 1991)
		Vzájemné rozdílné chování mezi příbuznými jedinci.	(Holmes & Sherman, 1983)
	Úzký úhel pohledu	Skrytý neurální mechanismus sloužící k určení příbuzných.	(Barnard et al., 1991; Byers & Bekoff, 1986; Peter G. Hepper, 1991; Tang-Martinez, 2001; Waldman, 1987)
		Schopnost rozlišit příbuzné od nepříbuzných, zahrnující familiaritu, ale nezahrnující kontextuální podněty.	(Halpin, 1991; Tang-Martinez, 2001)
Upřednostňování příbuzných („ <i>kin bias</i> “)	Tendence příbuzných chovat se k sobě odlišně bez řešení otázky, jaký mechanismus vede k takovému upřednostňování. Může, ale nemusí být výsledkem rozpoznávání příbuzných.		(Barnard et al., 1991; Byers & Bekoff, 1986; Tang-Martinez, 2001; Waldman, 1987)
Detekce příbuzných („ <i>kin detection</i> “)	Označení jedince za příbuzného.		(Bressan & Kramer, 2015; Lieberman & Billingsley, 2016; Lieberman, Tooby, & Cosmides, 2007)

Tabulka 1: Přehled definic pojmů diskriminace, rozpoznávání, upřednostňování a detekce příbuzných užívaných různými autory

V novějších studiích týkajících se především rozpoznávání příbuzných u lidí se autoři často snaží vyhnout stávající problematice v pojmosloví zavedením nového pojmu detekce příbuzných. Tím autoři rezignují na rozlišování mezi jednotlivými kognitivními mechanismy, které se v této oblasti mohou uplatňovat. Detekce příbuzných v sobě zahrnuje pojem diskriminace i rozpoznávání příbuzných. Vzhledem k možným rozdílným kognitivním mechanismům může být rozdělení na diskriminaci a rozpoznávání příbuzných u člověka důležité. Proto by mohlo být vhodné vycházet u člověka z definic kognitivní psychologie. Pojem diskriminace⁴ příbuzných lze následně definovat jako schopnost rozpoznat příbuzné od nepříbuzných jedinců (označení neznámého jedince jako příbuzného nebo nepříbuzného). Oproti tomu pomocí rozpoznávání příbuzných dochází k zařazení příbuzného do určité kategorie příbuzných (např. kategorie sourozenec, matka, otec) (Wilson & Keil, 1999). Diskriminace příbuzných by mohla být založena na kognitivním mechanismu speciálně vytvořeném k určení příbuzných, oproti rozpoznávání příbuzných, které může spočívat ve stejném procesu jako identifikace jedinců.

4 Mechanismy rozpoznávání příbuzných

U obratlovců existují čtyři diskutované mechanismy rozpoznávání a diskriminace příbuzných. Konkrétně se jedná o mechanismus rozpoznávání alel, fenotypovou podobnost, mechanismus založený na prostorové lokalizaci a asociativní učení.

Mechanismy porovnávání fenotypové podobnosti a rozpoznávání alel jsou uznávány autory, kteří definují rozpoznávání příbuzných v užším smyslu. Oproti tomu autoři operující s pojmem rozpoznávání příbuzných v širším slova smyslu uznávají všechny zmíněné mechanismy (Penn & Frommen, 2010) (viz kap. 3).

Další možnost chápání a řazení mechanismů je na základě podnětů, díky kterým k rozpoznávání dochází. V podstatě kopíruje řazení podle užší a širší definice rozpoznávání příbuzných. Těmito podněty jsou buď podněty fenotypové (přímé, založené na fenotypu), na jejichž základě dochází k rozpoznávání příbuzných prostřednictvím porovnávání fenotypové podobnosti nebo asociativního učení. Nebo se mohou rozpoznávání účastnit podněty kontextuální (nepřímé podněty, nezaložené na fenotypu), na jejichž základě může docházet k rozpoznávání především prostřednictvím mechanismu

⁴ Pojem diskriminace (Meaning of "discrimination", 2016) může být užíván pro rozlišení mezi určitými třídami, v našem případě toho lze využít pro rozlišení mezi příbuzným/nepříbuzným jedincem.

prostorové lokalizace, ale také asociativního učení. Rozpoznávání na základě fenotypových podnětů je označováno jako rozpoznávání přímé, rozpoznávání na základě kontextuálních podnětů jako rozpoznávání nepřímé (Barnard, 1990; Waldman et al., 1988).

Fenotypové podněty se dále klasifikují podle předchozí zkušenosti (familiarity) s fenotypem (Porter, 1988). Tato familiarita může být buď přímá (předchozí zkušenost s daným fenotypem) nebo nepřímá (bez předchozí zkušenosti s daným fenotypem) (Porter, 1988). S přímou familiaritou fenotypových podnětů operuje asociativní učení, zatímco s nepřímou familiaritou pak mechanismus fenotypové podobnosti a rozpoznávání alel (Waldman, Frumhoff, & Sherman, 1988). Z důvodů nepřímé familiarity fenotypových podnětů (chemických, vizuálních, akustických či behaviorálních) jsou mechanismy porovnávání fenotypu a rozpoznávání alel zastávány autory, kteří používají definici pro rozpoznávání příbuzných v užším smyslu (Barnard et al., 1991; Tang-Martinez, 2001).

4.1 Rozpoznávání alel

Záhy po zveřejnění první studie týkající se teorie inkluzivní fitness (1964a) vydal Hamilton druhou studii, která se zabývala možnými způsoby diskriminace příbuzných (1964b). Každý jedinec je nositelem genů, které kódují fenotypovou značku („*trait*“)⁵ definující danou genetickou rodinu. Tato značka je šířena mezi příslušníky dané rodiny a umožňuje vzájemnou diskriminaci a rozpoznání rodinných příslušníků. Richard Dawkins (1976) později rozvinul teorii rozpoznávání alel a pojmenoval ji jako *efekt zelenovouse*. Jako značku pro příbuznost ve svém příkladu stanovil zelený vous, který se tak stává možností genu „rozpoznat sebe sama“ v jiném jedinci. Zároveň je vodítkem ke směřování altruistického chování k nositeli daného genu. Dawkins však uvádí, že efekt zelenovouse nepovažuje za mechanismus k rozpoznávání příbuzných, ale že rozpoznávání příbuzných a efekt zelenovouse jsou způsoby k favorizování kopií daného genu (Dawkins, 1982). Důležité je, že genům samozřejmě není možno přisuzovat jakékoliv kognitivní procesy a celá teorie je myšlena metaforicky.

Studie přítomnosti alel určených k rozpoznávání příbuzných vyžadují z důvodů zamezení vlivu učení na rozpoznávací schopnosti testování na vzájemně neznámých jedincích. Je ale velice složité empiricky dokazatelná, neboť lze jen obtížně oddělit vliv

⁵ Za fenotypovou značku je označován určitý projev (rys) fenotypu, který je kódován geny šířenými mezi geneticky příbuznými jedinci. Takový projev fenotypu by měl být pro všechny geneticky příbuzné jedince společný.

učení během prenatalního období v děloze (Holmes & Sherman, 1982) (viz kap. 5). Dostatečný empirický doklad existence mechanismu rozpoznávání alel chybí (Komdeur & Hatchwell, 1999), než aby tato teorie přešla v obecně uznávaný fakt.

Studie prováděná na leguáncích pestrých *Uta stansburiana* jako jedna z mála studií efekt zelenovouse podpořila (Sinervo et al., 2006). Existuje šest barevných variant tohoto druhu, přičemž každá využívá jinou strategii kooperace. Zjistilo se, že spolu nejvíce kooperují modří nepříbuzní jedinci, neboť nehledě na nepříbuznost si jsou geneticky podobní.

4.2 Fenotypová podobnost

Teorie fenotypové podobnosti vychází z předpokladu, že genotyp jedince se projevuje v jeho fenotypu, což znamená, že vzájemná fenotypová podobnost současně značí podobnost genetickou. Díky tomuto mechanismu je možné, aby byl neznámý příbuzný diskriminován nebo rozpoznán pouze na základě porovnání fenotypů bez přímé známosti (Alexander, 1979 podle Holmes & Sherman, 1982). Celý mechanismus spočívá v naučení se vlastního fenotypu (*efekt loketní jamky*⁶) nebo fenotypu blízkých příbuzných a následné porovnání vytvořené šablony s fenotypem neznámého jedince.

Efekt loketní jamky (Dawkins, 1982) je obvykle řazen pod mechanismus fenotypové podobnosti, ale někdy je dáván i do souvislosti s mechanismem rozpoznávání alel (Penn & Frommen, 2010). Základní rozdíl mezi efektem loketní jamky a efektem zelenovouse (rozpoznáváním alel) je, že efekt loketní jamky spočívá v diskriminaci jedinců na základě podobnosti, ale nevede specificky k diskriminaci jedinců nesoucí konkrétní gen (či skupinu genů), jako je tomu u efektu zelenovouse (Dawkins, 1982).

Mezi první doklady fungování mechanismu fenotypové podobnosti patří studie zabývající se chováním syslů Beldingových *Urocitellus beldingi* (Holmes & Sherman, 1982; Holmes, 1986). Každá samice může mít různý počet z poloviny vlastních či zcela vlastních sourozenců z předchozích vrhů, se kterými není v přímém kontaktu. Ukázalo se, že sysel dokáže diskriminovat ať už zcela vlastního, tak z poloviny vlastního sourozence a následně usměrnit své chování směrem vůči nim. Samice nechávají vlastní sestry pobývat ve svém teritoriu častěji než své poloviční sestry, ke kterým se zároveň chovají méně nepřátelsky než k zcela nepříbuzným sestrám. Nejspíše k diskriminaci využívají porovnávání fenotypů na základě vlastního fenotypu, ale také na základě fenotypu

⁶ Efekt loketní jamky spočívá v naučení a porovnávání vlastního fenotypu s fenotypem jiného jedince (Dawkins, 1982).

blízkých příbuzných (jedinců, se kterými vyrůstaly). Dokazuje to fakt, že se chovají méně agonisticky k nepříbuzným samicím, se kterými vyrůstaly, oproti těm, se kterými nevyrůstaly, ale zároveň vykazují méně nepřátelského chování ke genetickým sestřím, s jejichž fenotypem neměly předchozí zkušenost (Holmes, 1986).

Porovnávání na základě fenotypu blízkých příbuzných bylo prokázáno např. u pestřenců zlatových *Pelvicachromis taeniatus* pomocí křížového testu⁷. Jednotliví pestřenci byli vychováváni třemi různými způsoby ovlivňující rozpoznávací šablony – s geneticky příbuznými, v izolaci, nebo s pěstounskou rodinou jiného druhu pestřence červeného *Pelvicachromis pulcher*. Jedinci vychovaní geneticky příbuznými byli schopni diskriminovat neznámé příbuzné od neznámých nepříbuzných, jedinci vychovaní v izolaci nebo s pěstounskou rodinou této diskriminace nebyli schopni. Nicméně jedinci vychovaní pěstounskou rodinou preferovali neznámé jedince druhu pěstounské rodiny oproti druhu vlastnímu, což značí, že pestřenci používají fenotyp druhu, se kterým vyrůstali (příslušníků nevlastního druhu) jako šablonu (Hesse, Bakker, Baldauf, & Thünken, 2012).

Oproti tomu u křečků zlatých *Mesocricetus auratus*, se kterými byl proveden podobný test jako s pestřenci, se dává přednost teorii, že je fenotyp cizího jedince porovnáván se šablonou vytvořené na základě vlastního fenotypu, neboť nerozlišovali pěstounskou rodinu (nepříbuzné jedince) od vlastní rodiny (geneticky příbuzné jedince) (Heth, Todrank, & Johnston, 1998).

Mechanismus porovnávání fenotypů je hojně využíván také u primátů, kdy např. samice makaka rhesuse *Macaca mulatta* jsou schopny diskriminovat volání neznámé příbuzné sestry ze strany otce (Pfefferle, Ruiz-Lambides, & Widdig, 2013) i ze strany matky (Rendall, Rodman, & Emond, 1996). U šimpanzů *Pan troglodytes* bylo prokázáno vnímání podobnosti mezi neznámými příbuznými, neboť šimpanzi byli schopni správně označit černobílé fotografie dvou příbuzných neznámých jedinců. Šimpanzi však byli schopni správně určit příbuznost pouze mezi matkou a jejím synem, nikoliv mezi matkou a její dcerou. Pro šimpanze by mohla být podoba mezi matkou a synem zřetelnější zejména z důvodů vyhnutí se inbreedingu, kdy si samice volí takového partnera, který je co nejméně podobný vlastní matce samice (Parr & de Waal, 1999). Také lidé jsou schopni povšimnout si vzájemné podobnosti ve tváři u makaků rhesus *Macaca mulatta*. Lidé měli za úkol přiřadit k fotografii rodiče (vždy buď otec nebo matka) jejich potomka (dceru nebo syna).

⁷ Při křížovém testu dochází k odebrání mláděat/sněšky matce a výchově těchto mláděat nevlastní matkou.

Participanti byli ve většině případů schopni úspěšně určit příbuznost matek i otců, k jejich dcerám i k synům (Kazem & Widdig, 2013).

4.3 Prostorové lokalizace

Mechanismus prostorové lokalizace je založen na předpokladu, že jedinci, s nimiž jedinec sdílí prostor (hnízdo, domácnost), jsou jeho příbuznými (Holmes & Sherman, 1982). Nezávisí na učení se fenotypových štítků sdílených mezi rodinnými příslušníky.

Příklad aplikace tohoto mechanismu můžeme nalézt v rozmnožovací taktice pěvušek modrých *Prunella modularis*, které jsou polyandrické. Samička se páří s alfa i beta samcem, ale mlád'ata nejčastěji krmí především alfa samec, který ovšem nemusí být přímo otcem – vychází z předpokladu, že mládě v hnízdě může být jeho (Davies, Hatchwell, Robson, & Burke, 1992).

Mechanismus založený na prostorové lokalizaci by mohl být pozorován také u paviána čakma *Papio ursinus*. Samice tohoto druhu jsou polyandrické, páří se tedy s větším množstvím samců. Ve snaze zabránit infanticidě mlád'ata se samice snaží udržovat přátelství s jedním ze samců, který mládě chrání ve víře, že se jedná o jeho vlastní mládě (Huchard et al., 2010). Ukázalo se, že většinu mlád'at chrání zejména jejich skuteční genetičtí otcové. Rozpoznání genetického otce by mohlo spočívat v tom, že si samec pamatuje množství a načasování kopulací s danou samicí, a je proto ochotnější s takovou samicí přátelský vztah navázat (Huchard et al., 2010). Důsledkem toho je, že samice tráví s genetickým otcem před a po porodu více času, a z toho důvodu mají mládě a otec vyšší míru vzájemné asociace (Huchard et al., 2013). Otec může rozpoznat potomka na základě kontextuálních podnětů (Huchard et al., 2010), současně jej také rozpoznává zejména pomocí vzájemné asociace. Autoři článku se přímo nevyjadřují k možnému mechanismu, díky kterému k rozpoznávání dochází. Mohlo by jít o mechanismus prostorové lokalizace, ale ten je spíš způsobem (nebo prostředkem) pro navázání asociace, která v tomto případě bude pro vzájemné sociální interakce mezi potomkem a jeho rodiči klíčová. Z toho důvodu Waldman (1987) považuje mechanismus prostorové lokalizace pouze za variantu asociativního učení.

Na základě definice rozpoznávání příbuzných v úzkém smyslu je zařazení mechanismu prostorové lokalizace mezi mechanismy rozpoznávání příbuzných často zpochybňováno, neboť nekoreluje s přímými fenotypovými podněty, což může způsobit větší pravděpodobnost chyb. Vědci se domnívají, že je tento mechanismus využíván u těch

druhů, které nejsou schopny rozpoznat své příbuzné jiným způsobem, a neměl by být proto řazen mezi mechanismy rozpoznávání příbuzných (Barnard, 1991; Halpin, 1991; Tang-Martinez, 2001). I ve studii s pěvuškami autoři považují tento způsob identifikace mláďete za důkaz absence schopnosti rozpoznat příbuzné na základě genetických modalit.

4.4 Asociativní učení

Rozpoznávání a diskriminace příbuzných prostřednictvím asociativního učení se odehrává na základě předchozí zkušenosti (přímé známosti fenotypu) s daným jedincem a následného vybavení si této zkušenosti z paměti (Holmes & Sherman, 1982). Jedinec se při dalším setkání rozhoduje podle vzpomínek, zda druhého jedince zná nebo nezná z minulosti. Od mechanismu fenotypové podobnosti se zásadně liší, neboť se jedinec učí charakteristiky konkrétního jedince, a nikoliv vlastní nebo rodinné, a zároveň není možné poznat jedince, se kterým nemá žádnou zkušenost (Holmes & Sherman, 1982).

Tang-Martinez (2001) proti mechanismu asociativního učení namítá, že takové rozpoznávání je spíše rozpoznáváním jednotlivců nežli rozpoznáváním příbuzných. Tuto námitku zdůvodňuje tak, že při asociativním učení je učena individuální charakteristika jedince namísto charakteristiky příbuzenské. Zároveň je asociace jedince silně individuální. I tak ale přisuzuje mechanismu asociativního učení významnou roli a říká, že by mohl stát za způsobem rozpoznávání příbuzných. Dále argumentuje, že fenotypové párování a asociativní učení jsou nepřesně označovány jako rozdílné mechanismy, neboť oba zahrnují část z mechanismů asociativního učení i porovnávání fenotypové podobnosti. V případě obou mechanismů se totiž jedinec musí fenotypy nejdříve naučit a až následně je porovnává. Jediné, čím se tak mechanismy podle ní liší, je charakter jedinců, které rozpoznáváme. Porovnáváním fenotypové podobnosti rozpoznáváme jedince, se kterým nemáme předchozí asociaci (jedinec je nám neznámý), na druhé straně asociativním učení rozpoznáváme jedince, se kterým předchozí asociaci máme (jedince známe z minulosti). S touto námitkou přišel již Porter (1988), který pro tyto mechanismy doporučuje zavedení nových termínů, a to rozpoznávání na základě přímé a nepřímé známosti (viz kap. 4).

Nelze přesně určit, který konkrétní mechanismus za rozpoznáváním příbuzných stojí. Pravděpodobné však je, že se jednotlivé mechanismy nevylučují a mohou být vzájemně provázané a kombinované. Každý druh může používat jiný mechanismus nebo se jejich aplikace může měnit s vývojem a věkem jedince v rámci jednoho druhu (Mateo,

2004; Neff & Sherman, 2002). Tak je tomu např. u sýslů Beldingových *Urocitellus beldingi*, u kterých dochází v průběhu života k použití různých mechanismů rozpoznávání příbuzných (Holmes & Sherman, 1982; Holmes, 1984). Samice – matka tohoto druhu rozpoznává svá mláďata pomocí mechanismu založeném na prostorové lokalizaci (Holmes & Sherman, 1982). Po opuštění hnízda mláďaty využívá k jejich rozpoznání pach, který se naučila prostřednictvím asociativního učení v době společné kohabitace (Holmes, 1984). Dospělci navíc dokáží rozpoznat sourozence, kteří byli vychováváni náhradní matkou, což znamená, že využívají i mechanismu porovnávání fenotypů (Holmes, 1986).

Z pohledu fylogeneze je podle Heppera (1991) mechanismus rozpoznávání příbuzných speciálně vyvinutým kognitivním mechanismem k diskriminaci příbuzných, který vznikl působením příbuzenského výběru. Doklad o existenci specifického neurálního mechanismu podali Platak a Kemp (2009) svou studií na lidech, při které zkoumali míru aktivace jednotlivých mozkových center. Jako stimuly použili fotografie tváří participantů, jejich přítele nebo sourozence a neznámého jedince. Ukázalo se, že při rozpoznávání z rozdílných kategorií tváří se zapojují jiná centra v mozku (Platak & Kemp, 2009). Např. při srovnávání tváře příbuzných s neznámými tvářemi docházelo k aktivaci center spojených s rozpoznáváním vlastní tváře, zatímco když byly srovnávány tváře příbuzných s tvářemi přátel, docházelo k aktivaci center mozku v oblasti *posterior cingulate* a v *cuneus*.

Na druhé straně je mechanismus rozpoznávání příbuzných podle některých autorů (Barnard, Hurst, & Aldhous, 1991; Grafen, 1990) pouze rozšířeným kognitivním mechanismem identifikace jedinců. Skrze proces identifikace popisuje schopnost rozpoznat příbuzné Beecher (1982).

4.5 Předpoklad fungování mechanismů přímého rozpoznávání

Mechanismus porovnávání fenotypů a asociativní učení spojuje jednotný proces, který Beecher (1982) popisuje skrze proces identifikace jedince. Nazývá jej podpisový systém.

Podpis může být vytvořen prostřednictvím imitace (osvojení), při níž si jedinec osvojí podpis rodiče nebo jiného jedince; dále pak prostřednictvím náhodného vytvoření podpisu nebo vytvoření podpisu skrze multi-lokus mechanismus. Nejjednodušším příkladem multi-lokus mechanismu je podpis vytvořený z L nezávislých lokusů, z nichž každý má jen dvě alely. Potom každá kombinace generuje 2^L rozdílných fenotypů, které mohou následně sloužit jako podpisy. Multi-lokus mechanismus představuje odraz

mozaiky genů určující fenotyp jedince (Beecher, 1982). Beecher (1982) vysvětluje tyto mechanismy na příkladu břehule říční *Riparia riparia* s pěstounskými sourozenci a snůškami vychovávanými odděleně. Imitace by znamenala, že podpis pěstounských sourozenců břehule by byl stejný s jejich nevlastními sourozenci, se kterými vyrůstají, ovšem jiný než u vlastních sourozenců vychovávaných odděleně. Při náhodném vytvoření podpisu by existovala různá míra variací mezi všemi skupinami sourozenců, ovšem podle multi-lokus hypotézy by byly podpisy vlastních sourozenců podobné na rozdíl od podpisů nepříbuzných jedinců, a to bez ohledu na to, jestli spolu sourozenci vyrůstali nebo nikoliv (Beecher, 1982). Podpis představují vizuální, olfaktorické či akustické podněty nebo kombinace těchto podnětů zachytitelné příslušnými modalitami. Podpis je nejčastěji vnímán multimodálně (Beecher, 1982). Beecher uvádí, že podpisový systém obsahuje dvě hlavní komponenty. Za první komponentu je označována produkce štítku/podpisu jedince, který musí být zachytitelný druhou stranou. Další komponentou je následné dekódování podpisu druhým jedincem a vytvoření vzoru/šablony (Beecher, 1982; Holmes & Sherman, 1983). Tento vzor/šablona slouží k porovnávání se vzory získanými v minulosti. Později přidal Reeve (1989) ke stávajícím komponentám ještě třetí – výslednou reakci, kterou rozpoznání vyvolá (Reeve, 1989).

5 Rozpoznávání příbuzných pomocí jednotlivých modalit

Důležitou roli v diskriminaci a rozpoznávání příbuzných u člověka hrají jednotlivé modalitty, které umožňují vnímat podněty produkované druhým jedincem. Ať už je mechanismus rozpoznávání pro člověka jakýkoliv, bez zapojení modalit by k němu nikdy nedošlo.

5.1 Vizuální modalita

Geneticky příbuzní jedinci se liší od nepříbuzných jedinců vzájemnou podobou fenotypu. Důkaz zděděných rysů v obličeji potvrdila recentní studie prováděná na rodinách v Koreji, ve které byly přeměřovány obličejové parametry (Kim et al., 2013). Nejvýraznější hodnotu dědivosti vykazovala šíře mezi očima v orbitální oblasti tváře (Kim et al., 2013). Z toho důvodu je hlavní oblastí tváře, kterou se jedinec při určování příbuzenského vztahu řídí, především její horní polovina (Dal Martello & Maloney, 2006). Zejména oblast kolem očí podává více informací než jiné oblasti obličeje, nejspíše z toho důvodu, že v této oblasti dochází během vývoje k minimálním změnám (Dal Martello & Maloney, 2006).

Tytéž výsledky potvrdila i studie, ve které k sobě byly párovány fotografie tváří otců s jejich dospělými syny v podobném věku. V případě posuzování podobnosti tváří otce a jeho dospělého syna se ukázala být důležitá oblast kolem uší, hranice čela nebo celkový tvar obličeje (Alvergne, Perreau, Mazur, Mueller, & Raymond, 2014). Samotná oční oblast se jeví důležitou při identifikaci osob, ovšem při párování otce se synem nehraje velkou roli (Alvergne et al., 2014). Horní polovina tváře je při rozpoznávání upřednostňována zřejmě díky tomu, že ve spodní části tváře (oblast úst) dochází během vývoje ke znatelnějším změnám (Dal Martello & Maloney, 2006). Rozdíl mezi mechanismem diskriminace příbuzných a mechanismem identifikace tváří může být dokládán na tom, že hodnocení příbuznosti není ovlivnitelné inverzí fotografií⁸ (Dal Martello, DeBruine, & Maloney, 2015). Inverze fotografií má při identifikaci tváře výrazný vliv na odhad věku, pohlaví nebo vyjádření emocí ve tváři. Při určování příbuznosti dvou tváří však nemá inverze na posouzení vliv. Z toho důvodu se Dal Martello a kol. (2015) domnívají, že mechanismus diskriminace příbuzných nebude vedlejším produktem mechanismu identifikace tváří, ale specifickým mechanismem speciálně určeným pro diskriminaci příbuzných.

5.1.1 Rozpoznávání příbuzných v rámci primární rodiny

Základ výzkumu zapojení jednotlivých modalit rozpoznávání příbuzných u člověka spočívá ve zkoumání schopnosti rozpoznat příbuzné zejména mezi příslušníky nukleárních rodin⁹. Následující studie dokazují vnímání vzájemné vizuální podobnosti nejen u vlastních příbuzných, ale také mezi příbuznými z neznámých rodin.

5.1.1.1 Rodiče – děti

Porter a Cernoch (1984) provedli studii zkoumající rozpoznávací schopnosti matek krátce po porodu, kdy mají matky s dětmi omezenou zkušenost. Zjistili, že jsou matky schopny rozpoznat své dítě po 33 hodinách po porodu, a to jen na základě předložené fotografie. S dítětem před testem matky strávily průměrně 4,7h, proto při rozpoznávání nelze plně vyloučit vliv učení, a mohlo tak jít o použití mechanismu asociativního učení. Zajímavé však je, že i cizí lidé, kteří matku ani dítě neznali, dokázali správně přiřadit fotografii novorozence k fotografii jeho matky. Závěry tak podporují předpoklad fungování mechanismu fenotypové podobnosti (Porter & Cernoch, 1984).

⁸ Inverze fotografie spočívá v různém otáčení a obracení obrazu na fotografii.

⁹ Nukleární rodinu tvoří rodiče a jejich děti.

Vědecká skupina Kaminski a kol. (2012) testovala rozpoznávací schopnosti dětí přiřazováním tváří novorozenců k dospělým tvářím. Schopnost dětí správně přiřadit otce nebo matku k novorozenci se s rostoucím věkem dítěte zlepšovala, což se zřejmě odvíjí od zvyšování zkušeností s věkem. Děti navíc častěji přiřazovaly tváře cizích novorozenců k tvářím otců nežli matek, což zřejmě nesouvisí s přímou podobností novorozenců k jednomu z rodičů, ale tendencí znatelnou též u matek a příbuzenstva ze strany matek, sloužící k ujištění otce o jistotě otcovství (Alvergne, Faurie, & Raymond, 2007; McLain, Setters, Moulton, & Pratt, 2000). Nejistota otcovství by mohla v rámci evoluce favorizovat pro posuzování příbuznosti dětí (otcovství) otcem aplikaci mechanismus porovnávání fenotypů (Alvergne, Faurie, & Raymond, 2010). Podobnost tváře dítěte starého 1 rok byla hodnocena jako více podobná tváři otce také ve studii Christenfelda a Hilla (1995). Na druhou stranu při posuzování podobnosti neznámého batolete s jedním z rodičů uváděli dospělí účastníci vyšší míru podobnosti s matkou dítěte (French, Brédart, Huart, & Labiouse, 2000; McLain et al., 2000; Nesse, Silverman, & Bortz, 1990). I po řadě studií nejsou výsledky ohledně přisuzování podobnosti novorozenců směrem k jednomu z rodičů konzistentní, případně je přisuzována podobnost dítěte stejně často k oběma rodičům (Bressan & Grassi, 2004). Vliv na hodnocení může mít kromě ujištění o otcovství i pohlaví novorozence, kdy je podobnost dívek častěji přisuzována směrem k matce a podobnost chlapců směrem k otci (Kaminski, Méary, Mermillod, & Gentaz, 2010). Zřejmě však je, že jsou fotografie novorozenců s velkou úspěšností správně přiřazovány k fotografiím rodičů oproti fotografiím cizích tváří (Kaminski et al., 2010). Kromě párování fotografií novorozenců, dokázali účastníci párovat fotografie různě starých dětí k fotografiím jejich rodičů (Alvergne et al., 2007).

Podobnost určuje i naši míru investic vůči cizím lidem. Při hodnocení dětských tváří mužskými respondenty vyšlo najevo, že jsou muži ochotnější investovat do sobě-podobných dětí (Platek et al., 2004). To podporuje fakt, že podobnost dítěte směrem k otci pozitivně ovlivňuje emocionální vztah s otcem. Tento jev nebyl prokázán u vztahu mezi matkou a dítětem (Alvergne et al., 2010). Zároveň jsou muži ochotnější adoptovat sobě-podobné dítě, na rozdíl od žen, u kterých podobnost nehraje tak velkou roli (Volk & Quinsey, 2007).

5.1.1.2 Sourozenci

Stejně jako je tomu u jiných obratlovců, lidská fenotypová podobnost může být porovnávána prostřednictvím šablony založené na vlastním fenotypu nebo šablony

založené na fenotypu blízkých příbuzných. Možným důkazem pro vytváření šablony na základě vlastního fenotypu by mohl být experiment, ve kterém 70 monozygotních a dizygotních párů dvojčat hodnotilo, které jedince stejného pohlaví by preferovala v pro-sociálním kontextu. Tváře jedinců byly upravené tak, aby se podobaly hodnotiteli nebo jeho dvojčeti. Z toho důvodu, že jsou dvojčata nejčastěji vychovávána společně, mají častější asociaci s tváří svého dvojčete než se svojí vlastní. Přesto byla monozygotní i dizygotní dvojčata ochotna pomoci spíše člověku, který byl podobný jim, než člověku, který byl podobný jejich dvojčeti (Bressan & Zucchi, 2009). Šablonu založenou na principu rodinné podobnosti lze navíc spolehlivě aplikovat pouze na matku a členy rodiny ze strany matky, neboť otec by nemusel být vlastní a mohlo by dojít k chybě ve směřování investic. Na druhou stranu šablonu vytvořenou prostřednictvím vlastní podobnosti lze aplikovat při rozpoznání otce i příbuzných z otcovy strany nebo k rozeznání vlastních od nevlastních sourozenců (Bressan & Zucchi, 2009).

Podobnost ve tváři má vliv na vztah mezi sourozenci. Sourozenci, kteří si jsou vzájemně podobnější, udržují bližší vztah a mají vyšší tendenci kooperovat (Lewis, 2011).

Podobnost ve tváři může přímo sloužit i k určení sourozeneckého vztahu (genetické příbuznosti) při hodnocení fotografií dětských tváří neznámými (Maloney & Dal Martello, 2006). Respondenti byli schopni k sobě správně přiřadit fotografie sourozenců i při porovnávání tváří dospělých osob. Úspěšnost přiřazení však byla závislá na věku a pohlaví sourozenců, kdy k sobě byly úspěšněji přiřazovány dospělé tváře sourozenců přibližně stejného věku a stejného pohlaví (DeBruine et al., 2009).

5.1.1.3 Širší rodina

Schopnost diskriminovat příbuzné od nepříbuzných jedinců na základě vizuální podobnosti tváře není omezena pouze na vztah rodič – potomek a vztahy sourozenecké, ale lze ji aplikovat i v případě rozpoznávání širšího příbuzenstva. To dokázala studie, při které byly respondentům předloženy dvojice fotografií s tvářemi. Úkolem participantů bylo určit, zda jsou jedinci na předložených fotografiích příbuznými nebo nikoliv (ano × ne). Ukázalo se, že ačkoliv byli příbuzní na fotografiích různě staří, rozdílného pohlaví, z rozdílné generace a z jiného místa bydliště (např. prarodič – vnouče), respondenti byli schopni správně rozlišit příbuzné od nepříbuzných – např. při rozlišování mezi mužskými jedinci byla průměrná přesnost rozlišení až 76 % (Kaminski, Dridi, Graff, & Gentaz, 2009). Porovnávání příbuznosti neznámých jedinců je pravděpodobně prováděno pomocí mechanismu porovnávání fenotypů (Kaminski et al., 2009).

5.1.2 Vliv podobnosti ve tváři na výběr partnera

Podobnost tváře hraje důležitou roli i při hodnocení atraktivity druhé osoby, čímž se ve svých výzkumech zabývá Lisa DeBruine (2004). Ukázalo se, že člověk hodnotí tvář podobnou vlastní tváři u stejného pohlaví jako atraktivnější než sobě-podobnou tvář opačného pohlaví. Vyšší hodnocení atraktivity u stejného pohlaví lze vysvětlit jako schopnost vnímat fenotypové znaky spojené s příbuzenstvím ve tváři druhých osob. Naopak nižší hodnocení atraktivity u opačného pohlaví lze vysvětlit jako snahu vyhnout se inbreedingu. Sobě-podobní jedinci opačného pohlaví jsou ovšem hodnoceni jako důvěryhodnější (DeBruine, 2005). Ke stejným závěrům došly i studie, při kterých byli vzájemně nepodobní lidé hodnoceni jako méně atraktivní a méně důvěryhodní, zato sobě-podobní lidé byli hodnoceni jako důvěryhodnější (DeBruine, 2002; Krupp, DeBruine, Jones, & Lalumiere, 2012).

Zvláštní situace nastává u žen, u kterých se hledisko hodnocení atraktivity mění s průběhem menstruačního cyklu (DeBruine, Jones, & Perrett, 2005). Tato změna nastává v období luteální fáze, kdy jsou považovány za atraktivní sobě-podobné tváře. Během ovulace jsou však hodnoceny jako atraktivnější sobě-nepodobné tváře (DeBruine et al., 2005). Zajímavé však je, že se hodnocení atraktivity v obou fázích menstruačního cyklu týkají především hodnocení tváří žen, nikoliv mužů. Proto se v době okolo ovulace nebude jednat o snahu vyhnout se inbreedingu, ale nejspíše o vedlejší produkt působení hormonálního mechanismu. Ten způsobuje tendenci žen, sdružovat se během těhotenství s příbuznými, což by vysvětlovalo preferenci pro sobě-podobné tváře v období luteální fáze, kdy je produkován progesteron s estradiolem, které jsou zároveň hlavními hormony produkovány v průběhu těhotenství. Hodnocení mužské atraktivity ženami ovlivňuje mj. to, jestli má žena bratry. Ukázalo se, že ženy, které mají mladšího bratra, hodnotí sobě podobné tváře opačného pohlaví jako méně atraktivní (DeBruine et al., 2011).

5.2 *Olfaktorická modalita*

Stejně jako vizuální podobnost podléhá vůně člověka genetickému vlivu, což bylo empiricky potvrzeno studií, při které byli neznámí hodnotitelé schopni správně přiřadit vzorky tělesné vůně matky a jejího dítěte, ovšem tělesnou vůni manžela k manželce přiřadit nedokázali (Porter, Cernoch, & Balogh, 1985). Důkazem vlivu dědivosti na tělesnou vůni mohou být i identické tělesné vůně monozygotních dvojčat (Roberts et al., 2005). Aby se vyloučil vliv environmentálních faktorů na tělesnou vůni, byla provedena

studie na dvojčatech žijících odděleně (Roberts et al., 2005). V této studii měli účastníci za úkol porovnávat vzorky tělesné vůně. Vůně monozygotních dvojčat k sobě byly přiřazovány se stejnou pravděpodobností jako dva totožné vzorky od jednoho jedince. Oproti tomu vzorky tělesné vůně dvojvaječných dvojčat k sobě byly přiřazovány méně často než vzorky jednoho jedince. Schopnost rozlišit tělesnou vůni dvojčat na stejné stravě dokáží také psi (Pinc, Bartoš, Reslová, & Kotrba, 2011), ačkoliv v předchozí studii toho schopni nebyli (Hepper, 1988). Důvodem rozdílných výsledků může být odlišný stupeň výcviku použitých psů, kdy jen speciálně vycvičený policejní pes dokáže rozlišit tělesnou vůni monozygotních dvojčat (Pinc et al., 2011). Vnímat a rozlišit příbuznost pomocí lidských tělesných vůní dokáží také krysy (Ables, Kay, & Mateo, 2007).

5.2.1 Rozpoznávání příbuzných v rámci primární rodiny

Nejrozsáhleji řešeným tématem rozpoznávání příbuzných u člověka pomocí olfaktorické modality je schopnost rozpoznání novorozenců rodiči. Další studie se týkají rozpoznávání tělesné vůně sourozenců.

5.2.1.1 Rodiče - děti

Aby se zamezilo dlouhé době asociace s vůní dítěte a k odhalení potřebné délky asociace pro rozvinutí schopnosti rozpoznat příbuzné, zkoumá se schopnost matek rozpoznat své dítě na základě tělesné vůně především u žen krátce po porodu. Většina z testovaných žen dokázala poznat tělesnou vůni svého dítěte po 10 minutách společně stráveného času, přičemž zopakování experimentu po hodině ukázalo stejné výsledky pro všechny testované ženy (Kaitz, Good, Rokem, & Eidelman, 1987). Také další studie s různě dlouhou dobou asociace matky s dítětem došly ke stejnému závěru (Fleming, Corter, Surbey, Franks, & Steiner, 1995; Porter, Cernoch, & McLaughlin, 1983). Tento závěr může být výsledkem zejména mechanismu asociativního učení nebo mechanismu porovnávání fenotypů. Mimo rodičů dokáží rozlišit vzorky tělesné vůně příbuzného novorozence od neznámého novorozence také prarodiče a tety dítěte (Porter, Balogh, Cernoch, & Franchi, 1986). I neznámé ženy, které s dítětem strávily méně než $\frac{3}{4}$ hodiny, dokáží rozlišit vzorek jeho tělesné vůně na rozdíl od tělesné vůně zcela neznámého dítěte, což naznačuje vliv asociativního učení na rozpoznávací schopnost (Kaitz & Eidelman, 1992). Studie Fleminga a kol. (1995) testovala, zda jsou matky při porovnávání vzorků tělesné vůně novorozenců úspěšnější než jiní dospělí jedinci. Během studie byl použit vzorek tělesné vůně neznámého novorozence, vůně krému a vůně potu dospělého. Participantů byli vždy

nejdříve seznámeni s jednou z vůní a následně ji měli najít mezi zbylými vzorky. Ukázalo se, že úspěšnost matek při rozpoznání tělesné vůně novorozenců se nelišila od schopnosti rozpoznat jiné z vůní a zároveň se významně nelišila od úspěšnosti rozpoznávání u jiných jedinců (Fleming et al., 1995).

Další studie se zabývaly rozpoznáváním dětí staršího věku. V jedné studii matky úspěšně rozpoznávaly tělesnou vůni vlastních dětí ve věku od 36 do 95 měsíců od vůně stejně starých neznámých dětí (Porter & Moore, 1981). V případě, kdy měli rodiče více dětí, dokázali správně určit vzorek tělesné vůně patřící konkrétnímu dítěti (Porter & Moore, 1981). Vzhledem k tomu, že se jednalo o starší děti (mezi 36-95 měsícem) nasvědčují výsledky také o procesu asociativního učení. Oproti tomu v jiné studii dokázaly matky rozpoznat s vyšší úspěšností své vlastní děti na rozdíl od nevlastních (Weisfeld, Czilli, Phillips, Gall, & Lichtman, 2003).

Na druhou stranu také novorozenci dokáží krátce po porodu rozpoznat svou matku. Důležitou roli by při tom mohla hrát vůně amniotické tekutiny, kterou si plod zapamatoval během prenatálního období, a skrze kterou se projevuje i vůně matky (Hepper, 1987; Varendi, Porter, & Winberg, 1996). Novorozenci vystaveni vůni amniotické tekutiny plakali kratší dobu, než novorozenci vnímající vůni z oblasti matčina prsa (Varendi, Christensson, Porter, & Winberg, 1998). U kojených dětí se ovšem prokázala preference pro vůni z oblasti prsu před vůní amniotické tekutiny třetí až pátý den po porodu (Marlier, Schaal, & Soussignan, 1997; Varendi, Porter, & Winberg, 1997). Novorozenci zároveň preferovali neomytou bradavku před tou omytou (Varendi, Porter, & Winberg, 1994). Ani matka a otec se při rozpoznávání nemusí řídit pouze tělesnou vůní dítěte, ale i vůní amniotické tekutiny (Schaal & Marlier, 1998). Vůni amniotické tekutiny rodiče popisují jako velice podobnou tělesné vůni matky zejména v pozdním období těhotenství. Zároveň určují tělesnou vůni novorozence jako podobnou vůni amniotické tekutiny i tělesné vůni matky. Novorozenci kojení matkou dokáží rozpoznat také její axilární vůni, ovšem novorozenci krmení umělou výživou nikoliv (Cernoch & Porter, 1985). Důvodem je zřejmě vyšší míra kontaktu s vůní matky během doby kojení. Žádné z novorozeňat však nedokázalo rozpoznat axilární vůni svého otce. Čichová rozpoznávací schopnost příbuzných se u dětí s věkem zlepšuje, což lze usuzovat z toho, že při přiřazování tělesné vůně příbuzného mají vyšší míru chybovosti než dospělí (Ferdenzi, Schaal, & Roberts, 2010).

Dubas a kol. (2009) objevili pozitivní korelaci mezi vztahem rodiče k dítěti a schopnosti rozpoznat jeho vůni. Otcové vykazují vyšší zájem o děti, jejichž tělesnou vůni

dokáží identifikovat, a matky takové děti méně trestají. Méně trestají i děti, jejichž tělesnou vůni hodnotí jako příjemnější (Dubas et al., 2009).

5.2.1.2 Sourozenci

Stejně jako matky, dokázali sourozenci určit vůni vlastního sourozence s vyšší pravděpodobností než vůni polovičního nebo nevlastního sourozence (Weisfeld et al., 2003). V jiné studii dokázali dospělí bratři a sestry dokonce i po delší době bez kontaktu rozlišit vůni svého sourozence od neznámého jedince stejného věku a pohlaví (Porter et al., 1986).

Dalším příkladem zapojení asociativního učení je i studie Weisfelda a kolektivu (2003). V té byly rozpoznávány tělesné vůně blízkých přátel ze sedmi předložených vzorků tělesné vůně, zahrnující rodinné příslušníky, přítele a neznámého jedince. Vzorek tělesné vůně přítele byl rozpoznán s podobnou úspěšností jako vzorky tělesné vůně rodinných příslušníků. Přítel byl v této studii definován jako člověk, se kterým je jedinec v kontaktu alespoň třikrát do týdne, z čehož lze usuzovat, že rozpoznání jeho tělesné vůně je založeno na asociativním učení. Z toho důvodu by mohlo také rozpoznávání příbuzných spočívat zejména v míře asociace s daným jedincem, čili nemusí jít o proces rozpoznávání specifický pro příbuzné. Lidé jsou s velkou úspěšností schopni, z řady vzorků rozpoznat svou vlastní tělesnou vůni i tělesnou vůni dlouhodobého blízkého přítele (Olsson, Barnard, & Turri, 2006).

5.2.2 Vliv podobnosti vůně na výběr partnera

Tělesnou vůni mj. ovlivňují produkty genů hlavního histokompatibilního komplexu MHC¹⁰ (u člověka HLA), který tvoří základní složku imunitního systému. Jako takový může ovlivňovat výběr partnera prostřednictvím tělesného pachu u některých obratlovců (Radwan, Tkacz, & Kloch, 2008; Setchell & Huchard, 2010; Yamazaki, 1976), ale i u člověka (Claus Wedekind, Seebeck, Bettens, & Paepke, 1995). Molekuly MHC jsou detekovatelné v moči, potu a mírně i ve slinách člověka (Wobst et al., 1999).

Brown (1997) ve své teorii uvádí, že by si žena měla volit partnera k sobě imunitně kompatibilního, tedy MHC nepodobného, což vede ke zvýšení míry heterozygotnosti u potomků. Heterozygotní jedinci mají účinnější imunitní reakce oproti homozygotním

¹⁰Histokompatibilní komplex MHC je jedním z hlavních účastníků imunitního systému. Nachází se na povrchu cytoplazmatické membrány většiny buněk a pomocí produkce peptidů informuje buňky imunitního systému - T-lymfocyty o přítomnosti škodlivých látek. U člověka je nazýván HLA.

MHC jedincům a jsou odolnější vůči parazitům (Penn, Damjanovich, & Potts, 2002). Na druhé straně bylo dokázáno, že vysoce polymorfní MHC jedinci druhu ryby *Gasterosteus aculeatus* jsou méně odolní vůči parazitům a tedy, že outbreeding nemusí být vždy optimální (Milinski, 2003). Pro člověka by mělo být nejvýhodnější volit si partnera, který není ani příliš MHC podobný nebo MHC nepodobný vlastnímu typu MHC jedince, aby došlo k udržení optimální míry mezi inbreedingem a outbreedingem (Nowak, Tarczy-Hornocht, & Austynt, 1992). Zdá se, že je člověku příjemnější tělesná vůně lidí s odlišným typem MHC glykoproteinů (Wedekind & Füre, 1997). U žen užívajících hormonální antikoncepci se ukázala být preference obrácená, což znamená, že ženy preferovaly MHC sobě-podobné muže (Roberts, Gosling, Carter, & Petrie, 2008; Wedekind et al., 1995). Tato preference je důsledkem hormonů dodávaných skrze antikoncepci, které jsou podobné hormonům produkovaným v těhotenství. Těhotné ženy mají tendenci sdružovat se s příbuznými jedinci, proto by i ženy, které berou hormonální antikoncepci mohly preferovat MHC sobě podobné muže (Roberts et al., 2008). Také byla zjištěna preference pro MHC nepodobné muže u zadaných žen. Tato preference byla nevýrazná pro mimopárový sex, ale signifikantní zejména v kontextu vážného vztahu, kdy si žena volí partnera, se kterým by potenciálně chtěla založit rodinu (Roberts et al., 2008). To by potvrdilo, že si žena hledá sobě nepříliš imunitně podobného partnera ve snaze udržet rovnováhu mezi outbreedingem a inbreedingem. Inbreeding (potažmo homozygotnost MHC) může mít např. negativní vliv na reprodukci, jako je tomu v populaci amerických Hutertů (Ober, 1995). Způsobem zamezení inbreedingu může být u otců averze k tělesné vůni dcer. Podobně vnímají vůni svých sester také bratři (Weisfeld et al., 2003). Ukázalo se, že ženy preferují na základě tělesné vůně muže MHC pachově sobě rozdílné, ale oproti tomu preferují na základě vzhledu tváře muže MHC pachově sobě podobné (Roberts et al., 2005). Jedním z možných vysvětlení by mohlo být, že pomocí multimodální percepce dochází k udržení optimální míry mezi outbreedingem a inbreedingem, tak, aby si žena pomocí olfaktorické modality nevybírala muže sobě příliš MHC nepodobného a vizuálně zas muže příliš sobě podobného.

5.3 Akustická modalita

Rozpoznávání příbuzných pomocí sluchu je zajímavé zejména díky dobře pozorovatelnému vlivu asociace s hlasy příbuzných v prenatálním období. Studie se opět zaměřují zejména na výzkum rozpoznávání mezi dětmi a jejich rodiči.

5.3.1.1 Rodiče – děti

K rozpoznávání příbuzných mohou být použity i modality akustické, což potvrdila například studie, při které byly novorozencům starým 2-4 dny pouštěny nahrávky hlasu jejich matky, při jejichž poslechu se novorozenci zklidnili více než při poslechu hlasu cizí ženy (Hepper, Scott, & Shahidullah, 1993). Novorozenci staří méně jak 3 dny dokázali kromě rozpoznání hlasu matky na rozdíl od hlasu neznámé ženy, také vynaložit určité úsilí, aby hlas matky opět uslyšeli (DeCasper & Fifer, 1980). Pro zaznění hlasu matky museli sát dudlík. Tyto studie potvrdily preferenci novorozenců pro hlas matky. Hepper a kol. (1993) navíc používali hlasy matky ve dvou různých intonacích – normální a „mateřské“. Novorozenci reagovali klidněji na normální intonaci hlasu vlastní matky, což je zřejmě způsobeno zkušeností dítěte s hlasem matky z prenatálního období, kdy slýchali podobu matčina hlasu o nižší frekvenci (Spence & DeCasper, 1987). Prenatální zkušenost s hlasem matky je tedy důležitým faktorem raného vývoje. Tato studie ukázala, že preference nahrávky s hlasem matky není znatelná u plodu starého 36 týdnů, kdy plod reaguje pouze na matčin přímo produkovaný hlas, což je spojeno s vibracemi, které se přenáší tělem matky (Hepper, Scott, & Shahidullah, 1993). Reakce na samotnou nahrávku hlasu matky byla zaznamenána od 38. týdne věku plodu (Kisilevsky et al., 2003). Ve třetím trimestru (27-33 týden těhotenství) byly zaznamenány snížené pohyby rukou a hlavičky plodu při pohádce čtené matkou (Marx & Nagy, 2015). Během prenatálního období plod získává také zkušenosti s hlasem otce, na jehož nahrávku plod reaguje podobně jako na nahrávku hlasu matky, ovšem po narození více preferuje hlas matky (Lee & Kisilevsky, 2014). Preference pro hlas matky je způsobena stálou interakcí s matkou a současně je důležitá pro navázání mateřského pouta, kdy se novorozenec učí rozpoznávat tvář matky na základě předchozí zkušenosti s jejím hlasem, čímž se rozvíjí preference pro matku i v dalších směrech (Lee & Kisilevsky, 2014; Sai, 2005).

Dále se ukázalo, že plody ve 37. týdnu reagovaly změnou srdeční odezvy na nahrávku předem známé básně čtené cizí ženou (báseň byla plodu před testováním čtena po dobu 4 týdnů vlastní matkou), ovšem na neznámé básně plod nereagoval. To ukázalo schopnost vnímat celkový charakter záznamu nikoliv pouze fixaci na hlas matky (DeCasper, Lecanuet, Busnel, Granier-Deferre, & Maugeais, 1994).

Důležitá je také schopnost rodičů rozpoznat vlastní dítě na základě jeho pláče. Tuto schopnost vykazuje jak matka, tak i otec dítěte, ovšem záleží na délce společné interakce. Otcové, kteří tráví s dítětem více jak 4 hodiny za den, jsou v rozpoznávání jeho pláče

úspěšnější než otcové, kteří s dítětem tráví méně jak v průměru 4 hodiny za den (Gustafsson, Levréro, Reby, & Mathevon, 2013).

5.4 *Taktilní modalita*

K nejméně zkoumané modalitě, účastníci se rozpoznávání příbuzných u člověka patří modalita taktilní. Taktilní modalitou se se svým týmem zabývala izraelské vědkyně Marsha Kaitz.

5.4.1.1 *Rodiče – děti*

Po zjištění, že lze známé jedince od neznámých rozeznávat také prostřednictvím hmatu (Kaitz & Eidelman, 1992), soustředily se další studie na otázku, zda jsou matky schopné rozpoznat své novorozence mimo vizuální, olfaktorické a akustické smysly také na prostřednictvím taktilní modalit. V prvních studiích došlo ke správnému rozpoznání vlastního dítěte matkou na základě pohlazení jeho hlavičky (Kaitz, Lapidot, Bronner, & Eidelman, 1992). Další studie zkoumala, zda je možné učinit správné rozpoznání dítěte na základě pohlazení svrchní části jeho ruky a tváří. Ukázalo se, že pouze matky, které s dítětem před testováním strávily minimálně jednu hodinu, dokázaly na základě hmatu správně rozeznat vlastní dítě od nevlastního (Kaitz, Meirov, Landman, & Eidelman, 1993). Tyto výsledky ukázaly zásadní vliv asociace pro taktilní modalitu. Také otcové dokázali správně rozpoznat vlastní dítě od neznámého na základě pohlazení, ovšem úspěšnost se výrazně lišila při pohlazení ruky a tváře dítěte. Vyšší úspěšnost měli otcové při pohlazení ruky dítěte (Kaitz, Shiri, Danziger, Hershko, & Eidelman, 1994). Vysvětlením pro rozpoznání novorozenců otci pouze při pohlazení ruky může být takové, že se otcové dotýkají tváří dětí méně často než jejich rukou a proto mají s dotykem ruky vyšší míru asociace.

Z výše uvedených studií popsaných u jednotlivých modalit lze předpokládat, že člověk rozpoznává své příbuzné zejména díky předchozí asociaci s nimi. Dosvědčují to takřka všechny výše popsané studie, zejména studie využívající akustickou, ale také taktilní modalitu, ve kterých ke správnému rozpoznání došlo jen v případě předchozí asociace mezi jedinci. Asociativní učení má velký význam i při zapojení olfaktorické modalit, což dokazují studie s rozpoznáváním blízkých přátel při zapojení vizuální modalit např. při rozpoznání novorozenců. Zároveň však nelze vyloučit využití mechanismu porovnávání fenotypové podobnosti pro diskriminaci příbuzných, jak může

naznačovat schopnost párování vůní nebo fotografií příbuzných jedinců neznámými lidmi. O mechanismu porovnávání fenotypu můžeme říct, že je s jistotou používán při posuzování příbuzenských vztahů cizích lidí, ale nelze tento mechanismus zcela potvrdit při rozpoznávání již známých příbuzných. Porovnávání fenotypové podobnosti totiž vyžaduje zkoumání na jedincích, kteří se sebou navzájem nemají předchozí zkušenost, ovšem vlivu asociativního učení na rozpoznávací schopnosti u člověka jen těžko zamezit. Proto jsou dosavadní doklady mechanismu fenotypového párování odvozovány zejména prostřednictvím párovacích studií¹¹. Párování fenotypů by se mohlo uplatňovat při výběru partnera z důvodu snahy vyhnout se příbuzenskému křížení.

Zda se při rozpoznávání příbuzných jedná o zapojení mechanismu speciálně vytvořeného k rozpoznávání příbuzných, nejsme schopni určit. Pakliže by rozpoznávání příbuzných záviselo pouze na asociativním učení, od mechanismu identifikace jedince by se nelišilo, neboť je prostřednictvím asociace získávána charakteristika individua, nikoliv charakteristika rodinná nebo vlastní (viz 4. kap.) (Tang-Martinez, 2001). Oproti tomu při aplikaci mechanismu porovnávání fenotypů může být jedincem vnímána charakteristika blízkých příbuzných (případně vlastní), a jednalo by se tak o rozdílný mechanismus, než je mechanismus identifikace jedince. Rozpoznávání příbuzných u člověka je nejspíše, podobně jako je tomu u jiných primátů, založeno na kombinaci mechanismu asociativního učení a porovnávání fenotypové podobnosti, což nevylučuje možnost speciálně vytvořeného mechanismu nebo možného rozšíření mechanismu identifikace.

6 Role kulturních aspektů na rozpoznávání příbuzných

Příbuzenství u lidí nelze chápat pouze z biologické podstaty, neboť je silně ovlivněno kulturou (Allen, Hilary, Dunbar, & James, 2008). Kulturní součástí příbuzenství je síť utvářených sociálních vztahů, které jsou danou kulturou hodnoceny jako vztahy příbuzenské, aniž by nutně musely splňovat kritérium genetické příbuznosti (Skupnik, 2010). Lidé se tak od jiných živočichů liší především tím, že své příbuzné definují skrze kategorizaci sociálních vztahů (Beattie, 1964). Příbuznost se pak stává kulturním konstruktem a sociálně přidělenou rolí, která může biologický aspekt příbuzenství zcela ignorovat (Murphy, 2004; Skupnik, 2010). Žádná z kultur ovšem nenastavuje pravidla

¹¹ Studie, ve kterých participanti porovnávají a párují vzorky vůně nebo fotografie neznámých jedinců (např. určit kteří z jedinců na předložených fotografiích by mohli být sourozenci).

pro vnímání příbuzenství nahodile. Podobně jako západní kultura¹², vychází jiné kultury ze zkušenosti s reprodukcí, která se však od té západní mnohdy liší (Skupnik, 2010). Vzhledem k existenci velké škály různých příbuzenských vztahů, jejichž představení by obsáhlo samostatnou bakalářskou práci, zaměřím se na příbuzenský vztah mezi rodiči a dětmi.

V západní kultuře je maternita a paternita chápána pomocí reprodukce. Za otce a matku jsou označováni jedinci, kteří skrze reprodukci počnou dítě (Skupnik, 2010). Taková forma chápání příbuznosti se nazývá jako bilaterální. To znamená, že mezi příbuzné řadíme jak rodinu ze strany matky, tak rodinu ze strany otce a přikládáme jim rovnocenný význam (Richards, 1999), ačkoliv je zvykem např. dědit příjmení po otcovské linii. Ne všude ve světě je však definice paternity a maternity chápána stejně. Např. Trobriand'anská kultura v Melanésii nevnímá otcovství skrze reprodukci, neboť k oplodnění ženy dochází vstoupením ducha zemřelého předka (Malinowski, 1927/2007). Pohlavní styk nepovažují pro vstup ducha do ženy za podstatný, spíše jej berou jako pomocný nástroj, který duchovi umožní hladší cestu do ženy (Malinowski, 1966 podle Skupnik, 2010). Příbuznost je v takové kultuře chápána jako matrilineární, což znamená, že je odvozována pouze ze strany matky (Malinowski, 1927/2007). Manžel matky dítěte je sice za otce označován, ale tato role je pouze společenská – odvíjí se od vzájemného vztahu mezi otcem a dítětem. Povinností otce je o dítě pečovat, chránit a učit jej. Otce se zároveň netýkají dědická práva a mezi ním a dítětem neexistuje příbuzenský vztah (Malinowski, 1927/2007). Důležitou roli v Trobriand'anské kultuře má bratr matky. Vzhledem ke skutečnosti, že ani on není příbuzným pro děti vlastní manželky, jsou jeho jedinými příbuznými děti jeho sestry. O osudu dětí v takovém případě nerozhoduje matka ani jejich „společenský“ otec, ale právě strýc z matčiny strany. Je mu tím přidělena nejvýznamnější role v rodině (Malinowski, 1927/2007). Přestože otec není s dítětem pokrevně příbuzný, jejich vzájemný vztah se posuzuje na základě podobnosti mezi nimi. Ačkoliv je dítě příbuzné jen s matkou, podobu přejímá po otci. Děje se tak prostřednictvím opakovaných pohlavních styků, kterými vštěpuje vlastní podobu plodu, a následnou výchovou, kterou otec formuje dítě k obrazu svému (Malinowski, 1966 podle Skupnik, 2010). Manželství u Trobriand'anů je obvykle monogamní, proto není divu, že může být podoba mezi otcem a dítětem znatelná. Lze předpokládat, že v této

¹² Západoevropská kultura se prostřednictvím osídlování dostala z Evropy do USA, Kanady a Austrálie. Spojuje země zastávající podobné politické, etické, konvenční názory, sociální normy a náboženství.

kultuře může dojít k rozpoznání a přiřazení otce k dítěti cizím jedincem na základě fenotypu, což ovšem pro tamní obyvatele nepředstavuje správné rozpoznání příbuzného.

Biologickou součástí paternity postrádá i paternita připisovaná na základě rituálu (Skupnik, 2010). Tento druh paternity je patrný v kultuře jihoindických Todů, kde bývají manželství polyandrická. Roli mužů při početí na rozdíl od Melanéske kultury nepopírají. Žena udržuje pravidelný pohlavní styk se všemi ze svých mužů, ale otcem všech dětí (nehledě na skutečného biologického otce) je pouze ten, který se zúčastní rituálu, při kterém otcovskou roli přijme. Takový muž je otcem i pro děti, které se narodily až po jeho smrti, a u kterých je vyloučeno, že by mohl být jejich biologickým otcem. Muž je považován za otce do té doby, dokud se rituálu nezúčastní jiný z ženiných mužů (Rivers, 1906).

Další možností chápání paternity je skupinová paternita. Tento druh paternity je známý u kmene Aché v Paraguai. Žena má jednoho manžela, přesto udržuje sexuální vztah i s jinými muži. Tamní kultura věří, že pro růst plodu je zapotřebí pravidelného dodávání spermatu. Proto jsou považováni všichni muži, se kterými měla žena v průběhu těhotenství pohlavní styk, za otce dítěte, a podílejí se na jeho výchově, ačkoliv hlavní roli má manžel ženy (Hill & Hurtado 1996, podle Hewlett & MacFarlan, 2010).

Také některé patrilineární kultury (původ odvozují od otcovské linie) reprodukčně-biologický aspekt otcovství ignorují. Takovou kulturu představují pastevečtí Nuerové z oblasti jižního Súdánu (Hutchinson, 2012). Nuerové věří, že když muž zemře, aniž by po sobě zanechal potomka, jeho duch bude bloudit a nedočká se klidu. Patrilinearita umožní reprodukci zemřelého muže skrze vlastního živého příbuzného. Muž, který je ve jménu zemřelého oženěn a plodí potomky, není považován za otce. V případě jeho úmrtí je navíc brán jako bezdětný (Skupnik, 2010). Otcem se v kultuře Nuerů stává ten, v jehož jméno byl předán dar rodině nevěsty. Ženin podíl na příbuzenství k dítěti je v podstatě vykoupen během zásnub smluveným množstvím dobytka. Potomek Nuerů může mít tedy za otce ducha, ale je dokonce možné, aby měl za otce ženu (Hutchinson, 2012). V případě, kdy se žena ukáže být neplodnou, může si totiž i ona za smluvený počet kusů dobytka koupit manželku. Nuerové znají pravidla biologické reprodukce, proto ví, že ženy bez muže nemohou dítě počít. K početí mezi dvěma ženami dojde prosbou některého z mužů, kterému za takovou službu poskytnou dobytek. Předáním dobytka pro něj veškerý vztah s dítěti končí (Skupnik, 2010).

Ani maternita nemusí být vázána striktně na biologickou matku. V kultuře mayských Lakadonů dochází kvůli brzkým sňatkům (v dětském věku) k jejich častým

rozpadům. V takovém případě manželé darují své děti vlastním rodičům (tedy prarodičům dítěte) a odejdou žít s novým partnerem. Děti nadále nazývají babičku a dědu jako otce a matku a jejich biologické rodiče vnímají jako nepřibuzné jedince (Kováš a Podolinská, 2001 podle Skupnik, 2010).

V západní kultuře je matkou žena, která dítě porodí. V případě adopce se však stává matkou cizí žena, která podpisem přijme „rolí“ matky. S touto rolí zároveň přijímá všechna práva a povinnosti matky nastavené dle požadavků společnosti. Dítě ji má s rolí matky spojenou, a proto ji bude i jako matku rozpoznávat, přičemž vlastní biologickou matku bude vnímat jako cizí ženu¹³. Proto by mohl výzkum rozpoznávání příbuzných u lidí přistupovat k rozpoznávání spíše jako k rozpoznávání přidělených společenských rolí spojených s příbuzenstvím, a nikoliv jako je tomu u ostatních živočichů, striktně skrze genetickou příbuznost.

Patrilineární či matrilineární chápání příbuzenství většinou koresponduje s místem bydlištěm manželů, kdy páry z kmenů chápajících příbuzenství patrilineárně častěji bydlí s rodinou muže, tedy patrilokálně. Naopak tomu je u matrilineárního chápání příbuzenství, při kterém pár zůstává u rodiny ženy – matrilokální residence (Murphy, 2004).

Z výše psaného plyne, že na určování příbuzenských rolí má vliv zejména fyzická blízkost a s ní spojené prohloubení emocionálních vztahů, nikoliv nutně společně sdílené geny (Lowie, Steward, podle Murphy 2004). Proto Neyer a Lang (2003) navrhuji v případě člověka mimo rozpoznávacích podnětů kontextuálních a fenotypových brát v potaz také podněty s emociálním podtextem. Důležitým faktorem k vytvoření emocionální blízkosti je kohabitace jedinců zejména v době dětství. To ukázala např. studie, při které byly porovnávány interakce mezi z poloviny vlastními sourozenci. Sourozenci společní z otcovy strany vykazovali méně interakcí (vzájemné pomoci) než sourozenci z matčiny strany. Častější interakce sourozenců z matčiny strany mohou být způsobeny faktem, že po rozpadu manželství děti častěji zůstávají v péči matky nežli otce, a tak mezi sebou mají vyšší míru asociace než sourozenci se společným otcem (Pollet, 2007). Při ochotě pomoci nevlastnímu sourozenci se navíc rozhodujeme na základě emocionální blízkosti (Bressan, Generale, & Padova, 2009), z čehož můžeme usuzovat, že emocionální blízkost a kohabitace spolu souvisí. Lieberman a kol. (2003) svou studií ukázali, že délka kohabitace jedinců tvoří sexuální averzi. Tyto výsledky podporují Westermarckovu hypotézu (Westermarck, 1891), která se netýká pouze příbuzných jedinců,

¹³ Záleží na mnoha okolnostech – např. věku adoptovaného dítěte a délce společných interakcí s biologickou matkou.

ale i nepříbuzných jedinců, kteří spolu vyrůstají (Lieberman et al., 2003). Zároveň potvrzují délku soužití jakožto jeden z hlavních faktorů posouzení příbuznosti zejména mezi sourozenci. Lieberman a kol. (2003) uvádí, že kdyby mezi sourozenci fungoval mechanismus na základě fenotypových podnětů, už dávno by vytlačil délku kohabítace jako způsob posouzení příbuznosti. Prověřen byl i vliv informace o sourozeneckém vztahu. I přes takovou informaci byla sexuální averze utvářena na základě délky společně strávené doby (Lieberman et al., 2003). Lieberman a kol. (2007) předpokládají, že rozhodující pro rozpoznání příbuzných u člověka je kromě detekce fenotypu a délky doby kohabítace také mateřská perinatální asociace¹⁴. Recentní studie ukázala, že perinatální mateřská asociace hraje pro vytváření sexuální averze mezi sourozenci nejvýznamnější roli, přičemž vzájemná kohabítace je sekundárním podnětem pro vytvoření sexuální averze v případě, kdy perinatální mateřská asociace chybí (Lieberman & Billingsley, 2016).

Studie zabývající se jednotlivými modalitami (viz kap. 5) a studie výše uvedené potvrzují, že se člověk během rozpoznávání příbuzných řídí zejména pomocí asociativního učení v kombinaci s mechanismem porovnávání fenotypů. Asociativní učení může být použito na kohokoli bez ohledu na skutečnou genetickou příbuznost. Příbuznost se tím stává do jisté míry individuální¹⁵, neboť za příbuzného můžeme považovat kohokoliv, aniž by byl naším přímým genetickým příbuzným (Knight, 2008). Aniž by si toho byl jedinec vědom, pravidla pro utváření příbuzenských rolí nastavena kulturou nepřímo určují, s kým bude jedinec asociovat a koho následně bude za své příbuzné považovat. To znamená, že kultura má vliv na základní informaci sdělovanou rodiči o tom, kdo je, a kdo není naším příbuzným. Danou informací člověk nevědomky přijme roli, která mu byla stanovena, a s ní i chování s rolí spojené. Dalo by se říci, že člověk jedná podle „kulturou upraveného“ příbuzenského výběru, neboť příbuzné neupřednostňuje na základě rozpoznání přímého genetického příbuzenského vztahu, ale na základě dané přidělené příbuzenské role a emocionální blízkosti.

¹⁴ Zkušenost staršího sourozence s péčí o mladšího sourozence ze strany matky (např. kojení sourozence).

¹⁵ Např. po svatbě se náš okruh příbuzných změní (dva sourozenci mají příbuzné do svatby stejné, ale po svatbě se jejich okruh příbuzných liší).

7 Závěr

Hlavním cílem této práce bylo shrnout poznatky v oblasti rozpoznávání příbuzných u člověka. Z rešerše vyplývá, že nelze s jistotou určit, který mechanismus je člověkem k rozpoznávání příbuzných využíván, ovšem ze studií zabývajících se jednotlivými modalitami vychází, že je rozpoznávání prováděno zejména prostřednictvím mechanismu asociativního učení ve spojení s mechanismem porovnávání podobnosti fenotypů. Tyto studie také dokazují, že rozpoznávání příbuzných ovlivňuje chování člověka v rámci prosociálních interakcí např. skrze altruistické chování nebo rodičovské investice a má vliv při výběru partnera ve snaze vyhnout se inbreedingu. Člověk se při rozpoznávání rozhoduje mimo podnětů fenotypových a kontextuálních také pomocí podnětů emocionálních, které přímo souvisí s mírou asociace mezi jedinci. U člověka má na rozpoznávání příbuzných významný vliv kultura. Kultura činí rozpoznávání příbuzných u člověka specifickým, neboť určuje, kdo nám je jako příbuzný představen. Tím je člověku nepřímě předurčeno, s kým bude asociovat, a koho následně bude považovat za své příbuzné.

Budoucí práce by se měly zaměřit na vývoj mechanismů rozpoznávání příbuzných u člověka v průběhu ontogeneze, ovšem studium rozpoznávání příbuzných je u člověka obtížnější. Zahrnuje metody běžně užívané ke zkoumání mechanismů rozpoznávání, jako např. křížový test oddělující potomky od rodičů, které jsou pro výzkum u člověka eticky nepřijatelné. Dále je třeba ujasnit definiční rozhraní, rozvinout poznatky rozpoznávání příbuzných ohledně méně zkoumané akustické nebo taktilní modality, behaviorálních rysech sdílených mezi příbuznými, diskriminaci neznámých příbuzných (např. studie s adoptovanými dětmi) a určení míry, kterou diskriminace ovlivňuje naše sociální interakce. Většina autorů navíc opomíjí kulturní vliv jako jeden z aspektů rozpoznávání příbuzných, a proto by bylo vhodné zakomponovat do dalších výzkumů i tento aspekt. Možností pro zkoumání rozdílů mezi biologickým a kulturním aspektem příbuzenství by mohla být aplikace dosavadních studií, zkoumajících zapojení jednotlivých modalit, v odlišných kulturách. Zajímavý by zároveň mohl být průzkum současného chápání příbuzenství i v rámci západní kultury, neboť se vlivem možnosti umělého oplodnění, stoupající iniciativy za rovné postavení mužů a žen a vysoké rozvodovosti mění pohled na chápání rodičovských rolí. Rozpoznávání příbuzných u lidí je slibným tématem pro další zkoumání, neboť úzce souvisí s mnoha jinými směry lidského chování, například s výběrem partnera nebo altruistickým chováním.

Seznam použité literatury

- Ables, E. M., Kay, L. M., & Mateo, J. M. (2007). Rats Assess Degree of Relatedness from Human Odors. *Physiology & Behavior*, *90*(5), 726–732.
- Alexander, Richard, D. (1974). The Evolution of Social Behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *5*(171), 325–383.
- Allen, N. J., Hilarity, C., Dunbar, R., & James, W. (Ed.) (2008). *Early Human Kinship: From Sex to Social Reproduction*. Wiley-Blackwell.
- Álvarez, G., Ceballos, F. C., & Berra, T. M. (2015). Darwin Was Right: Inbreeding Depression on Male Fertility in the Darwin Family. *Biological Journal of the Linnean Society*, *114*(2), 474–483.
- Alvergne, A., Faurie, C., & Raymond, M. (2007). Differential Facial Resemblance of Young Children to Their Parents: Who Do Children Look Like More? *Evolution and Human Behavior*, *28*(2), 135–144.
- Alvergne, A., Faurie, C., & Raymond, M. (2010). Are Parents' Perceptions of Offspring Facial Resemblance Consistent with Actual Resemblance? Effects on Parental Investment. *Evolution and Human Behavior*, *31*(1), 7–15.
- Alvergne, A., Perreau, F., Mazur, A., Mueller, U., & Raymond, M. (2014). Identification of Visual Paternity Cues in Humans. *Biology Letters*, *10*(4), 20140063–20140063.
- Barnard, C. J. (1991). Kinship and Social Behaviour: The Trouble with Relatives. *Trends in Ecology & Evolution*, *6*(10), 310–312.
- Barnard, C. J. (1990). Kin Recognition: Problems, Prospects, and the Evolution of Discrimination Systems. In *Advances in the study of behavior* (Vol. 19, pp. 29–81).
- Barnard, C. J., Hurst, J. L., & Aldous, P. (1991). Of Mice And Kin: The Functional Significance of Kin Bias In Social Behaviour. *Biological Reviews*, *66*(4), 379–430.
- Beattie, J. (1964). *Other Cultures: Aims, Methods and Achievements in Social Anthropology*. Psychology Press.
- Beecher, M. D. (1982). Signature Systems and Kin Recognition. *American Zoologist*, *22*(3), 477–490.
- Biedrzycki, M. L., Jilany, T. A., Dudley, S. A., & Bais, H. P. (2010). Root Exudates Mediate Kin Recognition in Plants. *Communicative & Integrative Biology*, *3*(1), 28–35.
- Bressan, P., Generale, P., & Padova, U. (2009). Biologically Costly Altruism Depends on Emotional Closeness among Step but Not Half or Full Sibling. *Evolutionary Psychology*, *7*(1), 118–132.
- Bressan, P., & Grassi, M. (2004). Parental Resemblance in 1-year-olds and the Gaussian Curve. *Evolution and Human Behavior*, *25*(3), 133–141.
- Bressan, P., & Kramer, P. (2015). Human Kin Detection. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, *6*(3), 299–311.
- Bressan, P., & Zucchi, G. (2009). Human Kin Recognition is Self- rather than Family-referential. *Biology Letters*, *5*(3), 336–338.
- Brown, J. L. (1997). A Theory of Mate Choice Based on Heterozygosity. *Behavioral Ecology*, *8*(1), 60–65.
- Byers, J. A., & Bekoff, M. (1986). What Does “Kin Recognition” Mean? *Ethology*, *72*(4), 342–345.

- Cernoch, J. M., & Porter, R. H. (1985). Recognition of Maternal Axillary Odors by Infants. *Child Development*, 56(6), 1593–1598.
- Dal Martello, M. F., DeBruine, L. M., & Maloney, L. T. (2015). Allocentric Kin Recognition is not Affected by Facial Inversion. *Journal of Vision*, 15(13), 5.
- Dal Martello, M. F., & Maloney, L. T. (2006). Where are Kin Recognition Signals in the Human Face? *Journal of Vision*, 6(12), 1356–1366.
- Davies, N. B., Hatchwell, B. J., Robson, T., & Burke, T. (1992). Paternity and Parental Effort in Dunnocks *Prunella Modularis*: How Good are Male Chick-feeding Rules? *Animal Behaviour*, 43(5), 729–745.
- Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford University Press.
- Dawkins, R. (1982). *The extended phenotype: The gene as the unit of selection*. Oxford University Press.
- DeBruine, L., Jones, B., & Perrett, D. (2005). Women's Attractiveness Judgments of Self-Resembling Faces Change Across the Menstrual Cycle. *Hormones and Behavior*, 47(4), 379–383.
- DeBruine, L. M. (2002). Facial Resemblance Enhances Trust. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1498), 1307–1312.
- DeBruine, L. M. (2004). Facial Resemblance Increases the Attractiveness of same-sex Faces More Than Other-sex Faces. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1552), 2085–2090.
- DeBruine, L. M. (2005). Trustworthy But Not Lust-worthy: Context-specific Effects of Facial Resemblance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1566), 919–922.
- DeBruine, L. M., Jones, B. C., Watkins, C. D., Roberts, S. C., Little, A. C., Smith, F. G., & Quist, M. C. (2011). Opposite-sex Siblings Decrease Attraction, But Not Prosocial Attributions, to Self-resembling Opposite-sex Faces. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(28), 11710–11714.
- DeBruine, L. M., Smith, F. G., Jones, B. C., Craig Roberts, S., Petrie, M., & Spector, T. D. (2009). Kin Recognition Signals in Adult Faces. *Vision Research*, 49(1), 38–43.
- DeCasper, A., & Fifer, W. (1980). Of Human Bonding: Newborns Prefer Their Mothers' Voices. *Science*, 208(4448), 1174–1176.
- DeCasper, A. J., Lecanuet, J., Busnel, M.-C., Granier-Deferre, C., & Maugeais, R. (1994). Fetal Reactions To Recurrent Maternal Speech. *Infant Behavior and Development*, 17(2), 159–164.
- Dubas, J. S., Heijkoop, M., & van Aken, M. A. G. (2009). A Preliminary Investigation of Parent–Progeny Olfactory Recognition and Parental Investment. *Human Nature*, 20(1), 80–92.
- Ferdenzi, C., Schaal, B., & Roberts, S. C. (2010). Family Scents: Developmental Changes in the Perception of Kin Body Odor? *Journal of Chemical Ecology*, 36(8), 847–854.
- Fleming, A., Corter, C., Surbey, M., Franks, P., & Steiner, M. (1995). Postpartum Factors Related to Mother's Recognition of Newborn Infant Odours. *Journal of Reproductive and Infant Psychology*, 13(3-4), 197–210.
- French, R. M., Brédart, S., Huart, J., & Labiouse, C. L. (2000). The Resemblance of One-year-old Infants to Their Fathers: Refuting Christenfeld & Hill (1995). In *Proceedings of the 22nd Annual Cognitive Science Society Conference, (2000)* (pp. 148–153).

- Gardner, A., & West, S. A. (2007). Social Evolution: The Decline and Fall of Genetic Kin Recognition. *Current Biology*, *17*(18), R810–R812.
- Gibson, M. A., & Mace, R. (2005). Helpful grandmothers in rural Ethiopia: A Study of The Effect of Kin on Child Survival and Growth. *Evolution and Human Behavior*, *26*(6), 469–482.
- Grafen, A. (1990). Do Animals Really Recognize Kin? *Animal Behaviour*, *39*(1), 42–54.
- Gustafsson, E., Levréro, F., Reby, D., & Mathevon, N. (2013). Fathers Are Just as Good as Mothers at Recognizing the Cries of Their Baby. *Nature Communications*, *4*, 1698.
- Halpin, Z. T. (1986). Individual Odors among Mammals: Origins and Functions. *Advances in the Study of Behavior*, *16*(C), 39–70.
- Halpin, Z. T. (1991). Kin Recognition Cues of Vertebrates. In P. G. Hepper (Ed.), *Kin recognition* (pp. 220–258). Cambridge: Cambridge University Press.
- Hamilton, W. D. (1964). The Genetical Evolution of Social Behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, *7*(1), 17–52.
- Hamilton, W. D. (1964). The Genetical Evolution of Social Behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, *7*(1), 17–52.
- Hamilton, W. D. (1996). Sorority Avenue: Altruism and Related Phenomena, mainly in Social Insects. In W. H. Freeman (Ed.), *Narrow Roads of Gene Land: The Collected Papers of W.D. Hamilton Vol.1* (pp. 255–315). Oxford: Oxford University Press.
- Hawkes, K., O’Connell, J. F., Jones, N. G. B., Alvarez, H., & Charnov, E. L. (1998). Grandmothering, Menopause, and the Evolution of Human Life Histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *95*(3), 1336–1339.
- Hepper, P. G. (1987). The Amniotic Fluid: an Important Priming Role in Kin Recognition. *Animal Behaviour*, *35*(5), 1343–1346.
- Hepper, P. G. (1988). The Discrimination of Human Odour by the Dog. *Perception*, *17*(4), 549–554.
- Hepper, P. G. (1991). Recognizing Kin: Ontogeny and Classification. In P. G. Hepper (Ed.), *Kin recognition* (pp. 259–288). Cambridge: Cambridge University Press.
- Hepper, P. G., Scott, D., & Shahidullah, S. (1993). Newborn and Fetal Response to Maternal Voice. *Journal of Reproductive and Infant Psychology*, *11*(3), 147–153.
- Hesse, S., Bakker, T. C. M., Baldauf, S. A., & Thünken, T. (2012). Kin Recognition by Phenotype Matching is Family- rather than Self-referential in Juvenile Cichlid Fish. *Animal Behaviour*, *84*(2), 451–457.
- Heth, G., Todrank, J., & Johnston, R. E. (1998). Kin Recognition in Golden Hamsters: Evidence for Phenotype Matching. *Animal Behaviour*, *56*(2), 409–417.
- Hewlett, B. S., & MacFarlan, S. J. (2010). Fathers’ Roles in Hunter-Gatherers and Other Small-Scale Cultures. In M. E. Lamb (Ed.), *The Role of the Father in Child Development* (5th ed., p. 672).
- Holmes, W. G. (1984). Sibling Recognition in Thirteen-lined Ground Squirrels: Effects of Genetic Relatedness, Rearing Association, and Olfaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *14*(3), 225–233.
- Holmes, W. G. (1986). Kin Recognition by Phenotype Matching in Female Belding’s Ground Squirrels. *Animal Behaviour*, *34*(Alexander 1979), 38–47.
- Holmes, W. G., & Sherman, P. W. (1982). The Ontogeny of Kin Recognition in Two Species of Ground Squirrels. *American Zoologist*, *22*(3), 491–517.

- Holmes, W. G., & Sherman, P. W. (1983). Kin Recognition in Animals: The prevalence of nepotism among animals raises basic questions about how and why they distinguish relatives from unrelated individuals. *American Scientist*, *71*(1), 46–55.
- Huchard, E., Alvergne, A., Féjan, D., Knapp, L. A., Cowlshaw, G., & Raymond, M. (2010). More than Friends? Behavioural and Genetic Aspects of Heterosexual Associations in Wild Chacma Baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*(5), 769–781.
- Huchard, E., Charpentier, M. J., Marshall, H., King, A. J., Knapp, L. A., & Cowlshaw, G. (2013). Paternal Effects on Access to Resources in a Promiscuous Primate Society. *Behavioral Ecology*, *24*(1), 229–236.
- Hutchinson, S. (2012). A Guide To The Nuer Of Jonglei State. In *Jonglei State–Strengthening Conflict Mitigation & Peace-Building–Nairobi Conference* (pp. 19–21).
- Charlesworth, D., & Willis, J. H. (2009). The Genetics of Inbreeding Depression. *Nature Reviews Genetics*, *10*(11), 783–796.
- Christenfeld, N. J. S., & Hill, E. a. (1995). Whose Baby are you? *Nature*, *378*(6558), 669–669.
- Kaitz, M., & Eidelman, A. I. (1992). Smell-recognition of Newborns by Women who are not Mothers. *Chemical Senses*, *17*(2), 225–229.
- Kaitz, M., Good, A., Rokem, A. M., & Eidelman, A. I. (1987). Mothers' Recognition of Their Newborns by Olfactory Cues. *Developmental Psychobiology*, *20*(6), 587–591.
- Kaitz, M., Lapidot, P., Bronner, R., & Eidelman, A. I. (1992). Parturient Women Can Recognize Their Infants by Touch. *Developmental Psychology*, *28*(1), 35–39.
- Kaitz, M., Meirov, H., Landman, I., & Eidelman, A. I. (1993). Infant Recognition. *Infant Behavior and Development*, *16*, 333–341.
- Kaitz, M., Shiri, S., Danziger, S., Hershko, Z., & Eidelman, A. I. (1994). Fathers Can also Recognize Their Newborns by Touch. *Infant Behavior and Development*, *17*(2), 205–207.
- Kaminski, G., Dridi, S., Graff, C., & Gentaz, E. (2009). Human Ability to Detect Kinship in Strangers' Faces: effects of the degree of relatedness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1670), 3193–3200.
- Kaminski, G., Gentaz, E., & Mazens, K. (2012). Development of Children's Ability to Detect Kinship through Facial Resemblance. *Animal Cognition*, *15*(3), 421–427.
- Kaminski, G., Méary, D., Mermillod, M., & Gentaz, E. (2010). Perceptual Factors Affecting the Ability to Assess Facial Resemblance between Parents and Newborns in Humans. *Perception*, *39*(6), 807–818.
- Kazem, A. J. N., & Widdig, A. (2013). Visual Phenotype Matching: Cues to Paternity Are Present in Rhesus Macaque Faces. *PLoS ONE*, *8*(2).
- Kim, H.-J., Im, S.-W., Jargal, G., Lee, S., Yi, J.-H., Park, J.-Y., ... Seo, J.-S. (2013). Heritabilities of Facial Measurements and Their Latent Factors in Korean Families. *Genomics & Informatics*, *11*(2), 83.
- Kisilevsky, B. S., Hains, S. M. J., Lee, K., Xie, X., Huang, H., Ye, H. H., ... Wang, Z. (2003). Effects of Experience on Fetal Voice Recognition. *Psychological Science*, *14*(3), 220–224.
- Knight, C. (2008). Early Human Kinship was Matrilineal. In *Early Human Kinship* (pp. 61–82). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
- Kokko, H., Johnstone, R. A., & Clutton-Brock, T. H. (2001). The Evolution of Cooperative Breeding through Group Augmentation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *268*(1463), 187–196.

- Komdeur, J., & Hatchwell, B. J. (1999). Kin recognition: Function and Mechanism in Avian Societies. *Trends in Ecology & Evolution*, *14*(6), 237–241.
- Krupp, D. B., DeBruine, L. M., Jones, B. C., & Lalumière, M. L. (2012). Kin Recognition: evidence that humans can perceive both positive and negative relatedness. *Journal of Evolutionary Biology*, *25*(8), 1472–1478.
- Lee, G. Y., & Kisilevsky, B. S. (2014). Fetuses Respond to Father's Voice but Prefer Mother's Voice after Birth. *Developmental Psychobiology*, *56*(1), 1–11.
- Lewis, D. M. G. (2011). The Sibling Uncertainty Hypothesis: Facial Resemblance as a Sibling Recognition Cue. *Personality and Individual Differences*, *51*(8), 969–974.
- Lieberman, D., & Billingsley, J. (2016). Current Issues in Sibling Detection. *Current Opinion in Psychology*, *7*, 57–60.
- Lieberman, D., Tooby, J., & Cosmides, L. (2003). Does Morality Have a Biological Basis? An Empirical Test of the Factors Governing Moral Sentiments Relating to Incest. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *270*(1517), 819–826.
- Lieberman, D., Tooby, J., & Cosmides, L. (2007). The Architecture of Human Kin Detection. *Nature*, *445*(7129), 727–731.
- Lyons, E. J., Amos, W., Berkley, J. A., Mwangi, I., Shafi, M., Williams, T. N., ... Hill, A. V. (2009). Homozygosity and Risk of Childhood Death Due to Invasive Bacterial Disease. *BMC Medical Genetics*, *10*(1), 55.
- Malinowski, B. (1927/2007). *Sex a represe v divošské společnosti (Sex and Repression in Savage Society)*. Sociologické nakladatelství (SLON). Praha.
- Maloney, L. T., & Dal Martello, M. F. (2006). Kin Recognition and the Perceived Facial Similarity of Children. *Journal of Vision*, *6*(10), 1047–1065.
- Marlier, L., Schaal, B., & Soussignan, R. (1997). Orientation Responses to Biological Odours in the Human Newborn. Initial Pattern and Postnatal Plasticity. *Comptes Rendus de l'Academie Des Sciences - Serie III*, *320*, 999–1005.
- Marx, V., & Nagy, E. (2015). Fetal Behavioural Responses to Maternal Voice and Touch. *PLOS ONE*, *10*(6), 1–15.
- Mateo, J. M. (2004). Recognition Systems and Biological Organization: The perception component of social recognition. *Annales Zoologici Fennici*, *41*(6), 729–745.
- Meaning of "discrimination." (11.5. 2016). Přistoupeno z <http://dictionary.cambridge.org/dictionary/english/discrimination>.
- McLain, D. K., Setters, D., Moulton, M. P., & Pratt, A. E. (2000). Ascription of Resemblance of Newborns by Parents and Nonrelatives. *Evolution and Human Behavior*, *21*(1), 11–23.
- Milinski, M. (2003). The Function of Mate Choice in Sticklebacks: Optimizing Mhc Genetics*. *Journal of Fish Biology*, *63*(s1), 1–16.
- Murphy, R. F. (2004). *Úvod do kulturní a sociální antropologie*. Sociologické nakladatelství (SLON). Praha.
- Neff, B. D., & Sherman, P. W. (2002). Decision Making and Recognition Mechanisms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *269*(1499), 1435–1441.
- Nesse, R. M., Silverman, A., & Bortz, A. (1990). Sex Differences in Ability to Recognize Family resemblance. *Ethology and Sociobiology*, *11*(1), 11–21.
- Neyer, F. J., & Lang, F. R. (2003). Blood is Thicker than Water: Kinship Orientation across Adulthood. *Journal of Personality and Social Psychology*, *84*(2), 310–321.

- Nowak, M. A., Tarczy-hornocht, K., & Austynt, J. M. (1992). The Optimal Number of Major Histocompatibility Complex Molecules in an Individual. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89(22), 10896–10899.
- Ober, C. (1995). Current Topic: HLA and Reproduction: Lessons from Studies in the Hutterites. *Placenta*, 16(7), 569–577.
- Olsson, S. B., Barnard, J., & Turri, L. (2006). Olfaction and Identification of Unrelated Individuals: Examination of the Mysteries of Human Odor Recognition. *Journal of Chemical Ecology*, 32(8), 1635–1645.
- Parr, L. a., & de Waal, F. B. (1999). Visual Kin Recognition in Chimpanzees. *Nature*, 399(6737), 647–648. <http://doi.org/10.1038/21345>
- Penn, D. J., Damjanovich, K., & Potts, W. K. (2002). MHC Heterozygosity Confers a Selective Advantage Against Multiple-strain Infections. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99(17), 11260–11264.
- Penn, D. J., & Frommen, J. G. (2010). *Kin recognition: an overview of conceptual issues, mechanisms and evolutionary theory*. (P. Kappeler, Ed.) *Animal behavior: evolution and mechanisms*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Pfefferle, D., Ruiz-Lambides, A. V., & Widdig, A. (2013). Female Rhesus Macaques Discriminate Unfamiliar Paternal Sisters in Playback Experiments: support for acoustic phenotype matching. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1774), 20131628–20131628.
- Pinc, L., Bartoš, L., Reslová, A., & Kotrba, R. (2011). Dogs Discriminate Identical Twins. *PLoS ONE*, 6(6), 4–7.
- Platek, S. M., & Kemp, S. M. (2009). Is Family Special to the Brain? An Event-related fMRI Study of Familiar, Familial, and Self-face Recognition. *Neuropsychologia*, 47(3), 849–858.
- Platek, S. M., Raines, D. M., Gallup, G. G., Mohamed, F. B., Thomson, J. W., Myers, T. E., ... Arigo, D. R. (2004). Reactions to Children's faces. *Evolution and Human Behavior*, 25(6), 394–405.
- Pollet, T. V. (2007). Genetic Relatedness and Sibling Relationship Characteristics in a Modern Society. *Evolution and Human Behavior*, 28(3), 176–185.
- Porter, R. H. (1988). The Ontogeny of Sibling Recognition in Rodents: Superfamily Muroidea. *Behavior Genetics*, 18(4), 483–494.
- Porter, R. H., Balogh, R. D., Cernoch, J. M., & Franchi, C. (1986). Recognition of Kin Through Characteristic Body Odors. *Chemical Senses*, 11(3), 389–395.
- Porter, R. H., Cernoch, J. M., & Balogh, R. D. (1984). Recognition of Neonates by Facial-Visual Characteristics. *American Academy of Pediatrics*, 74(4), 501–504.
- Porter, R. H., Cernoch, J. M., & Balogh, R. D. (1985). Odor Signatures and Kin Recognition. *Physiology & Behavior*, 34(3), 445–448.
- Porter, R. H., Cernoch, J. M., & McLaughlin, F. J. (1983). Maternal Recognition of Neonates through Olfactory Cues. *Physiology & Behavior*, 30(1), 151–154.
- Porter, R., & Moore, J. (1981). Human Kin Recognition by Olfactory Cues. *Physiology & Behavior*, 27(3), 493–495.
- Radwan, J., Tkacz, A., & Kloch, A. (2008). MHC and Preferences for Male Odour in the Bank Vole. *Ethology*, 114(9), 827–833.

- Reeve, H. K. (1989). The Evolution of Conspecific Acceptance Thresholds. *The American Naturalist*, 133(3), 407–435.
- Rendall, D., Rodman, P. S., & Emond, R. E. (1996). Vocal Recognition of Individuals and Kin in Free-ranging Rhesus Monkeys. *Animal Behaviour*, 51(5), 1007–1015.
- Richards, M. (1999). Families, Kinship and Genetics. In *The Troubled Helix: Social and Psychological Implications of the New Human Genetics* (pp. 251–273).
- Rivers, W. H. R. (1906). *The Todas*. London, New York: Macmillan
- Roberts, S. C., Gosling, L. M., Carter, V., & Petrie, M. (2008). MHC-correlated Odour Preferences in Humans and the Use of Oral Contraceptives. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1652), 2715–2722.
- Roberts, S. C., Gosling, L. M., Spector, T. D., Miller, P., Penn, D. J., & Petrie, S. C. (2005). Body Odor Similarity in Noncohabiting Twins. *Chemical Senses*, 30(8), 651–656.
- Roberts, S. C., Little, A. C., Gosling, L. M., Jones, B. C., Perrett, D. I., Carter, V., & Petrie, M. (2005). MHC-assortative Facial Preferences in Humans. *Biology Letters*, 1(4), 400–403.
- Sachs, J. L., Mueller, U. G., Wilcox, T. P., & Bull, J. J. (2004). The Evolution of Cooperation. *The Quarterly Review of Biology*, 79(2), 135–160.
- Sai, F. Z. (2005). The Role of the Mother's Voice in Developing Mother's Face Preference: Evidence for intermodal perception at birth. *Infant and Child Development*, 14(1), 29–50.
- Sear, R., & Mace, R. (2008). Who Keeps Children Alive? A review of the effects of kin on child survival. *Evolution and Human Behavior*, 29(1), 1–18.
- Setchell, J. M., & Huchard, E. (2010). The Hidden Benefits of Sex: Evidence for MHC-associated mate choice in primate societies. *BioEssays*, 32(11), 940–948.
- Shepher, J. (1971). Mate Selection Among Second Generation Kibbutz Adolescents and Adults: Incest avoidance and negative imprinting. *Archives of Sexual Behavior*, 1(4), 293–307.
- Schaal, B., & Marlier, L. (1998). Maternal and Paternal Perception of Individual Odor Signatures in Human Amniotic Fluid - Potential Role in Early Bonding? *Biology of the Neonate*, 74(4), 266–273.
- Sinervo, B., Chaine, A., Clobert, J., Calsbeek, R., Hazard, L., Lancaster, L., ... Hochberg, M. E. (2006). Self-recognition, Color Signals, and Cycles of Greenbeard Mutualism and Altruism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(19), 7372–7377.
- Skupnik, J. (2010). *Antropologie příbuzenství*. Sociologické nakladatelství (SLON). Praha.
- Smith, J. M. (1964). Group Selection and Kin Selection. *Nature*, 4924.
- Spence, M. J., & DeCasper, A. J. (1987). Prenatal Experience with Low-frequency Maternal-Voice Sounds Influence Neonatal Perception of Maternal Voice Samples. *Infant Behavior and Development*, 10(2), 133–142.
- Tang-Martinez, Z. (2001). The Mechanisms of Kin Discrimination and the Evolution of Kin Recognition in Vertebrates: a critical re-evaluation. *Behavioural Processes*, 53(1-2), 21–40.
- Trivers, R. L. (1971). The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46(1), 35–57.
- Trivers, R. L. (1972). Parental Investment and Sexual Selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man* (pp. 136- 179). Chicago: Aldine Atherton.
- Varendi, H., Christensson, K., Porter, R. H., & Winberg, J. (1998). Soothing Effect of Amniotic Fluid Smell in Newborn Infants. *Early Human Development*, 51, 47–55.

- Varendi, H., Porter, R. H., & Winberg, J. (1994). Does the Newborn Baby Find the Nipple by Smell? *Lancet*, *344*, 989–990.
- Varendi, H., Porter, R. H., & Winberg, J. (1996). Attractiveness of Amniotic Fluid Odor : Evidence of Prenatal Olfactory Learning? *Acta Paediatrica*, *85*, 1223–1227.
- Varendi, H., Porter, R., & Winberg, J. (1997). Natural Odour Preferences of Newborn Infants Change over Time. *Acta Paediatrica*, *86*(9), 985–990.
- Volk, A. A., & Quinsey, V. L. (2007). Parental Investment and Resemblance: Replications, Refinements, and Revisions. *Evolutionary Psychology*, *5*(1), 1–14.
- Waldman, B. (1987). Mechanisms of Kin Recognition. *Journal of Theoretical Biology*, *128*(2), 159–185.
- Waldman, B., Frumhoff, P. C., & Sherman, P. W. (1988). Problems of Kin Recognition. *Trends in Ecology & Evolution (Personal Edition)*, *3*(1), 8–13.
- Wedekind, C., & Furi, S. (1997). Body Odour Preferences in Men and Women: do they aim for specific MHC combinations or simply heterozygosity? *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, *264*(1387), 1471–1479.
- Wedekind, C., Seebeck, T., Bettens, F., & Paepke, A. J. (1995). MHC-Dependent Mate Preferences in Humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *260*(1359), 245–249.
- Weisfeld, G. E., Czilli, T., Phillips, K. a., Gall, J. a., & Lichtman, C. M. (2003). Possible Olfaction-based Mechanisms in Human Kin Recognition and Inbreeding Avoidance. *Journal of Experimental Child Psychology*, *85*(3), 279–295.
- Westermarck, E. (1891). *The History of Human Marriage*. New York: Macmillan.
- Wilson, R. A., & Keil, F. C. (1999). *The MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences*. MIT Press.
- Wobst, B., Zavazava, N., Luszyk, D., Lange, K., Ussat, S., Eggert, F., ... Muller-ruchholtz, W. (1999). Molecular Forms of Soluble HLA in Body Fluids: potential determinants of body odor cues. *Genetica*, *104*(3), 275–83.
- Wolf, P., & Huang, C.-S. (1980). *Marriage and Adoption in China, 1845-1945*. Stanford University Pres. Stanford.
- Yamazaki, K. (1976). Control of Mating Preferences in Mice by Genes in the Major Histocompatibility Complex. *Journal of Experimental Medicine*, *144*(5), 1324–1335.