

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
Fakulta humanitních studií

KONCEPT FEROMONU U ČLOVĚKA

bakalářská práce

Zpracovatel: Markéta Gwužd'ová
Vedoucí práce: doc. Jan Havlíček, Ph.D.

Praha 2011

Čestně prohlašuji, že tuto práci jsem vypracovala samostatně na základě řádně ocitovaných zdrojů a odborných konzultací a že práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

.....
Markéta Gwužd'ová

Děkuji vedoucímu své práce doc. Janu Havlíčkovi, Ph.D., za jeho odborné rady, podnětné připomínky a konzultace.

OBSAH:

1. Úvod	4
2. Biokomunikace	5
2.1 Klasický etologický přístup	5
2.2 Závody ve zbrojení	6
2.3 Maynard-Smithova a Harperova adaptační teorie komunikace	7
3. Chemická komunikace u hmyzu	8
3.1 Evoluce a vlastnosti chemické komunikace	8
3.2 Studium chemické komunikace u hmyzu	9
3.3 Meziidruhová chemická komunikace	11
4. Chemická komunikace u savců	12
4.1 Počátky výzkumů u savců	12
4.2 Další rozdělení feromonů	12
4.3 Faktory ovlivňující odezvu savců na domnělé feromony	13
4.3.1 Učení	13
4.3.2 Kontext	14
4.4 Posuny v definici	15
4.5 Zdroje chemických signálů	19
4.6 Chemické vlastnosti feromonů	19
4.7 Percepce feromonových signálů	20
5. Chemická komunikace u člověka	21
5.1 Zdroje pachu na lidském těle	21
5.2 Látky považované za feromony u člověka	23
5.3 Percepce domnělých feromonů u člověka	24
5.4 Faktory ovlivňující odezvu na feromonový signál	25
5.5 Funkce feromonů u člověka	27
5.5.1 Primery	28
5.5.1.1 <i>Menstruační synchronie</i>	28
5.5.2 Signální feromony	31
5.5.2.1 <i>Rozpoznávací pachy</i>	32
5.5.2.2 <i>Hlavní histokompatibilní komplex</i>	34
5.5.3 Modulátory	37
5.5.3.1 <i>Hodnocení atraktivity</i>	38
5.5.3.2 <i>Ovlivnění nálady</i>	40
5.5.4 Spouštěče	43
5.5.4.1 <i>Mateřské prsní pachy</i>	44
5.6 Komerční využití feromonů	45
6. Shrnutí vývoje feromonového konceptu	46
7. Závěr	49
8. Literatura	50

1. Úvod

Pojem *feromon* se již od svých počátků potýká s problémy, které ještě narostly vzhledem ke snaze aplikovat pojem na téměř celou živočišnou říši. V době svého zrodu termín dobře zapadal do představ dichotomie vrozeného a naučeného a pomohl osvětlit komunikaci bezobratlých živočichů. Ačkoliv izolovat látky, které jsou za chemickou komunikaci zodpovědné, a odhalit její mechanismy se podařilo jen částečně, nezabránilo to některým výzkumníkům použít termín i pro komunikaci savců, jejichž chování je mnohem komplexnější. Představa, že by feromony mohly ovlivňovat i lidské chování, vyvolala nadšení vědců i široké veřejnosti. Tento názor se však setkává s různorodými potížemi a navzdory množství výzkumů, které proběhly, vědci stále nejsou v názoru na chemickou komunikaci člověka jednotní. Zmapovat vývoj feromonového konceptu, jeho stěžejní problémy i protichůdné výsledky feromonových výzkumů, je cílem této práce.

V její první části se pokusím stručně osvětlit komunikaci živočichů obecně. Existuje celá řada teorií komunikace, například sémiotická, konstruktivistická, sociokulturní. V rámci této práce se však budu zabývat pouze biologickou komunikací, neboli biokomunikací. Definice komunikace z biologického hlediska prošly od 50. let minulého století mnoha proměnami od etologických popisů až po v moderní době asi nejvíce uznávané adaptacionistické teorie. Nastínění tohoto vývoje tvoří teoretický rámec výzkumu feromonů.

V další kapitole se zaměřím již konkrétně na chemickou komunikaci, popíši její vlastnosti a výhody oproti jiným druhům komunikace. Od 30. let 20. století se poprvé začínají u hmyzu vědecky zkoumat chemické látky, které slouží ke komunikaci mezi jedinci téhož druhu. V padesátých letech zavádějí Karlson a Lüscher pro tyto látky termín *feromon*. Postupně se výzkumy rozšiřují takřka na celou živočišnou říši. Pojem *feromon* je aplikován i na savce včetně člověka a objevuje se naléhavá potřeba jeho redefinice, protože odezvy savců jsou mnohem složitější než odezvy hmyzu. Na tom, jakým směrem by se měla tato změna ubírat, se však výzkumníci shodnout nedokážou, což blíže ukáží na konceptech čtyř významných autorů.

Stěžejní část práce se bude zaměřovat na domnělou feromonovou komunikaci u člověka. Proč o ní hovořím jako o domnělé, by mělo vyplynout z této kapitoly poté, co popíši mechanismy tvorby feromonů u člověka, problematiku percepčních orgánů a zmíním důležité výzkumy. Funkce domnělých feromonů u člověka následně srovnám s koncepty autorů, kterými jsem se zabývala v předchozí kapitole, a pokusím se zhodnotit využitelnost jednotlivých definic.

V závěru práce shrnu vývoj v oblasti feromonové komunikace a zapojím jej do teoretického rámce biokomunikace. Zaměřím se přitom především na faktory, které vedly k tomu, že výzkum feromonové komunikace uvázl na „mrtvém bodě“.

2. Biokomunikace

2.1 Klasický etologický přístup

Od počátku 2. poloviny 20. století došlo na poli biologické komunikace k několika proměnám, které souvisely se změnou názorů na to, jak biokomunikaci správně definovat. Prvním, chronologicky nejstarším přístupem, je informační přístup. Jeho zastánci byli mnozí etologové 50. a 60. let, a proto ho lze nazvat také „klasickým etologickým přístupem“ (Krebs a Dawkins, 1984).

Komunikaci etologové definují jako chování, které umožňuje sdílení informace mezi jedinci, kteří na sebe vzájemně působí, když reagují jeden na druhého (Smith, 1977). Získaná informace slouží živočichovi k tomu, aby dokázal zvolit vhodné způsoby svého budoucího chování. Evoluce signálů byla podle těchto etologů řízena selekčními tlaky na to, aby původce signálu zvýšil pro příjemce dostupnost sémantické informace, tedy takové informace, která má pro příjemce nebo odesílatele nějaký význam. V centru zájmu tohoto přístupu tedy stojí přenos informace samotné.

Jednou z hlavních otázek ohledně vývoje komunikace je ta, jak se mohl vyvinout signál, když ještě neexistoval respondent, který by na něj reagoval. První odpověď přinesla díla Tinbergena, Lorenze a Huxleyho (Scott-Phillips, 2010). Podle těchto autorů se signály vytvořily ritualizací z chování, které bylo původně spontánní, ale ostatní živočichové ho využívali v určitých situacích jako vodítko. Pokud z toho měl původce signálu výhodu, vznikl selekční tlak na to, aby prováděl dané chování co nejzřetelněji a vodítko se proměnilo v signál.

Konrad Lorenz se významně podílel na vzniku myšlenky, že se behaviorální vzorce evolučně vyvinuly podobně jako morfologické znaky (Krebs & Dawkins, 1984). Ritualizaci popisuje jako proces, kdy určité projevy ztratily během fylogeneze původní funkci a staly se čistě „symbolickými“ ceremoniály. Fylogenetická ritualizace spočívá v tom, „že vznikne nové instinktivní chování, které svou formou napodobuje formu nějakého jiného, proměnlivého a více podněty vyvolávaného chování.“ (Lorenz, 2003, str. 60). Biologická funkce chování se tak prakticky přemění na funkci komunikační, takže například bojová pozice se stává pozicí výhružnou.

Etologové se zajímali o to, co je nositelem informace, evoluční mechanismy však detailně nerozvíjeli. I proto mohli věřit v existenci skupinového výběru jako protikladu výběru individuálního. Skupinový výběr znamená, že může docházet k vývoji znaků, které jsou nevýhodné z hlediska nositele, ale výhodné z hlediska druhu a populace. Teorie skupinového výběru je historicky prvním vysvětlením (biologického) altruismu. Jedním z nejvlivnějších propagátorů této teorie je právě K. Lorenz (Lorenz, 2003). Ten vysvětluje z hlediska „zachování druhu“ například funkce mezidruhové, ale hlavně vnitrodruhové agrese. Funkce zachování druhu je přitom nadřazena individuálním zájmům, takže se u sociálně žijících živočichů musí vyvinout mechanismy zábran, které utlumí účinky vnitrodruhové agrese. Teorie skupinového výběru je však z několika důvodů problematická. Především organismus, který se chová altruisticky, snižuje svoji šanci na přežití a tedy pravděpodobnost předání svých vlastních altruistických znaků. Navíc živočich, který by se altruisticky nechoval, ale pouze by využíval altruistické chování ostatních, by svou šanci na přežití zvýšil a do dalších generací by se tak předávaly jeho „sobecké“ geny. Z těchto důvodů byla teorie později nahrazena teorií příbuzenského výběru.

2.2 Závody ve zbrojení

Od 70. let se objevuje kritika klasického etologického přístupu z řad vědců, kteří se zabývají teorií her nebo genetikou. Krebs a Dawkins (1984) zpochybňují názor, že by jedinci byli selektováni podle toho, zda zvyšují efektivitu přenosu svého signálu. Jako jeden z argumentů zmiňují to, že není příliš důvod, aby selekce preferovala živočichy, kteří signalizují své budoucí záměry, když je to pro ně často spíše nevýhodné.

Krebs a Dawkins (1984) si již byli vědomi aktivní role obou účastníků komunikace a popsali komunikaci jako výsledek evolučních závodů ve zbrojení. Signál definují tak, že jeden živočich (činitel) využívá sílu druhého živočicha (ovlivňovaného). Evoluci signálu vidí jako vzájemné působení manipulace (signalizátor manipuluje příjemcem) a „čtení mysli“ (příjemce „čte mysl“ signalizátora). K ritualizaci odvozených aktivit tedy došlo spíše tak, že byly selektovány kvůli efektivní manipulaci než kvůli přenosu informací, jak tvrdil klasický etologický přístup (Krebs & Dawkins, 1984). V přírodním výběru uspěli ti živočichové, kteří se naučili využívat předměty, ale i jiné živočichy ve svém okolí ve svůj prospěch. Ti, kterými je manipulováno, z toho však také mohou někdy těžit, a proto o nich nelze mluvit jako o obětech. Role manipulátora a manipulovaného nejsou dlouhodobé, mění se.

Tento pohled na evoluci tedy ve většině případů předpokládá, že se živočichové vzájemně využívají. Ke kooperaci dochází jen v případě, že se jedná o příbuzné živočichy nebo o reciproční chování (Krebs & Dawkins, 1984). Maynard Smith a Harper (2003) považují tento

pohled za správný ve chvíli, kdy existuje mezi signalizátorem a příjemcem signálu konflikt zájmů. Avšak vzhledem k tomu, že přírodní výběr zdokonalil manipulaci i čtení mysli, musí být také pravda, že je taková komunikace pro oba její účastníky v průměru výhodná, jinak by signalizační systém přestal existovat. Přírodní výběr totiž zachovává takové odezvy na signál, které zvýší fitness příjemce, a stejnětak upřednostní produkci takových signálů, které zvýhodňují odesílatele. Pokud by byl jeden z účastníků komunikace soustavně v nevýhodě, komunikační akt by zanikl.

Aby signalizující zvýšil své fitness, snaží se příjemce různými způsoby „obelhat“. Poskytne mu například signál o své výšce a síle, který však jeho skutečným fyzickým dispozicím neodpovídá, je nadhodnocený. Příjemce naopak může manipulovat se signalizujícím tak, že o něm proti jeho zájmu získá informace. K tomu dojde v případě, že se příjemci podaří zachytit signál, který nebyl určen jemu (Wiley, 1983).

2.3 Maynard-Smithova a Harperova adaptační teorie komunikace

Asi nejuznávanějším přístupem je v současnosti Harperova a Maynard-Smithova definice komunikace založená na adaptaci. Ačkoliv mají výhrady k tomu, že by komunikace probíhala na základě konfliktu zájmů, je vnitřní logika jejich přístupu podobná Dawkinsově a Krebsově teorii komunikace. Komunikace je adaptivní pro oba její účastníky (Scott-Phillips, 2010).

Signál definují jako: jakoukoliv strukturu či chování, které ovlivňuje chování jiných organismů, které se vyvinulo kvůli tomuto účinku a které je účinné, protože se vyvinula i odezva příjemce (Harper a Maynard Smith, 2003). Od signálu oddělují vodítka (*cues*) a donucení (*coercion*). Vodítka je cokoli, co ovlivňuje chování jiných organismů, ale nevyvinulo se kvůli tomuto účinku. Jako příklad, na kterém je možné ilustrovat rozdíl mezi signálem a vodítkem, lze uvést pokoutníka amerického (*Agelenopsis aperta*). Když se setkají dva jedinci tohoto druhu pavouka a jeden je výrazně větší než druhý, menší pavouk se vzdá, aniž by riskoval boj. Velikost soupeře přitom pavouk pozná podle otřesů sítě. Otřesy sítě jsou tedy v tomto případě signálem, zatímco přímá velikost pavouka je vodítkem (Riechert, 1978).

Donucení se vyvinulo kvůli tomu, aby ovlivňovalo jiné jedince, ale odezva není pro příjemce adaptivní, živočich jedná na úkor svého fitness (Harper a Maynard Smith, 2003). Příkladem donucení může být kamufláž. Kamufláž se vyvinula proto, aby měla kořist větší šanci, že nebude odhalena predátorem. U predátora se však nevyvinula žádná odezva, která by mu umožnila kořist nalézt a chytit (Scott-Phillips, 2010).

K tomu, aby komunikace proběhla, je prvně nezbytná účast odesílatele i příjemce signálu. Tím se adaptacionistická teorie liší od původní myšlenky, že signál je něco, co je vysláno do

okolního světa, aby to případný příjemce mohl zachytit. Může se však stát, že příjemce signál nezachytí. Tato možnost selhání vytváří odlišnost mezi signalizací a komunikací. Signál může být někdy vyslán neúspěšně, ale o komunikaci se jedná, až když byl signál úspěšně vyslán i přijat, je to celek odesílaných signálů a odpovědí (Scott-Phillips, 2008).

Maynard-Smithova a Harperova definice signálu nemluví explicitně o informaci, přesto přenos „sémantické informace“ předpokládá. Obvykle bývají definovány dva druhy sémantické informace, kterou může signál nést, a to „informace o odesílateli“ (informace o fyzických vlastnostech jedince nebo jeho postavení) a „informace o okolí“ (Stegmann, 2005). Příkladem informace o okolí je včelí tanec, pomocí kterého včela sděluje ostatním včelám z hnízda, kudy vede cesta k potravě (Rohrseitz & Tautz, 1999). Krebs a Dawkins (1984) zmiňují navíc ještě „informace o záměrech odesílatele“ (například když po určitém chování živočicha pravidelně následuje napadení nebo naopak ústup).

Co však v té době bylo již překonané a v čem se lišil adaptační model od informačního, to byla víra v existenci skupinového výběru. Pochybnosti o něm měli již zakladatelé neodarwinismu a počátkem 60. let 20. století jej na základě matematických modelů evoluce napadli biologové Williams a Maynard Smith (1964). Jako nové vysvětlení biologického altruismu se ujala teorie inkluzivního fitness, kterou formuloval Hamilton (1963). Inkluzivní fitness je relativní genetické zastoupení v genetickém fondu následující generace a jako takové se zvýší i tehdy, když budou do další generace přeneseny geny dostatečného počtu dostatečně blízkých příbuzných. Jinak řečeno, jedinci jsou altruističtí pouze vůči svým příbuzným a to podle míry této příbuznosti.

3. Chemická komunikace u hmyzu

3.1 Evoluce a vlastnosti chemické komunikace

Chemické smysly jsou nejstarší ze všech a sdílejí je všechny skupiny živočichů včetně bakterií. Názorů na to, jak se vyvinula chemická komunikace, je více. Podle některých jsou feromony již v podstatě přímými předky hormonů. Stoka (1999) tvrdí, že ačkoliv se nedochovaly žádné fosilní záznamy, podle kterých bychom mohli zkoumat chemickou komunikaci u vyhynulých živočichů, současné buňky nám poskytují dost informací o své historii. Lze z nich usuzovat, že feromonová komunikace u jednobuněčných organismů pravděpodobně předcházela vzniku hormonů u složitějších živočichů.

Prakticky opačný přístup zastává Wyatt (2003). Podle toho se signály se vyvinuly z vodítek (*cues*), která evolucí získala signální funkci. Feromony se tak vyvinuly ze sloučenin, které měly původně jiný účel, například z hormonů, odpadních látek nebo látek uvolňovaných při zranění. Zároveň s nimi se vyvíjely i smysly a odezva příjemce.

Eisenberg a Kleiman definovali v roce 1972 chemickou komunikaci jako proces, při němž předpokládaný odesílatel vygeneruje chemický signál, který je přenesen (obvykle vzduchem) k domnělému příjemci, jenž pomocí adekvátních receptorů tento signál přijme, rozpozná, začlení do souvislostí a behaviorálně nebo fyziologicky na něj odpoví. Celý komunikační proces je přitom výsledkem tlaku přírodního výběru, produkce signálu musí zvyšovat pravděpodobnost získání výhody pro odesílatele nebo celý živočišný druh.

Chemické signály mají oproti signálům jiných smyslů několik výhod: fungují i ve tmě, dokáží překonat překážky, které jsou mezi signalizujícím a příjemcem, a podle druhu mohou přetrvat až několik měsíců. Živočichové tak spolu mohou komunikovat, i když už jeden z nich není přítomen. Nevýhodou je, že chemické signály pomalu vyprchávají, což komplikuje použití následných signálů v témže prostoru. Chemická komunikace je velmi rozmanitá, může probíhat na souši i ve vodě a liší se podle fyzikálních vlastností daného prostředí (Müller-Schwarze, 2006).

3.2 Studium chemické komunikace u hmyzu

Zmínky o chemické komunikaci se objevují v různých pramenech už odedávna, ale zájem o ni se ještě zvýšil v první polovině 20. století. Tato doba byla hodně ovlivněna dichotomií vrozeného (instinktivního) a naučeného chování, kterou zastávali etologové, v čele s Konradem Lorenzem. Tento přístup se podepsal na prvních snahách entomologů definovat chemické látky, které se podílejí na komunikaci hmyzu. Byly popsány z hlediska behaviorálních a endokrinních odezev, které vyvolávají. Chemická komunikace, jejíž mechanismy byly považovány za vrozené, se stává jakousi paralelou k instinktivnímu chování (Doty, 2010, Brigandt, 2005).

V roce 1932 zavedl Albrecht Bethe termín *ektohormon* pro hormony vylučované ven z těla a *endohormon* pro hormony působící v těle. Termínem ektohormon popsal různé druhy interakcí včetně komunikace, ale i to, jak je živočich přitahován vůní potravy. Ektohormony ještě dále rozdělil na *homoiohormony*, které působí uvnitř jednoho druhu, a na *alloiohormony*, které účinkují mezidruhově (Wyatt, 2009, Doty, 2010).

Karlson a Lüscher nahradili v roce 1959 pojem *homoiohormon* termínem *feromon*. Chtěli tak vytvořit pojem, který bude popisovat komunikaci mezi jedinci téhož druhu, a zároveň zdůraznit, že tyto látky mohou být vytvářeny různými orgány (a ne pouze endokrinními žlázami

jako hormony). Slovo vzniklo z řeckého *pherein* (nést, přenášet) a *hormōn* (podnítit, stimulovat). Definovali ho jako: substanci vylučovanou do okolí jedním jedincem a přijímanou druhým jedincem téhož druhu, u kterého vyvolá specifickou reakci, například určité chování nebo vývojový proces (Karlson & Lüscher, 1959). Nový pojem měl zdůraznit, že se jedná o chemickou komunikaci mezi jedinci téhož druhu, a výrazněji odlišit feromon od hormonu v tom smyslu, že feromon může být produktem různých orgánů, nejen endokrinních žláz (Wyatt, 2009). Ačkoliv důležitou součástí definice byla druhová specifická, Karlson a Lüscher poznamenali, že tento požadavek není vždy nezbytný, protože u blízce spřízněných druhů někdy může dojít k přesahům.

Karlson a Lüscher aplikovali termín pouze na hmyz, předjímalí však jeho existenci i u jiných živočichů. Zavedli také rozdělení feromonů na dva typy, a to na *spouštěče* (*releaser pheromones*) a *primery* (*primer pheromones*). První z nich vyvolávají u příjemce signálu okamžitou odezvu (jako tomu bylo u samců můr, které zkoumal Fabré), zatímco druhé vyvolávají opožděnou reprodukční nebo endokrinní odezvu. Ačkoliv další výzkumy vedly ke značnému rozšíření pojmu feromon, rozdělení na primery a spouštěče zůstává tím hlavním.

Ve stejné době, kdy publikovali Karlson a Lüscher svoji práci o feromonech, se podařilo Adolfu Butenandtovi izolovat první feromon – bombykol – u samice bource morušového (*Bombyx mori*). Získání 6 gramů tohoto sexuálního atraktantu mu trvalo více než dvacet let a použil k tomu více než půl milionu samic (Doty, 2010). Tento brzký objev vedl vědce k domněnce, že veškeré behaviorální odezvy u hmyzu jsou vyvolány pouze jednou samostatnou chemickou látkou. Později se však ukázalo, že takové feromony jsou poměrně vzácné, a že většina z nich jsou složité sloučeniny mnoha látek (Hölldobler & Carlin, 1987).

Až do 60. let 20. století se výzkumy feromonů zaměřovaly téměř výhradně na hmyz, navíc především na hmyz sociální. Podle Wilsona (1965) jsou společenství hmyzu organizována hlavně na základě složitěho systému chemických signálů. Zmiňuje několik druhů behaviorálních odezev sociálního hmyzu na feromonové signály, jako například varování, přitažlivost, individuální rozpoznávání či výměnu kousků potravy. Feromony dělí na ty, které jsou přijaty ústy a stráveny, a na prchavé, které jsou přenášeny vzduchem.

Konkrétním příkladem využití feromonu u hmyzu je feromon včelí královny, který má různé účinky na ostatní včely z kolonie. Patří mezi ně družinový atraktant, který povzbuzuje dělnice k tomu, aby se o královnu starali a krmili ji. Také je nutí k předávání feromonové zprávy ostatním dělnicím a tím u nich způsobuje neplodnost (Keeling *et al.*, 2003). Mravenci využívají feromony například při označování cesty za potravou. Dokáží pomocí nich zvolit kratší z více

možných označených cest nebo již používanou a feromonony označenou cestu efektivně zkrátit (Goss, *et al.*, 1989).

3.3 Mezidruhová chemická komunikace

Feromony jsou definovány jako látky, které působí mezi jedinci téhož druhu, ale k chemické komunikaci může docházet i mezi různými druhy. Látky, které takovou komunikaci zprostředkovávají, se nazývají *allelochemikálie* a lze je dále rozdělit podle nákladů a zisků odesílatele a příjemce (Wyatt, 2009). *Allomony* jsou výhodné pro odesílatele, zvyšují jeho inkluzivní fitness. Slouží živočichům nebo rostlinám k obraně před predátory, ale také mohou predátorům posloužit k oklamání kořisti, jako je tomu u bolasového pavouka. Ten dokáže synteticky vytvořit pohlavní feromon své kořisti, aby ji nalákal do pasti a chytil ji (Eberhard, 1977).

Když jeden druh zanechá chemickou stopu, která nějak zvýhodní příjemce jiného druhu, jedná se o *kairomony*. Příjemce může podle těchto látek odhalit číhajícího predátora nebo naopak kořist. Živočich přitom vlastně zachytí feromonový signál, který nebyl určen jemu (Müller-Schwarze, 2006). Většina biologů však nepočítá mezi signály náhodnou informaci, mezi kairomony tak nepatří například odpadní produkty kořisti, jako je CO₂, pokud je kořist nepoužívá jako signál (Wyatt, 2003).

Chemické látky, které zvýhodní odesílatele i příjemce, se nazývají *synomony*. Příkladem jejich užití může být rostlina napadená sviluškou snovací (Dicke & Sabelis, 1987). Když sviluška tuto rostlinu poškodí, rostlina uvolní prchavé chemikálie. Ty přivábí jiný druh svilušky, která napadá svilušku snovací. Rostlina i přivábená sviluška profitují.

Allomony, kairomony a synomony najdeme i u obratlovců, nejen u hmyzu.

Mezidruhová chemická komunikace se však potýká s jedním problémem. Pokud komunikace musí zvyšovat fitness příjemce i odesílatele, jak vyplývá z definice feromonu, i když to v ní není explicitně zmíněno, není možné některé specifické reakce na chemické látky považovat za chemickou komunikaci. Tak je tomu například při použití allomonů či kairomonů, které zvýhodňují buď pouze odesílatele nebo pouze příjemce. Je tedy sporné, zda například chemickou obranu pomocí allomonů lze nazvat komunikací. S podobným problémem se však někdy setkává i feromonová komunikace uvnitř druhu, a to v případě vnitrodruhové predace a chemické obrany, která je také výhodná pouze pro odesílatele, nebo pouze pro příjemce (Meredith, 2001).

4. Chemická komunikace u savců

4.1 Počátky výzkumů u savců

Termín feromon byl u savců poprvé použit začátkem 60. let 20. století a zpopularizoval ho Wilson (1963 v Doty, 2010). Soustředil se zejména na pižmové pachy, které považoval za domnělé feromony u savců. Pižmo bylo již odedávna považováno za afrodisiakum a v přírodě slouží pižmové pachy často jako sexuální atraktant (Kohl & Francoeur, 1995). Podle Wilsona mají pižmové pachy u savců několik funkcí, jako je značkování teritoria, jeho obrana a rozeznávání pohlaví.

Whitten a Bronson (1968) zkoumali účinky feromonů obsažených v moči samce myši na říji samice. Zjistili, že u skupiny samic, které byly vystaveny moči samce, došlo buď k pozastavení, nebo ke zrychlení cyklu, což postupně vedlo k synchronizaci estru celé skupiny. Tento proces byl nazván Whittenův efekt. I další autoři zjistili u myši podobné účinky přítomnosti samce na délku cyklu či na reprodukci. Tyto účinky se nazývají efekt Bruceové, Lee-Boot efekt a Vandenbergův efekt. K efektu Bruceové dojde, když je oplodněná samice vystavena moči cizího samce, čímž je zabráněno uhnízdění vajíčka (Bruce, 1965). Když jsou dospělé samice umístěné v jedné kleci bez přítomnosti samce, dojde u nich k potlačení estru. To se nazývá Lee-Boot efekt (Ma *et al.*, 1998). Vandenberg vystavil nedospělé samice myši moči dospělého samce a zjistil, že u nich došlo k dřívějšímu nástupu puberty. Tento účinek byl nazván Vandenbergův efekt (Vandenberg, 1967).

Výzkumy feromonů u savců umožnily také vylepšení chovu hospodářských zvířat. Vzhledem k tomu, že většina hovězího a vepřového dnes pochází z uměle oplodněného skotu a prasat, je pro chovatele důležité rozeznat, kdy je samice plodná. To lze u prasnic pomocí syntetického androstenonu. Když samice ucítí tento pach a prohne hřbet, je připravena k páření (Melrose *et al.*, 1971).

Koncem 60. a počátkem 70. let probíhaly snahy izolovat konkrétní feromony u savců. U spouštěčů se jednalo například o mastné kyseliny z vaginálních sekrecí makaka rhesuse nebo látky z tarzální žlázy jelence kolumbijského (Doty, 2010).

4.2 Další rozdělení feromonů

Výzkumy feromonové komunikace vzbudily ve vědcích očekávání, že bychom díky jejich výsledkům mohli lépe pochopit a kvantifikovat chování mnoha druhů živočichů včetně savců. Rozšíření feromonového konceptu mimo třídu hmyzu však bylo z mnoha důvodů problematické. Chování savců je především mnohem složitější než instinktivní chování hmyzu, protože je

ovlivněno faktory jako je učení či předchozí zkušenost. Odezva savců na feromonový signál je navíc pouze výjimečně stereotypní, jak vyžaduje definice. Aby tedy byla původní definice u savců použitelná, bylo potřeba ji přeformulovat. S pokračujícími výzkumy navíc mnoho vědců začalo kromě primerů a spouštěčů rozlišovat ještě další typy feromonů, takže celkově došlo ke značnému rozšíření konceptu.

Rozdělení feromonů na primery a spouštěče zůstalo zachováno i u savců. Spouštěče vyvolávají okamžitou, specifickou behaviorální odezvu a jejich příkladem u savců může být výše zmíněný androstenon, který vyvolává prohnutí hřbetu u prasnic (Melrose *et al.*, 1971). Primery proti tomu působí pomaleji, ovlivňují endokrinní a neuroendokrinní systém, což se pak projeví na vývoji a reprodukci. Příkladem účinků těchto feromonů mohou být například výše zmíněné účinky u myši, jako je Whittenův efekt (Whitten a Bronson, 1968).

Někteří vědci začali rozlišovat ještě další dvě kategorie feromonů: signální a modulační feromony. Zatímco spouštěče vyvolávají specifickou odezvu, signální feromony pouze poskytují informaci, například o tom, jaké geny jedinec vlastní, jaké je jeho postavení či jakou potravu jedl (Wysocki & Preti, 2004). Modulační feromony by údajně měly ovlivňovat náladu nebo emoce a od konce 20. století se je vědci pokoušejí dokázat u člověka (Jacob & McClintock, 2000).

Příkladem jiného typu rozdělení může být to, které používá Wyatt (2003). Ten rozlišuje feromony podle jejich funkce, například na pohlavní feromony, agregační feromony či alarm feromony.

4.3 Faktory ovlivňující odezvu savců na domnělé feromony

Jak již bylo řečeno, chování savců je velmi komplexní a nelze ho omezit na jednoduchý systém podnět – odezva. Savčí odezva na domnělé feromony je ovlivňována několika faktory, především učením a kontextem.

4.3.1 Učení

Jednou z největších otázek v rámci diskuze o feromonech je ta, zda se jedná o feromonovou komunikaci i tehdy, když je v ní zahrnuto učení. Behaviorální a endokrinní odezvy savců jsou mnohem komplikovanější a méně stereotypní než odezvy hmyzu a učení je v některých případech nezbytné k tomu, aby chemická komunikace mezi živočichy mohla fungovat. Vliv, který má pach na hormony v těle, nemusí být přímým důsledkem podnětu, ale důsledkem toho, jak podnět působí na představitost, paměť a emoce jedince (Doty, 2010).

Doty (2010), který je vůči existenci feromonů u savců včetně člověka skeptický, zastává názor, že pokud jsou účinky pachu ovlivněné učením (a tak je tomu téměř vždy), nelze tento

pach považovat za feromonový. Pokud by pak byly za feromony považovány pachy, pro které vykazují živočichové vrozenou preferenci, měly by existovat i „taktilomony“ či „vizuomony“ jakožto předměty či zvuky, které jedinci upřednostňují. Například novorozenci preferují pachy, které byly obsažené v plodové vodě jejich matky, což může vysvětlovat, proč jsou brzy po porodu přitahováni pachem prsou a jiných matčinyh sekrecí (Schaal *et al.*, 2003; Varendi *et al.*, 1994; Porter & Winberg, 1999). Savci se navíc mohou naučit být vnímaví vůči téměř jakýmkoliv pachům. Mláďata myši bodlinaté, vystavená pachu skořice a kmínu, vykazovala 48 hodin poté silnou preferenci pro tyto pachy (Janus, 1989). Podobně funguje učení i u dospělých jedinců.

Odlišný názor na věc má Meredith (2001), podle kterého by naučené odezvy, obzvláště prostřednictvím vtištění, neměly být z feromonové komunikace vylučovány. Zatímco odezva na přírodní feromony je přirozená (i když může být naučená), odezva na umělé pachy je vytvořená podmiňováním. Pohyb králíčího mláděte k matčinyh strukům nepovažuje za naučenou odezvu, ačkoliv stejná odezva může být vytvořena podmiňováním i na jiný pach. Rozpoznání novorozeného mláděte matkou je sice naučené, o feromonovou komunikaci se však jedná.

Význam mnoha chemických podnětů, obvykle označovaných jako feromony, je tedy naučený a závislý na kontextu. Co je naučené a co vrozené přitom není vždy snadné určit, protože odezvy novorozenců mohou být vyvolány předchozím učením v plodové vodě matky. Lze říci, že pokud se budeme řídit původními názory etologů a za feromony budeme považovat pouze látky, které vyvolávají konkrétní vrozenou odezvu, můžeme existenci feromonové komunikace u savců obhájit jen stěží. Mohli bychom se však posunout dále a vytvořit modernější definici feromonu, která by více odpovídala současnému vývoji na poli biologické komunikace, podobně jako to učinil Meredith. To by nám umožnilo zahrnout do feromonové komunikace i naučené odezvy na přírodní chemické látky.

4. 3. 2 Kontext

Odezva živočicha na feromonový signál je závislá na kontextu, což je patrné už i u hmyzu. Jako příklad uvádí Wyatt (2003) alarm feromon včely medonosné, který vyvolá útok na narušitele, pokud je vyloučen blízko hnízda, nebo únik, když je zachycen ve větší vzdálenosti od hnízda. Odezva samce mýry na pohlavní feromon je pro změnu ovlivněná teplotou a vlhkostí vzduchu.

Je několik typů kontextu, které mohou odezvu živočicha na feromonový signál ovlivnit. Prvním z nich je hladina hormonů živočicha, která se podílí na vytváření přiměřené odezvy na feromonový signál podle sociálního statutu, věku, pohlaví a podmínek vnějšího prostředí. Například kastrovaný samec křečka, u nějž nedochází k tvorbě testosteronu, nereaguje na

feromonové signály samice (Wood & Swann, 2000). Dále je to pohlavní odlišnost čichového epitelu a mozku během vývoje. Příkladem může být pohlavně dimorfní čich u prasnice, která dokáže zachytit androstenon v pětinašobně nižším množství než samec (Dorries *et al.*, 1995). Třetím typem je zkušenost. Její vliv se projevuje například u ovcí při mateřském chování vyvolaném feromony (Kendrick *et al.*, 1997).

4.4 Posuny v definici

Je evidentní, že původní definici feromonu, kterou vytvořili Karlson s Lüscherem, lze použít pro chemickou komunikaci savců jen stěží. Hlavním důvodem je to, že odezva na chemické signály savců je jen zřídka „specifická“. Savci odpovídají na domnělé feromony značně variabilně a často dochází k tomu, že domnělé feromony při výzkumech u velké části živočichů nevyvolají očekávanou odezvu. Goldfoot a kolegové (1976) například zkoumali data získaná z různých výzkumů kopulínů u makaka rhesuse a zjistili, že odezva se mezi samci rapidně liší a v některých případech závisí i na konkrétní samici bez ohledu na pachové vodítko. Chemická vodítka, používaná pro rozeznávání příbuzných, skupin apod., zase nelze považovat za „specifickou chemickou směs, která vyvolává určitou odezvu“. Tyto směsi jsou totiž velice složité a variabilní, a právě rozdíly mezi nimi jsou nositelem informace (Wyatt, 2003). Názory na to, zda by tyto rozpoznávací pachy měly spadat do oblasti feromonové komunikace, se liší.

Aby tedy mohl být pojem feromonu aplikován na savce, bylo třeba ho redefinovat. K tomu docházelo buď tak, že výzkumníci přidali různá kritéria k původní definici nebo vytvořili definici novou. Vznikla tak celá škála definic, přičemž k těm nejširším patří návrh Brennana a Keverneho redefinovat pojem feromon tak, aby zahrnoval veškeré chemické látky, které přenášejí informaci mezi jedinci téhož druhu (2004). Většina výzkumníků se však pokusila vytvořit takovou definici, která by nebyla ani příliš omezená, takže by prakticky neumožňovala aplikovat termín feromon na reálné situace, ale ani tak široká, že by termín znehodnotila a přestal by být užitečný. Pro ilustraci se zde blíže zaměřím na koncepty čtyř významných autorů, jejichž názory na tuto problematiku jsou odlišné, a pokusím se uvést konkrétní důsledky, které z jejich přístupů plynou:

Koncept 1. – T. D. Wyatt

Názor: *Feromony jsou molekuly (nebo jejich určitý poměr v případě vícesložkových feromonů), které se vyvinuly jako signály a které jsou vysílány do okolí jedním jedincem a přijímány druhým jedincem téhož druhu, u něž vyvolávají specifickou odezvu, například stereotypní chování nebo vývojový proces. Od feromonů je nutné odlišovat „podpisové směsi“ (pachový podpis), což jsou*

proměnlivé chemické směsi (podskupiny molekul z chemického profilu jedince), které se naučí další jedinci téhož druhu a využívají je k rozpoznávání živočicha jako jedince nebo jako člena určité sociální skupiny (Wyatt, 2010).

Implikace: Autor se zde definitivně vypořádává s problémem rozpoznávacích pachů (pachového podpisu), které explicitně vyčleňuje z kategorie feromonů. To se liší od jeho staršího přístupu, kdy si byl vědom, že rozpoznávací pachy do rigidní definice feromonu sice nezapadají, nicméně pro úplnost je jako feromony uváděl (Wyatt, 2003). Vzhledem k požadavku specifické odezvy na feromonový signál zde však přetrvává problém savčí odezvy, která bývá specifická jen zřídka. To autor vysvětluje tak, že ačkoliv odezva na feromony musí být vrozená, neznamená to, že nemůže být podmíněná zkušeností z raného stádia života nebo kontextem (Wyatt, 2010).

Konkrétní důsledky:

- ➔ Vylučuje z feromonů rozpoznávací pachy sloužící k rozeznávání jedinců, členů rodiny, klanu nebo kolonie.
- ➔ Vylučuje naučené odezvy. Problematika odlišení naučených a vrozených odezev byla zmíněna v kapitole 4.3.1.
- ➔ Požadavkem specifické odezvy (stereotypního chování nebo vývojového procesu) autor vyřazuje z definice takřka veškeré savčí (a především lidské) odezvy na domnělé feromony, které nelze považovat za stereotypní (jsou ovlivněné zkušeností jedince a kontextem).

Koncept 2. – K. Stern a M. K. McClintock

Názor: *Feromony jsou vzduchem přenášené chemické signály, které jsou jedincem uvolňovány do prostředí a které ovlivňují fyziologii nebo chování jiných členů téhož druhu (a které nejsou vědomě zachytitelné) (McClintock, 1998).*

Implikace: Na definici je patrné, že autorky při jejím vytváření přemýšlely především o feromonech u člověka. Tím se vysvětluje, proč se má jednat o vzduchem přenášené látky, ačkoliv z živočišné říše známe i případy působení feromonů ve vodním prostředí nebo feromony předávané dotykem. U žádného živočicha kromě člověka navíc nelze určit, zda přijímá feromony vědomě či podvědomě. Požadavek vědomé nezachytitelnosti navíc zmiňují v souvislosti s tím, že *takové látky naplňují klasickou definici feromonu. Co je myšleno touto „klasickou definicí“ přitom není jasné, protože definice Karlsona a Lüschera nic takového nezmiňuje.*

Konkrétní důsledky:

- ➔ Definice lépe specifikuje chemickou komunikaci člověka, za feromony nepovažuje individuální pach jedince sloužící k rozpoznávání, pokud je vnímán vědomě.

- ➔ Definice vylučuje z feromonové komunikace relativně dobře zmapovanou chemickou komunikaci vodních živočichů, jako jsou například různé druhy ryb, humři, plži či vodní savci jako bobr.
- ➔ Dále vylučuje netěkavé látky zachycované vomeronazálním orgánem, například u hlodavců.
- ➔ Také vylučuje chemickou komunikaci, při které jsou chemické látky předávány mezi jedinci kontaktem (např. u hmyzu).

Koncept 3. – M. Meredith

Názor: *Explicitní součástí původní definice Karlsona a Lüschera by se měl stát požadavek výhodnosti komunikace pro oba její účastníky (Meredith, 2001).*

Implikace: Přidáním kritéria oboustranné výhodnosti komunikace dojde k zúžení pojmu, ale tím se zároveň stane vědecky lépe využitelným. Ačkoliv se však původní definice o nutnosti oboustranné výhodnosti feromonové komunikace explicitně nezmiňovala, implicitně ji předpokládala. Jejím vyjádřením autor kopíruje vývoj v pohledu na komunikaci obecně, kde Maynard Smith a Harper (2003) prosazují nezbytnost výhodnosti komunikace pro oba její účastníky, aby komunikační akt nezanikl (viz. kapitola 2).

Konkrétní důsledky:

- ➔ Z feromonové komunikace jsou vyloučeny případy vnitrodruhové predace a chemické obrany, které zvýhodňují pouze odesílatele nebo pouze příjemce.
- ➔ Naučené odezvy (především imprintingového typu) vyloučeny nejsou.
- ➔ Kritérium oboustranné výhodnosti nevylučuje ani odezvy ve formě emocionálních změn (změn nálady), ani když tyto změny vyloženě neovlivní chování organismu, jak stojí v definici. U člověka je obvyklé, že nálada ovlivní jeho budoucí chování. Nicméně mnoho tělesných pachů může mít vliv na náladu člověka (například fekální pachy vyvolávající zhnusení), a přesto bychom je za feromony nepovažovali. Proto je třeba se dobře zamyslet, zda se v takových případech jedná o komunikaci výhodnou pro odesílatele i příjemce.

Koncept 4. – G. K. Beauchamp et al.

Názor: *Aby mohla být chemická látka nazývána feromonem, musí splňovat tato kritéria:*

- a) *druhová specifičnost;*
- b) *přesně stanovené behaviorální nebo endokrinologické funkce;*
- c) *vysoký stupeň genetického naprogramování;*

d) účast pouze jedné nebo několika málo chemických látek;

e) jedinečnost izolovaných složek nebo malých souborů složek ve vyvolání behaviorální nebo endokrinologické odezvy (Beauchamp *et al.*, 1976).

Implikace: Takto přísná kritéria navrhli autoři proto, aby odlišili feromonovou komunikaci od komunikace chemické. Jak poznamenávají, žádný domnělý savčí feromon nesplňuje ani polovinu těchto kritérií.

Konkrétní důsledky:

- ➔ Druhová specifická savčích feromonů by měla být důkladněji testována. U některých látek považovaných za feromony je patrné, že se vyskytují u více než jednoho druhu. To platí např. pro kopuliny, které lze nalézt u mnoha primátů včetně člověka.
- ➔ Pouze některé domnělé savčí feromonony mají zřejmou behaviorální nebo endokrinologickou funkci, tedy vyvolávají specifickou odezvu. U člověka je specifická pouze odezva na primery, případně na spouštěče, ostatní domnělé feromony vyvolávají nespecifickou, variabilní odezvu.
- ➔ Vylučuje naučené odezvy.
- ➔ Odezva by měla být vyvolána pouze daným feromonem a ne jiným pachem. Ve většině výzkumů je odezva na domnělý feromon porovnávána s odezvou na jeden kontrolní pach, bylo by však třeba je porovnávat s více pachy a s takovými, které jsou buď neobvyklé, nebo které vyvolávají nějakou nespecifickou odezvu.

K těmto čtyřem konceptům se ještě vrátím, až se budu zabývat konkrétními funkcemi feromonů u člověka. Kromě definic autorů, kteří se zabývají přímo feromony, se liší i definice feromonu ve slovnících a učebnicích. Slovníkové definice se liší v tom, zda se zmiňují o feromonech jako hormonálních substancích, zda považují feromony za prchavé látky či tím, jak specifickou odezvu vyžadují, apod. Příkladem může být *Webster's New World Medical Dictionary* (2008), který definuje feromon jako jedincem vylučovaný agens, který způsobuje změny v pohlavním nebo sociálním chování jiného jedince stejného druhu; těkavý hormon, který účinkuje jako prvek ovlivňující chování. Tato definice se tedy konkrétně vyjadřuje o feromonech jako o těkavých látkách a považuje je za hormony. *Ottova všeobecná encyklopedie* (2003) definuje feromony jako: „chemické látky uvolňované živočichy (bezobratlými i obratlovci, tj. i člověkem) do prostředí a ovlivňující chování a vývoj jiných jedinců téhož druhu, jejich růst, rozmnožování, sexuální a sociální vztahy i hustotu populace“. Jedná se tedy spíše o obecnější definici, která neklade nárok na původ těchto chemických látek či na jejich percepci. Na druhou

stranu explicitně zmiňuje člověka jako živočicha, u kterého feromony působí. Vyčerpávající přehled definic z učebnic a slovníků uvádí Doty (2010).

4.5 Zdroje chemických signálů

Chemické signály, které savci vysílají do okolí, mohou pocházet z několika různých zdrojů: z moči, výkalů nebo z různých specializovaných žláz. Chemická signalizace prostřednictvím látek obsažených v moči nebo výkalech je zřejmě evolučně původní a zároveň je také energeticky nejméně náročná. Přírodní výběr v minulosti zachoval ty jedince, kteří dokázali z exkrementů jiných jedinců svého druhu získat informace, které jim poskytly výhodu. Tak se z původních vodítek vyvinuly chemické signály (Müller-Schwarze, 2006).

Moč je jako signál využívána například k zanechání pachové stopy jako u outloně váhavého, dále jako varovný signál například u myší, k označení teritoria, k individuálnímu rozpoznávání či k upoutání opačného pohlaví (Ralls, 1971). Jako primer feromony fungují látky obsažené v moči myší, které způsobují změnu délky cyklu samice, což vede k synchronizaci estru celé skupiny (Whitten & Bronson, 1968). Potkan využívá jako vodítko výkaly lišky obecné, které ho varují před její blízkostí (Müller-Schwarze, 2006).

Žláz, jejichž výměšky fungují jako chemický signál, se vyvinulo u savců mnoho a mohou se nacházet na různých částech těla. Základními druhy jsou apokrinní a mazové žlázy. Mazové žlázy produkují tukové výměšky, apokrinní vodnatou tekutinu podobnou mléku (Müller-Schwarze, 2006). Sekreční žlázy se u savců nacházejí na druhově specifických místech, například ve slabinách, kolem očí, v okolí genitálií a řitního otvoru (Wyatt, 2003). U většiny druhů se však žlázy nacházejí pouze u samců nebo alespoň u nich ve větším množství než u samic. Například u vidloroha má žlázy pod ušním boltcem a hřbetní žlázu pouze samec (Müller-Schwarze, 2006).

4.6 Chemické vlastnosti feromonů

Když se podařilo Adolfu Butenandtovi izolovat bombykol, mnoho vědců předpokládalo, že i savčí feromony jsou složeny z jedné nebo několika málo chemikálií, které vyvolávají určité odezvy. Ukázalo se však, že většina savčích sekrecí a exkrecí je obvykle tvořena až stovkami těkavých i stálých látek a i feromony hmyzu jsou jen zřídka tvořeny jednou složkou. Přesná kombinace látek je jedinečná pro každý druh a odezva se navíc může lišit i mezi určitými jedinci, protože množství vylučovaného feromonu může signalizovat kvality jedince (Wyatt, 2010). Tato komplexnost feromonových sloučenin značně komplikuje výzkum, protože pokud nejsou látky

v přesně daném složení a koncentraci, živočich na ně nereaguje. Kombinace různých látek nebo jejich různých koncentrací vede k odlišné interpretaci signálu.

Důležitými vlastnostmi těchto sloučenin je jejich polarita a velikost, které určují jejich těkavost nebo případně rozpustnost ve vodě (Brennan & Zufall, 2006). Atraktanty a varovné feromony, které slouží ke komunikaci na dlouhé vzdálenosti, jsou obvykle malé a těkavé. Velké a stálé molekuly, jako jsou peptidy nebo proteiny, jsou určeny ke komunikaci na krátké vzdálenosti. Tyto látky se nerozptylují, přenášejí informaci o konkrétním jedinci (Müller-Schwarze, 2006).

Přesto jak jsou feromony u živočichů variabilní, existují i nečekané shody. Například samice asijského slona sdílí pohlavní feromon se zhruba 140 druhy mūr. To svědčí o nezávislé evoluci určitých molekul jako signálů u druhů, které nejsou blízce spřízněny. Navzdory této shodě se však nemůže stát, že by se mūra nebo slon spletli. Pro slona vytváří mūra příliš malé množství feromonu a feromon mūry je vícesložkový, takže není přitahována feromonem ve sloní moči (Wyatt, 2003).

4.7 Percepce feromonových signálů

U savců lze nalézt pět různých recepčních systémů na vzduchem přenášené chemické látky: hlavní čichový systém, vomeronazální orgán (VNO), trojklanný nerv, septální orgán a nervus terminalis (Müller-Schwarze, 2006). Blíže se zde budu zabývat pouze prvními dvěma.

Hlavní čichový systém slouží savcům k přijímání veškerých pachů, využívají ho k hledání potravy, k získávání informací o teritoriálních značkách či o blížícím se predátorovi nebo kořisti. Nacházejí se v něm řasnaté čichové sensorické neurony, které vybíhají do čichového laloku. Odtud je čichový podnět veden do čichového mozku na spodině čelního laloku koncového mozku, a to buď přímo nebo přes thalamus. Další dráhy vybíhají do amygdaly nebo hypothalamu (Brennan & Zufall, 2006; Müller-Schwarze, 2006).

Vomeronazální orgán (VNO), známý také jako Jacobsonův orgán, je párový orgán, který je součástí přídatného čichového systému. Je to trubička se slepým koncem, která se nachází v nosní přepážce a obsahuje vomeronazální sensorické neurony, které vybíhají do přídatného čichového laloku (Brennan & Zufall, 2006). Specializuje se především na rozpoznávání druhově specifických chemických signálů, které jsou vysílány jedním jedincem a přijímány jiným jedincem opačného pohlaví. Tyto signály zahrnují informaci o místě, kde se jedinec nalézá, ale také o jeho reprodukčním stavu a přístupnosti k páření. Kromě sexuálního chování má důležitou roli také v teritoriálním chování, agresi a při kojení potomků (Firestein, 2001). U hadů navíc

slouží VNO k vyhledávání potravy. Chřestýš, jemuž byl zablokován přístup do vomeronazálních trubic, nebyl schopen nalézt a ulovit kořist (Halpern, 1987).

Kolem příjmu chemických signálů však panuje mnoho nejasností. Někteří vědci se domnívali, že hlavní čichový systém je příjemcem neferomonových pachů, zatímco VNO slouží k příjmu feromonů (Doty, 2010). Nicméně bylo zjištěno, že když dojde u některých živočichů k odstranění VNO, nijak to neovlivní jejich chování, které bylo považované za feromonově podmíněné. Dorries a kolegové (1997) například zablokovali u prasat přístup do VNO a zjistili, že se to na jejich reakcích na androstenon nijak neprojeví. Je tedy pravděpodobné, že se na příjmu feromonů podílí VNO i hlavní čichový systém. Vzhledem k mechanismům jejich fungování je možné, že se každý systém specializuje na zachycování molekul jiné velikosti. Hlavní čichový systém má přístup k podnětům, které jsou nasávány nosem v proudu vzduchu, mohl by tedy sloužit hlavně k zachycování těkavých, vzduchem přenášených molekul. VNO je spojeno s nosní dutinou úzkou trubičkou a podněty se k němu dostávají pomocí cévního pumpovacího mechanismu. To by nasvědčovalo tomu, že VNO, na rozdíl od hlavního čichového systému, slouží k určování těžkých, stálých molekul, například z moči či pachových žláz, po přímém kontaktu s jejich zdrojem. Ani tato teorie však není zcela přesvědčivá (Brennan & Zufall, 2006).

Rozsáhlá diskuze probíhá okolo existence a funkčnosti vomeronazálního orgánu u člověka. Na tu se blíže zaměřím později.

5. Chemická komunikace u člověka

5.1 Zdroje pachu na lidském těle

V 60. letech se uskutečnilo několik výzkumů, které potvrdily účinek feromonů na sociální chování různých druhů primátů. Hominoidi (včetně člověka) a opice Starého světa mají sice na těle mnohem méně pachových žláz než opice Nového světa, přesto je však společenské očichávání u opic Starého světa důležitou součástí jejich chování. U afrických hominoidů bylo nalezeno několik pachových žláz, přičemž podpažní pachové žlázy člověka patří k těm větším, a navíc je mezi nimi velké procento žláz apokrinních (Hays, 2003).

Většina tělesných pachů člověka vzniká až jako důsledek metabolického procesu bakterií, bez jejich působení by byly sekrece různých žláz na lidském těle bez pachu. Těmto mikroorganismům se nejlépe daří na vlhkých částech těla, jako jsou ústa, podpaží, oblast genitálií či

chodidla. Pachy různých částí lidského těla jsou rozmanité, protože se odvíjí od množství a typu bakterií přizpůsobujících se na sekrecích různých žláz (Wysocki & Preti, 1999).

Místa na lidském těle, která vzbuzují největší zájem jako zdroje domnělých feromonů, jsou podpaží a oblast genitálií. Důvodů, proč by axila mohla být chemickým komunikačním orgánem, je několik. Za prvé, apokrinní žlázy, které se v podpaží nacházejí, se významněji vyvíjejí až během puberty. Tato souvislost mezi funkcí apokrinních žláz a pubertou naznačuje, že funkčnost se odvíjí od hladiny pohlavních hormonů, která se během nástupu puberty zvyšuje. Za druhé, v mužském podpaží převažují jiné bakterie než v ženském, a také množství produkovaných sekrecí se pohlavně liší. Předpokládá se také, že ochlupení, které se v podpaží nachází, zvětšuje prostor pro rozptylování pachu, takže ženy či muži, kteří si podpaží holí, tím pach částečně eliminují (Pause, 2004; Kohl *et al.*, 2001; Wysocki & Preti, 2004). Proti vlivu ochlupení však hovoří výsledky výzkumu Kohoutové a kolegů (v tisku). Tato studie nezjistila prokazatelný rozdíl v hodnocení příjemnosti a intenzity pachu z oholeného a neoholeného podpaží.

Výměšky z podpaží obsahují složitou směs těkavých látek, z nichž některé by mohly mít feromonovou funkci. Ačkoliv domnělá feromonová komunikace se odehrává obvykle podvědomě (i když to není jisté, protože u zvířat to testovat nelze a u člověka se to nikdy systematicky netestovalo), ve vysoké koncentraci mohou mít i feromony na ostatní vědomý účinek. (Kohl *et al.*, 2001). U minulých i současných neindustriálních kultur bylo obvyklé, že jedinci úmyslně používali svůj podpažní pach pro sebeprezentaci a získání partnera. V některých částech Řecka a v balkánských a jiných středomořských státech muži stále nosí během oslav v podpaží kapesník, a poté s ním mávají pod nosy žen, které zvou k tanci (Kohl & Francoeur, 1995).

Další apokrinní žlázy se nacházejí v okolí genitálií, bradavek a na tvářích, přičemž některé z nich by mohly být spojeny s tvorbou pachů (Hays, 2003). Například ženské bradavky zřejmě produkují pach, který umí zachytit již čerstvě narozené děti (Porter & Winberg, 1999). Už během prvních minut po porodu vyvolává pach matčiných prsou u novorozenců natočení hlavy a pomáhá je navést k bradavce. Podobný účinek byl popsán i u jiných savců, kdy jsou novorozená mláďata naváděna feromonem k matčiným strukům. Podrobněji se budu tímto tématem zabývat ke konci této kapitoly.

Dalším domnělým zdrojem feromonů by mohly být vaginální sekrece žen. Kombinace látek, které se v nich vyskytují, byly nazvány *kopuliny* a jsou považovány za sexuální atraktant. Jejich pach a vliv na chování je zřejmě během menstruačního cyklu proměnlivý (Kohl *et al.*, 2001). Tyto mastné kyseliny byly dříve nalezeny ve vaginální tekutině samice makaka rhesuse, kde prokazatelně vyvolávaly pářící chování u samců. Jejich existenci u člověka zkoumali například Michael a kolegové (1975). Celkově jsou však výsledky výzkumů kopulinů u člověka

nejednoznačné a byly podrobeny značné kritice. Proti jejich existenci hovoří i skrytá ovulace u člověka, kopuliny by tedy nemohly mít stejný účel jako u jiných savců, tzn. proklamovat plodné období samice. Možným vysvětlením by bylo, že se kopuliny vyvinuly z jiného důvodu, než je sexuální komunikace, a pouze u některých druhů se vyvinula schopnost je zachytit, zatímco u jiných ne (Hays, 2003).

5.2 Látky považované za feromony u člověka

Snahy výzkumníků se soustředí na tři možné kategorie domnělých feromonů: podpažní steroidy, vaginální mastné kyseliny a stimulanty vomeronazálního orgánu (Hays, 2003).

Lidské podpažní steroidy jsou vytvářeny pravděpodobně ve vaječnicích a v nadledvinkách. Z výzkumů vyplývá, že dospělí muži produkují alespoň některých axilárních steroidů více než ženy (Bird & Gower, 1983) a také podstatně více než chlapci před pubertou (Cleveland & Savard, 1964). To je způsobeno pravděpodobně různým množstvím androgenů v krvi u obou pohlaví, ale i výskytem odlišných druhů bakterií v podpaží (Kohl *et al.*, 2001). Některé z těchto steroidů – androsteny – slouží jako sexuální atraktant u prasat, a proto vědci začali zkoumat, jestli nepůsobí jako feromon i u lidí (Hays, 2003).

V lidském podpažním potu můžeme najít několik různých typů androstenů, přičemž v nejvyšší koncentraci se tam nacházejí tyto: 5 α -androstenon, androstadienon, androstadienol, 3 α -androstenol a 3 β -androstenol. Kromě toho se androsteny nacházejí i v moči, plazmě, slinách a spermatu (Brooksbank & Haslewood, 1961; Brooksbank *et al.*, 1972; Bird & Gower, 1983). V podpaží jsou pravděpodobně málo páchnoucí androsteny androstadienol a androstadienon přeměněny na silněji páchnoucí androstenol a androstenon. Androstenol má spíše pižmový pach, zatímco androstenon močovitý (Pause, 2004).

Bylo uskutečněno poměrně mnoho výzkumů toho, zda podpažní steroidy nějak ovlivňují chování či vývoj člověka. Některé z nich se zaměřovaly na to, zda androsteny nějak ovlivňují naše hodnocení ostatních, ať už se jedná o hodnocení atraktivity potenciálních partnerů (Thorne *et al.*, 2002) či například o hodnocení zájemců o pracovní pozici (Cowley *et al.*, 1977). Jiné se soustředily například na to, zda androsteny nějak ovlivňují výběr židle, na kterou se usadíme v čekárně u lékaře (Kirk-Smith & Booth, 1980 v Doty, 2010). Podpažní steroidy by však měly být také příčinou zaznamenané menstruační synchronizace u žen z jedné domácnosti. Tím se zabýval Morofushi a kolegové (2000), kteří zkoumali souvislost menstruační synchronie a schopnosti žen cítit domnělé feromony androstenol a androstenon.

Ve vaginálním sekretu žen by se podle výzkumů mělo nalézat šest druhů mastných kyselin: octová, propionová, methylpropionová, máselná, izovalerová a 2-methylpentanová (Hays, 2003).

Jejich směs se nazývá *kopuliny*. Kopuliny jsou řízeny hormony a jejich hladina během cyklu kolísá v souvislosti s ovulační fází. Jejich koncentrace je vyšší uprostřed cyklu (tedy zhruba v době ovulace) a užíváním hormonální antikoncepce se jejich produkce snižuje (Stricker, 2000; Michael *et al.*, 1975).

Hays (2003) zmiňuje ještě třetí kategorii domnělých feromonů – *vomodory*, látky stimuluující vomeronazální orgán. Tento termín zavedli Cooper a Burghardt (1990) a později byl nahrazen termínem *vomeroferiny*. Jejich výzkumem se zabývali především Monti-Bloch a kolegové (např. Monti-Bloch & Grosser, 1991). Výsledky výzkumů naznačují, že by vomeronazální orgán mohl být u člověka částečně zodpovědný za přijímání steroidních látek. Tuto myšlenku je však samozřejmě možné akceptovat pouze v případě, že by byl vomeronazální orgán u člověka funkční. Tím se budu blíže zabývat v další podkapitole.

5.3 Percepce domnělých feromonů u člověka

Člověk může teoreticky zachycovat potencionální feromony několika různými způsoby, a to prostřednictvím čichového, chuťového, trojklanného nebo vomeronazálního systému. Přijaté látky se přes čichovou sliznici dostávají do krevního oběhu (Doty, 2010).

Někteří biologové věří, že vomeronazální orgán je hlavním detektorem feromonů u všech savců včetně člověka. Výsledky výzkumů však zatím naznačují, že se VNO zřejmě vyskytuje pouze u části dospělé populace a nejspíš není funkční. Ačkoliv pravděpodobně u všech lidských plodů v raných stádiích vývoje se VNO podobně jako u jiných savců nachází (Boehm & Gasser, 1993), u dospělých jedinců se vomeronazální trubice vyskytuje jen někdy a její tvar, velikost a orientace je značně variabilní (Knecht *et al.*, 2001).

Početné studie se shodují, že u dospělého člověka je VNO tvořen trubicí se slepým koncem, která se otevírá do nosní dutiny zhruba dva centimetry za nosními dírkami. Její umístění je shodné s umístěním orgánu u lidských zárodků, výrazně se však liší od vomeronazálního orgánu, jehož funkčnost byla dokázána u jiných živočichů. Často se například nachází pouze na jedné straně nosu a podobně jako u opic Starého světa a lidoopů postrádá některé buňky, jako například smyslové, které se nacházejí ve funkčním VNO jiných živočichů (Meredith, 2001; Doty, 2010).

Důkazem funkčnosti vomeronazálního orgánu u dospělého člověka by mohla být jeho aktivace konkrétními chemosenzorickými vodítky – *vomeroferiny*. Vomeroferiny jsou steroidní látky izolované z kůže nebo synteticky vyrobené. Tento termín prakticky nahradil starší pojem *vomodory*. Působení těchto látek na člověka prostřednictvím VNO zkoumali především Monti-Bloch a kolegové (Monti-Bloch *et al.*, 1994; Monti-Bloch & Grosser, 1991), kteří zaznamenali elektrofyziologickou odezvu při aplikaci malého množství vomeroferinů do oblasti lidského

VNO. Tato odezva byla odlišná podle toho, jaké chemické látky byly použity, a také podle pohlaví jedince. Původ této odezvy však není úplně jednoznačný, protože by mohla být způsobena například i aktivací volného zakončení trojklaného nervu (Wysocki & Preti, 1999). Tyto výzkumy mohou být navíc mírně podezřelé proto, že byly podporovány společnostmi, které měly na jejich výsledcích komerční zájem. Na druhou stranu metodologie těchto studií byla v pořádku (Meredith, 2001).

Aby bylo lidské VNO funkční, musí být nějak propojeno s mozkiem. U hlodavců a jiných živočichů s dobře vyvinutým VNO vybíhají axony vomeronazálních sensorických nervů do přídavného čichového laloku. U člověka však nejsou žádné známky existence podobného mechanismu, i když je možné, že zatím pouze nebyly nalezeny (Meredith, 2001; Doty, 2010). Také většina VNO receptorických genů, které se u člověka nalézají, jsou pseudogeny, které pravděpodobně nemají žádnou funkci (Kouros-Mehr, 2001).

Když se zváží všechny současné důkazy, je pravděpodobné, že bilaterální jamky v nosní přepážce člověka, které ústí do váčků, jsou už jen pozůstatkem původního VNO. Zatím se nepodařilo nalézt sensorické buňky u dospělého člověka, ani popsat spojení mezi VNO a centrální nervovou soustavou. Odezva na vomeroferiny může mít také alternativní vysvětlení než aktivaci VNO (Wysocki & Preti, 1999).

To však neznamená, že feromony na člověka vůbec nepůsobí. Stejně jako zablokování VNO u prasnic nijak neovlivnilo jejich reakci na androstenon (Dorries *et al.*, 1997), je možné, že i člověk přijímá feromony jinak, pravděpodobně hlavním čichovým systémem.

5.4 Faktory ovlivňující odezvu na feromonový signál

Jestliže člověk přijímá feromony hlavním čichovým systémem, je jeho citlivost na tyto látky přímo závislá na jeho čichu, i když je zachycuje podvědomě. Člověk obecně je považován za živočicha *mikrosmatického*, tedy vybaveného horším čichem a spoléhajícího se spíše na jiné smysly, hlavně na zrak. Oproti *makrosmatickým* živočichům má člověk v nosní sliznici mnohem méně čichových receptorových buněk. V porovnání se psem má člověk těchto buněk zhruba třiadvacetkrát méně (Kohl *et al.*, 2001). Na druhou stranu nám náš veliký, složitý mozek umožňuje pachové podněty lépe dekódovat a zpracovávat, takže dokážeme svůj čich využít lépe než mnoho jiných savců (Kohl & Francoeur, 1995).

Čich se však liší i mezi jednotlivými lidmi nebo mezi různými skupinami lidí, například podle věku. Malé děti jsou například obecně tolerantnější k pachům, které většině dospělých připadají nepříjemné, jako například močovitý pach domnělého feromonu androstenonu. Děti tento pach považují za příjemný i ve vyšších koncentracích, zatímco dospělí preferují koncentrace

nižší (Mennella & Beauchamp, 1991). Až padesát procent dospělých navíc není schopno tento pach zachytit, zatímco v dětství ho dokáže odhalit většina, což ukazuje na to, že citlivost na androstenon je částečně dána geneticky (Dorries *et al.*, 1989).

Několik studií však ukázalo, že u některých jedinců může být schopnost cítit androstenon vyvolána, když jsou mu opakovaně vystavováni (Dorries *et al.*, 1989; Dalton *et al.*, 2002). Tyto případy senzitivizace se netýkají jenom androstenonu, ale i jiných pachů, a byly pozorovány pouze u žen. To vypovídá mimo jiné o tom, že citlivost vůči pachům se liší i podle pohlaví, přičemž ženy mají obecně čich citlivější než muži (Brand & Millot, 2001). Zvýšení citlivosti na pach by mohlo být spojené s ženským reprodukčním chováním, jako je párování a rozeznávání příbuzných (Dalton *et al.*, 2002).

U žen je čich dále ovlivněn tím, v jaké fázi menstruačního cyklu se nacházejí, což se projevuje například na jejich pachových preferencích v různých fázích menstruačního cyklu. Například Grammer (1993) zjistil, že ženy hodnotí pach androstenonu, domnělého mužského feromonu, jako příjemnější v době ovulace. Předpokládá se, že ženy by v plodné fázi měly být vůči domnělým mužským feromonům celkově citlivější, výzkum Thorneho a kolegů (2002) však takovou souvislost neprokázal. K odhalení plodné fáze ženy používají výzkumníci různé přesné metody. Metoda výpočtu, kdy je za dobu ovulace považován obvykle zhruba prostředek cyklu (Thorne *et al.*, 2002), je sice jednoduchá, nemusí však být příliš přesná. Proto je lepší použít nějakou spolehlivější metodu, například měření bazální teploty.

Je však nutné brát v potaz další faktor – užívání hormonální antikoncepce. Estrogenová složka, kterou antikoncepční pilulky obsahují, zřejmě ovlivňuje čichové schopnosti, takže tím může být narušeno vnímání domnělých feromonů (Wedekind & Furi, 1997).

Kromě toho je však odezva člověka na domnělé feromony ovlivňována také vnějším kontextem. Lidské feromony byly dlouho považovány za nezávislé či dominantní signály, které musí být prezentovány samostatně, aby vyvolaly měřitelnou odezvu. Několik výzkumů však ukázalo, že vliv kontextu na působení domnělých lidských feromonů je nezanedbatelný a někdy dokonce klíčový. Například Lundström a Olsson zjistili ve své studii (2005), že rozdílné reakce dvou skupin žen na androstadienon jsou způsobeny tím, že jedna skupina byla testována mužským experimentátorem a druhá experimentátorkou. Přítomnost výzkumníka (muže) tak zřejmě poskytla designu výzkumu ekologickou validitu (Saxton *et al.*, 2008a).

Vliv kontextu je patrný zejména u modulačních feromonů, které působí na chování a psychologické reakce v určitém kontextu, aniž by vyvolávaly specifické chování či myšlenky (Lundström a Olsson, 2005). To s sebou přináší poměrně vážný problém. Dokud byly feromony považovány za samostatné a dominantní signály, mohly být zkoumány v umělých laboratorních

podmínkách. Když však bylo zjištěno, že jsou jejich účinky závislé na kontextu, bylo třeba je začít studovat v podmínkách co nejpřirozenějších. Aby bylo možné určitou látku považovat za feromon, musí účinkovat i za normálních, neexperimentálních podmínek (Jacob *et al.*, 2002). Jako příklad výzkumu, který se jeho autoři pokusili zařadit do co nejpřirozenějšího prostředí, lze uvést výzkum Saxton a kolegů (2008b), kteří využili speed-datingových setkání.

Přirozené prostředí má však oproti laboratornímu jednu velkou nevýhodu – neumožňuje nám kontrolovat alternativní vysvětlení, tedy nežádoucí proměnné. Tento problém je patrný při zkoumání kontextu i v laboratorních podmínkách. Lundström a Olsson (2005) sice zjistili, že ženy reagují na androstenon odlišně v přítomnosti mužského a ženského výzkumníka, to však nemuselo nutně být dáno jejich odlišným pohlavím, ale například tím, že jeden z nich byl ženám více sympatický. Saxton a kolegové (2008b) dospěli k výrazně odlišným výsledkům při jednotlivých speed-datingových setkáních, což může být způsobeno jejich odlišným kontextem, rozdílným věkem účastnic apod.

Snad ve všech studiích zkoumajících účinky domnělých feromonů na člověka jsou navíc testovaní jedinci konfrontováni s pachem přímo, na krátkou vzdálenost. Ať už jsou jim vzorky aplikovány přímo pod nos, či mají čichat k lahvičkám nebo tričkům, na kterých se domnělé feromony nacházejí, přijímají pach (i vědomě nezachytitelný) ve větším množství, než je obvyklé v přirozených podmínkách. V běžných situacích se například málokdy dostaneme k potencionálnímu partnerovi tak blízko, abychom přijímali jeho domnělé feromony v množství, jaké je používáno při experimentech. Hygienické návyky v současné západní kultuře, včetně používání antiperspirantů a deodorantů, navíc vedou ke značnému omezení vzniku tělesného pachu, který je s feromony spojen.

5.5 Funkce feromonů u člověka

Existence feromonů u člověka vyvolává tolik diskuzí, že podle magazínu *Science* je jednou ze sta největších nevyřešených otázek roku 2005 (anon., 2005). Pokud se feromony u člověka skutečně vyskytují, nefungují u něj jako spouštěče chování, jak je tomu u některých jiných živočichů, například u hmyzu. Nelze očekávat, že člověk bude reagovat jako můra, která slepě následuje feromonový zdroj. Proto Jacob a McClintock (2000) navrhují nazvat tyto látky u člověka spíše *modulátory*, které ovlivňují psychologický stav a chování v závislosti na tom, v jaké situaci působí. Mnoho výzkumů, které se zabývají vlivem feromonů na člověka, je považuje za samostatné, nezávislé signály. Tento pohled však může být chybný, je třeba zvážit kontext, ve kterém působí, a také interakci s jinými vodítky, například zrakovými. Čichová a zraková

vodítka nám mohou poskytovat informaci o atraktivitě potencionálního partnera, informace z nich získané však nemusí být shodné (Saxton *et al.*, 2008a).

Když zachováme rozdělení feromonů na primery, signální feromony, modulátory a spouštěče, dalo by se u dospělého člověka uvažovat o existenci prvních třech. Co se týče primerů, nejvíce diskutované jsou jejich účinky na menstruační cyklus ženy, resp. na hormonální systém, který ho podmiňuje. Mezi účinky signálních feromonů někteří výzkumníci řadí rozpoznávání příbuzných, pohlaví, stravy a zdravotního stavu jedince a v neposlední řadě MHC, tedy jakési genetické identity. Modulační feromony jsou chemické látky, které mají ovlivňovat náladu a emoční stavy člověka. Poslední kategorií jsou spouštěče, jejichž účinek na dospělé jedince však zatím nebyl doložen. Jediným zaznamenaným účinkem spouštěčů u člověka jsou feromony na bradavkách kojících matek, které přitahují novorozence (Wysocki & Preti, 2004).

Na následujících stránkách budou podrobněji popsány zmíněné typy feromonů u člověka společně s příklady funkcí, které mohou v životě člověka plnit. Jelikož výzkumů, zaměřujících se na rozmanité funkce domnělých lidských feromonů, bylo skutečně nepřeberné množství, vybrala jsem pouze některé významné příklady. V závěru popisu každé funkce se pak vrátím ke konceptům čtyř významných autorů: T. D. Wyatta, K. Stern a M. K. McClintock, M. Meredith a G. Beauchampa, popsaným v kapitole 4.4, a zaměřím se na to, zda jednotlivé funkce odpovídají navrženým definicím.

5.5.1 Primery

Primery jsou podle původního rozdělení feromony, které vyvolávají opožděnou reprodukční nebo endokrinní odezvu. U savců byly pozorovány zejména u nočních živočichů nebo u živočichů žijících pod zemí, kteří nemohou využívat zrak, nebo u živočichů, kteří žijí v uzavřených skupinách, kde se udržuje vysoká koncentrace pachů (Müller-Schwarze, 2006). Nejvíce výzkumů bylo provedeno u myši a krys, u kterých bylo pozorováno mnoho účinků primerů, jako je zrychlení či zpomalení růstu, urychlení nebo zpomalení nástupu puberty, synchronizace estru, potlačení estru nebo zabránění uhnízdění vajíčka ((Müller-Schwarze, 2006; Vandenbergh, 1967; Whitten & Bronson, 1968; Ma *et al.*, 1998; Bruce, 1965). U lidí byl zkoumán především jeden významný účinek primerů, a tím je menstruační synchronie.

5.5.1.1 Menstruační synchronie

Menstruační synchronii u žen poprvé zkoumala Martha McClintock v roce 1971. Jejího výzkumu se účastnilo 135 mladých žen, které obývaly společnou dívčí vysokoškolskou kolej. Ženy měly během akademického roku zaznamenávat nástup menstruace a frekvenci svého

setkávání s muži. Datum menstruace bylo porovnáváno u spolubydlících a také u nejlepších přítelkyň. Z výsledků výzkumů byla patrná výrazně zvýšená synchronizace u spolubydlících a u nejlepších přítelkyň. Navíc u žen, které se vídaly často s muži, byl zjištěn výrazně kratší menstruační cyklus, což odpovídá Whittenovu efektu (McClintock, 1971).

Během dalších dvaceti let od výzkumů McClintockové se ukutečnila řada dalších studií, které její zjištění o existenci menstruační synchronie potvrdily (např. Graham a McGrew, 1980). Výzkumy provedené u zvířat (McClintock, 1984; Wallis, 1985) vedly vědce k předpokladu, že důvodem k posunům v cyklech žen by mohlo být působení feromonů. Pouze někteří výzkumníci však použili jako vzorek extrakty z podpaží nebo domnělý feromon, aby tuto domněnku potvrdili. Například Preti a kolegové (1986) vystavili skupinu žen extraktům z podpaží jiných žen a zaznamenali u nich výraznou tendenci k synchronizaci cyklu s cyklem dárkyně. Tento výzkum se však setkal s kritikou (Wilson, 1987), podle které byla domnělá synchronizace způsobena částečně špatnou aplikací vzorků a částečně důsledkem experimentálního designu a náhody.

Stern a McClintock (1998) použily ve své studii extrakt z podpaží dvou skupin žen, jedny se nacházely v ovulační fázi cyklu, druhé ve folikulární. Zjistily, že u žen, kterým byly aplikovány vzorky z folikulární fáze, došlo ke zkrácení cyklu zhruba o 1,7 dne a u žen, kterým byly aplikovány vzorky z ovulační fáze, došlo ke zkrácení zhruba o 1,4 dne. To se shoduje s efektem dříve pozorovaným u krys. Morofushi a kolegové (2000) zjistili pozitivní vztah mezi menstruační synchronií a schopností cítit androstenol, což naznačuje, že by androstenol mohl mít na synchronizaci vliv.

Někteří výzkumníci však preferují jiná vysvětlení než na základě pachu. Goldma a Schneider (1987, v Doty, 2010) zjistili, že k menstruační synchronizaci dochází u velmi blízkých přítelkyň, které vykazují podobnost v emoční reaktivitě. To poukazuje spíše na vliv sociálního kontaktu a osobnostní podobnosti než na účinek feromonů.

Od 90. let se objevuje kritika menstruační synchronie obecně. Wilson (1992) kritizuje studie postupující podle modelu McClintockové, které se podle něj dopouštějí několika chyb a pokud by tyto chyby byly napraveny, žádná menstruační synchronie by zjištěna nebyla. Další kritičkou menstruační synchronie je Strassmann (1999), která zpochybňuje mimo jiné i tvrzení některých vědců, že taková synchronie je evolučně adaptivní. To by znamenalo, že menstruační synchronie ukazuje na překrývající se období plodnosti, což se však nepotvrdilo. Strassmann dlouhodobě zkoumala národ Dogonů z Mali, kde jsou ženy během menstruace separovány do zvláštních chatrčí, takže nebylo nutné provádět s nimi rozhovory. Žádná menstruační synchronie nebyla zjištěna a Strassmann proto zamítá celý koncept včetně alternativních vysvětlení

synchronizace, jako je působení fází měsíce. Náš obecný dojem, že se naše menstruace překrývá s menstruací našich blízkých, je dán jednoduše tím, že vzhledem k délce cyklu a trvání menstruace je pravděpodobnost překryvu skutečně velká (Strassmann, 1999).

Weller a Weller předpokládají, že pokud k synchronizaci menstruace dochází, děje se tak pravděpodobně skutečně na základě feromonů. Kromě toho, že je žena ovlivněna jednou další ženou (například svou spolubydlící), je však ovlivněna i dalšími ženami, se kterými se pravidelně stýká, a tyto vlivy na cyklus se sčítají. Menstruační synchronie navíc může být ovlivněna několika druhy proměnných, jako jsou proměnné vztažené k menstruaci, sociální interakce, stres, demografické proměnné (Weller & Weller, 1995). Důležitou roli hrají také kvalitativní aspekty přátelství mezi ženami (Weller & Weller, 1993).

Synchronizace menstruace však není jediný vliv domnělých feromonů na menstruační cyklus ženy, který byl pozorován. V jiném případě se místo synchronizace cyklů jednalo o jejich větší variabilitu. Jacob a kolegové (2004) zjistili, že látky (domnělé feromony) z prsou kojících matek narušují normální homeostatickou regulaci délky cyklu jiných žen a ztrojnásobují jeho odchylku. To vede k tomu, že ženy s delšími cykly je mají stále dlouhé, tzn. nenavracejí se k délce 29 dní, a ženy s krátkými cykly je mají stále krátké. Tento účinek je řízen změnami ve folikulární i luteální fázi cyklu a mění načasování předovulačního zvýšení luteinizačního hormonu.

Menstruační synchronie a hlavní feromonové koncepty (s předpokladem, že k synchronizaci menstruace dochází skutečně na základě pachu):

Wyatt – V případě synchronizace menstruace se tento koncept jeví jako použitelný. Chemické látky (feromony) jsou uvolňovány do okolí jedním jedincem a přijímány druhým jedincem stejného druhu (člověkem), u kterého vyvolávají specifickou odezvu (změnu délky menstruačního cyklu).

Stern a McClintock – Menstruační synchronie splňuje podmínku přenosu látek vzduchem a fyziologickou odezvu u jiného člena téhož druhu. Vědomá zachytitelnost látek nebyla testována, nicméně pach vzorků axilárních sekrecí bývá zakryt jiným pachem, například pachem isopropylalkoholu.

Meredith – Ačkoliv komunikace v případě menstruační synchronie není pro žádného jejího účastníka vyloženě nevýhodná, nelze ani jednoznačně říci, že by byla výhodná. U jiných primingových efektů pozorovaných u savců jsou výhody jasné. Například potlačení estru u skupiny společně umístěných samic myši (Lee-Boot efekt) (Ma *et al.*, 1998) je výhodné proto, že

samice nemusí plýtvat energií, která je vynakládána během cyklu, když není pravděpodobnost, že by mohly zabřeznout. Podle některých výzkumníků je menstruační synchronie evolučně adaptivní (Turke, 1984), výsledky výzkumů u populací s neregulovanou plodností tomu však neodpovídají (Strassmann, 1999).

Beauchamp *et al.* – Menstruační synchronie splňuje některá kritéria: chemické látky, které se na ní podílejí, mají přesně danou endokrinologickou funkci a vysoký stupeň genetického naprogramování. Zda jsou látky způsobující menstruační synchronii zcela druhově specifické, nebylo testováno. Ověřena nebyla ani další dvě kritéria, tedy množství účinných látek a jejich jedinečnost ve vyvolání endokrinologické odezvy. Aby bylo například možné ověřit, zda jsou axilární sekrece jedinečné ve vyvolání menstruační synchronie, bylo by třeba uskutečnit velké množství dalších výzkumů, které by sledovaly působení jiných látek na menstruační cyklus ženy.

Menstruační synchronie je asi nejsilnějším dokladem možné existence feromonů u člověka, což je patrné i na tom, že alespoň část definic poměrně bez problému splňuje. Je tomu tak především u definice T. D. Wyatta a M. K. McClintock. Co se týče konceptu M. Mereditha, bylo by potřeba ještě důkladněji prozkoumat, jakou výhodu by mohla v tomto případě mít komunikace pro obě strany. Z kritérií navržených Beauchampem a kolegy by bylo třeba ještě tři výše zmíněná kritéria testovat, ačkoliv by to bylo poměrně náročné.

5.5.2 Signální feromony

Pomocí signálních feromonů se členové různých živočišných druhů dozvídají informace o jiných jedincích svého druhu, o jejich původu, pohlaví, stravě, genetické vybavenosti, zdravotním stavu apod. Dokáží díky nim rozeznat své příbuzné, což je praktické proto, aby mohli upřednostňovat členy své rodiny nebo skupiny a vyhýbat se cizincům, ale i k tomu, aby si své blízké příbuzné nevybírali k páření. Pokud má jedinec výhodu z toho, že svou totožnost proklamuje, jedná se o chemickou signalizaci, pokud však příjem informace zvyšuje pouze fitness příjemce a ne odesílatele, jedná se o chemická vodítka (Thom & Hurst, 2004).

Jak už bylo řečeno, chemická vodítka či signály, které se k rozeznávání příbuzných či skupin používají, neodpovídají plně feromonové definici, jelikož se nejedná o konkrétní chemickou směs, nýbrž o pach individuálně (či pohlavně, skupinově, ...) variabilní. Navíc takřka veškeré rozpoznávání mezi živočichy je závislé na učení, což ho podle některých vědců z kategorie feromonů vyřazuje. Navzdory těmto problémům část výzkumníků signální pachy savců za feromonovou komunikaci považuje, aniž by odkazovali na určitou definici (např. Wyatt, 2003; Müller-Schwarze, 2006; Wysocki & Preti, 2004).

5.5.2.1 Rozpoznávací pachy

Obecně existuje několik mechanismů rozeznávání příbuzných, které zahrnují různé senzorní systémy včetně čichového. Mezi tyto mechanismy patří: prostorová vodítka, kdy jsou jedinci z určitého místa považováni za příbuzné; známost, kdy se jedinci v mladém věku vodítka k rozeznávání naučí a později je využívají; fenotypové přiřazování, kdy je jedinec rozpoznán podle vodítek, které sdílí s jiným jedincem, a rozpoznávací alely, kdy ani vyjádření identifikujícího vodítka, ani rozpoznávací proces nejsou závislé na zkušenosti (Fletcher & Michener, 1987 v Müller-Schwarze, 2006). Někteří vědci však za jediný skutečný mechanismus rozpoznávání považují učení (Tang-Martinez, 2001; Wyatt, 2003).

Savci uplatňují rozeznávání příbuzných například při hledání partnera, což bylo mnohokrát pozorováno zejména u hlodavců. Například samice myši domácí v období říje, umístěná do prostoru s více východy, preferovala východ, ve kterém se nacházela podestýlka nepříbuzného samce myši, před východy s podestýlkou příbuzného samce nebo s čistou podestýlkou (Krackow & Matuschak, 1991). Skupinové rozpoznávání využívají živočichové k určování cizinců, kteří narušili jejich území. Rypoš lysý, což je pod zemí žijící hlodavec, napadá jakéhokoliv cizího rypoše, který se objeví na jeho území, i když to je jeho příbuzný, který však byl předtím ze skupiny na čas odebrán (O'riain & Jarvis, 1997).

Pomocí signálních feromonů však lze rozpoznat i určitého jedince, protože každý má svůj individuální „pachový podpis“. Samec zlatého křečka si dokáže zapamatovat pach samice, se kterou byl nějaký čas pohromadě, a když je tomuto pachu vystaven víckrát, zvykne si na něj a jeví o něj menší zájem než o pach neznámé samice (Johnston & Jernigan, 1994).

Typickým příkladem užití signálních feromonů je značkování. Při něm zůstávají chemické signály z moči, výkalů nebo kožních pachových žláz zanechány na okolních objektech nebo jiných jedincích stejného druhu. Tyto značky mají u různých živočichů rozmanité funkce, kromě individuálního, skupinového a druhového rozpoznávání mohou sloužit k označení cest k potravě, jako varovné signály, sexuální atraktanty, jako označení teritoria nebo jako primery.

Mnoho výzkumů se soustředilo na rozpoznávání mezi matkou a potomkem. Výsledky většiny výzkumů naznačují, že k takovému rozeznávání dochází na základě učení během nebo brzy po porodu. Při některých výzkumech však bylo zjištěno, že existuje i jiný mechanismus rozpoznávání, který není závislý na asociacích v rané ontogenezi. Takovým mechanismem je fenotypové přiřazování, kdy jedinec zařazuje na základě znalosti svého fenotypu a fenotypu svých příbuzných jedince, které nezná (Mateo & Johnston, 2000).

Rozpoznávání mezi matkou a dítětem bylo prokázáno i u lidí. Matka (ne však otec) dokáže pouze podle pachu identifikovat svého potomka 6 hodin po porodu, i když s ním byla v kontaktu

pouze chvíli. Tato schopnost přetrvává celých 48 hodin, aniž by došlo k dalším setkáním matky s dítětem (Russell *et al.*, 1983). Další studie (Cernoch & Porter, 1985) zkoumala opačný proces, a to zda dva týdny staré děti, které jejich matky kojí, dokáží pouze podle pachu podpažního potu svou matku rozpoznat. Většina novorozenců kojených z matčina prsu svou matku skutečně dokázala podle čichu rozeznat od cizí ženy. Oproti tomu děti, které byly krmeny z láhve, v tomto úkolu selhávaly (Cernoch & Porter, 1985). Zda probíhá rozpoznávání mezi matkou a dítětem na základě učení či jiných mechanismů, není zcela jasné.

Weisfeld a kolegové (2003) zjišťovali, zda je dospělý jedinec podle pachu schopen rozlišit své jednotlivé příbuzné, známého, ale nepříbuzného jedince a cizince. Rozlišení příbuzných a nepříbuzných jedinců nebylo příliš problematické, ale obtížné bylo rozlišení mezi jednotlivými příbuznými, přičemž častěji docházelo k záměnám jedinců stejného pohlaví než opačného. V druhé části studie pak bylo zjištěno, že matky mají podstatně větší problém podle pachu rozpoznat své nevlastní děti oproti vlastním a děti zase hůře zvládají rozlišit svého nevlastního sourozence než vlastního.

Jednou z úplně prvních studií na rozpoznávání podle pachu byl výzkum Michaela Russella z roku 1976 (v Doty, 2010), zaměřený na určování pohlaví. Několik mužů a žen mělo celý den nosit jedno tričko, aniž by se myli nebo použili deodorant. Následně měli přičichnout ke třem tričkům, z nichž jedno bylo jejich, jedno cizího muže a jedno ženy, a měli určit, které je které. Většina určovala v obou úkolech správně. Tento výzkum se však setkal z kritikou. Jelikož ženy mají menší podpažní žlázy než muži, je jejich pach méně intenzivní. Rozlišování mezi mužským a ženským pachem se tak může jednoduše uskutečňovat na základě intenzity a příjemnosti pachu, podobně jako je například ženám přisuzována menší tělesná hmotnost než mužům (Doty, 2010).

Jedinečný pach každého člověka je navíc ovlivněn psychofyziologickými a ekologickými faktory jako jsou stravovací návyky, u žen fáze menstruačního cyklu a dalšími zdroji pachové variability. Havlíček a Lenochová (2006) například zjistili, že na intenzitě a příjemnosti tělesného pachu jedince se projevuje konzumace tmavého masa. U individuálního pachu každého jedince tedy může docházet k určitým fluktuacím, což je další vlastnost, která ho odlišuje od feromonů.

Rozpoznávací pachy a hlavní feromonové koncepty:

Wyatt – Ve svých novějších pracích odděluje feromony a „podpisové směsi“, tedy individuální pachy, které jedinci využívají k rozpoznávání. Podle této definice tedy rozpoznávací pachy mezi feromony nespádají.

Stern a McClintock – Jediné kritérium z jejich definice, které rozpoznávací pachy nesplňují, je kritérium vědomé nezachytitelnosti. Jinak se jedná o vzduchem přenášené chemické signály, které jsou jedincem uvolňovány do prostředí a zprostředkovaně působí na chování jiného člena téhož druhu.

Meredith – O rozpoznávacích paších se explicitně nezmiňuje, nicméně zmiňuje kategorii signálních feromonů, která má v případě savců nahrazovat kategorii spouštěčů, protože savčí odezvy jsou ovlivněny zkušeností a jinými skutečnostmi. Signální feromony mohou přenášet informaci, která ovlivní pravděpodobnost jedincovy odezvy, aniž by vyvolaly okamžitou pozorovatelnou odezvu. Meredithova definice tedy zřejmě rozpoznávací pachy mezi feromony řadí, pokud budou splňovat kritérium oboustranné výhodnosti, které je podmínkou toho, aby se jednalo o signalizaci.

Beauchamp *et al.* – Rozpoznávací pachy nesplňují takřka žádné z kritérií jejich definice. Nejedná se o druhově specifické, ale o individuálně specifické látky, nemají přesně stanovené behaviorální funkce, odezvy jsou naučené a jedná se o složitou směs mnoha látek. Poslední kritérium by splněno být mohlo, podle individuálního pachu lze rozpoznat konkrétního jedince a odezvu tomu přizpůsobit. Pach každého jedince tak teoreticky může vyvolat jinou odezvu. Nicméně tuto odezvu nevyvolá „malý soubor složek“, ale velmi složitá chemická směs.

Rozpoznávací pachy tedy splňují kritéria pouze jedné z rozebíraných definic feromonů – tou je definice M. Mereditha. Podle definice T. D. Wyatta a Beauchampa a kolegů rozpoznávací pachy mezi feromony zařadit nelze. Definice Stern a McClintock by mohla být dodržena, pokud by rozpoznávací pachy byly vědomě nezachytitelné, což nejsou.

5.5.2.2 *Hlavní histokompatibilní komplex*

Některé chování, jako například výběr partnera nebo interakce matka – potomek, může být ovlivněno hlavním histokompatibilním komplexem (MHC). MHC má významnou funkci v imunitním systému, podílí se totiž na rozeznávání cizorodých struktur a je vysoce variabilní. Geny v rámci MHC se projevují na jedinci jedinečným pachem, který ukazuje na drobný rozdíl mezi

individuálními genotypy, i když je to rozdíl například pouze v jednom genu. Tento drobný rozdíl dokáží různí živočichové včetně člověka čichem rozeznat (Wysocki & Preti, 2004).

Několik studií ukázalo, že MHC ovlivňuje výběr partnera u myši, a to tak, že si vybírají partnera s odlišným MHC fenotypem, než mají sami. Tato preference se mohla vyvinout buď skrze výraznou výhodu některých určitých kombinací MHC selektovaných patogeny, nebo jako mechanismus zabránění páření s blízkými příbuznými, přičemž MHC slouží jako označení stupně příbuznosti (Wedekind *et al.*, 1995). Potts a kolegové (1991) zkoumali reprodukční vzorce a ranou úmrtnost mláďat myši. Výběr partnera vedl k tomu, že se narodilo o 27% méně MHC homozygotních potomků, než by jich bylo při náhodném páření. Žádný vliv MHC genotypu na novorozeneckou úmrtnost potomků se neprokázal.

Také lidé dokáží rozpoznat pach myši se stejným MHC a podobně krysy se mohou naučit rozlišit pach moči lidí s odlišným MHC. MHC u lidí se správně nazývá HLA (Human Leucocyte Antigen), protože molekuly se nacházejí na leukocytech (Wyatt, 2003).

První výzkum, který zjišťoval vliv MHC na výběr partnera u člověka, provedli Wedekind a kolegové (1995). Švýcarské studentky v něm měly hodnotit pach triček, která na sobě předtím měli studenti mužského pohlaví. Pach mužů, kteří měli odlišné MHC než hodnotící žena, byl hodnocen výrazně lépe než pach mužů, kteří ho měli podobné. To však platilo pouze u žen, které neužívaly hormonální antikoncepci. Ty, které ji užívaly, hodnotily jako příjemnější pach muže, který měl stejné HLA. Tento rozdíl přitom nebyl způsoben odlišným vnímáním pachové intenzity, protože preferované pachy připadaly oběma skupinám žen stejně intenzivní jako méně preferované pachy. Pach muže s odlišným HLA také ženám častěji evokoval pach jejich současného nebo bývalého přítele.

Autoři tohoto výzkumu se domnívají, že hormonální antikoncepce funguje jako fyziologický simulant těhotenství, a interpretovali výsledky svého výzkumu jako posun preferencí během těhotenství směrem k příbuzným (tedy nositelům podobného MHC), kteří by mohli být nápomocní při péči o potomky. Ačkoliv se tato myšlenka stala velice populární, skutečný účinek hormonů obsažených v antikoncepci na výběr partnera zůstává neznámý, ale nezpůsobují přesně takové hormonální a fyziologické změny, k jakým dochází v těhotenství (Havlíček & Roberts, 2009).

Také další výzkum (Wedekind & Furi, 1997) použil podobný design s tričky, ale tentokrát byly zkoumány odezvy obou pohlaví na mužské i ženské pachy. Muži a ženy, kteří neužívali hormonální antikoncepci, hodnotili kladněji pachy jedinců s odlišným HLA, než měli sami. Ženy užívající antikoncepční tablety opět preferovaly pachy mužů s podobným HLA. Vliv pohlaví se na hodnocení nijak neprojevil, muži hodnotili kladně i pachy jiných mužů s odlišným HLA.

Jedinci nevykazovali preferenci pro určitou komplementární kombinaci HLA, rozhodující je tedy pravděpodobně pouze míra jeho odlišnosti.

Santos a kolegové (2005) nechali studenty a studentky hodnotit příjemnost vzorků tělesného pachu studentů opačného pohlaví. Tyto vzorky byly získány z potu a moči jedinců. Jediný prokazatelný výsledek byl zaznamenán, když studentky hodnotily pach mužského potu. Čím více alel v tomto případě jedinci sdíleli, tím častější byl pach hodnocen jako „neutrální“. Devět ze zkoumaných žen však bylo uživatelkami hormonální antikoncepce, což výzkum nebral na vědomí.

Zmíněné laboratorní studie tedy naznačují, že jedinci preferují potenciaální partnery s odlišným MHC, než mají sami. Lze tedy očekávat, že taková preference by se měla projevit i v reálném výběru partnera mimo laboratoř. Několik studií se zabývalo zkoumáním MHC alel u manželských párů, jejich výsledky však byly odlišné.

Pollack a kolegové (1982) zkoumali u 61 párů souvislost mezi senzitivitou vůči androstenonu a HLA jedince a dodatečně analyzovali HLA antigeny u 61 párů. Souvislost mezi schopností cítit androstenon a HLA systémem jedince zjištěna nebyla a nebyl zjištěn ani vliv HLA na výběr partnera. Ani Jin a kolegové (1995) nezjistili tendenci k více než náhodnému párování u 500 zkoumaných párů.

Několik studií se zaměřilo na společnosti, kde se tolik neprojevuje snaha skrýt veškeré tělesné pachy a kde populace nejsou tolik mobilní, aby to zvětšovalo heterogenitu ve frekvencích MHC alel. Jedinou studií s pozitivním výsledkem byl výzkum u severoamerické populace Hutteritů, kterého se účastnilo 411 párů (Ober *et al.*, 1997). Hutterité jsou vysoce endogamní, náboženská komunita, kde je zakázáno používání jakékoliv antikoncepce. Výsledek výzkumu prokázal, že zde dochází k nenáhodnému párování mezi jedinci s odlišnými HLA. Oproti tomu výzkum Hedricka a Blacka (1997) u jedenácti kmenů amerických Indiánů nepotvrdil, že by u nich častěji docházelo k párování mezi jedinci s odlišným HLA.

Hlavní histokompatibilní komplex a hlavní feromonové koncepty:

Wyatt – Pachová vodítka, vztažená k hlavnímu histokompatibilnímu komplexu, řadí mezi podpisové pachy. Jedná se o pachy individuálně variabilní (MHC jedince je více či méně podobné MHC jiných jedinců, pravděpodobnost, že bude zcela shodné, je však velmi nízká, pokud se nejedná o dvojčata). Zapamatování si podpisových pachů, včetně pachů vztažených k MHC, probíhá podle Wyattta v senzitivní fázi života prostřednictvím imprintingu.

Stern a McClintock – Pachy spojené s MHC opět nesplňují kritérium vědomé nezachytitelnosti, respektive byly vždy testovány tak, aby byly pro probandy vědomě zachytitelné. Podle některých výzkumů provedených u myši se zdá, že existují těkavé i peptické MHC genotypové signály, které mohou být zpracovávány buď hlavním čichovým systémem, nebo vomeronazálním orgánem (přehled v Brennan & Kendrick, 2006). Jelikož součástí definice je požadavek těkavosti, signály zachycované vomeronazálním orgánem by do ní nespádaly. To se však zřejmě netýká člověka, u něž je VNO pravděpodobně nefunkční.

Meredith – Platí to samé jako u rozpoznávacích pachů, tedy ačkoliv se o MHC konkrétně nezmiňuje, signální pachy mezi feromony zařazuje. Pachy spojené s MHC přenášejí informaci o jedinci, tato signalizace je výhodná pro obě strany, protože pomáhá zabránit inbreedingu a vede k žádoucí heterozygotitě potomků.

Beauchamp et al. – Stejně jako rozpoznávací pachy i MHC se těžce potýká s kritérii jejich definice. Pachy spojené s MHC nejsou druhově, ale individuálně specifické, nemají přesně stanovené behaviorální či endokrinologické funkce, a aby byli živočichové schopní podobnost či odlišnost MHC rozpoznat, zřejmě k tomu potřebují učení v rané fázi vývoje. Jaké množství chemických látek se na paších spojených s MHC projevuje, není zcela jasné. Nevíme totiž, zda MHC ovlivňuje tělesný pach přímo, nebo prostřednictvím peptidů, které jsou přenášeny určitými MHC molekulami, nebo zda MHC molekuly váží některé těkavé látky a přenáší je do apokrinních žláz (přehled v Havlíček & Roberts, 2009). Ani poslední kritérium není splněno, pachy různých jedinců mohou vyvolat stejnou odezvu podle toho, jak je MHC odesílatele podobné či odlišné od MHC příjemce.

Pro MHC tedy platí celkově totéž, co pro rozpoznávací pachy – jedinou využitelnou definicí je koncept M. Mereditha.

5.5.3 Modulátory

Modulátory jsou novou kategorií, kterou zavedli Jacob a McClintock (2000) jako reakci na složitost odezvy na domnělé feromony u člověka. Feromony, které vyvolávají u hmyzu a jiných živočichů okamžitou a specifickou odezvu, mohou působit u člověka jako činitelé ovlivňující rozmanitými způsoby jeho náladu a emoce. Tím, že modulátory nevyvolávají dostatečně specifickou odezvu, je opět otázkou, zda je lze definovat jako feromony.

Možných účinků domnělých feromonů na náladu a emoce člověka byla zdokumentovaná celá řada. Jsou to například účinky domnělých alarm feromonů na náladu jedince, účinky

mužského potu na náladu žen, vliv feromonů na soustředění při plnění úkolů, účinek na hodnocení atraktivity jedince.

5.5.3.1 *Hodnocení atraktivity*

Muži a ženy inzerují své zděděné kvality a ve svých strategiích volby partnera těchto signálů využívají. Kromě vizuálních a vokálních znaků jedince využíváme k jeho posouzení také jeho pach. To ukázaly i výsledky několika výzkumů, které naznačují, že domnělé lidské feromony ovlivňují naše hodnocení atraktivity jiného jedince. Tyto výzkumy používají jako vzorky buď výměšky z podpaží, nebo syntetizované podpažní steroidy jako jsou androstenon, androstenol či androstadienon, které jsou považovány za domnělé feromony.

Ve výzkumu Thorneho a kolegů (2002) byly ženy vystaveny působení vzorků z mužského podpaží. V první části výzkumu ženy hodnotily muže podle informací, které o nich dostaly, ve druhé hodnotily fotografie mužských stimulů. V obou částech výzkumu hodnotily ženy z experimentální skupiny mužské stimuly kladněji, nijak se však neprojevil vliv fáze cyklu a hormonální antikoncepce měla spíše opačný účinek, než by se očekávalo, protože ženy, které ji užívaly, hodnotily stimuly spíše kladněji.

Ve studii Filsingera a kolegů (1985) byli probandi vystaveni buď androstenonu, androstenolu, nebo syntetickému pižmu a měli hodnotit fotografie jiných jedinců. Byly zaznamenány různorodé účinky pachů u mužů i žen, například androstenol zvýšil u mužů hodnocení mužů na fotografiích a ženy vystavené androstenonu hodnotily muže i ženy na fotografiích jako méně atraktivní.

Výsledky takových laboratorních studií, kde jsou hodnoceny popisky či fotografie, se samozřejmě mohou lišit od hodnocení skutečných jedinců v reálných situacích. Proto Saxton a kolegové (2008b) navrhli výzkum, který se uskutečnil mimo laboratoř, při speed-datingu. Jako vzorek použili syntetický androstadienon, u kterého bylo již dříve prokázáno, že má vliv na náladu člověka, a uvažovalo se o tom, že by mohl působit i na hodnocení atraktivity. Jeho pach byl zakryt pachem hřebíčkové silice a jako kontrolní pachy byly použity voda a hřebíčková silice. Z celkem tří speed-datingů byli při prvních dvou muži prokazatelně lépe hodnoceni ženami, které byly vystaveny androstadienonu, než vodě či silici. Třetí speed-dating prokazatelně rozdíl v hodnocení nezjistil.

Celkové výsledky výzkumů naznačují, že by androstadienon skutečně mohl mít na hodnocení atraktivity vliv. Jeho účinky však mohou být ovlivněny různými faktory, jako je kontext, citlivost vůči androstadienonu či věk participantek (pro starší ženy není atraktivita tak důležitá).

Negativní výsledek přinesl výzkum Blacka a Birona (1982), kteří zkoumali účinek androstenolu během přímé interakce páru jedinců opačného pohlaví. Jeden z páru (muž či žena) byl vždy pomocníkem experimentátora a byl při každé interakci náhodně vystaven buď androstenolu, syntetickému pižmu, nebo žádnému pachu. Po 15-minutové interakci měli jedinci hodnotit atraktivitu druhého člena páru. Jedinci, kteří necítili androstenol, byli vyřazeni, ani pach androstenolu, ani pach pižma však hodnocení jedinců nijak neovlivnily.

Při posuzování atraktivity jedince však nehraje roli pouze čich, ale i další sensorické systémy, a informace z nich se mohou vzájemně doplňovat. Cornwell a kolegové (2004) navrhli výzkum, ve kterém měly subjekty hodnotit příjemnost domnělého mužského a ženského feromonu a poté vybrat nejatraktivnější tvar mužského a ženského obličeje pro dlouhodobý a krátkodobý vztah. Pro dlouhodobé vztahy ženská preference maskulinních tváří korelovala s hodnocením příjemnosti mužského feromonu androstadienonu a mužská preference femininních tváří korelovala s hodnocením příjemnosti ženského feromonu estratetraenolu. Tyto výsledky naznačují, že domnělé pohlavní feromony a pohlavně dimorfické obličejové charakteristiky nesou stejnou informaci o kvalitě potencionálního partnera.

Hodnocení atraktivity a hlavní feromonové koncepty:

Wyatt – Vzhledem k požadavku specifické odezvy nespádají účinky domnělých feromonů na hodnocení atraktivity u člověka do Wyattova konceptu. Přijatý chemický signál se sice může projevit na hodnocení atraktivity jedince, nicméně při reálném výběru partnera je jedinec ovlivňován ještě mnoha dalšími faktory, například vizuálními či zvukovými vodítky, zkušeností, či tím, zda hledá partnera pro dlouhodobý nebo krátkodobý vztah.

Stern a McClintock – Ačkoliv i tyto autorky požadují ve své definici, aby feromony ovlivňovaly fyziologii nebo chování jiných členů téhož druhu, netrvají na tom, aby tato odezva byla stereotypní či specifická. Chemické látky ovlivňující hodnocení atraktivity jedince zprostředkovaně vyvolávají určité chování (např. pokud se nám při působení těchto látek zdá neznámý jedinec atraktivnější, pokusíme se s ním seznámit). Chemické látky ovlivňující hodnocení atraktivity splňují i další kritérium definice – jsou přenášeny vzduchem. Jen některé výzkumy však pracovaly se vzorky vědomě nezachytitelnými, tzn. buď byl původní pach překryt jiným pachem (Saxton *et al.*, 2008b), nebo byly vzorky podpažního potu skladovány tak, aby byly bez pachu. V ostatních studiích zpravidla byly použity vzorky vědomě zachytitelné (Cornwell *et al.*, 2004) nebo jejich nezachytitelnost nebyla testována (Thorne *et al.*, 2002).

Meredith – Je obtížné určit, zda se jedná o tzv. „honest signal“, tedy zda je signál skutečně pravdivý a přinese příjemci informaci, která ho zvýhodní. Je možné, že množství vylučovaných feromonů nějak vypovídá o fyziologických kvalitách jedince a že tedy feromony napomáhají v našem výběru kvalitního partnera. To by nicméně bylo ještě třeba lépe prozkoumat.

Beauchamp et al. – Hned první kritérium – druhová specifická – se zde setkává s obtížemi. Ke zkoumání modulačních efektů se často používají vzorky androstenů, z nichž některé byly nalezeny i u jiných živočichů. Příkladem může být androstenon, který se používá ke zjištění plodnosti u prasnic (Melrose *et al.*, 1971). Paradoxně je to, že byla tato látka, sloužící u prasat jako feromon, objevena i u člověka, považována za jeden z nejvýznamnějších důkazů existence lidských feromonů. Přitom tato látka nedodrhuje důležité kritérium – není druhově specifická. Přesto se touto skutečností zabývám až nyní, protože ostatní uváděné koncepty nejsou v tomto kritériu tak přísné (nezmiňují se přímo o „druhové specifickosti“, ale o „látkách, které jsou vysílány jedním jedincem a přijímány jiným jedincem téhož druhu“, což, lze říci, je dodrženo). Co se týče dalších kritérií, chemické látky podílející se na hodnocení atraktivity nemají přesně stanovené behaviorální nebo endokrinologické funkce a stupeň jejich genetického naprogramování nebyl testován. Kritérium účasti jedné nebo málo chemických látek je v případě androstenů splněno. Jedinečnost izolovaných složek ve vyvolání odezvy byla v některých případech testována porovnáním s další látkou (Black & Biron, 1982; Saxton *et al.*, 2008b), bylo však třeba ukutečnit další výzkumy zaměřené na porovnání více chemických látek.

V případě hodnocení atraktivity připadají v úvahu koncepty Stern a McClintock (pokud budou feromony vnímány podvědomě) a Meredith (pokud bude komunikace výhodná pro oba účastníky).

5.5.3.2 Ovlivnění nálady

Bylo uskutečněno mnoho studií toho, jak domnělé feromony ovlivňují náladu jedince. V roce 1999 provedli Chen a Haviland-Jones výzkum, který vyvolal rozsáhlou diskuzi a získal pozornost tisku. Šesti skupinám jedinců (malým dívkám, malým chlapcům, studentům, studentkám, starším ženám a starším mužům) byly odebrány vzorky podpažního potu. Jako kontrolní pach posloužily vzorky pachu z domova dárců. Přes 300 dobrovolníků zaznamenalo svoji momentální náladu a následně čichalo k těmto vzorkům. Podle výsledků došlo u participantů, kteří byli vystaveni pachu starších jedinců nebo pachu žen, k výraznějšímu snížení depresivnosti než u těch, kteří byli vystaveni pachu mužů nebo mladších jedinců. Tyto změny přitom byly nezávislé na tom, jak příjemný se daný pach probandovi zdál.

Hlavním kritikem tohoto výzkumu je Black (2001), který poznamenává, že ve skutečnosti podle výsledků došlo u všech probandů k poklesu pozitivní nálady. Pouze u nedeprativních jedinců došlo podle výsledků k poklesu negativní nálady, ani to však není pravdivé, protože byla použita škála, která není vhodná k posouzení náhlých změn nálady. V analýze navíc nebyly zmíněny účinky kontrolního pachu.

Mnoho výzkumů se zabývalo působením androstenů na náladu člověka. Jacob a McClintock (2000) vystavili probandy androstadienonu, estratetraenolu a kontrolnímu pachu. Po šesti minutách bylo zaznamenáno zvýšení pozitivní nálady u žen, které byly vystaveny androstadienonu a estratetraenolu, a zhoršení nálady u mužů, kteří byli vystaveni těmto látkám. Další výzkum (Jacob *et al.*, 2002) srovnával účinky androstadienonu, androstenolu a pižma. Tyto látky mají ve větší koncentraci charakteristický pižmový pach. Androstadienon, na rozdíl od androstenolu a pižma, opět zabránil poklesu pozitivní nálady a také zamezil zvýšení negativní nálady v porovnání s pižmem.

Lundström a Olsson (2005) zkoumali, jak působí předpokládaný mužský feromon androstadienon na soustředění a náladu žen za přítomnosti buď ženského, nebo mužského experimentátora. Pozornost žen byla zkoumána pomocí počítačového úkolu a nálada prostřednictvím dotazníku. Ačkoliv ženy vystavené androstadienonu si subjektivně připadaly soustředěnější, vyhodnocení počítačového testu rozdíl neprokázalo. Vliv androstadienonu na náladu byl prokazatelný pouze tehdy, když byl experimentátorem muž, v přítomnosti ženské experimentátorky se neprokázal žádný účinek. To by mohlo prokazovat výrazný vliv kontextu na působení feromonu. Přítomnost dvou různých experimentátorů je však problematická, protože se může projevit jejich rozdílná osobnost nezávisle na pohlaví (jeden z nich může být zkoumaným subjektům například více sympatický a ovlivnit tak jejich náladu).

Některé pachy mohou sloužit také k tomu, aby varovaly jedince před hrozícím nebezpečím. Mnoho z těchto varovných pachů („alarm feromonů“) se vyvinulo ze sloučenin vyloučených při boji nebo při zranění, přičemž citlivost na tuto sloučeninu přinesla potenciálnímu příjemci výhodu. Přesto je však jejich evoluce z části nejasná, protože když živočich varovný signál vyše, může tím sice pomoci jinému jedinci, ale sám se stane nápadnějším pro případného predátora. Takový altruismus je vysvětlitelný u příbuzných jedinců, problematictější je to však u skupiny živočichů, kteří příbuzní nejsou. Alarm feromony navíc nemusí být na rozdíl od ostatních feromonů druhově specifické. Když predátor loví více různých druhů živočichů, vyvine se u každé z kořistí citlivost na varovné pachy těch ostatních (Wyatt, 2003).

Působení alarm feromonů bylo zaznamenáno u sociálního hmyzu, ryb, ale i u savců. Výsledky několika výzkumů naznačují, že by podobné mechanismy mohly existovat i u člověka.

Jeden z nich (Ackerl *et al.*, 2002) ukázal, že jedinci jsou schopni čistě podle pachu potu (sebraného na savých polštářcích z podpaží dobrovolných dárců) určit náladu dárce, který předtím sledoval buď hororový, nebo neutrální film. Tento výzkum však zkoumal vědomě zachytitelný pach, probandi měli hodnotit, jaký se jim daný pach zdá být. Nelze tedy určit, zda se zde jednalo o působení feromonů, které by měly účinkovat podvědomě, či zda jedinci jednoduše rozlišovali podle charakteristik pachu.

Další výzkumy zjišťovaly, zda pot dárců, kteří prošli stresovou situací, nějak ovlivňuje jiné jedince. Vzorky však byly tentokrát pečlivě uchovány tak, aby jejich pach nebyl vědomě zachytitelný. Probandi, kteří byli těmto vzorkům vystaveni, pak prošli asociačním testem, při kterém byla hodnocena rychlost jejich reakcí. Výsledky výzkumu ukázaly, že probandi z testované skupiny reagovali obezřetněji a pozorněji než probandi z kontrolní skupiny. To by mohlo naznačovat, že dárce vzorků skutečně produkovali varovné feromony, které ovlivnily pocity probandů (Chen *et al.*, 2006).

Není však zcela jisté, zda hororové filmy vyvolaly u dárců vzorků skutečně strach, ačkoliv to v připojených dotaznících uváděli. Mujica-Parodi a kolegové (2009) proto navrhli odlišný design výzkumu, kde byl pot odebrán dárcům, kteří se poprvé zúčastnili tandemového seskoku padákem. V několika fázích výzkumu bylo zjištěno, že probandi vystavení vzorkům potu takto psychicky stresovaných dárců mají více aktivovanou amygdalu než ti vystavení vzorkům kontrolním. Experimentálně bylo potvrzeno, že k tomu došlo kvůli emocionálním, nikoli pachovým rozdílům mezi stimuly. Další fáze experimentu pak ukázala, že vzorky potu stresovaných jedinců zостřily u probandů vnímání nejednoznačných obličejových stimulů. Ty byly při vystavení varovným pachům vnímány jako hrozivější.

Ovlivnění nálady a hlavní feromonové koncepty:

Wyatt – Podobně jako u hodnocení atraktivity nesplňují chemické látky ovlivňující náladu jedince kritérium specifické odezvy. Ačkoliv nálada se zpravidla u člověka odrazí na jeho budoucím jednání, lze toto chování jen ztěžji považovat za stereotypní.

Stern a McClintock – V případě chemických látek působících na náladu člověka se jedná o vzduchem přenášené chemické signály. Tyto látky jsou jedincem uvolňovány do prostředí a způsobují změnu emocionálního stavu u jiného jedince téhož druhu. Chování je ovlivněno zprostředkovaně, následkem změny nálady jedince. Pach používaných chemických látek byl v části výzkumů zakryt jiným pachem (např. Jacob & McClintock, 2000), nebo byly vzorky

uschovány tak, aby zůstaly bez pachu (např. Chen *et al.*, 2006). Definice tedy není splněna zcela doslovně, z větší části však ano.

Meredith – Meredith přidává emocionální změny jako validní odezvu k původní definici feromonu, protože u člověka často vyústí v určité chování. Na druhou stranu emocionální či behaviorální změny mohou být způsobeny celou řadou přírodních pachů, například různými tělesnými pachy, jako jsou pachy fekální, které vyvolávají zhnusení. Právě proto je důležité zamýšlet se nad výhodami přenosu takové zprávy pro odesílatele i příjemce. Teprve až když tyto výhody najdeme, můžeme přenos považovat za chemickou komunikaci a zvažovat užití termínu feromon. Přenos látek ovlivňujících náladu může být výhodný například v případě zmíněných varovných pachů, které mohou posloužit k varování příbuzného či k odstrašení nepřátel. Nicméně další výhody přenosu zprávy ovlivňující náladu jedince by měly být ještě prozkoumány.

Beauchamp et al. – Kritérium druhové specifčnosti se setkává se stejným problémem jako v případě hodnocení atraktivity, tedy s druhovou nespecifčností minimálně některých androstenů. Také alarm feromony nemusí být vždy druhově specifické, jak bylo zmíněno výše. Jak již bylo řečeno, chemické látky vyvolávající změny nálady nemají přesné behaviorální funkce. Stupeň genetického naprogramování je jen obtížně zjistitelný. Počet podílejících se chemických látek nebyl v případě výměšků z podpaží zatím přesně určen, androsteny odpovídají tomuto kritériu. Jedinečnost těchto látek ve vyvolání behaviorální odezvy byla testována v porovnání více androstenů mezi sebou, nebo v porovnání s kontrolními pachy. Změny nálady však vyvolává i mnoho pachů, které za feromony považovány nejsou, a podle některých výzkumů dokonce i když jsou tyto pachy vědomě nezachytitelné (Kirk-Smith *et al.*, 1983). Jedinečnost domnělých feromonů ve vyvolání dané emocionální odezvy by tedy bylo potřeba podrobněji zkoumat.

V případě ovlivnění nálady připadá v úvahu především koncept M. Mereditha, pokud by se nám podařilo nalézt výhody, jaké má přenos zprávy pro odesílatele i příjemce. Koncept Stern a McClintock by mohl být dodržen, pokud budeme za behaviorální změny považovat i následné změny chování způsobené změnou nálady jedince. Pokud dojde k nějaké změně chování, nelze toto chování považovat za stereotypní, takže koncept T. D. Wyatta použít nelze. Ani z Beauchampových kritérií jich část není splněna nebo nebyla testována.

5.5.4 Spouštěče

Spouštěče vyvolávají u příjemce signálu okamžitou odezvu. Často jsou spojovány se sexuální přitažlivostí, protože jedním z prvních popsaných feromonů byl sexuální atraktant

izolovaný ze samice mûry, který přivábil samce. Existuje však mnoho druhů spouštěčů a mohou vyvolávat různé chování, jako je agrese u samců i samic, mateřské chování či sání u králíčních mláďat. U člověka je jediným popsáním účinkem spouštěče pohyb novorozence k prsu matky (Wysocki & Preti, 2004).

5.5.4.1 *Mateřské prsní pachy*

U samic všech savců se vyvinuly účinné metody stimulace a navádění nezkušených mláďat k jejich prsním žlázám a zároveň s tím se u mláďat vyvinula odpovídající odezva na tuto stimulaci. Bylo opakovaně dokázáno, že mezi těmito vodítky jsou zahrnuty i mateřské pachy, ačkoliv jejich přesné chemické složení zatím nebylo určeno (Schaal *et al.*, 2003).

Králíčí mláďata odpovídají na pachový signál své matky přiblížením a sáním ústy. Podobně reagují i novorozené děti. Varendí a kolegové (1994) zkoumali, zda je to skutečně pach, co navádí novorozence k prsu matky. 30 dětí bylo těsně po porodu na chvíli odebráno matkám a těm byla omyta oblast okolo bradavky na jednom prsu. Vzápětí byly děti matkám navraceny a byly umístěny hlavou přesně mezi jejich prsa. 22 dětí začalo bez navádění sát z neomytého prsu.

Schaal a kolegové (2006) zkoumali, zda se množství a funkčnost kožních žláz na dvorcích bradavek matky nějak projevuje na jejích interakcích s novorozeným potomkem. Zjistili, že množství žláz pozitivně souvisí s přibýváním váhy novorozence v prvních třech dnech života, se schopností novorozence rychle najít bradavku a začít sát, ale i s nástupem laktace u matek, které rodily poprvé.

Další výzkum (Makin & Porter, 1989) ukázal, že dokonce i děti krmené od narození z láhve preferují prsní pach cizí kojící matky oproti jejímu podpažnímu pachu nebo pachu matky, která není těhotná ani nekojí. To znamená, že dokonce i bez předchozí zkušenosti jsou děti vnímavé vůči pachům kojících matek.

Mateřské prsní pachy a hlavní feromonové koncepty:

Wyatt – Mateřské prsní pachy zcela splňují Wyattovu definici, protože se skutečně jedná o molekuly, které se vyvinuly jako signály a které jsou vysílány do okolí jedním jedincem (matkou) a přijímány druhým jedincem téhož druhu (potomkem), u nějž vyvolávají specifickou odezvu v podobě stereotypního chování (nalezení bradavky a sání).

Stern a McClintock – Ačkoliv chemické složení mateřských prsních pachů ještě nebylo zjištěno, většina výzkumů se zmiňuje o pachu, který je zřejmě vědomě zachytitelný, takže kritérium

vědomé nezachytitelnosti není splněno. Aby mohlo být toto kritérium testováno, bylo by třeba překrýt pach matky jiným pachem.

Meredith – Kritéria původní definice, na kterou se Meredith odvolává, jsou v případě pachu matčiných prsou splněna: jedná se o substanci vylučovanou do okolí jedním jedincem (matkou) a přijímanou druhým jedincem téhož druhu (potomkem), u kterého vyvolá specifickou reakci, například určité chování (nalezení bradavky). Splněn je i požadavek oboustranné výhodnosti komunikace, protože z této signalizace profituje potomek, což je evolučně výhodné i pro matku, jejíž geny tak mají větší pravděpodobnost, že budou předány do dalších generací.

Beauchamp et al. – Mateřské prsní pachy jsou druhově specifické (respektive jejich eventuální mezidruhové působení nebylo zkoumáno) a mají přesně stanovené behaviorální funkce, protože vyvolávají u novorozence pohyb k matčině prsu. Stupeň genetického naprogramování však není zcela znám, výsledky některých výzkumů poukazují na možnost, že už i lidský plod může vnímat pachy a že odezva novorozenců na pach matčiných prsou může být vyvolána tím, že novorozenec se naučil matčin pach již před narozením (přehled v Porter & Winberg, 1999). Množství nebo složení chemických látek, které se na chemické komunikaci mezi matkou a dítětem podílejí, zatím není známo. Co se týče jedinečnosti látek ve vyvolání behaviorální odezvy, tím se zabýval například jeden z výše zmíněných výzkumů (Makin & Porter, 1989). Výzkum Kawakamiho a kolegů (1997) neodhalil u novorozenců žádnou odezvu ani na pach levandule, ani na pach náhražky mateřského mléka. Zmíněné výzkumy tedy zatím neodhalily jiné chemické látky, které by u dětí vyvolávaly stejné odezvy jako prsní pachy.

V tomto případě jsou tedy jasně využitelné definice T. D. Wyatta a M. Mereditha. Na kritérium vědomé nezachytitelnosti z definice Stern a McClintock nebyly látky z prsou matek testovány. Co se týče Beauchampovy definice, některá kritéria jsou obtížně testovatelná a některá by bylo ještě třeba testovat více.

5.6 Komerční využití feromonů

Již od objevu feromonů se začalo uvažovat o jejich komerčním využití. Na počátku dvacátého století byl objeven potenciál využití syntetických chemických signálů jako insekticidů. Mnoho feromonů bylo identifikováno a syntetizováno a jsou používány k monitorování škůdců, zabránění páření a tím reprodukci škůdců, nebo k jejich přivábení a zahubení (Wyatt, 2003). Jejich obrovskou výhodou je to, že díky své vysoké specifčnosti a nízké toxicitě nepoškozují

ekosystém (Wyatt, 2009). Problémem jsou však vysoké náklady na jejich výrobu, které brání jejich širšímu využití (Wyatt, 2003).

U domestikovaných savců jsou feromony využívány k ovlivňování jejich reprodukčního chování. Primery jsou široce využívány farmáři k urychlení či zpomalení nástupu puberty nebo k synchronizaci estru. U mnoha kopytníků samice prostřednictvím feromonů signalizují, když u nich začíná estrus. Aby farmář, který provádí umělou inseminaci, poznal, kdy je prasnice plodná, použije již zmíněný syntetický androstenon společně s tlakem na hřbet. Když samice hřbet prohne, je připravena k inseminaci (Melrose *et al.*, 1971).

Rozsáhle komerčně využívány jsou však i domnělé lidské feromony, především podpažní steroidy či kopuliny, které jsou syntetizovány a prodávány jako sexuální atraktanty. Několik studií ze 70. let 20. století naznačuje, že když je samice makaka rhésuse navoněná kopuliny, vyvolá to u samce odezvu a spáří se s ní. Tyto výzkumy byly zpochybněny, přesto však několik společností začalo vyrábět parfémy s těmito mastnými kyselinami s tvrzením, že zvyšují sexuální atraktivitu jedince (Wysocki & Preti, 1999). Morris a Udry (1978) ověřovali tyto výrobky na 62 manželských párech, ale nezjistili žádný účinek.

Další produkty (Realm a Athena) by měly ovlivňovat náladu či zvyšovat sebedůvěru a atraktivitu jedince. Athena by měla být syntetickou napodobeninou podpažních výměšků mužů či žen a měla by sloužit jako sexuální atraktant (Hays, 2003). Realm for Men a Realm for Women mají obsahovat syntetizované kožní steroidy, které jsou považovány za lidské *vomeroferiny* stimulující VNO. Celkově je však nedostatek důkazů toho, že by některý z těchto výrobků vyvolával u člověka nějakou konkrétní fyziologickou či behaviorální odezvu (Wysocki & Preti, 1999).

6. Shrnutí vývoje feromonového konceptu

Na poli biologické komunikace došlo od 50. let 20. století k určitému vývoji. Od raného etologického přístupu až po moderní adaptační teorii se názory na to, jak komunikaci definovat, měnily a posouvaly, aniž by se vzájemně vyvracely. Objev feromonů do představ etologů dobře zapadal. Specifické odezvy hmyzu na určité chemické látky, symbolizované Fabrého můrou neomylně letící ke zdroji pachu, korespondovaly se soudobou představou dichotomie vrozeného (instinktivního) a naučeného chování. Hmyz se nacházel na té části živočišného kontinua, která byla charakterizována vysoce specializovanými, instinktivními vzorci chování (Lorenz, 1970 v Doty, 2010).

V 60. letech začal být termín feromon používán i pro chemickou komunikaci savců, což s sebou však přineslo ne jeden problém. Lorenz považoval instinktivní vzorce chování, mezi něž byla řazena i feromonová komunikace, za zcela rigidní a zkušeností neovlivnitelné (Brigandt, 2004). Něčemu takovému je však komplexní chování savců dosti vzdálené. Ačkoliv základní mechanismy nezbytné pro chemickou komunikaci jsou dědičné, odezvy na chemické podněty jsou podmíněny učením a zkušeností. Chemická komunikace savců se tak vymyká původní definici feromonu (Karlson a Lüscher, 1959), protože savčí odezvu na chemické látky v mnoha případech nelze považovat za specifickou. Stejně nízkou mírou specifčnosti disponuje i směs chemických látek, které fungují jako signál či vodítko a jejichž složitost je často podceňována.

Tyto problémy se různí vědci rozhodli řešit odlišným způsobem. Zatímco někteří střídavě navrhovali, aby byla původní definice zachována a za feromonovou komunikaci bylo považováno pouze to, co této definici plně odpovídá, jiní prosazovali změnu nebo rozšíření této definice. Spory se ještě vyhroutil, když začala být zkoumána existence feromonů u člověka. Na zoufalé snaze o redefinici feromonu je dobře patrné, jak se v tuto dobu vývoj feromonového konceptu odpojil od vývoje na poli biologické komunikace. Zatímco na komunikaci začalo být nahlíženo z jiného úhlu (z hlediska jejího evolučního vzniku a adaptace), výzkumníci zabývající se feromony nedokázali změnit úhel pohledu natolik, aby se efektivně odpoutali od definice feromonu z 50. let, která byla čím dál tím méně dostačující.

Když se podíváme na definici feromonu, kterou formuloval T. D. Wyatt, není příliš odlišná od původní definice Karlsona a Lüschera. Wyatt zachovává požadavek specifické odezvy v podobě stereotypního chování nebo vývojového procesu (možná proto, že je původně entomolog), čímž komplikuje svůj přístup k savcím feromonům, u kterých ve většině případů nelze o stereotypní odezvě mluvit. Aplikujeme-li jeho definici na člověka, kritéria splňují původní kategorie primerů a spouštěčů. Modulátory nezpůsobují specifickou odezvu, takže je podle Wyatta za feromony považovat nelze. Postoj tohoto výzkumníka k signálním pachům zůstal dlouho nejednoznačný. Ačkoliv si byl vědom toho, že nesplňují definici, přesto se jimi ve svých publikacích o feromonech zabýval (Wyatt, 2003). To se však nedávno změnilo (Wyatt, 2010) a Wyatt oddělil od feromonů tzv. „podpisové směsi“ (pachový podpis), což je individuálně variabilní pach, překrývající se s kategorií signálních feromonů. Ačkoliv tedy podle Wyattovy definice většinu chemických látek u člověka, které byly zkoumány jako feromony, za feromony považovat nelze, celkově se jedná o poměrně kvalitní koncept, který nám umožňuje snadno testovat dané hypotézy.

Definice K. Stern a M. K. McClintock působí mnohem méně uspořádaně. Je na ní navíc patrné, že byla vytvořena pro člověka, protože řada chemických látek u jiných živočichů, které

jsou tradičně považovány za feromony, do ní nespadá. U jiného živočicha než u člověka například nelze zjistit, zda vnímá látku vědomě či nevědomě, ale nelze to zjistit ani u malých dětí. Také požadavek, aby látky ovlivňovaly fyziologii nebo chování jiného živočicha, nám neříká nic o tom, zda to mají být stereotypní změny, či jakékoliv změny chování, například způsobené změnou nálady. Definice se hodí pro výzkum menstruační synchronie, o který Stern a McClintock šlo, ale jinak je spíše hůře využitelná.

Jediný, kdo dokázal držet krok s ostatním vývojem v oblasti biokomunikace, byl M. Meredith. Ten, stejně jako Maynard Smith a Harper (viz. kapitola 2.3), upozorňoval na jedno nezbytné kritérium komunikace, kterým je její výhodnost pro odesílatele i příjemce. Tímto kritériem chtěl termín feromon omezit, ale zároveň jej tak učinit vědecky lépe využitelným. Meredithovi snad lze vytknout pouze to, že nevytvořil vlastní definici, nýbrž přidal kritérium oboustranné výhodnosti komunikace k původní definici Karlsona a Lüschera. Protože však měl poměrně liberální představu o tom, co všechno by mohlo být feromonem (pokud chemická komunikace prostřednictvím těchto látek byla oboustranně výhodná), nezbylo mu než vymyslet z původní definice řadu výjimek. Dostává se tak až například k tomu, že když se zaměříme na akt feromonové komunikace místo na konkrétní feromonové látky, odpadá řada problémů. Nemusíme se například vůbec zabývat tím, že některé látky působí pouze v určitém kontextu nebo u určitých jedinců, nebo že se některé látky vyskytují u více živočišných druhů. To je však v rozporu s původní definicí. Kdyby Meredith dokázal jasněji formulovat kritéria, která prosazuje, byl by jeho koncept lépe využitelný. Jinak je však jeho moderní přístup efektivní.

U Beauchampa a kolegů dochází k tomu, co bychom mohli nazvat „vylití vaničky i s dítětem“. Soubor kritérií, který sestavili, je tak přísný, že mu zřejmě neodpovídají žádné chemické látky, alespoň u savců. Tím, že dali dohromady kritéria, z nichž některá byla vytvořena ještě před počátkem výzkumu u savců, je dnes jejich koncept stejně nevyužitelný jako původní definice Karlsona a Lüschera. Jejich jasně daná kritéria nám sice poskytují možnost k efektivnímu testování hypotéz, nicméně některá z nich lze testovat jen velmi obtížně nebo v omezeném rozsahu (například stupeň genetického naprogramování či jedinečnost látek ve vyvolání odezvy). Beauchamp a kolegové nevrhují, aby vzhledem k nedodržení kritérií přestal být termín feromon u savců zcela používán. Je otázkou, zda s nimi budeme souhlasit, nebo přihlídneme k výsledkům moderních výzkumů a budeme se řídit nějakou méně přísnou definicí.

Z uvedených příkladů je patrné, že vývoj feromonového konceptu uvázl na „mrtvém bodě“. Dohady o existenci či neexistenci feromonů u savců včetně člověka jsou nekonečné a jen občas se objeví záblesk pokroku, jakým je například Meredithův inovativní pohled na věc. Neschopnost nalézt přiměřenou definici navíc je jen jedním z mála problémů, které se s feromony pojí.

7. Závěr

Zda je možné hovořit o existenci feromonů u člověka, zůstává zatím nevyřešenou otázkou. Navzdory všem potížím, se kterými se feromonový koncept potýká, máme i mnoho pozitivních dokladů existence možné chemické komunikace u člověka. Patří mezi ně výsledky některých studií, především výzkumů menstruační synchronie, dále pohlavně dimorfní produkce androstenů, která je spuštěna v období puberty, což vypovídá o tom, že se jedná o znak selektovaný pohlavním výběrem, ale také předpoklad jakési návaznosti v živočišné říši, tedy že pokud axilární žlázy člověka produkují androstenon, který slouží jako feromon u prasat, je pravděpodobné, že by mohl mít podobnou funkci i u člověka.

Množství otázek a negativní evidence je však ještě větší. Patří mezi ně nenalezení funkčního percepčního orgánu, problémy s izolováním účinných látek, ale především obtíže spojené s komplexností lidského chování. Rozmanité vlivy kontextu a zkušenosti jedinců proměňují odezvu na domnělé feromony, takže je značně nestereotypní a často těžko odhalitelná. Dalším problémem jsou pak metodologické nedostatky výzkumů či nemožnost aplikovat výsledky laboratorních výzkumů na každodenní realitu.

Výsledky výzkumů chemické komunikace člověka se celkově vyznačují svojí poměrnou nejednoznačností. Nejenže co je v jednom výzkumu dokázáno, je v dalším opět vyvráceno, ale i v rámci jednoho výzkumu se nezřídka stává, že jeho jednotlivé části mají značně odlišný výsledek. To vypovídá o tom, jak komplexním problémem feromonová komunikace je. Drobná změna v metodologii výzkumu, ve výzkumném prostředí či v osobě experimentátora může výsledek výzkumu významně ovlivnit a není vždy snadné zjistit, čím je tato změna způsobena. Lze tedy jen obtížně určit, kdo z obou táborů má pravdu, zda ti, co v existenci feromonové komunikace u člověka věří, nebo ti, kteří jsou vůči ní skeptičtí.

Pokud jsou výsledky mnohých výzkumů správné a člověk působí svými feromony na jedince ve svém okolí, jsou to spíše účinky modulační a silně závislé na kontextu. Tvrzení výrobců, že díky jejich feromonovým produktům budeme „oblíbení a úspěšní v práci i osobním životě“, je velmi přehnané. Přesto v nás však možné účinky lidských feromonů vyvolávají úžas.

Literatura

- Ackerl, K., Atzmueller, M., Grammer, K. (2002). The Scent of Fear. *Neuroendocrinology Letters*, 23: 79–84.
- Beauchamp, G. K., Doty, R. L., Moulton, D. G., Mugford, R. A. (1976). The pheromone concept in mammals: a critique. In: Doty, R. L., (ed.), *Mammalian olfaction, reproductive processes, and behavior*. Academic Press, New York, pp. 143–160.
- Bird, S. & Gower, D. B. (1983). Estimation of the odoriferous steroid, 5-alpha-androst-16-en-3-one, in human saliva. *Experientia*, 39: 790–791.
- Black, S. L. (2001). Does smelling granny relieve depressive mood? Commentary on 'Rapid mood change and human odors'. *Biological Psychology*, 55: 215–218.
- Black, S. L. & Biron, C. (1982). Androstenol as a human pheromone: no effect on perceived physical attractiveness. *Behavioral and Neural Biology*, 34 (3): 326–330.
- Boehm, N. & Gasser, B. (1993). Sensory receptor-like cells in the human foetal vomeronasal organ. *Neuroreport*, 4: 867–870.
- Brand, G., Millot, J. (2001). Sex differences in human olfaction: between evidence and enigma. *Q. J. Ex. Psychol. B*, 54: 259–270.
- Brigandt, I. (2005). The instinct concept of the early Konrad Lorenz. *Journal of the History of Biology*, 38 (3): 571–608
- Brennan, P. A. & Keverne E. B. (2004). Something in the air? New insights into mammalian pheromones. *Current Biology*, 14: R81–R89.
- Brennan, P. A. & Kendrick, K. M. (2006). Mammalian social odours: attraction and individual recognition. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 361 (1476): 2061–2078.
- Brennan, P. A. & Zufall, F. (2006). Pheromonal communication in vertebrates. *Nature*, 444: 308–315.
- Brooksbank, B. L. & Haslewood, G. A. D. (1961). Estimation of androst-16-en-3alpha-ol in human urine. Partial synthesis of androstenol and of its beta-glucosiduronic acid. *Biochem. J.*, 80: 488–496.
- Brooksbank, B. L., Wilson, D. A. A., MacSweeney, D. A. (1972). Fate of androsta-4,16-dien-3-one and the origin of 3 α -androst-16-ene in man. *J. Endocrinol.*, 52: 239–251.
- Brown, R. E. (1979). Mammalian social odors: a critical review. *Advances in the study of behavior*, 10: 103–162.
- Bruce, H. M. (1965). Effect of castration on the reproductive pheromones of male mice. *J. Reprod. Fertil.*, 10: 141–143.

- Chen, D. & Haviland-Jones, J. (1999). Rapid mood change and human odors. *Physiology & Behavior*, 68: 241–250.
- Chen, D., Katdare, A., Lucas, N. (2006). Chemosignals of fear enhance cognitive performance in humans. *Chem. Senses*, 31: 415–423.
- Cernoch, J. M & Porter, R. H. (1985) Recognition of maternal axillary odors by infants. *Child Development*, 56: 1593–1598.
- Cleveland, W. W. & Savard, K. (1964). Studies of excretion of androst-16-en-3 α -ol. *J. Clin. Endocrinol. Metabol.*, 24: 983.
- Cocke, R., Thiessen, D. (1986): Chemocommunication among prey and predator species. *Animal Learning & Behavior*, 14: 90–92.
- Cornwell, R. E., Boothroyd, L., Burt, D. M., Feinberg, D. R., Jones, B. C., Little, A. C., Pitman, R., Whiten, S., Perrett, D. I. (2004). Concordant preferences for opposite-sex signals? Human pheromones and facial characteristics. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271: 635–640.
- Cowley, J. J., Johnson, A. L., Brooksbank, B. W. (1977). The effect of two odorous compounds on performance in an assessment-of-people test. *Psychoneuroendocrinology*, 2: 159–172.
- Dalton, P., Doolittle, N., Breslin, P. A. S. (2002). Gender-specific induction of enhanced sensitivity to odors. *Nature Neuroscience*, 5 (3): 199–200.
- Dicke, M & Sabelis, M. W. (1987). How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Netherlands Journal of Zoology*, 38 (2-4): 148–165.
- Dorries, K. M., Adkins-Regan, E., Halpern, B. P. (1997). Sensitivity and behavioral responses to the pheromone androstenone are not mediated by vomeronasal organ in domestic pigs. *Brain, Behavior and Evolution*, 49: 53–62.
- Dorries, K. M., Beauchamp, G. K., Wysocki, C. J. (1989). Ability to perceive androstenone can be acquired by ostensibly anosmic people. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 86: 7976–7978.
- Dorries, K. M., Adkins-Regan, E., Halpern, B. P. (1995). Olfactory sensitivity to the pheromone, androstenone, is sexually dimorphic in the pig. *Physiology & Behavior*, 57: 255–259.
- Doty, R. L. (2010). *The great pheromone myth*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Eberhard, W. G. (1977). Aggressive chemical mimicry by a bolas spider. *Science*, 198: 1173–1175.
- Eisenberg, J. F & Kleiman, D. G. (1972). Olfactory communication in mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3: 1–32.
- Filsinger, E. E., Braun, J. J., Monte W. C. (1985). An examination of the effects of putative pheromones on human judgments. *Ethology and Sociobiology*, 6 (4): 227–236.
- Firestein, S. (2001). How the olfactory system makes sense of scents. *Nature*, 413: 211–218.

- Fletcher, K. J. C., Michener, D. C. (1987). *Kin recognition in animals*. Wiley, New York.
In: Müller-Schwarze, D. (2006). *Chemical Ecology of Vertebrates*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 130.
- Goldfoot, D. A., Kravetz, M. A., Goy, R. W., Freeman, S. K. (1976). Lack of effect of vaginal lavages and aliphatic acids on ejaculatory responses in rhesus monkeys: behavioral and chemical analyses. *Hormones and Behavior*, 7 (1): 1–27.
- Goldman, S. E. & Schneider, H. G. (1987). Menstrual synchrony: social and personality factors. *J. Soc. Behav. Personal.*, 2: 243 – 250. In: Doty, R. L. (2010). *The great pheromone myth*. The John Hopkins University Press, Baltimore, pp 174.
- Goss, S., Aron, S., Deneunourg, J. L., Pasteels, J. M. Self-organize shortcuts in the argentine ant. *Naturwissenschaften*, 76: 579–581.
- Graham, C. A. & McGrew, W. C. (1980). Menstrual synchrony in female undergraduates living on a coeducational campus. *Psychoneuroendocrinology*, 5 (3): 245–252.
- Grammer, K. (1993). 5- α -androst-16en-3 α -on: a male pheromone? A brief report. *Ethology and Sociobiology*, 14: 201–208.
- Halpern, M. (1987). The organization and function of the vomeronasal system. *Ann. Rev. Neurosci.*, 10: 325–362.
- Hamilton, W. D. (1963). The evolution of altruistic behavior. *The American Naturalist*, 97 (896): 354–356.
- Havlíček, J. & Lenochová, P. (2006). The effect of meat consumption on body odor attractiveness. *Chemical Senses*, 31 (8): 747–752.
- Havlíček, J. & Roberts, S. C. (2009). MHC-correlated mate choice in humans: A review. *Psychoneuroendocrinology*, 34: 497–512.
- Hays, W. S. T. (2003). Human pheromones: have they been demonstrated? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 54: 89–97.
- Hedrick, P. W. & Black, F. L. (1997). HLA and mate selection: no evidence in South Amerindians. *Am. J. Hum. Genet.*, 61: 505–511.
- Hölldobler, B. & Carlin N. F. (1987). Anonymity and specificity in the chemical communication signals of social insects. *Journal of Comparative Physiology A*, 161: 567–581.
- Izard, M. K., Vandenbergh, J. G. (1982). The effects of bull urine on puberty and calving date in crossbred beef heifers. *Journal of Animal Science*, 55: 1160–1168.
- Jacob, S., Garcia, S., Hayreh, D., McClintock, M. K. (2002). Psychological effects of musky compounds: comparison of androstadienone with androstenol and muscone. *Hormones and Behavior*, 42: 274–283.
- Jacob, S., Hayreh, D., McClintock, M. K. (2001). Context-dependent effects of steroid chemosignals on human physiology and mood. *Physiology and behavior*, 74: 15–27.

- Jacob, S. & McClintock, M. K. (2000). Psychological state and mood effects of steroidal chemosignals in women and men. *Hormones and Behaviour*, 37: 57–78.
- Jacob, S., Spencer, N. A., Bullivant, S. B., Sellergren, S. A., Mennela, N. A., McClintock, M. K. (2004). Effects of breastfeeding chemosignals on the human menstrual cycle. *Human Reproduction*, 19 (2): 422–429.
- Janus, C. (1989). The development of olfactory preferences for artificial odors briefly experienced by the precocial spiny mouse young. *Behavioral and Neural Biology*, 52 (3): 430–436.
- Jin, K., Speed, T. P., Thomson, G. (1995). Tests of random mating for a highly polymorphic locus – application to HLA data. *Biometrics*, 51: 1064–1076.
- Johnston, R. E. & Jernigan, P. (1994). Golden hamsters recognize individuals, not just individual scents. *Animal Behaviour*, 48: 129–136.
- Karlson, P & Lüscher, M. (1959). 'Pheromones': a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183: 55–56.
- Kawakami, K., Taki-Kawakami, K., Okazaki, Y., Kurihara, H., Shimizu, Y., Yanaihara, T. (1997). The effect of odors on human newborn infants under stress. *Infant behavior and development*, 20: 531–535.
- Kendrick, K. M., Da Costa, A. P. C., Broad, K. D., Ohkura, S., Guevara, R., Lévy, F., Keverne, E. B. (1997). Neural control of maternal behaviour and olfactory recognition of offspring. *Brain Research Bulletin*, 44: 383–395.
- Keeling, C. I., Slessor, K. N., Higo, H. A., Winston, M. L. (2003). New components of the honey bee (*Apis mellifera* L.) queen retinue pheromone. *Proc. Nat. Acad. Sci*, 100: 4486–4491.
- Kirk-Smith, M. D. & Booth, D. A. (1980). Effect of androstenone on choice of location in other's presence, In: Doty, R. L. (2010). *The great pheromone myth*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Kirk-Smith, M. D., van Toller, C., Dodd, G. H. (1983). Unconscious odour conditioning in human subjects. *Biological Psychology*, 17 (2-3): 221–231.
- Knecht, M., Abolmaali, N. D., Kühnau, D., Köhler, K., Hüttenbrink, K., Hummel, T. (2001). Imaging of the human vomeronasal duct. *Chemical Senses*, 26 (1): 35–39.
- Krackow, S., Matuschak, B. (1991). Mate choice for non-siblings in wild house mice: evidence from a choice test and reproductive test. *Ethology*, 88: 99–108.
- Krebs, J. R. & Dawkins, R. (1984). Animal signals: Mind-reading and manipulation. In: Krebs, J. R. & Dawkins, N. B. (ed.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Blackwell, Oxford.
- Kohl, J. V. & Francoeur, R. T. (1995). *The scent of eros: Mysteries of odor in human sexuality*. The Continuum Publishing Company, New York.

- Kohl, J. V., Atzmueller, M., Fink, B., Grammer, K. (2001). Human pheromones: integrating neuroendocrinology and ethology. *Neuroendocrinology Letters*, 22: 309–321.
- Kohutová, D., Rubešová, A., Havlíček, J. (V tisku). Shaving of axillary hair has only a transient effect on perceived body odor pleasantness. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.
- Kouros-Mehr, H., Pintchovski, S., Melnyk, J., Chen, Y., Friedman, C., Trask, B., Shizuya, H. (2001). Identification of non-functional human VNO receptor genes provides evidence for vestigiality of the human VNO. *Chemical Senses*, 26 (9): 1167–1174.
- Lorenz, K. (1970). The establishment of instinct concept. In: Doty, R. L. (2010). *The great pheromone myth*. The John Hopkins University Press, Baltimore, pp. 189.
- Lorenz, K. (2003). *Takzvané zlo*. Academia, Praha.
- Lundström, J. M., Olsson, M. J. (2005). Subthreshold amounts of social odorant affect mood, but not behavior, in heterosexual women when tested by a male, but not a female, experimenter. *Biological Psychology*, 70: 197–204.
- Ma, W., Miao, Z., Novotny, M. V. (1998). Role of the adrenal gland and adrenal-mediated chemosignals in suppression of estrus in the house mouse: the Lee-Boot effect revisited. *Biology of Reproduction*, 59: 1317–1320.
- Makin, J. W. & Porter, R. H. (1989). Attractiveness of lactating females' breast odors to neonates. *Child Development*, 60: 803–810.
- Manning, C. J., Wakeland, E. K., Potts, W. K. (1992). Communal nesting patterns in mice implicate MHC genes in kin recognition. *Nature*, 360: 581–583.
- Mateo, J. M. & Johnston, R. E. (2000). Kin recognition and the 'armpit effect': evidence of self-referent phenotype matching. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267: 695–700.
- Maynard Smith, J. (1964). Group selection and kin selection. *Nature*, 201: 1145–1147.
- Maynard Smith, J. & Harper, D. G. C. (2003). *Animal signals*. Oxford University Press, Oxford.
- McClintock, M. (1971). Menstrual synchrony and suppression. *Nature*, 229: 244–245.
- McClintock, M. (1984). Estrous synchrony: modulation of ovarian cycle length by female pheromones. *Psychology & Behavior*, 32 (5): 701–705.
- Melrose, D. R., Reed, H. C., Patterson, R. L. (1971). Androgen steroids associated with boar odour as an aid to the detection of oestrus in pig artificial insemination. *The British Veterinary Journal*, 127 (10): 497–502.
- Mennella, J. A & Beauchamp, G. K. (1991). Olfactory Preferences in Children and Adults. In: D. G. Laing, R. L. Doty, and W. Breipohl, eds., *The Human Sense of Smell*, New York, Springer-Verlag.
- Meredith, M. (2001). Human vomeronasal organ function: a critical review of best and worst cases. *Chemical Senses*, 26: 433–445.

- Michael, R. P., Bonsall, R. W., Kutner, M. (1975). Volatile fatty acids, “copulins“, in human vaginal secretions. *Psychoneuroendocrinology*, 1 (2): 153–163.
- Monti-Bloch, L. & Grosser, B. I. (1991). Effect of putative pheromones on the electrical activity of the human vomeronasal organ and olfactory epithelium. *J. Steroid. Biochem. Mol. Biol.*, 39: 573–582.
- Monti-Bloch, L., Jennings-White, C., Dolberg, D. S., Berliner, D. L. (1994). The human vomeronasal system. *Psychoneuroendocrinology*, 19 (5-7): 673–686.
- Morofushi, M., Shinohara, K., Funabashi, T., Kimura, F. (2000). Positive relationship between menstrual synchrony and ability to smell 5 α -androst-16-en-3 α -ol. *Chemical Senses*, 25 (4): 407–411.
- Morris, N. M. & Udry, J. R. (1978). Pheromonal influences on human sexual behavior: an experimental search. *Journal of Biosocial Science*, 10: 147–157.
- Mujica-Parodi, L. R., Strey, H. H., Frederick, B., Savoy, R., Cox, D., et al. (2009). Chemosensory Cues to Conspecific Emotional Stress Activate Amygdala in Humans. *Plos One*, 4 (7): e6415.
- Müller-Schwarze, D. (2006). *Chemical Ecology of Vertebrates*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ober, C., Weitkamp, L. R., Cox, N., Dytch, H., Kostyu, D., Elias, S. (1997). HLA and mate choice in humans. *Am. J. Hum. Genet.*, 61: 497–504.
- O’riain, M. J. & Jarvis, J. U. M. (1997). Colony members recognition and xenophobia in the naked mole-rat. *Animal Behavior*, 53: 487–498.
- Pause, B. M. (2004). Are androgen steroid acting as pheromones in humans? *Physiology and Behavior*, 83: 21–29.
- Pollack, M. S., Wysocki, C. J., Beauchamp, G. K., Braun, D., Callaway, C., Dupont, B. (1982). Absence of HLA association or linkage for variations in sensitivity to the odor of androstenone. *Immunogenetics*, 15: 579–589.
- Porter, R. H. & Winberg, J. (1999). Unique salience of maternal breast odors for newborn infants. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 23(3): 439–449.
- Potts, W. K., Manning, C. J., Wakeland, E. K. (1991). Mating patterns in seminatural populations of mice influenced by MHC genotype. *Nature*, 352: 619–621.
- Ralls, K. (1971). Mammalian scent marking. *Science*, 171: 443–449.
- Riechert, S. E. (1978). Games spiders play: behavioral variability in territorial disputes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3: 135–162.
- Rohrseitz, K. & Tautz, J. (1999). Honey bee dance communication: waggle run direction coded in antennal contacts? *J Comp Physiol A*, 184: 463–470.

- Russell, M. J. (1976). Human olfactory communication. *Nature*, 260: 520–522. In: Doty, R. L. (2010). *The great pheromone myth*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Russell, M. J., Mendelson, T., Peeke, H. V. S. (1983). Mother's identification of their infant's odors. *Ethology and Sociobiology*, 4 (1): 29–31.
- Santos, P. S. C., Schinemann, J. A., Gabardo, J., Bicalho, M. D., (2005). New evidence that the MHC influences odor perception in humans: a study with 58 Southern Brazilian students. *Hormones and Behavior*, 47 (4), 384–388.
- Saxton, T. K., Little, A. C., Roberts, S. C. (2008a). Ecological validity in the study of human pheromones. In: Hurst J. L., Beynon, R. J., Roberts, S. C., Wyatt, T. D. (ed.). *Chemical Signals in Vertebrates 11*, pp 111–120.
- Saxton, T. K., Lyndon, A., Little, A. C., Roberts, S. C. (2008b). Evidence that androstadienone, a putative human chemosignal, modulates women's attributions of men's attractiveness. *Hormones and Behavior*, 54: 597–601.
- Schaal, B., Coureaud, G., Langlois, D., Giniès, C., Sémon, E., Perrier, G. (2003). Chemical and behavioural characterization of the rabbit mammary pheromone. *Nature*, 424: 68–72.
- Schaal, B., Doucet, S., Sagot, P., Hertling, E., Soussignan, R. (2006). Human breast areolae as a scent organs: morphological data and possible involvement in maternal-neonatal coadaptation. *Developmental Psychobiology*, 48 (2): 100–110.
- Scott-Phillips, T. C. (2008). Defining Biological Communication. *Journal of evolutionary biology*, 21: 387–395.
- Scott-Phillips, T. C. (2010). Animal communication: insights from linguistic pragmatics. *Animal Behaviour*, 79: e1–e4.
- Smith, W. J. (1977). *The Behavior of Communicating: An Ethological Approach*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Stegmann, U. E. (2005). John Maynard Smith's notion of animal signals. *Biology and Philosophy*, 20: 1011–1025.
- Stern, K., McClintock, M. K. (1998). Regulation of ovulation by human pheromones. *Nature*, 392: 177–179.
- Stoka, A. M. (1999). Phylogeny and evolution of chemical communication: an endocrine approach. *Journal of Molecular Endocrinology*, 22: 207–225.
- Strassmann, B. I. (1999). Menstrual synchrony pheromones: cause for doubt. *Human Reproduction*, 14 (3): 579–580.
- Stricker, F. L. (2000). Y2K Man and pheromonal communication. Int. Electronic J. Dermopharmacological Res., Dermopharmaceutical Technol. Related Cosmetic Subjects, http://www.relata.info/docs/Y2K_MAN.PDF

- Tang- Martinez, Z. (2001). The mechanisms of kin discrimination and the evolution of kin recognition in vertebrates: a critical re-evaluation. *Behavioural Processes*, 53: 21–40.
- Thom, M. D. & Hurst, J. L. (2004). Individual recognition by scent. *Ann. Zool. Fennici*, 41: 765–787.
- Thorne, F., Neave, N., Scholey, A. Moss, M., Fink, B. (2002). Effect of putative male pheromones on female ratings of male attractiveness: influence of oral contraceptives and the menstrual cycle. *Neuroendocrinology Letters*, 23: 291–297.
- Tumlinson, J. H., Turlings, T. C., Lewis, W. J. (1993). Semiochemically mediated foraging behaviour in beneficial parasitic insect. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 22: 385–391.
- Turke, P. V. (1984). Effects of ovulatory concealment and synchrony on protohominid mating systems and parental roles. *Ethology and Sociobiology*, 5 (1): 33–44.
- Vandenbergh, J. G. (1967). Effect of the presence of a male on the sexual maturation of female mice. *Endocrinology*, 81: 345–349.
- Varendi, H., Porter, R. H., Winberg, J. (1994). Does the newborn baby find the nipple by smell?
- Wallis, J. (1985). Synchrony of estrous swelling in captive group-living chimpanzees (Pan troglodytes). *J Primatology*, 6: 335–350.
- Wedekind, C. & Furi, S. (1997). Body odour preferences in men and women: do they aim for specific MHC or simply heterozygosity? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 264: 1471–1479.
- Wedekind, C., Seebeck, T., Bettens, F., Paepke, A. J. (1995). MHC-dependent mate preferences in humans. *Proceedings Biological Sciences*, 260: 245–249.
- Weisfeld, G. E., Czilli, T., Phillips, K. A., Gall, J. A., Lichtman, C. M. (2003). Possible olfaction-based mechanisms in human kin recognition and inbreeding avoidance. *J. Experimental Child Psychology*, 85: 279–295.
- Weller, L. & Weller, A. (1993). Menstrual synchrony between mothers and daughters and between roommates. *Physiol. Behav.*, 53: 173–179.
- Weller, L. & Weller, A. (1995). Menstrual synchrony: agenda for future research. *Psychoneuroendocrinology*, 20 (4): 377–383.
- Whitten, W. K. & Bronson F. H. (1968). Oestrus-accelerating pheromone of mice: assay, androgen- dependency and presence in bladder urine. *J. Reprod. Fert.*, 15: 131–134
- Wiley, R. H. (1983). The evolution of communication: information and manipulation. In: *Animal behaviour*, Vol. 2, ed. T. R. Halliday & P. J. B. Slater, pp 157–189. Blackwell, Oxford
- Wilson, E. O. (1963). Pheromones. *Scientific American*, 208: 100–114. In: Doty, R. L. (2010). *The great pheromone myth*. The John Hopkins University Press, Baltimore.

- Wilson, E. O. (1965). Chemical communication in the social insects. *Science*, 149: 1064–1071.
- Wilson, H. C. (1987). Female axillary secretions influence women's menstrual cycles: A critique. *Hormones & Behavior*, 21 (4): 536–546.
- Wilson, H. C. (1992). A critical review of menstrual synchrony research. *Psychoneuroendocrinology*, 17 (6): 565–591.
- Wood, R. I. & Swann, J. M. (2000). Neuronal integration of chemosensory and hormonal signals in the control of male sexual behavior. In: *Reproduction in context*, ed. K. Wallen & J. E. Schneider, pp 423–444. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Wyatt, T. D. (2003). *Pheromones and Animal Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wyatt, T. D. (2009). Fifty years of pheromones. *Nature*, 457: 262–263
- Wyatt, T. D. (2010). Pheromones and signature mixtures: defining species-wide signals and variable cues for identity in both invertebrates and vertebrates. *J Comp Physiol A*, 196: 685–700.
- Wysocki, C. J. & Preti, G. (2004). Facts, fallacies, fears and frustrations with human pheromones. *Anat. Rec. A*, 281: 1201–1211
- Wysocki, C. J. & Preti, G. (1999). Human Pheromones: Releasers or primers – fact or myth. In: *Advances in Chemical Communication in Vertebrates*, ed. R.E. Johnston, D. Müller-Schwarze, and P. Sorensen, pp 315-331. Plenum Press, New York.