

**Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta**

**Studijní program: Biologie
Obor: Biologie**



Kateřina Englerová

**Rozeznávání tváří a emočního výrazu u primátů
Face recognition and emotional expression
processing in primates**

Bakalářská práce

Školitelka: PhDr. RNDr. Tereza Nekovářová, Ph.D.

Praha, 2012

Abstrakt

Pro primáty, ale i mnohé další živočichy, je jedním z nejdůležitějších smyslů zrak. Mohou díky němu vnímat podněty z okolního prostředí, a to jak neživé předměty, tak jedince vlastního či jiných druhů. U některých, zejména sociálně žijících zvířat, je jednou z klíčových kognitivních dovedností schopnost rozeznávat jedince a jejich emoční vyladění na základě rozdílných obličejových znaků a mimiky.

Tato práce si klade za cíl shrnutí dosavadních poznatků týkajících se rozeznávání tváří a emočních výrazů včetně neurologických mechanismů, které tuto schopnost umožňují, použitých experimentálních metodik a mezidruhového srovnání.

Klíčová slova: rozpoznávání, výraz tváře, emoce, primate, sociální kognice

Abstract

Visual modality is one of the most important senses for primates and also for many other animals. It allows them to perceive stimuli from their environment – important objects and places, and also conspecifics or individuals of other species.

One of the crucial cognitive skills, especially for social animals, is the ability to distinguish between individuals and their emotions due to different facial features and expressions.

Aim of this work is to summarize the current knowledge about face and emotion recognition. It includes neurological mechanisms, experimental methodologies and comparison between species.

Key words: recognition, facial expression, emotion, primates, social cognition

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce Tereze Nekovářové za její trpělivost a cenné rady při psaní práce a dále také rodičům a dalším lidem, kteří mě podporují při mém studiu.

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 dne 22. 8. 2012

.....

podpis

Obsah

Úvod	5
1. Jak rozeznáváme tváře?	6
1.1. Neuronální základ.....	7
1.1.1. Fusiformní face area a inferiorní temporální kortex	7
1.1.2. Superiorní temporální sulcus	8
1.1.3. Amygdala	8
1.1.4. Shrnutí.....	9
2. Typy úloh (a informace z nich získatelné)	10
2.1. Konfigurační úlohy.....	10
2.2. Efekt převrácené tváře	11
2.3. Skládání rozdílných tváří	12
2.4. Přitažlivost jednotlivých obličejových rysů	13
2.5. Vliv zkušenosti a ontogenetický vývoj rozeznávání tváří.....	14
2.6. Rozeznávání jedinců	18
2.7. Rozeznávání emocí.....	19
3. Přehled studií u zvířat.....	19
3.1. Poloopice	19
3.1.1. Lemurové (<i>Lemuroidea</i>)	19
3.2. Vyšší primáti	20
3.2.1. Ploskonosí (<i>Platyrrhini</i>).....	20
3.2.1.1. Malpa hnědá (<i>Cebus apella</i>).....	21
3.2.1.2. Kotul veverovitý (<i>Saimiri sciureus</i>).....	22
3.2.1.3. Chápan středoamerický (<i>Ateles geoffroyi</i>)	22
3.2.1.4. Tamarin pinčí (<i>Saguinus oedipus</i>)	23
3.2.2. Úzkonosí (<i>Catarrhini</i>).....	24
3.2.2.1. Pavián (<i>Papio</i>)	24
3.2.2.2. Makak (<i>Macaca</i>).....	25
3.2.2.3. Gibon tmavoruký (<i>Hylobates agilis</i>).....	27
3.2.2.4. Šimpanz učenlivý (<i>Pan troglodytes</i>).....	27
3.2.3. Srovnávací studie.....	31
3.3. Ostatní zvířata	33
4. Závěr a diskuze	35
5. Seznam literatury	36

Úvod

Pro mnoho živočišných druhů je jedním z klíčových smyslů zrak. Nejinak je tomu i v případě primátů, kteří navíc ve velké míře využívají i zrakovou komunikaci, a to jak uvnitř druhu, tak mezidruhově. Schopnost rozeznávat jedince a jejich emoční vyladění může být pro přežití, zvláště u sociálně žijících druhů, klíčová.

Velké množství informací je možné získat z tváře, která je tvořena souborem znaků tak unikátních pro každého jedince, že bychom, zvláště u primátů, jen těžko hledali dokonalého dvojníka. Právě odlišnost jednotlivých částí tváře nám je umožňuje porovnávat a analyzovat, třebaže tak většinou činíme nevědomky. Z rysů tváře umíme vyčíst mnoho informací o pohlaví, věku, zdravotním stavu, ale také o psychickém vyladění.

Primáti mají oproti některým dalším živočichům při sociálním kontaktu výhodu, a tou je jejich velká variabilita mimických gest. Je zajímavé, že primáti umí emoce číst i napříč druhy (např. Kanazawa, 1996). Zdá se tedy, že jejich mimika je dědictvím po společném předkovi a byla v evoluci dobře zakonzervována.

Stejně zajímavé jako sledovat podobnosti a rozdíly ve vnímání tváří mezi jednotlivými druhy je i pozorování vývoje této schopnosti mláďat včetně dětí. V průběhu ontogeneze se totiž tyto schopnosti mění, zpřesňují se, platíme však za to ztrátou univerzality. Opičí tváře, které jsou nám v novorozeneckém věku stejně blízké jako tváře lidské, se pro nás náhle stávají cizími a špatně rozlišitelnými.

Většina z nás považuje schopnosti spjaté s rozeznáváním tváří za něco zcela samozřejmého, aniž bychom si uvědomovali, že se i v naší společnosti vyskytují lidé, kteří mají z různých důvodů tyto schopnosti narušené (Grüter et al., 2008). Neschopnost porozumět tvářím může být způsobena například úrazem hlavy vedoucím k poškození mozku (Adolphs et al., 1994), ale také některými psychiatrickými chorobami, například schizofrenií či autismem (Kohler et al., 2004).

Všemi výše nastíněnými problémy se budu ve své práci zabývat. Také nastíním dosavadní poznatky o tom, jak probíhá vnímání tváří v neurologické rovině a které mozkové struktury se ho účastní u člověka a ostatních primátů. V další části pak čtenáře seznámím s metodikou experimentů, která je velmi pestrá, a s využitím jednotlivých typů úloh. V neposlední řadě popíšu úlohy provedené na konkrétních druzích a pokusím se dosud získaná data shrnout.

1. Jak rozeznáváme tváře?

Rozeznávání tváří je pro primáty jednou z klíčových kognitivních schopností. Umožňuje jim rozlišovat jednotlivé členy skupiny a vytvářet s mnoha z nich dlouhodobé vztahy. I v lidské společnosti hraje rozeznávání tváří spolu s dalšími kognitivními schopnostmi důležitou roli. Jsme schopni poznat osobu, kterou jsme viděli naposledy před několika desítkami let, a nevidíme na tom nic zvláštního.

Jsme však v tomto ohledu tak jedineční, nebo je tato schopnost vlastní všem primátům bez rozdílu?

Zdá se, že ve schopnosti rozeznávat tváře vykazují všichni primáti jisté podobnosti. Jednou z nich je, že mladí primáti projevují značný zájem o stimuly v podobě tváří, ať už se jedná o děti (Goren et al., 1975, Pascalis et al., 2002 a 2005), mladé gibony (*Hylobates agilis*) (Myowa-Yamakoshi a Tomonaga, 2001a), nebo šimpanze a makaky (Kuwahata et al., 2004). Další podobností je, že u většiny druhů primátů slouží tváře ke komunikaci a vyjadřování emocí prostřednictvím mimiky (Parr a Waller, 2006). Existuje také podobnost neurofyzilogická, což bude podrobněji vysvětleno v následující podkapitole. To vše nás vede k přesvědčení, že skutečně existují mechanismy vnímání tváří, které jsou společné všem primátům.

V roce 1969 provedl Yin experiment s normálně zobrazenými a invertovanými objekty, mimo jiné i s tvářemi (Yin, 1969). Výsledky jasně prokázaly, že v případě invertovaných tváří je jejich vnímání narušeno více než u ostatních invertovaných objektů. Yinův experiment byl impulzem, který odstartoval éru pátrání po příčinách těchto rozdílů. Efekt převrácené tváře (Face inversion effect, FIE) se stal základním kamenem určujícím další směřování výzkumu a dodnes je v mnoha experimentálních metodikách hojně využíván.

Existují různé teorie, jak mohou být tváře rozlišovány. Jedna z variant je rozlišování podle konfiguračních znaků (Bartlett a Searcy, 1993, Murray et al., 2000, Searcy a Bartlett, 1996, Rhodes et al., 1993). Konfiguračními znaky jsou myšleny pozice jednotlivých částí obličeje, jejich vzdálenost nebo také rozdíly v pigmentaci. V těchto experimentech je využíván právě „efekt převrácené tváře“ nebo „Thacher iluze“ (opačná orientace očí a úst oproti zbytku obličeje). Další možností je, že rozlišení tváří probíhá na základě rozdílů mezi konkrétní tváří a prototypem jakési obecné tváře (Leopold a Rhodes, 2010, Diamond a Carey, 1986).

1.1. Neuronální základ

Neurologická podstata rozeznávání tváří je nejlépe zmapována u lidí. Množství experimentů provedených na ostatních primátech je výrazně nižší, ale přesto odhaluje podobnosti i rozdíly mezi člověkem a ostatními primáty.

1.1.1. Fusiformní face area a inferiorní temporální kortex

Jednou z klíčových struktur, která je v literatuře často zmiňována v souvislosti s rozeznáváním tváří je tzv. fusiform face area, zkráceně FFA. Tato oblast se nachází uvnitř fusiformního gyru, někdy také nazývaného occipitotemporální gyrus. Její účast při vnímání tváří již dnes nikdo nepopírá, protože byla mnohokrát prokázána v různých typech experimentů. Funkce FFA byla dokázána pouze u lidí, zdá se, že u ostatních primátů má analogickou funkci jiná struktura.

Ve shrnutí z roku 2006 popisuje Kanwisher své pokusy z let 1997 a 2004, v nichž dokazoval význam FFA ve vnímání tváří u člověka. Použil sadu obrázků obličejů a domů, z nichž část byla změněna konfiguračně (pozice očí, oken atd.), zatímco v druhé sadě byla konfigurace zachována, jednotlivé prvky na obrázcích se však lišily. Aktivita FFA byla při zobrazení tváří výrazně vyšší, než při zobrazení domů. Reakce na změny konfigurační a změny prvků byly stejné (Kanwisher et al., 1997, Yovel a Kanwisher, 2004, Kanwisher a Yovel, 2006).

V literárním přehledu z roku 1988 se Valentine zabývá otázkou, zda nejsou tváře pouze velmi specifickou skupinou familiérních objektů, jejíž vzácnost spočívá v tom, že je společná všem lidem resp. všem jedincům téhož druhu (Valentine, 1988). To by znamenalo, že i ostatní familiérní objekty mohou být vnímány pomocí stejného neurálního mechanismu jako tváře. Tento problém nebyl dodnes zcela vyřešen, v současnosti je však spíše podporována hypotéza specifického vnímání tváře.

Zajímavý experiment na toto téma provedli Rhodes et al. (2004). Chtěli v něm prokázat jednu ze tří možných funkcí FFA u lidí, a to specifitu pro tváře, individuaci (rozlišování) v rámci jedné skupiny objektů, případně individuaci v rámci skupin, se kterými je jedinec dobře seznámen (expertní individuace). Dobrovolníkům zobrazovali objekty tří kategorií- obličej, motýly a ostatní předměty a pomocí fMRI zaznamenávali mozkovou aktivitu. V první části experimentu porovnávali skupiny bez odborné znalosti motýlů, z nichž jedna měla před experimentem možnost prohlížet si obrázky motýlů, které byly později použity v experimentu. Přesto byla u obou skupin prokázána signifikantně vyšší aktivita FFA při zobrazení tváří. Tím je možno upřednostnit specifitu FFA pro tváře oproti individuaci. V druhé části experimentu byli shodnou metodikou navíc testo-

vání znalci motýlů. Ani expertní individuace nebyla prokázána, naopak specifická pro vnímání tváří byla i zde jasně patrná.

Stejnou funkci, jakou má u člověka FFA, mají zřejmě u ostatních primátů tzv. „face selective neurons“, neurony specifické pro tváře, které se nacházejí v inferiorním temporálním kortexu (IT) (např. Druzgal a D'Esposito, 2001, Tsao et al., 2003, Tsao et al., 2006, Desimone, 1991, Perret et al., 1982, 1992). U člověka se v této oblasti vizuálně aktivní neurony nacházejí také a jsou zodpovědné mimo jiné i za vnímání emocí (Haxby et al., 2000). Při odstranění této oblasti u opic dochází k narušení zrakové diskriminace, ostatní smysly zůstávají zcela funkční (Gross et al., 1972).

1.1.2. Superiorní temporální sulcus

Další z oblastí mozku související s vnímáním tváří je zraková oblast (face area) superiorního temporálního sulcu (rýhy) (STS). Tato oblast je, na rozdíl od FFA, společná všem primátům včetně člověka. Na STS se nachází polysenzorická oblast zodpovědná za zpracovávání různých smyslových vjemů, nejen těch zrakových (Bruce et al., 1981).

Zraková oblast STS se účastní zpracování informací rychle se měnících aspektů, například změny směru pohledu (Hoffman et al., 2000). Tyto podněty jsou označovány jako biologický pohyb a zahrnují jak pohyb celého těla, tak i pohyb rukou, očí a úst (Haxby et al., 2000).

1.1.3. Amygdala

Zpracování informací získaných z pozorování obličeje se účastní také amygdala. Jedná se o párovou strukturu nacházející se ve střední části spánkového laloku. Její funkce byla odhalena již roku 1888 výzkumem primátů s lézemi temporálního laloku (Brown a Schäfer, 1888). Amygdala je součástí limbického systému a hraje hlavní roli při zpracování paměti a emočních reakcí. Má tedy jinou funkci, než FFA, ale právě jejich spoluprací získáváme ucelenou informaci o jedincích v našem okolí.

Poznatky o propojení amygdaly s vnímáním tváří velmi často pocházejí z kazuistik pacientů po úrazu v oblasti temporálního laloku a pacientů s lézemi na amygdale, případně po lobektomii v této oblasti (Cristinzio et al., 2007). V roce 1994 vyšel článek popisující experiment, ve kterém byla testována žena s bilaterální kalcifikací a nekrózou amygdaly (Adolphs et al., 1994). Žena nebyla schopna rozlišovat emoce z výrazu tváře, ostatní informace jako pohlaví a věk ale rozlišila bez problémů. Velké množství kazuistik se věnuje konkrétní emoci - strachu (Adolphs et al., 1995, Calder, 1996). Calder u pacientů s bilaterálním poškozením amygdaly zjistil neschopnost rozlišovat strach od vzteku, štěstí od smutku však pacienti rozpoznali bez problémů. Zdá se tedy, že

amygdala má specifitější zaměření, než se dříve předpokládalo. Podle Morrise dochází v amygdale při PET k větší aktivaci neuronů při vnímání strachu, než štěstí (Morris et al., 1996), dráždění amygdaly elektrickými impulzy vyvolává pocity strachu (Halgren et al., 1978). Výraznější aktivace amygdaly při sledování výrazů strachu a zloby než v případě výrazů neutrálních až veselých nás spolu s faktem, že pro pacienty s poškozenou amygdalou je těžší rozlišovat negativní výrazy, vede k závěru, že je amygdala preferenčně využívána právě při zpracování těchto emocí (Adolphs et al, 1994, Adolphs et al, 1995, Sprengelmeyer et al., 1999, Morris et al., 1996).

U nonhumánních primátů se samozřejmě schopnost rozlišovat emoce studuje nesrovnatelně hůře než u lidí, přesto z provedených studií vyplývá, že poškození či odebrání amygdaly doprovázejí stejné příznaky jako v případě člověka. Opice jsou v takovém případě často hypoemociální a dochází ke zhoršení schopnosti sociální komunikace (Aggleton a Passingham, 1981). U opic s lézemi na amygdale vždy dochází k abnormálnímu emocionálnímu chování, na sociální podněty reagují neadekvátně (Aggleton 1993, Meunier et al., 1999, Emery et al., 2001, Brown a Schäfer, 1888).

Prvním, kdo dal do souvislosti veškeré změny chování (v tomto případě makaků) po odstranění temporálních laloků byl Klüver a jeho kolega neurochirurg Bucy při výzkumu vlivu meskalinu probíhajícím ve 30. letech 20. století. Očekávané účinky meskalinu se nedostavily, ale po odstranění zasažené oblasti temporálních laloků se objevily závažné změny chování. U experimentálních zvířat se vyskytovala zraková agnózie, Klüverem nazvaná psychická slepota (ztráta schopnosti rozpoznat známé předměty a osoby, především jejich „význam“), hyperoralita (nutkání ohledávat předměty ústy), hypermetamorfóza (nezvladatelná tendence reagovat na veškeré zrakové stimuly). Dále byly zaznamenány změny potravních návyků, především zvýšený příjem masa, dokonce i živých potkanů, ale i konzumace kamenů. Zvířata taktéž projevovala zvýšenou sexuální aktivitu, a to i způsoby, které u makaka nejsou běžné. V neposlední řadě byla zaznamenána pro nás důležitá změna emočního chování a změna emočního vnímání. To zahrnuje vymizení projevů například strachu, ale dalo by se říci, že dochází ke ztrátě veškerých emočních projevů (Klüver a Bucy, 1938, Klüver a Bucy, 1939, Rockland et al, 1998).

1.1.4. Shrnutí

Z předchozího textu plynou určité rozdíly mezi zpracováním informací o tvářích u člověka a opic. V případě opičího mozku se na zpracování takovýchto vjemů podílí zejména velké množství spíše samostatných neuronů, vyskytujících se ve shlucích v oblasti STS a IT. Člověk, na rozdíl od opic, disponuje i ucelenou strukturou- FFA.

Rozdílné funkce IT a STS u makaků ověřil Eifuku v roce 2004. Z jeho výsledků vyplývá, že IT se skutečně účastní identifikace tváří (stejně jako FFA), zatímco STS zodpovídá za ostatní informace, jako jsou směr pohledu, výraz tváře, ale částečně i za vnímání emocí (Eifuku et al., 2004).

Neuronální základ rozeznávání tváří je, jak vyplývá z předchozího textu, velmi složitá a komplexní problematika. Protože nemá tvořit stěžejní část mé práce, zabývám se pouze nejnámějšími strukturami, které se rozeznávání účastní. Svou rozsáhlostí by neuronální základ rozeznávání tváří zajisté vystačil na samostatnou bakalářskou práci.

2. Typy úloh (a informace z nich získatelné)

2.1. Konfigurační úlohy

Rozeznávání tváří se jeví jako nesnadná schopnost, uvědomíme-li si, že tváře jsou si v rámci jednoho druhu velmi podobné. Vždy nacházíme stejnou základní konfiguraci - nos nad ústy, oči nad nosem atd. Toto uspořádání označujeme jako konfiguraci prvního řádu a umožňuje nám rozlišovat tváře od jiných objektů (Parr, 2011a, b). Právě tato konfigurace vzbuzuje u veškerých primátů výraznější zájem, než jiná uspořádání. Již u malých dětí je jasně patrný vysoký zájem o obrázky a předměty vykazující právě takové uspořádání, jaké má obličej. Zájem o konfiguraci zde jasně převládá nad zájmem o přesné zobrazení obličejových částí. V praxi to znamená, že dítě stráví více času pozorováním nakresleného oválu s třibodovým schématem (oči a pod nimi ústa) vyznačeným pouhými čtverci či puntíky, než pozorováním přesně provedeného obličeje, ovšem s náhodně rozmístěnými prvky v něm (Goren et al, 1975).



Obrázek 1 Stimuly určené ke zkoumání konfigurační preference mláďete gibona (převzato z Myowa-Yamakoshi a Tomonaga, 2001a)

V roce 2001 byla provedena studie tohoto typu na mláděti gibona (*Hylobates agilis*). Výsledky ukazují, že zájem o obličej ze strany mláďat není pouze lidskou záležitostí. Mladý gibbon projevoval o tváře zájem také. Signifikantně více sledoval tváře normální, nezměněné, naopak o obličej se změněnou konfigurací jevil zájem jen minimální (viz obrázek 1). Také bylo zjištěno, že ve čtyřech měsících rozlišoval tváře známé (ošetřovatel) a neznámé (cizí lidé, giboni). I v rámci kategorie neznámých tváří byl schopen rozlišovat podskupiny (Myowa-Yamakoshi a Tomonaga, 2001a).

Podobný experiment byl proveden i s mláďaty makaka (Kuwahata et al, 2004). Stejně jako z pokusů s dětmi a s gibonem i zde vyplývá u nejmladších mláďat jasná preference správné obličejové konfigurace i za cenu nepřesného vzhledu jednotlivých partií.

Prvním typem konfiguračních úloh tedy může být právě rozlišování tvář x „netvář“, případně preference určité konfigurace. Blíže se jednotlivými pokusy budu zabývat v dalších kapitolách.

Druhý typ konfiguračních úloh využívá konfiguraci druhého řádu, která již umožňuje odlišení jednotlivců (Parr, 2011a, b). V takovýchto experimentech jsou využívány drobné rozdíly v prostorovém uspořádání obličejů, ale také rozdíly v pigmentaci, či jinak vypadající stínování. V roce 1997 provedli Tanaka a Sengco experiment, ve kterém využívali změny konfigurace druhého řádu. Sledovaným lidem zobrazovali jednak lehce pozměněné tváře, ale také stejným způsobem upravené obrázky domů. Ve chvíli, kdy se tváře lišily vzdáleností očí, lišily se domy vzdáleností oken atd. Zatímco rozpoznávání tváří bylo změnou konfigurace zhoršeno, rozlišování domů zůstalo nezměněno (Tanaka a Sengco, 1997). Toto zjištění podporuje myšlenku, že vnímání tváří je holistické. Experiment je také jedním z těch, které dokazují rozdílnost vnímání tváří oproti jiným objektům.

2.2. Efekt převrácené tváře

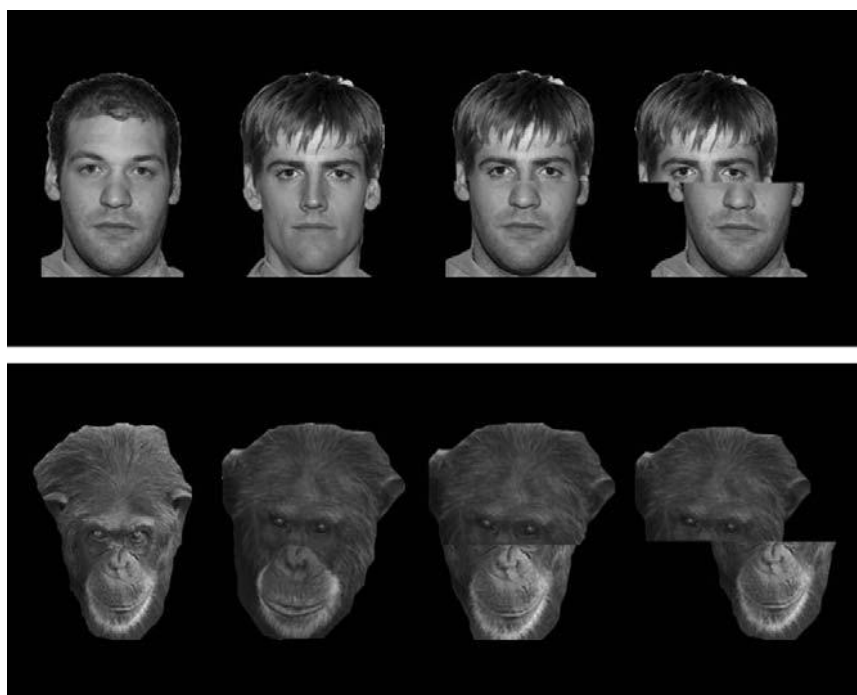
Často využívanou metodou je již dříve popsáný efekt převrácené tváře, inverzní efekt, při kterém dochází ke zhoršení rozlišovacích schopností na základě rotace o 180° (Yin, 1969). U lidí je tento efekt z experimentů dobře patrný (Yin, 1969, Valentine, 1988), u ostatních primátů, kterým byly předkládány stimuly v podobě tváří stejného druhu, jsou však výsledky nejednoznačné. Zdá se však, že efekt je výraznější u lidoopů (pozorováno u šimpanzů), než u opic (Parr, 2011a).

Efekt převrácené tváře znemožňuje rozpoznání na základě využití konfigurace prvního a druhého řádu. I Archimbaldovy obrazy „zeleninových hlav“ vypadají po otočení o 180° jen jako obyčejná mísa zeleniny, jakákoli podobnost s lidskou hlavou se ztrácí (Maurer et al., 2002)

2.3.Skládání rozdílných tváří

Úlohy tohoto typu využívají možností skládat dohromady části fotografií, případně fotografie posouvat tak, že jejich horní a dolní poloviny jsou oproti sobě posunuty.

Ve svém experimentu potvrdil Young et al. (1987) holistické vnímání. Tváře použité v tomto pokusu byly rozděleny na horní a spodní polovinu a následně byly vzájemně zkombinovány poloviny nepatřící k sobě, které byly v polovině případů proti sobě posunuty. Použité tváře patřily velmi slavným lidem, které všichni zúčastnění znali. Dobrovolníci měli na základě horní poloviny obrázků určovat, o kterou celebrity se jedná. Rychlejší a přesnější výsledky byly získány u obrázků, které byly vzájemně posunuty- nebyly na nich tedy celistvé tváře, ale spíše dvě samostatné poloviny. U spojených obrázků vedla tendence našeho mozku vnímat tváře holisticky ke zpomalení, protože lidé tyto tváře vnímali jako novou neznámou tvář, což zhoršovalo schopnost soustředit se jen na její horní polovinu.



Obrázek 2 Stimuly použité v experimentu se složenými fotografiemi (převzato z Parr et al., 2006)

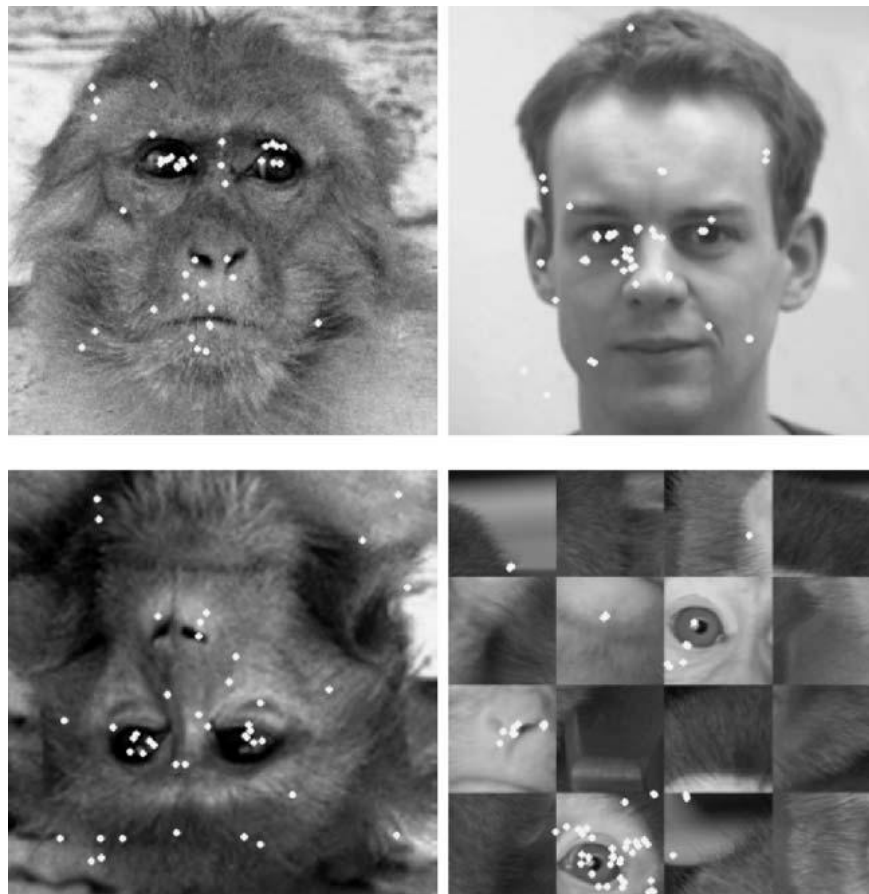
Vzhledem k tomu, že výstupem této úlohy bylo hlasové sdělení, u zvířat bylo potřeba tuto metodiku modifikovat. Prvními, kdo se o to pokusili, byli Parr et al. (2006). Metodika pro šimpanze spočívala v přiřazování fotografií k sobě. Zvířatům byla zobrazena fotografie složená ze spodní a horní poloviny (i posunutá) a následně fotografie dvou zvířat, které odpovídaly zvířatům na spodní a horní polovině složené koláže (viz obrázek 2). Autoři očekávali, že přiřazováním získají zhruba 50 % odpovědí pro „horní“ a 50 % pro „spodní“ zvíře. Nebylo tomu tak. Výrazně častěji

totiž docházelo k označování „horního“ jedince. Zdá se tedy, že se v horní části obličeje nachází významnější nebo hojnější rozlišovací body, než v části spodní, alespoň pro šimpanze.

2.4. Přitažlivost jednotlivých obličejových rysů

Velké množství experimentů se zabývá tím, které obličejové části jsou pro primáty nejzajímavější, na kterých při pasivních úlohách spočívá jejich zrak nejčastěji. Výsledky jasně ukazují, že nejvíce sledovanou částí jsou u primátů oči.

Novější experiment na makacích z roku 2003 tuto skutečnost dokazuje. Makakům byly zobrazovány fotky lidí, jiných makaků a jakési koláže vzniklé rozdělením fotografie na čtverce a jejich náhodným spojením (obrázek 3). Opice ulpívaly pohledem zejména v oční partii, a to jak u fotek makaků, tak lidí, ale i u fotek rozdělených (Guo et al., 2003).



Obrázek 3 Fotky použité v experimentu se zaznamenanými fixacemi pohledu (převzato z Guo et al., 2003)

V dřívějším experimentu (1987) měli pavíani možnost ovlivňovat posouvání obrázků za pomoci tlačítka. Toto chování měli naučené z několika sezení. Stimuly zde představovaly jednak fotky celé tváře dominantního samce ze skupiny, dále stejné fotky se začerněnými částmi (např oči

a nos, ústa a nos, jen oči atd.) a také obrázky jednotlivých obličejových částí. Opice projevovaly větší zájem o celý nezačerněný obličej než o tvář se začerněnými rysy. V případě obličejových částí byla jasně patrná preference takových výseků, na kterých byly vidět oči. (Kyes a Candland, 1987).

Poměrně často je používána metoda, vycházející z preference nových předmětů oproti předmětům dříve zobrazeným. Ta byla u primátů dokázána v mnoha studiích a je obecně přijímána jako paradigma (Gunderson a Swartz, 1985, Bachevalier et al., 1993, Pascalis a Bachevalier, 1998). Velmi hezký experiment testující zároveň preferenci obličejových částí a nových tváří provedli Gothard et al. (2004) na makacích. V první fázi výzkumu byly zvířatům zobrazovány dvojice fotografií stejného druhu- vždy nejprve dvě stejné fotografie, následně fotografie již známá a nová, neznámá. U opic byl zřetelný zájem právě o nové obrázky. Podobných experimentů byla provedena celá řada, o některých z nich se zmíním později.

V druhé fázi byl sledován pohyb očí při zobrazení dvojice nové a známé tváře s neutrálními výrazy. Zde se opět potvrdila preference nového, ale druhým výsledkem byla skutečnost, že nejvíce pozorovanou oblastí byla oblast očí. Zvířata tedy sledovala zejména oči na nově zobrazené tváři.

V následující části experimentu byly zopakovány podmínky z druhé fáze s tím rozdílem, že tváře byly zobrazovány invertovaně. I zde bylo výsledkem zejména pozorování očí nové tváře, pro zvířata však zřejmě bylo obtížnější udržet zrak na jednom místě, proto se zde více než v předchozí úloze objevuje pohled mimo pozorovanou tvář.

V poslední fázi autoři testovali hypotézu, že nové výrazy tváře jsou pro opice přitažlivější, než výrazy krátce předtím viděné. Opicím tak byly zobrazovány dvojice výrazů téhož jedince. Hypotéza se ukázala být správnou, neboť opice opět zřetelně více fixovaly nový výraz tváře než původní. Zvířata preferovala oblast očí, k více sledovaným oblastem patřily také špičáky v těch případech, kdy byly vzhledem k výrazu tváře viditelné.

2.5. Vliv zkušenosti a ontogenetický vývoj rozeznávání tváří

Schopnost vnímat tváře již v brzkém věku mají zřejmě všichni primáti vrozenou, jak jsem již psala v podkapitole o konfiguračních úlohách (Goren et al., 1975, Myowa-Yamakoshi a Tomonaga, 2001a, 2001b, Kuwahata et al., 2004). Citlivost této schopnosti se však s přibývajícím zkušenostmi zvyšuje, a pokud je mladý jedinec v dostatečném kontaktu se svým živočišným druhem, brzy se u něj tato schopnost rozvine naplno. Lidé proto jsou, až na výjimky jakými mohou být např. „vlčí děti“, skutečnými experty v rozeznávání tváří jiných lidí.

Výzkum vývoje rozeznávání tváří je již delší dobu poměrně oblíbený a v průběhu času přináší různé poznatky a hypotézy. Například Maurer a Barrera (1981) přišli s myšlenkou, že preference objektů je v prvních měsících života dána pouze dobou, po kterou je novorozenec tomu kterému objektu vystaven. Preference obličeje, zvláště matčina, je tedy podle nich dána pouze tím, že matka s dítětem tráví mnoho času. Zdá se, že v poslední době se většina odborníků přiklání spíše k variantě, že novorozenci mají ihned po narození určitou základní schopnost tváře poznat.

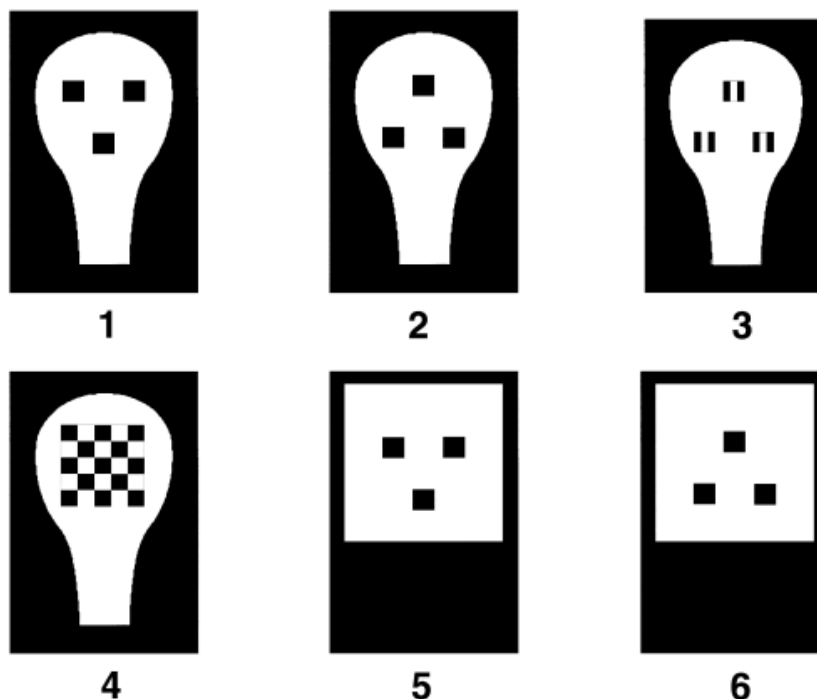
Jednotliví autoři se zcela neshodují v otázce, v jakém věku u dítěte schopnost rozlišovat tváře vzniká. Existují tak dvě hypotézy, které vysvětlují preferenci obličeje v prvních měsících po narození (Acerra et al., 2002).

První hypotézu, Model lineárního systému (Linear System Model, LSM), navrhli Banks a Salapatek (1981). Zakládá se na tvrzení, že novorozenci preferují takové vjemy, které svým ještě nedokonalým zrakem vnímají nejlépe, což jsou velké stimuly s výrazným kontrastem (Kleiner a Banks, 1987). Podle LSM je tedy preference obličeje dána právě tím, že splňuje tato kritéria. Hypotéza ale nevysvětluje výsledky experimentů, při kterých byla třídenním novorozencům předkládána schematická zobrazení obličeje s tříbodovým schématem znázorněným čtverci (obrázek 4, stimul 1) a zobrazení, kde čtverce nahradily pruhy, které měly „prostorovou frekvenci“, kterou novorozenci preferují. Nevytvářely však tříbodové schéma „oči, ústa“ (obrázek 4, stimul 3). Děti v těchto experimentech dávaly přednost teoreticky méně zajímavým čtvercům, které však byly uspořádány jako tváře (Valenza et al., 1996, Simion et al., 1998).

Johnson et al. (1991) navrhli druhou hypotézu, podle které má zrakový systém novorozence součást zvanou CONSPEC, která zacílí pozornost dítěte na strukturu se vzhledem tváře a následně zajistí zrakovou fixaci na dobu, než vymizí ostatní zrakové vjemy. Protože Johnson a Morton chtěli porozumět vztahům mezi LSM a CONSPEC, zopakovali s určitými rozdíly Simionův experiment. Do experimentu zařadili vzor šachovnice, který se ukázal být pro novorozence nejpřitažlivějším, což odpovídá hypotéze LSM. Stimuly s tříbodovým schématem ale u dětí budily větší zájem, než by podle LSM měly. Johnson a Morton proto obě hypotézy sloučili a předpokládají, že oba zmiňované systémy pracují paralelně.

Z předcházejícího textu je zřejmé, že vnímání tváří je u velmi malých dětí a dospělých lidí rozdílné. Znamená to, že tato schopnost se v průběhu života, zejména v rané ontogenezi, vyvíjí a zlepšuje. Pokrok v rozeznávání tváří je téměř exponenciální, novorozenci se zlepšují velmi rychle, v pubertálním období, se schopnost stále zdokonaluje, ale už prakticky dosáhla svého vrcholu. I mezi dospělými lidmi budou zcela jistě existovat rozdíly ve schopnostech rozeznávat tváře. Dle mého názoru dochází k vytříbení schopností rozlišit a zapamatovat si tváře například dlouhodobou prací, při níž dochází ke každodennímu kontaktu s velkým množstvím lidí. Svou roli zde hraje

i genetika, ačkoli výzkum se v tomto případě soustředí zejména na závažné případy kongenitální prosopagnosie (Grüter et al., 2008). Vždyť kdo z nás se nikdy nesetkal s větou „Nemám paměť na obličeje,“ či nějakou její obměnou.



Obrázek 4 Stimuly používané v experimentech Simionem (1, 2, 3, 5, 6) a Johnsonem (1, 2, 4). Stimul 1 je preferován více než stimul 2. 3 více než 2, ale méně než 1 a 4, stimul 5 více než 6. (převzato z Acerra et al., 2002)

Pascalis et al. (2002) popsaný vývoj od „dětského k dospělému“ vnímání tváří demonstroval ve své studii s malými dětmi různého věku. V úvodu práce přirovnává vývoj vnímání tváří k vývoji vnímání řeči. Zatímco děti mezi čtvrtým a šestým měsícem rozlišují hlásky jak svého rodného jazyka, tak i jazyků neznámých, ve věku deseti až dvanácti měsíců tuto schopnost ztrácejí a rozlišují již pouze hlásky příslušející jejich nativní řeči. Z výsledků Pascalisovy studie vyplývá, že i schopnost rozlišovat tváře se s přibývajícím věkem u dětí zužuje. Zatímco půlroční děti mají stejnou schopnost rozlišování lidských i opičích tváří, u devítiměsíčních dětí už jsou výsledky stejné jako u dospělých- výrazně lépe rozlišují tváře lidské. Tuto skutečnost Paskalis dokazoval tím, že mladší děti projevují větší zájem o nové tváře, ať už lidské, nebo opičí, ve srovnání se stimuly již známými, zatímco starší, devítiměsíční děti a dospělí projevovali preferenci nového pouze v případě obličejů lidských. Opičí tváře nové i již viděné pozorovali stejně dlouho, jako by je již nerozlišovali. Pascalis připomíná, že takovéto výsledky od dospělých lidí získal i v předcházejícím výzkumu. Například ze studie z roku 1998 je taktéž patrná výrazná lidská pre-

ference nových stimulů v podobě lidských tváří, ale nikoliv v případě tváří opičích (Pascalis a Bachevalier, 1998).

Parr (2011a) tuto skutečnost vysvětluje tím, že holistický proces vnímání tváře, vyskytující se u malých dětí, pracuje především s informacemi konfigurace prvního řádu. Rozeznávání se však s přibývajícimi zkušenostmi zpřesňuje a stává se selektivnější, až v určitém bodě přestane dítě opičí tvář vnímat jakožto stimul kategorie obličej. Tomuto směřování se však dá zabránit, jak bude popsáno v následujícím odstavci.

V roce 2005 navázal Pascalis svou další prací na předcházející studii (Pascalis et al., 2005). Opět pracoval s půlročními a následně devítiměsíčními dětmi, kterým tentokrát ukazoval pouze fotografie makaků. V mezidobí měli rodiče za úkol prohlížet si se svými ratolestmi fotografie makaků, u kterých byla pro lepší práci s dětmi uvedena dokonce i jména opic. Kontrolní skupina se prvního sezení v šesti měsících nezúčastnila a obrázky k dispozici nedostala. V devíti měsících první skupina dětí stále preferovala nové tváře, zatímco kontrolní skupina již ztratila schopnost opičí tváře rozlišovat. Podobné zkušenosti získané v dětství si prý můžeme uchovat i do dospělosti, jak tvrdí Cassia et al. (2009).

Velmi zajímavý experiment, provedený na mláďatech makaků, provedl Sugita (2008). Mláďata byla držena bez jakéhokoli kontaktu s obličejí (jak lidskými, tak opičimi) po dobu šesti až dvaceti čtyř měsíců. V tomto období opice ukazovaly preferenci pro fotografie tváří před fotografiemi předmětů (měřeno podle délky pohledu). Lidské i opičí tváře byly preferovány stejnou měrou. Kontrolní skupina, která deprivací neprocházela, vykazovala zcela jasnou preferenci opičích tváří, zatímco lidské tváře nijak nepreferovala.

V následujícím období byla mláďata po dobu jednoho měsíce vystavována pohledu buď pouze na lidské, nebo pouze na opičí tváře. Po této době byla mláďata znovu testována. Výsledkem bylo, že docházelo k selektivní diskriminaci ve prospěch toho druhu, jehož tvářím byla mláďata vystavena. Naopak u stimulů toho druhu, který mláďatům zobrazován nebyl, došlo ke zhoršení rozlišovacích schopností. Tyto preference přetrvávaly i po zařazení zvířat do „běžného provozu“, kde docházelo ke kontaktu s lidmi i s ostatními makaky, a to až po dobu jednoho roku.

Stejné výsledky je možné vysledovat i u šimpanzů (Martin-Malivel a Okada, 2007). Výsledky zvířat závisejí na prostředí primatologických center, ve kterých žijí. První skupina je v kontaktu s velkým množstvím lidí, ale mezi sebou se opice moc nevidají, v druhé skupině platí opačné uspořádání. Výsledky odpovídají závěrům z předchozího experimentu.

Citované výsledky potvrzují hypotézu vyřčenou na začátku kapitoly, že existuje schopnost rozlišovat konfiguraci obličejí, která je nezávislá na zkušenosti a která se vyskytuje již u novorozenců. Vyplývá z nich také, že u mladých jedinců existuje jakási senzitivní perioda, během které

se ukotvují prvky konfigurace prvního řádu na základě těch vjemů, které má zvíře k dispozici. Do té doby flexibilní prototyp tváře se zpřesňuje na úkor jeho univerzálnosti. Z etických důvodů samozřejmě není možné tento experiment provést na dětech. Pascalisův výzkum z roku 2002 však ukazuje, že tato senzitivní perioda pravděpodobně u lidí existuje.

Pokusím se shrnout nejdůležitější informace z tohoto oddílu: Vnímání tváří se v průběhu života mění. Dochází k tomu zejména v novorozeneckém věku, kdy se rozeznávání zpřesňuje a za normálních podmínek se soustřeďuje na živočišný druh mláďete. Schopnost rozeznávání podobných druhů se ztrácí, čemuž je možné vyhnout se tím, že je dítě často vystavováno stimulům, jejichž rozlišovací schopnost chceme u dítěte do pozdějšího věku zachovat. Některé schopnosti je takto možné zachovat až do dospělosti, aniž by mezi tím byly využívány (Cassia et al., 2009).

2.6. Rozeznávání jedinců

Lidé jsou si schopni za svůj život zapamatovat neuvěřitelné množství tváří a dalších informací k nim patřících. Proto se nám při pohledu na známého člověka vybaví jeho jméno; příbuzný kamaráda nám může být povědomý, aniž bychom jej znali, a to jen proto, že se našemu kamarádovi podobá. Sama si jen těžko představuji situaci, kdy mezi houfy cizích lidí nejsem schopna rozeznat vlastní rodinu, protože by mi všichni ti lidé přede mnou připadali téměř identičtí.

Není těžké předpokládat, že i ostatní primáti mají do určité míry schopnost rozeznávat a pamatovat si známé jedince, například členy tlupy. O poznání hůře se však vytváří metodika, která by u zvířat tyto schopnosti odhalila. Proto studií tohoto typu není mnoho a i ty, které byly provedeny, je třeba hodnotit velmi kriticky.

Například Gothardův experiment již zmiňovaný v podkapitole 2.4 měl mimo jiné ambice zkoumat právě schopnost rozeznávání jedinců (Gothard et al., 2004). Přesto jsem ho raději zařadila do kapitoly popisující přitažlivost jednotlivých obličejových rysů, neboť takovéto výsledky jsou z experimentu jasně patrné, zatímco rozeznávání jedinců zřetelné není. Tento handicap je způsoben zejména použitím pouze dvou stimulů zároveň. Z experimentu sice jasně vyplývá preference nových tváří, není ale zřetelné, zda je způsobena rozpoznáním nového jedince od jedince předtím zobrazeného, či pouze preferencí nového podnětu bez ohledu na to, zda se jedná o tvář.

V novějším experimentu Gothard et al. (2008) tuto chybu napravili tím, že nejprve opicím zobrazili dvě fotografie téhož makaka zobrazeného z různých úhlů. Po chvíli bylo zobrazeno stejné zvíře opět z jiného pohledu a k němu zvíře nové. Tím byly opice nuceny vycházet pouze z konfigurace získané z prvních fotografií a musely jedince rozpoznat právě na jejím základě. Provedení tohoto experimentu se tedy zdá být metodicky v pořádku. Výsledky prokázaly preferenci

oblasti očí nově zobrazeného jedince, což lze interpretovat jako důkaz schopnosti rozlišit jedince vlastního druhu. Kromě opičích tváří byly makakům zobrazovány i tváře lidské, u kterých se efekt projevil také.

2.7. Rozeznávání emocí

Z tváře je možno vyčíst velké množství informací, pohlavím a věkem počínaje a momentálním psychickým rozpoložením konče. Právě rozeznávání emocí stojí na pomyslném žebříčku mnou prezentovaných schopností na úplném vrcholu. Jak bylo uvedeno již v kapitole o neurologii, emoce jsou ve srovnání se statickými konfiguračními údaji zpracovávány odlišně.

Přestože byla sepsána řada etogramů popisujících repertoár komunikačních možností jednotlivých druhů (Parr a Waller, 2006), které se týkají mimo jiné i šimpanzů, bonobů, makaků a malp, nikdo se nepokoušel tyto složky komunikace shrnout v souhrnné srovnávací studii. Některé výrazy tváře můžeme pozorovat napříč taxonomickými skupinami a ve všech mají stejný význam, u jiných je zřejmé, že jsou výrazně specifitější, často se liší druh od druhu. Většina dosavadních prací se však zabývala spíše otázkou, jaké výrazy je možno u toho kterého druhu pozorovat, než jak tyto signály rozlišují samotná zvířata a zda je budou schopna interpretovat i vytržené z kontextu, například z fotografií.

Jednou z těch, kdo se pokouší takovéto experimenty uskutečňovat je Lisa Parr, která pracuje zejména se šimpanzi. Část její práce se zabývá například schopností šimpanzů rozpoznat stejný výraz tváře na fotkách odlišných jedinců, ale také rozpoznáním emocí z vokálního projevu a jejím promítnutím do vizuální podoby. Její výzkum bude zčásti popsán v následující kapitole.

3. Přehled studií u zvířat

3.1. Poloopice

Poloopice jsou sesterskou skupinou vyšších primátů, mezi které patří veškeré opice a lidoopi včetně člověka. Kromě lemurů (*Lemuroidea*) mezi ně patří také makiovití (*Cheirogaleidae*), ksukolovití (*Daubentoniidae*), outloňovití (*Lorisidae*) a kombovití (*Galagonidae*).

3.1.1. Lemurové (*Lemuroidea*)

Lemurové jsou endemitickou skupinou žijící na Madagaskaru. Dělí se na tři čeledi – lemuroidní denní (*Lemuridae*), lemuroidní noční (*Lepilemuridae*) a indriovití (*Indridae*). Lemurovití denní, kterými se budu dále zabývat, žijí ve skupinách, naopak lemuři aktivní v noci jsou samotář-

ští. Sociálně žijící lemuři tvoří menší skupiny čítající několik málo až maximálně patnáct či dvacet jedinců, mohou žít také v párech.

Jediná studie dosud provedená na lemurech byla provedena na družích lemur bělohlavý (*Eulemur fulvus*) a lemur tmavý (*E. macaco*) a týkala se schopnosti rozlišovat známé jedince vlastního druhu od neznámých (Marechal et al., 2010). Oba druhy byly chovány v sousedících klecích, dá se tedy předpokládat, že se zvířata vzájemně znala. Stimuly byly zvířatům předkládány ve formě fotek umístěných na stojáncích, přičemž odměna (rozinka) byla vždy za fotografií známého jedince. V dodatečných testech autoři zjišťovali také schopnost rozlišení neznámého jedince vlastního druhu od jedince druhého druhu. Lemuři byli odměňováni za volbu fotografie vlastního druhu. V dalším testu měli lemuři vybírat mezi svou fotkou a fotkou neznámého zvířete, dále také mezi dvěma známými zvířaty. Z výsledků je patrná schopnost rozlišovat jedince z vlastní skupiny od jedinců cizích. V případě předložení fotografií dvou známých zvířat nepreferovali lemuři ani jedno z nich, stejně jako u dvojice vlastní fotka/fotka cizího zvířete. V případě mezidruhového rozlišení byla patrná jasná preference vlastního druhu. Lemuři tedy dovedou rozlišovat jak vlastní druh, tak i známé jedince.

3.2. Vyšší primáti

3.2.1. Ploskonosí (*Platyrrhini*)

Ploskonosí, nazývaní také opice Nového světa, jsou různorodou skupinou primátů. Mají dobrý zrak a většina z nich vidí barevně (všechny níže popsané druhy), proto jsou pro vizuální experimenty vhodné. Přesto jsou v porovnání s úzkonosými do výzkumů rozeznávání tváří zařazováni méně a nejsou na nich prováděny nejsložitější typy úloh. To je dle mého názoru dáno menším rozvojem jejich mozkové kůry. Pokud z anatomického hlediska srovnáme mozek malpy a makaka, zjistíme, že malpa má v poměru k velikosti mozku menší a méně gyrifikovaný spánkový lalok než makak (Rilling a Seilgman, 2002). Vzhledem k tomu, že rozeznávání tváří se u opic z velké části odehrává právě v temporálním laloku, dá se předpokládat, že mezi druhy budou ve schopnosti rozeznávat tváře rozdíly.

Do výzkumu rozeznávání tváří byli ploskonosí zařazeni poměrně pozdě. Zatímco první experimenty s úzkonosými byly provedeny ještě před rokem 1980, ploskonosí byli zapojeni zřejmě až v roce 1994 (Phelps a Roberts, 1994).

3.2.1.1. Malpa hnědá (*Cebus apella*)

Malpy jsou středně velké opice s denní aktivitou. Žijí sociálně ve skupinách zhruba po osmi až patnácti jedincích, vede je dominantní samec. Dá se tedy předpokládat, že schopnost rozeznávat ostatní jedince bude u malp přítomna.

Přesto byla první studie provedena nedávno, teprve v roce 2006 (Dufour et al., 2006). Jedná se o komparativní studii, která ověřuje předpoklad, že malpa (*Cebus apella*), makak (*Macaca tonkeana*) a člověk vykazují v rozpoznávání tváří specializaci pro konspecifické tváře (tváře stejného druhu) a naopak rozeznávání jiných druhů jim bude činit potíže. Jako stimuly byly použity fotografie tváří člověka, několika druhů makaků a dvou druhů malp, jedinci byli tetováni s využitím předpokladu preference nového. U všech tří druhů byla prokázána schopnost rozlišovat jedince vlastního druhu, nikoli však druhů ostatních, a to ani blízkce příbuzných.

Další tři studie uskutečnili Pokorný a de Waal. První z nich provedli v roce 2009 (Pokorný a de Waal, 2009a). Jejich záměrem bylo prokázat snazší rozpoznávání známých zvířat oproti zvířatům neznámým. Pro experiment bylo vybráno pět jedinců ze dvou skupin po patnácti a třinácti členech. Vzhledem k sociálnímu uspořádání skupin malp převažovaly samice (dvě a dvě z obou skupin), samec byl jeden. Obě skupiny pobývaly v jedné místnosti, ale byly vzájemně odděleny neprůhlednou přepážkou. Zvířata tak zřejmě měla představu i o členech „cizí“ skupiny, ale byla bez vizuálního kontaktu.

V tréninkové části byla zvířata trénována na rozlišování rozdílnosti (odditý matching). Zpočátku byly jako stimuly používány barevné čtverce. Byly zobrazovány po čtyřech, tři stejné barevné a čtvrtý jiný. Zvířata pracovala na dotykové obrazovce, za označení rozdílného stimulu automaticky dostala odměnu, při označení nesprávného stimulu nenásledovala odměna, ale zvukový signál a následující obrázek se objevil o něco později než obvykle. V závěrečné fázi malpy rozlišovaly mezi třemi různými fotkami tváře jednoho jedince a fotkou jiného zvířete, přičemž oba zobrazovaní jedinci byli buď z jedné, nebo druhé skupiny.

Z práce vyplývá, že malpy jsou schopny rozlišovat jedince na základě zatím neznámých znaků. Zřejmě jsou schopny chápat, že fotografie reprezentují existující zvířata, což připouštějí i Fagot et al. (2010) ve svém komentáři k pracím Pokorný a de Waala, který je jinak místy kritický. Z výsledků není patrné snazší rozlišování členů vlastní skupiny oproti členům skupiny cizí. Malpy naopak lépe rozlišovaly neznámé jedince. Autoři tuto skutečnost připisují většímu zájmu o nové, neznámé podněty. V závěru také připouštějí, že část zvířat nyní žijících odděleně, žila dříve v jedné skupině. Experiment však neprokázal původní očekávání, na což autoři odpověděli provedením pozměněné studie ještě téhož roku.

Druhého experimentu (Pokorný a de Waal, 2009b) se zúčastnily tři malpy figurující i v minulé studii, nebylo je tedy třeba trénovat znovu od začátku. Rozdíl proti předchozí úloze spočíval v tom, že v rámci čtyř fotek nebyla zobrazována dvě zvířata, ale čtyři, a to vždy tři jedinci z jedné skupiny a zbývající jedinec z druhé. Navíc byl zařazen test s fotkami mláďat (po čtyřech z obou skupin), aby se vyloučil vliv učení z předchozí studie, a další s fotkami převedenými do škály šedé barvy, aby se vyloučil možný vliv barevných rozdílů fotek z obou skupin.

Výsledky ukazují, že malpy bez problémů rozeznávají jedince patřící do vlastní skupiny od ostatních jedinců a dokážou na základě toho správně odpovídat i ve zmíněném experimentu. Byl vyloučen jak vliv předchozího učení, tak vliv rozdílné barevnosti fotek.

Zatím poslední práci Pokorné et al. (2011) je studie sledující vliv inverze na úspěšnost rozlišování fotek. Jako stimuly byly vybrány různé fotky jedinců stejného druhu fotky, dále fotky lidí, šimpanzů a aut. Pokus opět probíhal formou oddity matching, tři stimuly byly stejné a jeden rozdílný. Inverze způsobila signifikantní zhoršení u tváří malp a lidí, nikoli u tváří šimpanzů a u fotografií aut. Je tedy patrné, že horších výsledků malpy dosahovaly u stimulů, které byly familiérní. Autoři se na základě tohoto výsledku přiklánějí k hypotéze, podle které se inverzní efekt dostavuje u všech dobře známých objektů, nikoli pouze u tváří. Na základě experimentů popsanych v podkapitole 2.5 by však jednou z interpretací mohlo být i to, že neustálým kontaktem s lidmi malpy neztratily schopnost rozeznávat lidské tváře podle základního obličejového schématu.

Téměř s jistotou tedy můžeme tvrdit, že malpy mají schopnost rozeznávat konspecifické obličeje, taktéž můžeme předpokládat, že rozlišují jedince z vlastní skupiny, což je u sociálně žijících primátů očekávatelné.

3.2.1.2. Kotul veverovitý (*Saimiri sciureus*)

Kotul veverkovitý je malá opice z čeledi malpovitých. Jsou to velmi sociální zvířata, jejichž skupiny mohou čítat deset či dvacet, ale také i více než sto členů.

Rozeznávání tváří u něj bylo poprvé a zatím i naposledy testováno v roce 1994 (Phelps a Roberts, 1994). Jednalo se o vůbec první experiment s ploskonosou opicí. Výzkum se zaměřoval na vliv inverzního efektu u člověka, kotula a holuba. Výsledky ukazují, že u člověka i malpy se inverzní efekt projevuje, zatímco u holuba ne. U malpy je ale inverzní efekt přítomen pouze u lidských a lidoopích tváří, nikoli u tváří konspecifických, což je zarážející.

3.2.1.3. Chápan středoamerický (*Ateles geoffroyi*)

Chápan středoamerický je poměrně velká opice, která žije v menších skupinách zhruba do třiceti jedinců, ale stejně jako u kotula i u chápana byly viděny tlupy s více než sto členy.

Na chápanech byly zatím provedeny pouze dvě studie, a to poměrně nedávno, teprve v letech 2009 a 2010 (Taubert a Parr, 2009, Taubert, 2010). Studie na sebe navazují a obě se zabývají otázkou holistického zpracování tváří. První experiment byl proveden jako srovnávací studie chápana a makaka. U chápana z něj vyplývá, že tváře vlastního druhu vnímá holisticky.

Druhá úloha byla provedena formou matching to sample, tedy přiřazování stejného ke stejnému. Jako stimuly byly využity fotografie konspecifických, lidských a ovčích tváří, ale také fotografie rostlin. Fotografie byly zobrazovány v původní nezměněné podobě (kontrola), z různých úhlů a složené z rozdílné horní a spodní části (metoda popsána podrobně v kapitole 2.3.).

Z výsledků je patrné, že jak konspecifické, tak lidské tváře jsou vnímány holisticky. Druhá část experimentu pak ukazuje, že při rozlišování fotek na základě jejich horní poloviny dochází k ovlivnění holistickým zpracováním pouze ve chvíli, kdy je tvář zobrazena neinvertovaně. Ze srovnání s lidskými daty autoři vyvozují, že tyto kognitivní dovednosti jsou u chápana a člověka natolik podobné, že je můžeme považovat za homologické.

3.2.1.4. Tamarín pinčí (*Saguinus oedipus*)

Tamarín pinčí je malá opice z čeledi kosmanovitých. Žije sociálně, avšak tvoří menší skupiny než předchozí druhy - většinou je tvoří tři až devět jedinců.

Jedinou dosud zveřejněnou studii na tamarínech provedli Weiss et al. (2001). Zabývají se v ní vnímáním tváří jako takovým, ale také vlivem inverzního efektu. Studii rozdělili do několika fází. V první fázi se tamaríni učili rozlišovat dvě různé lidské tváře od dvou konfiguračně změněných tváří. Následně jim byly zobrazovány i tváře jinak pozmeněné, například se změněnou sytostí barev, s různou pozicí očí atd. Takto se Weiss et al. snažili zjistit, které podněty jsou pro rozpoznávání tváře u tamarínů nejdůležitější. Opicím také zobrazovali konspecifické tváře a poté i tváře rotované a invertované. Nejméně vnímání tváří narušily fyzické změny týkající se tváře jako celku, například velikost, pozice, zesvětlení či ztmavení. Nejvíce problémů opicím způsobovaly změny obrysů tváře - změny vnitřního uspořádání mají také vliv, ale menší. Pokud mají tamaríni možnost, dávají přednost rozlišování podle jednodušších pravidel, než je konfigurace tváře. Také se zdá, že tamaríni nejsou schopni zobecnění mezi známými a novými tvářemi, což ale podle autorů může být způsobeno i nevhodnou metodikou. Protože tamaríni nevyužívali v rozlišování tváří primárně vnitřní konfiguraci, neprojevil se u nich ani inverzní efekt.

Ve druhé fázi se výzkumný tým zabýval schopností opic rozeznávat tváře s rysy „přeházenými“ různým způsobem. V tomto experimentu byly testovány pouze dvě opice a jejich výsledky se neshodují, zdá se, že každá z nich využívala k rozlišení tváří jiné prvky.

Ve třetí fázi autoři testují, zda jsou tamariní schopni generalizace na základě tréninku z předchozích fází. Na rozdíl od předchozích výsledků u jednoho zvířete generalizaci prokázali. Jedna z opic se v druhé fázi naučila rozlišovat tváře od jiných objektů a od změněných tváří na základě konfigurace, a proto byl u této znovu vyzkoušen inverzní efekt. Autoři navrhují, že nepřítomnost inverzního efektu by mohla být zapříčiněna způsobem života tamarinů, kteří tráví poměrně dost času hlavou dolů. Proto nemají problém rozlišovat invertované stimuly, podobně jako ptáci, kteří často vnímají prostředí v horizontálním plánu.

3.2.2. Úzkonosí (*Catarrhini*)

3.2.2.1. Pavián (*Papio*)

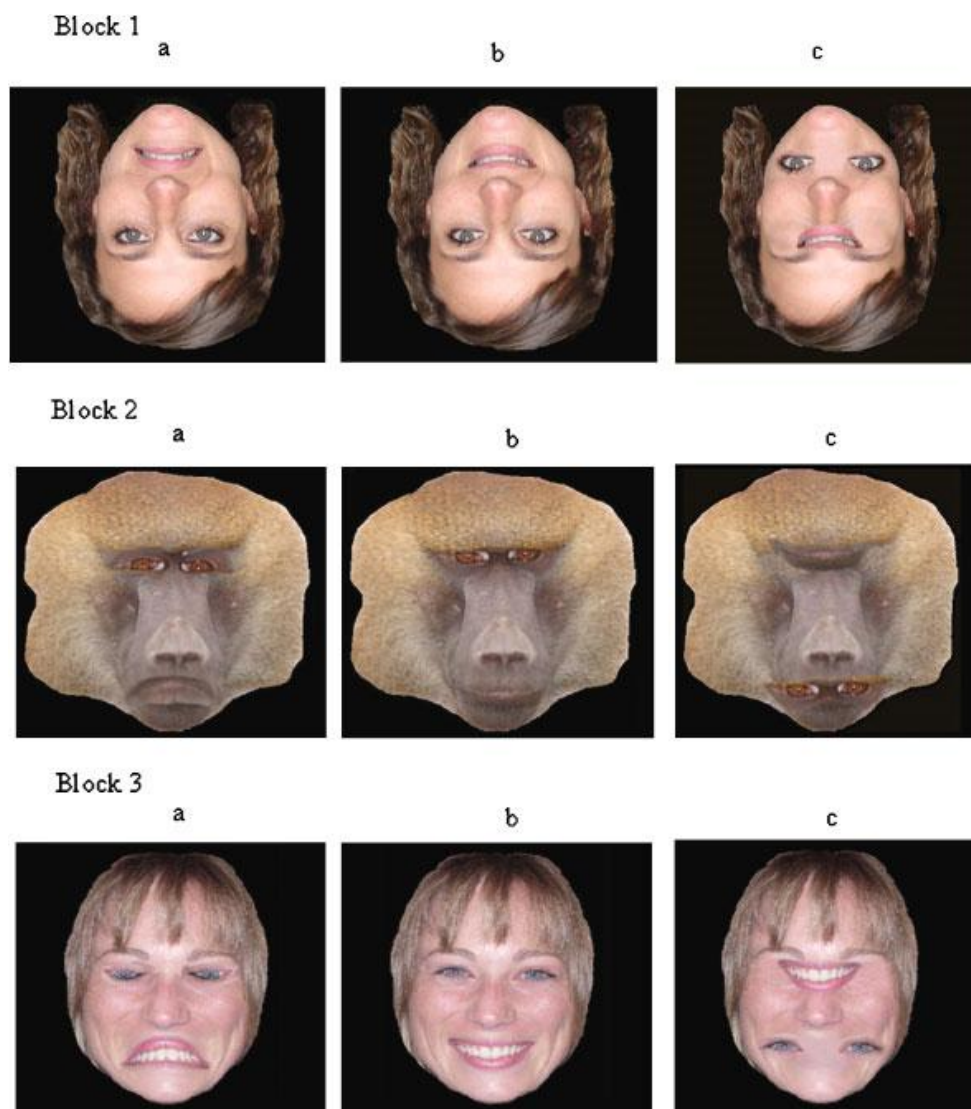
V této kapitole budou zmíněny dva druhy paviánů. Prvním z nich je pavián pláštíkovaný (*Papio hamadryas*), velká opice žijící v tlupě až o stech jedincích, s jedním dominantním vůdčím samcem. Druhým druhem je pavián guinejský (*Papio papio*), který je v porovnání s pláštíkovým menší. Žijí buď ve smíšených skupinách po sedmdesáti až sto členech, nebo v rodinách s jedním samcem, jeho samicemi a mláďaty.

První ze studií provedená na paviánovi pláštíkovém byla již popsána v kapitole 2.4 o přitažlivosti rysů tváře (Kyes a Candland, 1987). Jednalo o úlohu, ve které paviáni mohli za pomoci tlačítka ovlivňovat, jakou dobu se budou na které stimuly dívat. Zvířata dávala přednost celým tvářím, případně takovým stimulům, na kterých byly vidět oči.

Druhá studie byla provedena až roku 2008 na paviánovi guinejském a zabývala se schopností opic využívat k rozlišení konspecifických a lidských tváří konfiguraci prvního a druhého řádu (Parron a Fagot, 2008). Jako stimuly byly využívány normální tváře, tváře změněné Thacherovou iluzí (ústa a oči převrácené proti zbytku obličeje) a tváře se změněnou konfigurací prvního řádu (zaměněná poloha očí a úst - obrázek 5). Tyto stimuly byly zobrazovány dvěma skupinám zvířat, jedné invertovaně a druhé normálně. Paviáni byli z dřívějších experimentů trénováni odpovídat na úlohy matching-to-sample, tj. vybírat podle vzoru ze dvou variant.

Z výsledků prvních pokusů vyplývá, že paviáni jsou schopni rozlišovat jedince jak vlastního druhu, tak u lidí. Ukázalo se však, že paviáni nejsou schopni rozlišovat normální tváře od tváří s Thacherovou iluzí, a to jak v normálním zobrazení, tak invertovaně. Zdá se tedy, že pro rozlišení tváří na rozdíl od lidí nevyužívají prvky konfigurace druhého řádu.

Následně byly do experimentu zařazeny i stimuly se změněnou konfigurací prvního řádu. Jejich rozlišení od normálního stimulu nečinilo paviánům potíže. Paviáni tedy pro rozlišování tváří využívají konfiguraci prvního řádu.



Obrázek 5 Stimuly využívané v experimentu: a) „Thacher iluze“, b) normální tvář, c) změna konformace prvního řádu (převzato z Parron a Fagot, 2008)

3.2.2.2. Makak (*Macaca*)

Tlupy makaků mají většinou několik desítek členů, u některých druhů však až několik set, jsou vedeny vůdčím samcem. Makak je používán jako modelový organismus ve studiích o rozeznávání tváří – včetně neurofyzilogických studií - nejčastěji.

V experimentech byl využíván zejména makak rhesus (*Macaca mulata*), v menší míře pak také makak červenolící, zvaný též makak japonský (*M. fuscata*) a makak jávský (*M. fascicularis*).

Část experimentů se zabývá ontogenetickým vývojem rozeznávání tváří, takovýto experiment byl popsán v kapitole 2.5 (Sugita, 2008). Týkal se mláďat makaků odloučených od obličejových stimulů a jejich následné preference. V kapitole o konfiguračních úlohách pak byl zmíněn další z experimentů s mláďaty makaků (Kuwahata et al, 2004).

Další studie zjišťovaly přítomnost inverzního efektu. Zde je nutno dodat, že jejich výsledky jsou značně nejednotné. Například Bruce (1982) ani Rosenfeld a Hoesen (1979) v jedněch z prvních studií inverzní efekt neprokázali, stejně jako Dittrich (1990) a Parr et al. (1999). Ta se pokoušela neúspěšně prokázat přítomnost inverzního efektu u lidského obličej, jehož přítomnost některé dřívější experimenty údajně dokazovaly. U konspecifických tváří a tváří malp však efekt prokázala. Z výsledků nevyplývá ani expertní vliv, u kterého by se inverzní efekt projevoval pouze u známých stimulů. Efekt neprokázali ani Gothard et al. (2004). Gothard v experimentu zjistil, že makakové sledují nové stimuly v podobě tváří stejnou dobu, ať už jsou invertované nebo ne. V případě existence inverzního efektu by opice u převrácených tváří preferenci nového neměly vykazovat v takové míře, neboť by pro ně bylo obtížné stimuly rozlišit.

Naopak Overman a Doty (1982), Tomonaga (1994), Vermeire a Hamilton (1998), Guo et al. (2003) a Dahl et al. (2007) inverzní efekt u makaků prokázali. Například Guo a Tomonaga zjistili, že opice sledují déle neinvertované než invertované tváře. To je však přesný opak Gothardova výsledku.

Nejnovější výsledky inverzní efekt u makaků spíše podporují: Parr et al. (2008) a Parr (2011a) dokázali inverzní efekt u konspecifických, lidských a šimpanzích tváří, ne však u domů a dalších obrázků. Tyto výsledky podporují inverzní efekt a tím i specifitu vnímání tváří. O rok později dokázali Gothard et al. (2008) sledováním pohybu očí u makaků sníženou fixaci invertovaných tváří vlastního druhu, nikoli však tváří lidských. V tomtéž roce docílili Dahl et al. (2009) podobnou metodikou stejných výsledků. Zdá se tedy, že jistá forma inverzního efektu je u makaků patrná, není však jasné, zda je nebo není specifický pro tváře - na vyvozování konečných výsledků je ještě příliš brzy.

Mimo klasické inverze byly na makacích provedeny i studie sledující vliv Thatcher efektu (Adachi et al., 2009, Dahl et al., 2010). Z Dahlových výsledků plyne, že makakové vykazují holistické vnímání pouze pro konspecifické tváře bez inverzního efektu. Parr et al. (2008) se v experimentu zabývala také vlivem konfigurace prvního a druhého řádu. Jako stimuly byly použity pozměněné fotografie makaků, které byly stejného typu, jako ty na obrázku 6 z experimentu se šimpanzi (Parr et al., 2008). Makakové sice vykazují zhoršení schopností při změnách konfigurace, na rozdíl od šimpanzů ale nelze přesně definovat, které změny jsou za to odpovědné.

Ve stejné studii se Parr zajímala i o schopnost individuálního rozeznání jedinců. I tady jsou výsledky výrazně horší a hůře interpretovatelné než u šimpanzů. Přestože byly stimuly sestavovány natolik pečlivě, aby se od sebe svými vlastnostmi příliš neodlišovaly, byly některé z nich vnímány výrazně hůře než jiné. Celkově však makakové v tomto experimentu příliš neobstáli. O mnoho dříve provedl Humphrey (1974) experiment, ve kterém dokazoval schopnost makaků

rozlišovat jak jedince vlastního druhu, tak jedince jiných živočišných druhů. Rozlišení konspecifických tváří tehdy nedělalo opicím problém, zatímco ostatní zvířata se naučili rozlišovat až po půlročním tréninku. Na makacích byl také proveden experiment využívající multimodální stimuly (Sliwa et al., 2011). Byla dokázána schopnost opic rozpoznat známé opice i lidi na základě zvukového signálu- makakové jsou si podle autorů schopni asociovat jedince na základě dřívějších interakcí.

Makakové jsou také schopni reagovat na výrazy tváře a emoce sledovaného zvířete. K tomu dospěli Mosher et al. (2011), když nechali opice sledovat krátké videosekvence s neutrálním až agresivním chování jiných makaků.

3.2.2.3. Gibon tmavoruký (*Hylobates agilis*)

Gibonovití (Hylobatidae) patří spolu se sesterskou skupinou hominidů (Hominidae) do nadčeledi Hominoidea. Řadí se tedy do skupiny vývojově nejvyšších primátů, do které patří také orangutani, gorily, šimpanzi a lidé. Jako první z dosud zmiňovaných druhů nežije ve velkých skupinách, ale v rodinách tvořených párem a jejich mláďaty, která rodinu později opouštějí. Giboni jsou monogamní a žijí ve stálém teritoriu.

Na gibonech byly dosud zřejmě provedeny jen dvě práce týkající se rozeznávání tváří, obě byly provedeny v roce 2001 stejnými autory.

První studie již byla zmíněna v kapitole 2.1 o konfiguračních úlohách (Myowa-Yamakoshi a Tomonaga, 2001a). Byl v ní sledován zájem mláděte gibbona o stimuly v podobě tváří. Také bylo zjištěno, že gibon déle pozoroval tváře s nezměněnou konfigurací a že rozlišoval tváře známé od neznámých.

Druhá studie byla taktéž provedena na mláděti a také se věnovala konfiguraci obličeje (Myowa-Yamakoshi a Tomonaga, 2001b). V obou studiích byla použita metoda, při které zvíře sleduje zobrazený stimul, který se pohybuje na stranu. Předpoklad je, že čím větší zájem o stimul opice má, tím déle ho vydrží sledovat (maximální hodnota byla 60 stupňů). Ve druhém experimentu byla dokázána preference přímého zobrazení tváře oproti tváři natočené bez ohledu na to, zda byla dodržena správná konfigurace. Dále byla testována preference tváří se zobrazenými očima, která se prokázala. Na základě těchto výsledků autoři předpokládají, že ve schopnosti vnímání tváří u mláďat existuje podobnost mezi gibonem a člověkem.

3.2.2.4. Šimpanz učentlivý (*Pan troglodytes*)

Šimpanz je velký lidoop, nejbližší příbuzný člověka. Žije ve skupinách po dvaceti až třiceti jedincích, které jsou vedeny jedním či dvěma samci. Skupinu dále tvoří samice s mláďaty a mladí

samci. Šimpanzi využívají celou řadu složitých kognitivních dovedností. Stejně jako ostatní lidopí jsou schopni sebeuvědomění (Gallup, 1970), také je u nich prokázána epizodická paměť (Martin-Ordas et al., 2010).

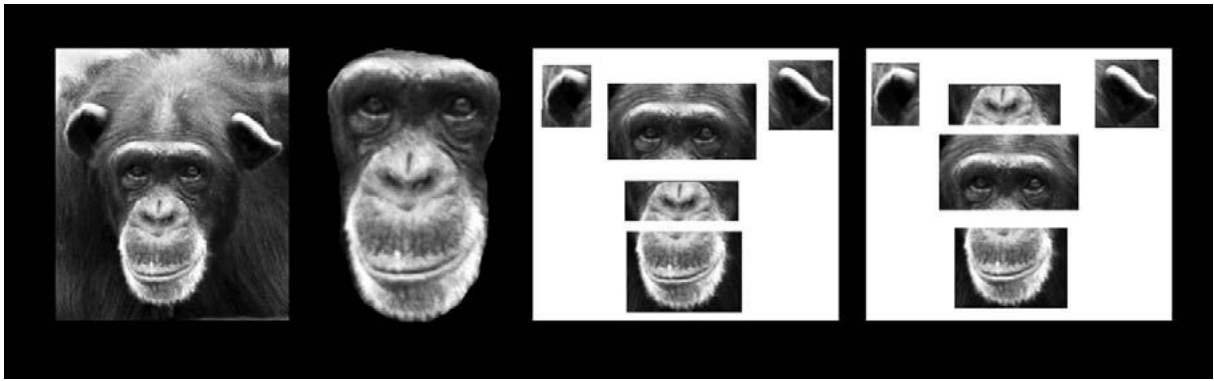
Stejně jako u makaků bylo i u šimpanzů provedeno větší množství studií než u ostatních zmiňovaných druhů a na většině z nich se podílela Parr, jak jsem již zmiňovala dříve. Experimenty shrnu do několika kategorií a detailně přiblížím jen některé z nich.

První typ studií zkoumá u šimpanzů přítomnost inverzního efektu. Ve všech studiích s výjimkou práce, kterou zveřejnil Tomonanga et al. (1993) se tento efekt podařilo prokázat. V tomto experimentu byla u jednoho šimpanze testována schopnost určit tváře familiérních lidí pomocí symbolů, přičemž část stimulů byla zobrazena invertovaně. Parr (2011a) se domnívá, že nepřítomnost inverzního efektu mohla být dána právě tím, že šimpanz všechny zobrazované lidi dobře znal, nebo způsobem, jakým se naučil asociovat tváře s jim patřícími symboly. Ať už byly důvody jakékoli, šimpanz invertované tváře nezpracovával holisticky.

Ve studiích, které provedli Parr et al. (1998a), Tomonanga (1999) a Parr a Heintz (2006) je inverzní efekt zřetelný, což nepřímo dokazuje i Tomonanga (2007) ve své další práci, ve které mimo jiné poukazuje na preferenci normálních stimulů oproti stimulům rotovaným a invertovaným.

V roce 1998 testovali Parr et al. pětici šimpanzů, kterým byly zobrazovány nefamiliérní stimuly v podobě konspicivních obličejů, tváří lidí a malp a fotek automobilů, a to buď v normální poloze, nebo invertovaně. Zvířata odpovídala na základě metody matching to sample. Z výsledků je patrné, že zatímco u konspicivních a lidských tváří došlo při zobrazování invertovaných stimulů ke zhoršení, vnímání obrázků malp a automobilů poznamenáno nebylo. V obou pozdějších studiích byly jako stimuly využity tváře vlastního druhu a fotografie domů.

Další experimenty se zabývají vlivem ostatních konfiguračních změn na vnímání tváří. Vzhledem k výsledkům s invertovanými tvářemi se Lisa Parr rozhodla provést také studii zabývající se holistickým zpracováním tváří a využívající změny konfigurace prvního a druhého řádu (Parr et al., 2006). Pro zjištění vlivu konfigurace druhého řádu využila metodu popsanou v kapitole 2.3 o skládání tváří. Jak už bylo ve zmíněné kapitole napsáno, šimpanzům byla zobrazena fotografie složená z horní a dolní poloviny, které patřily rozdílným jedincům. K ní se zobrazily celé fotografie zobrazených zvířat a šimpanzi měli na základě matching-to-sample vybrat to zvíře, které podle nich odpovídalo složené předloze. Jak již bylo uvedeno, šimpanzi jako podobnějšího označovali spíše jedince z horní poloviny předlohy. Vzhledem k dříve popsaným experimentům by to snad mohlo být způsobeno přítomností očí. I u stimulů, které měly posunutou spodní a horní polovinu, byla jako stejná označována zvířata z horní poloviny.



Obrázek 6 Příklad stimulů z druhé části studie: vlevo nezměněná tvář, dále zvýrazněné vnitřní prvky, rozdělené obličejové části a následně rozdělené a přeházené části (podle Parr et al., 2006)

V druhé části experimentu byly stimuly voleny tak, aby porušovaly konfiguraci prvního i druhého řádu. Manipulace s obličejí je patrná z obrázku 6. Třetí stimul zleva porušuje konfiguraci druhého řádu, čtvrtý stimul porušuje i konfiguraci prvního řádu. Šimpanzům byl vždy zobrazen původní stimul (na obrázku vlevo) a dvojice změněných tváří, z nichž jedna odpovídala vzoru. Šimpanzi tváře nejlépe poznávali ze stimulů zobrazujících výřez bez změněné konfigurace, přestože i zde byly výsledky výrazně horší než u nezměněných stimulů. Stimuly v podobě třetího a čtvrtého obrázku byly rozpoznávány zhruba stejně špatně bez ohledu na to, zda byla narušena i primární konfigurace. Zdá se tedy, že konfigurace druhého řádu je při rozlišování tváří sama o sobě natolik důležitá, že ani zachování primární konfigurace nedokáže přispět ke zlepšení vnímání.

V závěrečné části experimentu pak byly šimpanzům ukazovány fotografie pozměněné manipulací s pixely (větší či menší „čtverečkování“ fotky) a dále začerněním očních partií. Změna pixelů mění konfiguraci, v případě velkých čtverečků zejména druhého řádu. Z výsledků logicky vyplynulo, že větší čtverečkování je doprovázeno horším vnímáním. Naopak nepřítomnost očí žádné zhoršení nepřinesla, což autoři přičítají tomu, že vzorová fotografie byla úplně totožná s tou, kterou šimpanzi vybírali. V takovém případě se zvířata mohla bez problémů orientovat podle jiných obličejových znaků. Opačný výsledek Parr zaznamenala v dřívější komparativní studii makaků a šimpanzů, ve které vždy bylo stejné zvíře zobrazeno na dvou různých fotkách, což zhoršilo orientaci podle ostatních částí tváře (Parr et al., 2000).

Konfigurací se v experimentu zmíněném v souvislosti s inverzním efektem zabýval také Tomonaga (2007). Šimpanz reagoval na stimuly v podobě částí tváře (oči, ústa, nos a jejich kombinace), a to jak v normální, tak v invertované podobě. Je zajímavé, že inverzní efekt se týká pouze celého obličeje, oblasti očí a očí spolu s nosem. Oči zde opět vystupují v roli nejdůležitější-

ho prvku. Naopak v případě, kdy jako stimul ponecháme pouze obvodové části obličeje s vymazaným středem, se inverzní efekt neprojeví vůbec.

Část studií prováděných na šimpanzech se týká schopností rozlišovat jedince jako takové, rozdílů mezi rozlišováním lidských a konspecifických tváří, nebo rozlišováním jedinců na základě rodové příslušnosti.

Například Boysen (1989) dokazoval rozlišování jedinců na základě změn srdečního tepu. Ten se významně zvýšil ve chvíli, kdy byl šimpanzovi zobrazen jedinec známý ve skupině jako agresor. Dále víme, že v případě zobrazování tváří zabíraných z různých úhlů pohledu jsou familiérní tváře rozlišovány snáze než tváře neznámé (Parr et al., 2011). Pokud jsou pro šimpanze dostatečně familiérní i lidské tváře, rozlišují je podstatně lépe, než jedinci, kteří lidské tváře příliš neznají (např. tehdy, kdy ošetřovatelé používají ochranné pomůcky) (Martin-Malivel a Okada, 2007).

Také bylo zjištěno, že šimpanzi jsou schopni rozlišovat příbuzné jedince. V tomto experimentu Parr a de Waal (1999) zobrazovali šimpanzům fotografie samic a jejich potomků. Zatímco správné určení dvojice matka- syn nedělalo zkoumaným jedincům problém, u dvojic matka- dcera bylo procento správných odpovědí výrazně nižší. Stejného výsledku se dobrali Vokey et al. (2004) (spolu s Lisou Parr), kteří stimuly využití v předchozím experimentu předložili lidem. V roce 2010 navázala Parr et al. na předchozí práce a provedla srovnávací studii i s makaky. V ní bylo zjištěno, že schopnost rozeznávat příbuzenské vztahy neplatí pouze v případě dvojic matka- syn, ale také otec- dcera. Autoři předpokládají, že tato zajímavá schopnost slouží u šimpanzů k zabránění příbuzenského křížení, u makaků jsou výsledky poněkud jiné.

Poslední studie, o kterých se v souvislosti s šimpanzi zmíním, se zabývají schopností jedinců rozpoznávat emoce. Experimenty tohoto typu u šimpanzů opět zkoumá hlavně výzkumná skupina Lisy Parr. V prvním experimentu měli šimpanzi metodou matching-to-sample rozlišovat mezi fotografiemi různých jedinců s odlišnými výrazy tváře, z nichž jeden byl vždy neutrální. Cílem experimentu bylo tuto jejich schopnost prokázat, což se podařilo, a také pochopit, jaké obličejové rysy jsou pro rozlišování emocí důležité a jak se na tom podílejí (Parr et al., 1998b). Většinu výrazů byli šimpanzi schopni rozlišovat hned v prvním dni testování, déle jim však trvalo osvojit si rozlišení výrazu pro supění či houkání. Nikdy ale nebyli schopni rozlišit relaxovaný výraz s pootevřenými ústy. Zdá se, že šimpanzi při rozlišování výrazů neberou ústa v potaz. V další části studie byly šimpanzům zobrazovány dvojice různých výrazů. Podle předpokladu jsou pro šimpanze snáze odlišitelné ty výrazy, které si nejsou příliš podobné, naopak s vizuálně podobně vypadajícími výrazy měli šimpanzi problémy, ale není tomu tak vždy.

O něco později provedla Parr (2001) podobnou studii, ve které pouze nahradila vzorovou fotografii krátkým pětivteřinovým videem. Videoklip zobrazoval emotivní situace, pozitivní i negativní, které šimpanzi znali. Jednou z přehrávaných scén byl například odběr krve. Jinou část téhož experimentu popisuje také v knize *Primate psychology* (Maestripieri, 2005). Výsledky této studie se ukázaly být lepší, než v případě statického zobrazení, což ale mohlo být způsobeno předchozí zkušeností zvířat. Zvláštní ale je, že šimpanzi na rozdíl od předcházející studie bez problémů rozlišovali uvolněný výraz s otevřenými ústy, který předtím rozlišit nedokázali. V průběhu experimentu byly šimpanzům měřeny i některé fyziologické hodnoty- při zobrazení injikování a zasažení šipkou jim klesla tělesná teplota, což se ale nestalo u videa s uspaným zvířetem. Vzhledem k tomu, že pokles teploty u lidí nastává při pocitech strachu a smutku, dá se předpokládat, že to samé prožívají i šimpanzi. I výsledky match to sample ukazují, že šimpanzi zvládají události pojívat na základě významu.

Když Parr v experimentech úspěšně použila video, rozhodla se využít multimodální stimuly (Parr, 2004). V tomto experimentu byla videa s výrazy tváře párována s odpovídající vokalizací (fotografie řvaní se zvukem řevu), nebo s vokalizací neodpovídající (fotografie řvaní se zvukem houkání). Z fotografií, které sloužily k matching-to-sample odpovídala jedna videu a druhá zvuku. Zvířata spontánně vybírala některé emoce na základě sluchového podnětu a jiné na základě podnětu zrakového. Takto bylo zjištěno, že zatímco řvaní je paradoxně vnímáno zejména vizuálně, supění a houkání je vnímáno téměř výhradně sluchem. Tím se objasnilo, proč šimpanzi nebyli schopni tento výraz rozlišovat v čistě vizuálním testu.

Své výsledky Parr shrnuje v zajímavých přehledových článcích, ve kterých má možnost svou práci hodnotit s časovým odstupem. V některých z nich srovnává právě dosud provedené studie z oblasti šimpanzího vnímání emocí (Parr, 2006, Parr a Waller, 2006, Parr et al., 2007).

3.2.3. Srovnávací studie

V některých studiích autoři využili možnosti porovnat výsledky různých druhů při využití srovnatelné metodiky. Testování odlišných druhů je samozřejmě limitováno použitou metodikou – tu je potřeba upravit tak, aby jí bylo možno použít u všech zvířat a aby se jí zvířata naučila ovládat, pokud vyžaduje jejich aktivní spolupráci. Srovnávací studie se nejčastěji zabývají společnými a odlišnými rysy v rozeznávání tváří člověka a jiného druhu primáta a jejich rozlišovacími schopnostmi (Overman a Doty, 1982, Phelps a Roberts, 1994, Kanazawa, 1996, Pascalis a Bachevalier, 1998, Dufour et al., 2006, Neiworth et al., 2007, Dahl et al., 2009, Dahl et al., 2010).

Pro svou univerzalitu a relativní jednoduchost mnozí autoři zvolili metodu pasivního sledování, při které zaznamenávali směr pohledu a délku ulpění na jednom ze stimulů, případně na

jeho části. U takových úloh dále využívali preferenci nového (Pascalis a Bachevalier, 1998, Dufour et al., 2006, Neiworth et al., 2007). V jiných případech používali například metodu matching-to-sample (Phelps a Roberts, 1994, Kanazawa, 1996, Parr et al., 2000, Taubert a Parr, 2009, Parr a Taubert, 2010, Parr et al., 2010, Taubert a Parr, 2011).

Některé studie se zaměřují na schopnost rozlišení konspecifických, případně jiných tváří, k čemuž se velmi dobře hodí právě předpoklad preference nového. Výsledky, které získal Pascalis a Bachevalier (1998) například ukazují, že makak i člověk preferují nové konspecifické tváře (a také předměty), zatímco v případě tváří druhého druhu preference patrná není, protože tyto tváře jsou těžko rozlišitelné, jak už bylo napsáno dříve. Dufour et al. (2006) potvrzují výsledky pro makaky i lidi a stejnou preferenci popisují také u malp. V další studii se však u tamarinů vyskytuje preference jak pro nové obličejové tváře vlastního druhu, tak i lidské, zatímco lidé opět preferují pouze lidské tváře. Neznámé předměty jsou preferovány oběma druhy (Neiworth et al., 2007).

Stejně výsledky získal Dahl et al. (2009) s využitím jiné metody. Autoři pracovali s makaky a lidmi, přičemž subjekty pasivně sledovaly zobrazované stimuly, stejně jako u předchozích experimentů. Výstupem však v tomto případě byla data zachycující, jak dlouho byly sledovány jednotlivé obličejové partie. Jako stimuly byly využity tváře obou sledovaných druhů v normální, invertované a rozostřené formě. U obou druhů je z výsledků patrné expertní vnímání konspecifických obličejů, nikoli však obličejů jiného druhu.

Také přítomnost inverzního efektu dokazuje rozdílné vnímání některých tváří. Tímto se zabývali například Phelps a Roberts (1994) ve studii zmíněné již v kapitole o kotulovi. Kromě kotulů byli do studie zařazeni také lidé a holubi. Metodou matching-to-sample byl inverzní efekt prokázán u lidí (pro lidské, lidoopí a částečně i opičí tváře) a malp (pro lidské a lidoopí, ne však pro konspecifické tváře). U holubů nebyl inverzní efekt prokázán u žádných tváří, ani u konspecifických. Další experiment provedla Parr (2011a) na šimpanzech a makacích také s využitím matching-to-sample. Jako stimuly byly použity fotografie obou druhů, předmětů a jiné obrázky. U šimpanzů Parr dokázala inverzní efekt pouze pro konspecifické tváře, zatímco u makaků se inverzní efekt projevil u konspecifických a šimpanzích tváří, ale také u předmětů.

Další studie se zabývá holistickým zpracováním tváří u makaků a chápanů (Taubert a Parr, 2009). Jako stimuly využívá opičí, šimpanzí, gorilí a lidské tváře, dále tváře ovcí a rostliny. Stimuly jsou sestaveny z rozdílné horní a spodní poloviny a mohou být zobrazeny i posunutě, jak bylo popsáno v kapitole o skládání tváří. Z výsledků plyne, že chápani vnímají holisticky tváře těch druhů, s nimiž byli dříve v kontaktu, tedy tváře lidí a chápanů. U makaků nebylo prokázáno holistické vnímání u lidských tváří, kde bylo očekáváno, ale objevilo se u šimpanzích tváří, které byly

pro makaky do té doby neznámé. Autoři předpokládají, že to může být způsobeno podobností tváří šimpanzů a makaků.

Další dvě studie stejných autorů se týkají vlivu konfigurace druhého řádu na vnímání tváří u šimpanzů a makaků (Taubert a Parr, 2011, Parr a Taubert, 2011). Z prvního experimentu vyplývá, že oba druhy tolerují vertikální roztažení stimulu, protože se při něm nemění absolutní pozice jednotlivých částí. Na horizontální roztažení jsou citlivější šimpanzi. Horizontální vztahy jednotlivých prvků obličeje, například vzdálenost očí, jsou zřejmě pro vnímání důležitější než vztahy vertikální. Druhý experiment testuje vliv pozitivní a negativní černobílé fotografie. U obou studií autoři poukazují na výraznou podobnost vnímání šimpanzů a lidí, zatímco vnímání makaků probíhá poněkud odlišně.

Další experimenty dokazují například schopnost makaků a šimpanzů rozlišovat neznámé konspecifické tváře (Parr et al., 2000), dále jejich rozdílnost ve vnímání příbuznosti jedinců (Parr et al., 2010), přičemž šimpanzi lépe rozlišují mezipohlavní podobnost otec – dcera a matka – syn, zatímco makakové si snáze pamatují samčí tváře. To značí, že se šimpanzi při vyhýbání se inbreedingu řídí rysy obličeje více než makakové, kteří k tomu zřejmě využívají jiné znaky. Poslední studie, kterou zmíním, se věnuje schopnosti makaků a lidí správně identifikovat výrazy tváře obou druhů (Kanazawa, 1996). Studie ukázala, že makakové jsou schopni správně interpretovat výrazy nejen z konspecifických, ale také z lidských tváří a naopak. Jediné, s čím měly opice problém, bylo rozlišování hněvu a smutku z lidské tváře, což lidé zvládají bez problému. Zřejmě je to způsobeno tím, že makakové neumějí správně číst pohyb obočí, které oni sami nemají výrazné.

3.3. Ostatní zvířata

Pro úplnost si na závěr dovolím malou odbočku k výzkumu rozeznávání tváří u jiných druhů zvířat, protože i zde byly zaznamenány poměrně zajímavé výsledky. Nejedná se pouze o studie na savcích, ale i na ptácích a dokonce i na bezobratlých.

Nejvíce studií bylo kromě primátů zřejmě provedeno na ovcích (*Ovis ammon f. aries*). Některé z nich se zabývaly neurologií (Kendrick a Baldwin, 1987), jiné testují schopnost ovčí identifikovat známé jedince podle tváří (Kendrick et al., 2001), případně známé ovce od neznámých (Kendrick et al., 1996). Ve studii z roku 1996 dokázal Kendrick u ovčí také inverzní efekt. Ze studií vyplývá, že ovce se snáze naučí rozeznávat familiérní tváře než nefamiliérní, ale jakékoli tváře se naučí rozeznávat rychleji, než geometrické objekty. Za zajímavý považuji fakt, že ovce jsou si schopné zapamatovat tváře padesáti jiných ovčí po dobu dvou let.

Schopnost rozeznávat tváře byla prokázána také u tura domácího (*Bos primigenius f. taurus*). Bylo zjištěno, že tur je schopen rozlišovat konspecifické tváře od tváří jiných druhů zvířat, i přes to, že jedinci vlastního druhu vykazují velkou variabilitu (Coulon et al., 2007). Z výsledků dalších studií je patrné, že tur dokáže rozlišovat mezi tvářemi známých a neznámých jedinců a také jen mezi tvářemi neznámých jedinců (Coulon et al., 2009, Coulon et al., 2011).

Dalším testovaným druhem byl pes domácí (*Canis familiaris*). Výsledky ukazují, že pes dokáže na základě rozdílnosti tváří rozeznat jednak ostatní psy, ale také lidi. Inverzní efekt nebyl prokázán, neboť ve stejné míře ovlivňoval rozlišení tváří i předmětů (Racca et al., 2010). Psi jsou schopni rozeznávat emoce, a to jak z konspecifických, tak, v menší míře, i z lidských tváří. Z experimentů byly patrné neurologické rozdíly při vnímání pozitivních a negativních emocí (Racca et al., 2012).

Tváře rozeznávají také ptáci. Například u andulek vlnkovaných (*Melospittacus undulatus*) byla zjištěna schopnost rozlišovat jedince jak podle reálných fotek hlav, tak i na základě kreslených hlav (Brown a Dooling, 1992, Brown a Dooling, 1993). Čerstvě vylíhnutá kuřata preferují, stejně jako lidscí novorozenci, stimuly s tříbodovým schématem v podobě čtverců na obrysu hlavy (Rosa-Salva et al., 2010). Několik experimentů se zabývalo rozeznáváním tváří u holubů domácích (*Columba livia*). Holubi rozeznávají jak tváře konspecifické (Schimizu, 1998), tak lidské (Jitsumori, 2004). Také jsou schopni do jisté míry rozlišovat i lidské emoce, konkrétně radost a smutek (Jitsumori a Yoshihara, 1997).

4. Závěr a diskuze

	známý x neznámý	konspec. jedinci	inverzní efekt	holistické v.	výraz tváře	konfig. 1. řádu	konfig. 2. řádu
lemur	+						
malpa	+	+	+				
kotul			?+				
chápan				+			
tamarín			-				
pavián		+				+	-
makak		+	?+		+	?+	?
gibon	+					+	
šimpanz	+	+	+	+	+	+	+

Tabulka 1 Shrnutí schopností jednotlivých druhů primátů: zleva- schopnost rozlišení známých jedinců od neznámých, rozlišení konspecifických jedinců, přítomnost inverzního efektu, holistické vnímání tváří, rozeznávání výrazu tváře, ovlivnění konfigurací prvního a druhého řádu

Ve své práci jsem se pokusila shrnout dosud známé informace týkající se rozeznávání tváří, což se ukázalo být nesnadným úkolem, neboť jednotliví autoři přistupují k tématu velmi rozdílně. Z popsaných studií jsou jasně patrné rozdíly i u úloh, které se zdánlivě zabývají stejnou problematikou. Shrnutí mi ztěžuje také velmi nerovnoměrné využití jednotlivých druhů. Zatímco na šimpanzech a makacích byla provedena celá řada experimentů, u ostatních druhů bylo provedeno jen málo studií. Tuto nekonzistentnost shrnuje tabulka 1, která se pokouší zhruba shrnout schopnosti jednotlivých druhů primátů. Opravdu ucelené informace máme pouze ze studií provedených na lidech, kterými jsem se vzhledem k limitovanému rozsahu práce věnovala jen v omezené míře.

Do budoucna bude zapotřebí zkompletovat data týkající se jednotlivých druhů, při čemž bude nutné brát v úvahu jejich schopnost zvládnout tu kterou metodiku. Některé experimenty bude nutno zopakovat z důvodu možných metodických nedostatků. Přesto byl v tomto oboru v poslední době učiněn veliký pokrok, zvláště v oblasti neurologie

I přes útržkovitost nám výsledky, které máme k dispozici, naznačují, že při rozeznávání tváří využívají všichni primáti velmi podobné mechanismy. Tuto podobnost sdílíme i my, lidé, přestože jsou u nás při sledování tváří aktivovány jiné mozkové oblasti než u opic. Vzhledem ke klíčovému vlivu rozeznávání tváří při sociálních interakcích je možné předpokládat, že je tato schopnost v určité míře společná všem primátům, nejen dosud testovaným druhům.

5. Seznam literatury

1. Acerra, F., Burnod, Y., De Schonen, S., 2002. Modelling aspects of face processing in early infancy. *Developmental Science* 5, 98–117.
2. Adachi, I., Chou, D.P., Hampton, R.R., 2009. Thatcher effect in monkeys demonstrates conservation of face perception across primates. *Current Biology* 19, 1270–1273.
3. Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., Damasio, A., 1994. Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala. *Nature* 372, 669–672.
4. Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., Damasio, A.R., 1995. Fear and the human amygdala. *J. Neurosci.* 15, 5879–5891.
5. Aggleton, J.P., 1993. The contribution of the amygdala to normal and abnormal emotional states. *Trends in Neurosciences* 16, 328–333.
6. Aggleton, J.P., Passingham, R.E., 1981. Syndrome produced by lesions of the amygdala in monkeys (*Macaca mulatta*). *J Comp Physiol Psychol* 95, 961–977.
7. Bachevalier, J., Brickson, M., Hagger, C., 1993. Limbic-dependent recognition memory in monkeys develops early in infancy. *Neuroreport* 4, 77–80.
8. Banks, M.S., Salapatek, P., 1981. Infant pattern vision: A new approach based on the contrast sensitivity function. *Journal of Experimental Child Psychology* 31, 1–45.
9. Bartlett, J.C., Searcy, J., 1993. Inversion and configuration of faces. *Cogn Psychol* 25, 281–316.
10. Boysen, S.T., 1989. Conspecific recognition in the chimpanzee (*Pan troglodytes*): Cardiac responses to significant others. *J COM PSYCH* 103, 215.
11. Brown, S., Schäfer, E.A., 1888. An investigation into the functions of the occipital and temporal lobes of the monkey's brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B* 179, 303–327.
12. Brown, S.D., Dooling, R.J., 1992. Perception of conspecific faces by budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): I. Natural faces. *Journal of Comparative Psychology* 106, 203.
13. Brown, S.D., Dooling, R.J., 1993. Perception of conspecific faces by budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): II. Synthetic models. *Journal of Comparative Psychology* 107, 48.
14. Bruce, C., 1982. Face recognition by monkeys: Absence of an inversion effect. *Neuropsychologia* 20, 515–521.
15. Bruce, C., Desimone, R., Gross, C.G., others, 1981. Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *J Neurophysiol* 46, 369–384.
16. Calder, A.J., 1996. Facial Emotion Recognition after Bilateral Amygdala Damage: Differentially Severe Impairment of Fear. *Cognitive Neuropsychology* 13, 699–745.
17. Cassia, V.M., Kuefner, D., Picozzi, M., Vescovo, E., 2009. Early Experience Predicts Later Plasticity for Face Processing: Evidence for the Reactivation of Dormant Effects. *Psychological Science (Wiley-Blackwell)* 20, 853–859.
18. Coulon, M., Baudoin, C., Heyman, Y., Deputte, B., 2011. Cattle discriminate between familiar and unfamiliar conspecifics by using only head visual cues. *Animal Cognition* 14, 279–290.
19. Coulon, M., Deputte, B.L., Heyman, Y., Baudoin, C., 2009. Individual Recognition in Domestic Cattle (*Bos taurus*): Evidence from 2D-Images of Heads from Different Breeds. *PLoS ONE* 4, e4441.
20. Coulon, M., Deputte, B.L., Heyman, Y., Delatouche, L., Richard, C., Baudoin, C., 2007. Visual discrimination by heifers (*Bos taurus*) of their own species. *Journal of Comparative Psychology* 121, 198–204.
21. Cristinzio, C., Sander, D., Vuilleumier, P., 2007. Recognition of emotional face expressions and amygdala pathology. *Epileptologie* 24, 130–8.
22. Dahl, C.D., Logothetis, N.K., Bulthoff, H.H., Wallraven, C., 2010. The Thatcher illusion in humans and monkeys. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 2973–2981.
23. Dahl, C.D., Logothetis, N.K., Hoffman, K.L., 2007. Individuation and holistic processing of faces in rhesus monkeys. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 2069–2076.
24. Dahl, C.D., Wallraven, C., Bühlhoff, H.H., Logothetis, N.K., 2009. Humans and Macaques Employ Similar Face-Processing Strategies. *Current Biology* 19, 509–513.
25. Desimone, R., 1991. Face-Selective Cells in the Temporal Cortex of Monkeys. *Journal of Cognitive Neuroscience* 3, 1–8.
26. Diamond, R., Carey, S., 1986. Why faces are and are not special: An effect of expertise. *Journal of Experimental Psychology: General* 115, 107–117.
27. Dittrich, W., 1990a. Representation of Faces in Longtailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *Ethology* 85, 265–278.
28. Druzgal, T.J., D'Esposito, M., 2001. Activity in fusiform face area modulated as a function of working memory load. *Cognitive Brain Research* 10, 355–364.
29. Dufour, V., Pascalis, O., Petit, O., 2006. Face processing limitation to own species in primates: A comparative study in brown capuchins, Tonkean macaques and humans. *Behavioural Processes* 73, 107–113.

30. Eifuku, S., De Souza, W.C., Tamura, R., Nishijo, H., Ono, T., 2004. Neuronal correlates of face identification in the monkey anterior temporal cortical areas. *J. Neurophysiol.* 91, 358–371.
31. Emery, N.J., Capitanio, J.P., Mason, W.A., Machado, C.J., Mendoza, S.P., Amaral, D.G., 2001. The effects of bilateral lesions of the amygdala on dyadic social interactions in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behavioral Neuroscience; Behavioral Neuroscience* 115, 515.
32. Fagot, J., Thompson, R.K.R., Parron, C., 2010. How to read a picture: Lessons from nonhuman primates. *PNAS* 107, 519–520.
33. Gallup, G.G., 1970. Chimpanzees: Self-Recognition. *Science* 167, 86–87.
34. Goren, C.C., Sarty, M., Wu, P.Y.K., 1975. Visual Following and Pattern Discrimination of Face-like Stimuli by Newborn Infants. *Pediatrics* 56, 544–549.
35. Gothard, K.M., Brooks, K.N., Peterson, M.A., 2008. Multiple perceptual strategies used by macaque monkeys for face recognition. *Animal Cognition* 12, 155–167.
36. Gothard, K.M., Erickson, C.A., Amaral, D.G., 2004. How do rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) scan faces in a visual paired comparison task? *Anim Cogn* 7, 25–36.
37. Gross, C.G., Rocha-Miranda, C.E., Bender, D.B., others, 1972. Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque. *Journal of Neurophysiology* 35, 96–111.
38. Grüter, T., Grüter, M., Carbon, C.-C., 2008. Neural and genetic foundations of face recognition and prosopagnosia. *J Neuropsychol* 2, 79–97.
39. Gunderson, V.M., Swartz, K.B., 1985. Visual recognition in infant pigtailed macaques after a 24-hour delay. *American Journal of Primatology* 8, 259–264.
40. Guo, K., Robertson, R.G., Mahmoodi, S., Tadmor, Y., Young, M.P., 2003. How do monkeys view faces?—A study of eye movements. *Experimental Brain Research* 150, 363–374.
41. Halgren, E., Walter, R.D., Cherlow, D.G., Crandall, P.H., 1978. Mental phenomena evoked by electrical stimulation of the human hippocampal formation and amygdala. *Brain* 101, 83–117.
42. Haxby, J.V., Hoffman, E.A., Gobbini, M.I., 2000. The distributed human neural system for face perception. *Trends in cognitive sciences* 4, 223–233.
43. Hoffman, E.A., Haxby, J.V., 2000. Distinct representations of eye gaze and identity in the distributed human neural system for face perception. *Nature neuroscience* 3, 80–84.
44. Humphrey, N.K., 1974. Species and individuals in the perceptual world of monkeys [WWW Document]. *Perception*. URL <http://cogprints.org/1777/>
45. Jitsumori, M., 2004. Recognition of static and dynamic images of depth-rotated human faces by pigeons. *ANIMAL LEARNING AND BEHAVIOR* 32, 145.
46. Jitsumori, M., Yoshihara, M., 1997. Categorical Discrimination of Human Facial Expressions by Pigeons: A Test of the Linear Feature Model. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B* 50, 253–268.
47. Johnson, M.H., Dziurawiec, S., Ellis, H., Morton, J., 1991. Newborns' preferential tracking of face-like stimuli and its subsequent decline. *Cognition* 40, 1–19.
48. Kanazawa, S., 1996. Recognition of facial expressions in a Japanese monkey (*Macaca fuscata*) and humans (*Homo sapiens*). *Primates* 37, 25–38.
49. Kanwisher, N., McDermott, J., Chun, M.M., 1997. The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *The Journal of Neuroscience* 17, 4302–4311.
50. Kanwisher, N., Yovel, G., 2006. The fusiform face area: a cortical region specialized for the perception of faces. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 361, 2109–2128.
51. Kendrick, K.M., Atkins, K., Hinton, M.R., Heavens, P., Keverne, B., 1996. Are faces special for sheep? Evidence from facial and object discrimination learning tests showing effects of inversion and social familiarity. *Behavioural Processes* 38, 19–35.
52. Kendrick, K.M., Baldwin, B.A., 1987. Cells in temporal cortex of conscious sheep can respond preferentially to the sight of faces. *Science* 236, 448–450.
53. Kendrick, K.M., da Costa, A.P., Leigh, A.E., Hinton, M.R., Peirce, J.W., 2001. Sheep don't forget a face. *Nature* 414, 165–166.
54. Kleiner, K.A., Banks, M.S., 1987. Stimulus energy does not account for 2-month-olds' face preferences. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 13, 594–600.
55. Klüver, H., Bucy, P.C., 1938. An analysis of certain effects of bilateral temporal lobectomy in the rhesus monkey, with special reference to "psychic blindness". *The Journal of Psychology* 5, 33–54.
56. Klüver, H., Bucy, P.C. 1997. Preliminary Analysis of Functions of the Temporal Lobes in Monkeys. *J Neuropsychiatry Clin Neurosci* 9, 606–a–620.
57. Kohler, C.G., Turner, T.H., Gur, R.E., Gur, R.C., 2004. Recognition of facial emotions in neuropsychiatric disorders. *CNS Spectr* 9, 267–274.
58. Kuwahata, H., Adachi, I., Fujita, K., Tomonaga, M., Matsuzawa, T., 2004. Development of schematic face preference in macaque monkeys. *Behavioural Processes* 66, 17–21.

59. Kyes, R.C., Candland, D.K., 1987. Baboon (*Papio hamadryas*) visual preferences for regions of the face. *Journal of Comparative Psychology* 101, 345.
60. Leopold, D.A., Rhodes, G., 2010. A comparative view of face perception. *Journal of Comparative Psychology* 124, 233–251.
61. Maestriperieri, D., 2005. Primate psychology. Harvard Univ Pr.
62. Marechal, L., Genty, E., Roeder, J.J., 2010. Recognition of faces of known individuals in two lemur species (*Eulemur fulvus* and *E. macaco*). *Animal Behaviour* 79, 1157–1163.
63. Martin-Malivel, J., Okada, K., 2007. Human and chimpanzee face recognition in chimpanzees (*Pan troglodytes*): role of exposure and impact on categorical perception. *Behav. Neurosci.* 121, 1145–1155.
64. Martin-Ordas, G., Haun, D., Colmenares, F., Call, J., 2010. Keeping track of time: evidence for episodic-like memory in great apes. *Animal Cognition* 13, 331–340.
65. Maurer, D., Barrera, M., 1981. Infants' perception of natural and distorted arrangements of a schematic face. *Child Dev* 52, 196–202.
66. Maurer, D., Grand, R.L., Mondloch, C.J., 2002. The many faces of configural processing. *Trends in Cognitive Sciences* 6, 255–260.
67. Meunier, M., Bachevalier, J., Murray, E.A., Málková, L., Mishkin, M., 1999. Effects of aspiration versus neurotoxic lesions of the amygdala on emotional responses in monkeys. *European Journal of Neuroscience* 11, 4403–4418.
68. Morris, J.S., Frith, C.D., Perrett, D.I., Rowland, D., Young, A.W., Calder, A.J., Dolan, R.J., 1996. A differential neural response in the human amygdala to fearful and happy facial expressions. , Published online: 31 October 1996; | doi:10.1038/383812a0 383, 812–815.
69. Mosher, C.P., Zimmerman, P.E., Gothard, K.M., 2011. Videos of conspecifics elicit interactive looking patterns and facial expressions in monkeys. *Behav. Neurosci.* 125, 639–652.
70. Murray, J.E., Yong, E., Rhodes, G., 2000. Revisiting the Perception of Upside-Down Faces. *Psychological Science* 11, 492–496.
71. Myowa-Yamakoshi, M., Tomonaga, M., 2001b. Perceiving eye gaze in an infant gibbon (*Hylobates agilis*). *PSYCHOLOGIA : AN INTERNATIONAL JOURNAL OF PSYCHOLOGY IN THE ORIENT* 44, 24–30.
72. Myowa-Yamakoshi, M., Tomonaga, M., 2001a. Development of face recognition in an infant gibbon (*Hylobates agilis*). *Infant Behavior and Development* 24, 215–227.
73. Neiworth, J., Hassett, J., Sylvester, C., 2007. Face processing in humans and new world monkeys: the influence of experiential and ecological factors. *Animal Cognition* 10, 125–134.
74. Overman Jr., W.H., Doty, R.W., 1982. Hemispheric specialization displayed by man but not macaques for analysis of faces. *Neuropsychologia* 20, 113–128.
75. Parr, L.A., 2001. Cognitive and physiological markers of emotional awareness in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Animal Cognition* 4, 223–229.
76. Parr, L.A., 2004. Perceptual biases for multimodal cues in chimpanzee (*Pan troglodytes*) affect recognition. *Anim Cogn* 7, 171–178.
77. Parr, L.A., 2006. The Discrimination of Faces and Their Emotional Content by Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Annals of the New York Academy of Sciences* 1000, 56–78.
78. Parr, L.A., 2011a. The inversion effect reveals species differences in face processing. *Acta Psychol (Amst)* 138, 204–210.
79. Parr, L.A., 2011b. The evolution of face processing in primates. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 366, 1764–1777.
80. Parr, L.A., de Waal, F.B.M., 1999. Visual kin recognition in chimpanzees. *Nature* 399, 647–648.
81. Parr, L.A., Dove, T., Hopkins, W.D., 1998. Why Faces May Be Special: Evidence of the Inversion Effect in Chimpanzees. *Journal of Cognitive Neuroscience* 10, 615–622.
82. Parr, L.A., Heintz, M., 2006. The perception of unfamiliar faces and houses by chimpanzees: Influence of rotation angle. *Perception* 35, 1473 – 1483.
83. Parr, L.A., Heintz, M., Akamagwuna, U., 2006. Three studies on configural face processing by chimpanzees. *Brain Cogn* 62, 30–42.
84. Parr, L.A., Heintz, M., Lonsdorf, E., Wroblewski, E., 2010. Visual kin recognition in nonhuman primates: (*Pan troglodytes* and *Macaca mulatta*): inbreeding avoidance or male distinctiveness? *J Comp Psychol* 124, 343–350.
85. Parr, L.A., Heintz, M., Pradhan, G., 2008. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) lack expertise in face processing. *Journal of Comparative Psychology* 122, 390–402.
86. Parr, L.A., Hopkins, W.D., de Waal, F.B.M., 1998. The Perception of Facial Expressions By Chimpanzees, *Pan Troglodytes*. *Evolution of Communication* 2, 1–23.
87. Parr, L.A., Siebert, E., Taubert, J., 2011. Effect of familiarity and viewpoint on face recognition in chimpanzees. *Perception* 40, 863–872.

88. Parr, L.A., Taubert, J., 2011. The importance of surface-based cues for face discrimination in non-human primates. *Proc Biol Sci* 278, 1964–1972.
89. Parr, L.A., Waller, B.M., 2006. Understanding chimpanzee facial expression: insights into the evolution of communication. *Social Cognitive and Affective Neuroscience* 1, 221–228.
90. Parr, L.A., Waller, B.M., Vick, S.J., 2007. New Developments in Understanding Emotional Facial Signals in Chimpanzees. *Curr Dir Psychol Sci* 16, 117–122.
91. Parr, L.A., Winslow, J.T., Hopkins, W.D., 1999. Is the inversion effect in rhesus monkeys face-specific? *Animal Cognition* 2, 123–129.
92. Parr, L.A., Winslow, J.T., Hopkins, W.D., de Waal, F.B., 2000. Recognizing facial cues: individual discrimination by chimpanzees (*Pan troglodytes*) and rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *J Comp Psychol* 114, 47–60.
93. Parron, C., Fagot, J., 2008. Baboons (*Papio papio*) spontaneously process the first-order but not second-order configural properties of faces. *American Journal of Primatology* 70, 415–422.
94. Pascalis, O., Bachevalier, J., 1998. Face recognition in primates: a cross-species study. *Behavioural Processes* 43, 87–96.
95. Pascalis, O., Haan, M. de, Nelson, C.A., 2002. Is Face Processing Species-Specific During the First Year of Life? *Science* 296, 1321–1323.
96. Pascalis, O., Scott, L.S., Kelly, D.J., Shannon, R.W., Nicholson, E., Coleman, M., Nelson, C.A., 2005. Plasticity of face processing in infancy. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102, 5297–5300.
97. Perrett, D.I., Hietanen, J.K., Oram, M.W., Benson, P.J., Rolls, E.T., 1992. Organization and Functions of Cells Responsive to Faces in the Temporal Cortex [and Discussion]. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 335, 23–30.
98. Perrett, D.I., Rolls, E.T., Caan, W., 1982. Visual neurones responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Experimental brain research* 47, 329–342.
99. Phelps, M.T., Roberts, W.A., 1994. Memory for pictures of upright and inverted primate faces in humans (*Homo sapiens*), squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*), and pigeons (*Columba livia*). *Journal of Comparative Psychology* 108, 114.
100. Pokorny, J.J., de Waal, F.B.M., 2009a. Face recognition in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology* 123, 151–160.
101. Pokorny, J.J., de Waal, F.B.M., 2009b. Monkeys recognize the faces of group mates in photographs. *PNAS* 106, 21539–21543.
102. Pokorny, J.J., Webb, C.E., Waal, F.B.M., 2011. An inversion effect modified by expertise in capuchin monkeys. *Animal Cognition* 14, 839–846.
103. Racca, A., Amadei, E., Ligout, S., Guo, K., Meints, K., Mills, D., 2010. Discrimination of human and dog faces and inversion responses in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Anim Cogn* 13, 525–533.
104. Racca, A., Guo, K., Meints, K., Mills, D.S., 2012. Reading faces: differential lateral gaze bias in processing canine and human facial expressions in dogs and 4-year-old children. *PLoS ONE* 7, e36076.
105. Rhodes, G., Brake, S., Atkinson, A.P., 1993. What's lost in inverted faces? *Cognition* 47, 25–57.
106. Rhodes, G., Byatt, G., Michie, P.T., Puce, A., 2004. Is the fusiform face area specialized for faces, individuation, or expert individuation? *Journal of Cognitive Neuroscience* 16, 189–203.
107. Rilling, J.K., Seligman, R.A., 2002. A quantitative morphometric comparative analysis of the primate temporal lobe. *Journal of Human Evolution* 42, 505–533.
108. Rockland, K.S., Kaas, J.H., Peters, A., 1998. *Cerebral Cortex: Extrastriate Cortex in Primates*. Springer.
109. Rosa-Salva, O., Regolin, L., Vallortigara, G., 2010. Faces are special for newly hatched chicks: evidence for inborn domain-specific mechanisms underlying spontaneous preferences for face-like stimuli. *Dev Sci* 13, 565–577.
110. Rosenfeld, S.A., Van Hoesen, G.W., 1979. Face recognition in the rhesus monkey. *Neuropsychologia* 17, 503–509.
111. Searcy, J.H., Bartlett, J.C., 1996. Inversion and processing of component and spatial-relational information in faces. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 22, 904–915.
112. Shimizu, T., 1998. Conspecific Recognition in Pigeons (*Columba livia*) Using Dynamic Video Images. *Behaviour* 135, 43–53.
113. Simion, F., Valenza, E., Umiltà, C., Dalla Barba, B., 1998. Preferential orienting to faces in newborns: a temporal-nasal asymmetry. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 24, 1399–1405.
114. Sliwa, J., Duhamel, J.-R., Pascalis, O., Wirth, S., 2011. Spontaneous voice-face identity matching by rhesus monkeys for familiar conspecifics and humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108, 1735–1740.
115. Sprengelmeyer, R., Young, A.W., Schroeder, U., Grossenbacher, P.G., Federlein, J., Büttner, T., Przuntek, H., 1999. Knowing no fear. *Proc Biol Sci* 266, 2451–2456.
116. Sugita, Y., 2008. Face perception in monkeys reared with no exposure to faces. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105, 394–398.
117. Tanaka, J.W., Sengco, J.A., 1997. Features and their configuration in face recognition. *Memory & Cognition* 25, 583–592.

118. Taubert, J., 2010. Evidence of human-like, holistic face processing in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Journal of Comparative Psychology* 124, 57–65.
119. Taubert, J., Parr, L.A., 2009. Visual expertise does not predict the composite effect across species: A comparison between spider (*Ateles geoffroyi*) and rhesus (*Macaca mulatta*) monkeys. *Brain Cogn* 71, 187–195.
120. Taubert, J., Parr, L.A., 2011. Geometric distortions affect face recognition in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and monkeys (*Macaca mulatta*). *Anim Cogn* 14, 35–43.
121. Tomonaga, M., 1994. How laboratory-raised Japanese monkeys (*Macaca fuscata*;) perceive rotated photographs of monkeys: Evidence for an inversion effect in face perception. *Primates* 35, 155–165.
122. Tomonaga, M., 1999. Inversion effect in perception of human faces in a chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Primates* 40, 417–438.
123. Tomonaga, M., 2007. Visual search for orientation of faces by a chimpanzee (*Pan troglodytes*): face-specific upright superiority and the role of facial configural properties. *Primates* 48, 1–12.
124. Tomonaga, M., Itakura, S., Matsuzawa, T., 1993. Superiority of Conspecific Faces and Reduced Inversion Effect in Face Perception by a Chimpanzee. *Folia Primatologica* 61, 110–114.
125. Tsao, D.Y., Freiwald, W.A., Knutsen, T.A., Mandeville, J.B., Tootell, R.B.H., others, 2003. Faces and objects in macaque cerebral cortex. *Nature neuroscience* 6, 989–995.
126. Tsao, D.Y., Freiwald, W.A., Tootell, R.B.H., Livingstone, M.S., 2006. A Cortical Region Consisting Entirely of Face-Selective Cells. *Science* 311, 670–674.
127. Valentine, T., 1988. Upside-down faces: A review of the effect of inversion upon face. *British Journal of Psychology* 79, 471.
128. Valenza, E., Simion, F., Cassia, V.M., Umiltà, C., 1996. Face preference at birth. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 22, 892–903.
129. Vermeire, B.A., Hamilton, C.R., 1998. Inversion effect for faces in split-brain monkeys. *Neuropsychologia* 36, 1003–1014.
130. Vokey, J.R., Rendall, D., Tangen, J.M., Parr, L.A., de Waal, F.B.M., 2004. Visual Kin Recognition and Family Resemblance in Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology* 118, 194–199.
131. Weiss, D.J., Kralik, J.D., Hauser, M.D., 2001. Face processing in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Animal Cognition* 3, 191–205.
132. Yin, R.K., 1969. Looking at upside-down faces. *Journal of Experimental Psychology* 81, 141–145.
133. Young, A.W., Hellawell, D., Hay, D.C., 1987. Configurational information in face perception. *Perception* 16, 747 – 759.
134. Yovel, G., Kanwisher, N., 2004. Face Perception:: Domain Specific, Not Process Specific. *Neuron* 44, 889–898.