ROLE BEHAVIORÁLNÍHO IMUNITNÍHO SYSTÉMU V OBRANĚ PROTI INFEKCÍM

souborný článek

Dagmar Schwambergová
Žaneta Slámová
Jitka Třebická Fialová
Jan Havlíček

Národní ústav duševního zdraví, Klecany

Kontaktní adresa:
Mgr. Dagmar Schwambergová
Národní ústav duševního zdraví
Topolová 748
250 67 Klecany
e-mail:
Dagmar.Schwambergova@nudz.cz

Tato studie je výsledkem badatelské činnosti podporované projektem číslo LO1611 za finanční podpory MŠMT v rámci programu NPU I.

SOUHRN

Schwambergová D, Slámová Ž, Třebická Fialová J, Havlíček J. Role behaviorálního imunitního systému v obraně proti infekcím

Behaviorální imunitní systém představuje vedle tělesného imunitního systému další obranný nástroj organismu. Jeho hlavní funkcí je detekce a vyhnutí se potenciálně ohrožujícím podnětům, jež mohou vést k přenosu patogenů. Včasná vyhýbavá reakce organismu významně snižuje energii, jež by jinak byla vydána na metabolicky náročné reakce tělesného imunitního systému po infekci patogenem. Cílem tohoto souborného článku je představit jednotlivé složky behaviorálního imunitního systému, jenž v první řadě zahrnuje percepci ohrožujících podnětů na základě jednotlivých smyslových modalit (vizuální, akustická, čichová, taktilní a jejich integrace). Dále se jedná o afektivní složku, a to zejména emoci znechucení, kterou zde dále dělíme na patogenní, sexuální a morální. Další části zahrnují kognitivní složku, která umožňuje uvědomovat si a hodnotit míru nebezpečnosti podnětu, a exekutivní složku včetně vyhýbavého chování.

Součástí práce je také krátké představení základních metod měření behaviorálního imunitního systému pomocí dotazníků, vizuálních stimulů či měření fyziologických reakcí. Fungování behaviorálního imunitního systému je možné vysvětlit pomocí „teorie zvládání chyb" (error management theory), podle níž systém funguje ve prospěch energeticky méně náročných chyb. Kvůli vysoké citlivosti behaviorálního imunitního

SUMMARY

Schwambergová D, Slámová Ž, Třebická Fialová J, Havlíček J. The role of behavioural immune system in infection avoidance

The behavioural immune system is, besides the body immune system, another defence mechanism of the organism. Its primary function is to detect and facilitate avoidance of potentially harmful stimuli that can lead to pathogen transmission. The prompt avoidant reaction significantly reduces high energetic demands that would be spent by the body immune system after the actual pathogen infection. The main aim of this review is to introduce individual components of the behavioural immune system that, first, include the perception of the threatening stimuli based on the individual sensory modalities (visual, acoustic, tactile and their integration). Next is the affective component, which primarily involves the emotion of disgust. Here, we differentiate three domains: pathogen disgust, sexual disgust and moral disgust. Other components include cognitive processes that enable awareness and evaluation of the extent of the threat and executive component, including avoidant behaviour.

The paper also shortly introduces the major testing methods of the behavioural immune system, such as questionnaires, visual stimuli and measurement of the physiological responses. The functioning of the behavioural immune system is best explained by error management theory which predicts that less costly errors are favoured. The high sensitivity of the behavioural immune system thus decreases

systému se snižuje množství falešně negativních chyb, ale naopak se zvyšuje náchylnost vůči falešně pozitivním chybám. V důsledku generalizace pak tyto reakce mohou mít zásadní sociální implikace, jako je vliv na společenskost, ageismus, xenofobii a konformitu vůči normám. V neposlední řadě poukážeme na možnou souvislost mezi behaviorálním imunitním systémem a vznikem některých psychiatrických poruch, jako je obsedantně-kompulzivní porucha. Systém je funkčně flexibilní dle možné zranitelnosti jedince a aktuální situace, proto se stručně věnujeme i jevům souvisejícím s aktivací behaviorálního imunitního systému objevujícím se v současné situaci pandemie COVID-19.

Klíčová slova: čich, imunita, konformita, obsedantně-kompulzivní porucha, patogeny, percepce, sexualita, xenofobie, znechucení.

the amount of false-negative errors and as a result, increases the susceptibility to false-positive errors. Due to overgeneralization, these reactions may have significant implications for social life, with an influence on social gregariousness, ageism, xenophobia and conformity to social norms. Finally, we point to a possible association between the behavioural immune system and the development of some psychiatric disorders such as obsessive-compulsive disorder. The system is functionally flexible according to potential disease susceptibility and current situation. Therefore, we briefly discuss the issues related to activation of the behavioural immune system in the current COVID-19 pandemic.

Key words: conformity, disgust, immunity, obsessive-compulsive disorder, olfaction, pathogens, perception, sexuality, xenophobia.

ÚVOD

Nutnost obrany proti patogenům představuje jeden z nejvýznamnějších „motorů" evoluce. Platí to především u sociálně žijících organismů s vyšší populační hustotou, kde je riziko přenosu patogenů nejvyšší. Člověk v tomto ohledu není výjimkou, protože infekční onemocnění byla po většinu lidské evoluce zodpovědná za větší část úmrtí než všechny ostatní příčiny dohromady. Hlavním nástrojem obrany organismu proti patogenům je tělesný imunitní systém (TIS) a na pochopení jeho fungování se donedávna soustředila většina evolučně zaměřených výzkumů. Nicméně TIS není jediným způsobem obrany organismu. V poslední době se do popředí zájmu dostává také behaviorální imunitní systém (BIS), jehož úkolem je směrovat chování jedinců tak, aby se minimalizoval kontakt s potenciálními zdroji infekce. Cílem tohoto souborného článku je představit BIS a jeho percepční, afektivní i behaviorální složky. Dále ukážeme, jaké mohou mít procesy fungování BIS dopady na sociální chování (např. výběr partnera, xenofobie či konformita) a vznik některých psychiatrických onemocnění (zejména obsedantně-kompulzivní poruchy).

JAKÝ JE VÝZNAM BEHAVIORÁLNÍHO IMUNITNÍHO SYSTÉMU?

TIS savců tvoří celá řada vzájemně propojených procesů, které slouží k rozeznávání struktur tělu vlastních a cizích (škodlivých i neškodných), na něž následně adekvátně reaguje. TIS savců se skládá z vrozené a adaptivní složky, které spolupracují v obraně proti patogenům. Vrozená složka je fylogeneticky starší (vyskytuje se u všech mnohobuněčných organismů) a poskytuje první linii obrany. Její fungování je geneticky fixované a není příliš závislé na předchozí zkušenosti. Je pro ni typická vysoká afinita k širokému spektru patogenů; reaguje nespecificky a velmi rychle. Oproti tomu fylogeneticky mladší adaptivní složka imunitního systému se objevuje až u čelistnatých obratlovců. K jejímu rozvoji u člověka dochází až po porodu a aktivace je pomalejší, neboť receptory jsou specifičtější. Zároveň dochází k budování vlastní antigenní paměti, která umožňuje rychlejší aktivaci při opětovném setkání s patogeny.

TIS je poměrně energeticky náročný, neboť po rozeznání patogenu může být spuštěna celá kaskáda metabolicky nákladných imunitních reakcí. Organismus však má k dispozici omezené množství energie, která by mohla být preferenčně využita jinde, například k reprodukci. Navíc imunitní reakce organismus obvykle oslabuje. Mnoho příznaků, jako je horečka a únava, nejsou způsobeny

patogeny, ale objevují se v důsledku boje imunitního systému s infekcí. Dá se proto očekávat vznik procesů, které omezí aktivaci TIS pouze na reálné a adekvátní hrozby.

TIS se obvykle začne aktivovat a bránit organismus až po kontaktu těla s patogenem. Bylo by však výhodnější, kdyby existovaly obranné procesy, díky nimž by se jedinec dokázal infekci vyhnout. Tuto roli by měl právě plnit BIS, který je tvořen komplexem procesů spojených s pozorností, percepcí, kognicí, afektivními stavy a chováním. Jeho hlavní funkcí je zabránit přenosu patogenů na daného jedince, ať již od někoho jiného, nebo z prostředí. Funguje tedy jako prvotní obranná bariéra organismu, která má detekovat možné nebezpečí pomocí dostupných percepčních vodítek (vizuálních, olfaktorických, akustických i taktilních), vyhodnotit jejich potenciální nebezpečnost a případně posléze aktivovat určité chování, např. vyhnutí se danému místu či člověku. Posouzení nebezpečnosti může probíhat také na základě chování ostatních, které úzce souvisí s možným přenosem patogenu, jako je např. promiskuita či manipulace se zkaženým jídlem. Na rozdíl od jiných hrozeb, patogeny (např. bakterie) obvykle není možné kvůli jejich velikosti detekovat přímo pomocí smyslů, nicméně je možné zaznamenat jejich působení, např. podle nepříjemného zápachu (zkažené jídlo) nebo vzhledu nemocného člověka. Proto musí být fungování BIS zvláště citlivé a specifické už v prvotní fázi – tedy při percepci potenciálního nebezpečí.[1]

TIS a BIS však nefungují izolovaně a mezi oběma systémy existují mnohá funkční spojení. U řady savců byla například zjištěna snížená preference nemocných jedinců (ať již v kontextu výběru partnera, nebo i při sociálním kontaktu), averzivní chování a zvýšená analgezie, které se obvykle vyskytují ve stresových nebo potenciálně nebezpečných situacích. Současně dochází ke zvýšení produkce opioidních látek, které obvykle slouží jako příprava organismu na útěk nebo boj, ale také se mohou podílet na přípravě TIS na možnou nákazu.[2] U lidí se obdobně ukázalo, že pocity znechucení vyvolávají nárůst markerů imunitních funkcí na sliznicích[3] a vystavení fotografiím s projevy infekčních onemocnění zvyšuje tvorbu prozánětlivého interleukinu 6 (Il-6) v organismu.[4]

Fungování BIS je možné vysvětlit pomocí „teorie zvládání chyb" (error management theory). Podle této teorie by systém měl být nastavený ve prospěch méně energeticky náročných chyb. V případě BIS je tak vyšší náchylnost k falešně pozitivním chybám, aby došlo ke snížení falešně negativních chyb. BIS bývá také připodobňován k principu fungování detektoru kouře, který je nastavený tak citlivě, že se spouští i při sebemenším náznaku kouře, což vede k častým falešně pozitivním chybám.[5] Tato citlivost je však vyvážena drastickým snížením falešně negativních chyb, které by mohly být fatální. I proto je relativně běžné, že BIS detekuje nějaký podnět jako potenciálně nebezpečný a spustí se vyhýbavá odpověď, přestože nehrozí reálné riziko. Lidé tak mají tendenci vyhýbat se i plastovým maketám výkalů či jídlu, které je zformováno do odpovídající podoby.[1] Takováto reakce je jen minimálně energeticky náročná, pokud by se však neaktivovala při setkání se skutečným nebezpečím, následky by mohly být velice závažné a energeticky mnohonásobně náročnější. BIS tak snižuje energetické náklady spojené s aktivací TIS.

PERCEPCE OHROŽUJÍCÍCH PODNĚTŮ

První a klíčovou funkcí BIS, aby mohla být následně spuštěna patřičná emocionální odezva – znechucení, je detekce potenciální hrozby. Detekce probíhá na základě jednotlivých smyslových modalit (vizuální, akustické, čichové i taktilní) a jejich integrace.

Vnímání podnětů jako znechucujících se v průběhu života postupně vyvíjí a jednotlivé podněty získávají valenci až na základě opakovaných interakcí. Proto jsou malé děti zpravidla tolerantní k pachu rozkladu a jemu podobným, které mohou být potenciálním zdrojem přenosu patogenů. V prvních dvou letech života je obvyklé, že si děti strkají do úst věci, které dospělí považují za nechutné, nehledě na povahu objektu a možnost nákazy. Tím se pravděpodobně učí, co jíst a co nikoliv. Od dvou let poté vnímání znechucení narůstá.[6] Při požití například něčeho hořkého nebo značně kyselého (což může indikovat něco nejedlého, ba dokonce jedovatého) však mohou vykazovat už i kojenci obvyklé mimické výrazy nelibosti, které se však liší od později projevovaného výrazu znechucení – nakrčení obočí, povytažení horního rtu a stažení nosních dírek, což může přispět k omezení vdechování potenciálně kontaminovaného vzduchu.[7]

Vizuální percepce

Nejvýznamnější modalitou, která je u člověka využívána k detekci potenciálně znechucujících podnětů, je bezesporu ta vizuální. Jedná se jak o podněty z prostředí (např. výkaly, mršiny), tak o podněty sociální. Vizuálně jsou například snadno zaznamenatelné různé morfologické anomálie, zbarvení pokožky a její kvalita, léze nebo i změny v chování jiných lidí, které mohou poukazovat na infekci, např. kýchání a smrkání. Bylo například zjištěno, že hůře byly hodnoceny fotografie, kde se vyskytoval rizikový stimul, například škrkavky (*Ascaris*), vši (*Pediculus*), otevřené rány na kůži, přeplněný dopravní prostředek apod., oproti podobným fotografiím bez rizikového stimulu. Zároveň byly zaznamenány pohlavní rozdíly ve znechucení, kdy ženy byly citlivější. Citlivost zároveň u obou pohlaví klesala se stoupajícím věkem.[8] Jak již bylo uvedeno výše, vystavení podnětům spojeným s onemocněními vzbuzuje nejen znechucení, ale podílí se i na přípravě TIS.[4] Zrak nejenže umožňuje včasné rozpoznání rizikových faktorů i na větší vzdálenost, tj. rozkládajících se těl, exkrementů či potenciálně infikovaných lidí, ale také často vede ke znechucení v důsledku přítomnosti pouze mateřských znamínek ve tváři, fyzického postižení nebo i obezity, přestože si jedinci uvědomují, že jim žádné nebezpečí nákazy nehrozí, více viz Sociální implikace.

Akustická percepce

V kontextu znechucení byly testovány zejména zvuky spojené s tělesnými procesy (např. zvracení, kašlání, odplivnutí nebo hlasité zvuky při jídle). Tyto zvuky byly hodnoceny jako velmi nepříjemné, a to opět především ženami.[9] U některých jedinců se míra nesnesitelnosti

může rozvinout až do tzv. misofonie, tj. zvýšené nelibosti k řadě zvuků, především vydávaných ostatními lidmi. Vnímání těchto zvuků vykazuje i značné kulturní rozdíly, neboť např. ve Velké Británii a Spojených státech amerických byly hodnoceny zvuky jako škrábání po tabuli či zvracení jako nechutnější nežli v dalších zemích Evropy. Při poslechu zvuků spojených se znechucením, např. zvracení či průjem, byla také zaznamenána jiná aktivita mozku nežli u zvuků vyvolávajících strach. Konkrétně se jednalo o nižší hemodynamickou odpověď v oblasti supramarginálního gyru a superiorního temporálního gyru u zvuků vyvolávajících znechucení v porovnání se zvuky vyvolávajícími strach.[10] Ukazuje se však, že změna v neurální aktivitě je v případě zvuků minimální oproti vizuálním stimulům, což může svědčit o tom, že akustická modalita není pro percepci znechucujících podnětů až tak podstatná. To podporuje i fakt, že stimuly vyvolávající silné znechucení, jako rozkládající se tělo nebo silné znečištění, jsou bez výrazného zvukového doprovodu. Podstatné jsou pak zejména zvuky přicházející od ostatních lidí či zvířat, nikoliv z okolního prostředí.

Čichová percepce

Čichová modalita je v detekci potenciální kontaminace využívána zejména ke kontrole kvality jídla (např. čicháním k mléku nebo masu). Má však i významný vliv na chemickou komunikaci mezi lidmi a do jisté míry i prověřování okolí. Místům, kde jsou cítit rozkládající se těla nebo výkaly, má valná většina lidí tendenci se vyhnout. Výhodou čichových vodítek zároveň je, že chemické látky jsou přenášeny na delší vzdálenost, a proto jsou často zaznamenány dříve, než dojde k přímému kontaktu s objektem možné nákazy. Studií zaměřujících se na konkrétní onemocnění v kontextu čichové komunikace je ale relativně málo. Z klinické praxe je však již od dob Hippokrata známo, že se různorodá onemocnění projevují typickým zápachem.[11] Výzkumy pak ukazují, že vzorky tělesné vůně od mužů aktuálně nakažených kapavkou i od jedinců s aktivovanou imunitní odpovědí po injikaci lipopolysacharidu byly hodnoceny jako méně příjemné a zdravé. Lze předpokládat, i když uvedené studie tuto otázku přímo netestují, že by se ostatní jedinci nemocným spíše vyhnuli, když je jsou schopni detekovat a hedonicky odlišit od zdravých. U participantů, kteří byli vystaveni tělesné vůni jedinců, u nichž bylo znechucení navozeno pomocí videa, byly zaznamenány mimické výrazy znechucení (tj. nakrčený nos, povytažený horní ret a zúžené zorné pole – nižší míra rozhlížení se).[12] Navíc se ukázalo, že při současné prezentaci tělesné vůně a fotografií snižovala tělesná vůně nemocných hodnocení atraktivity tváří.[13]

Taktilní percepce

Kůže funguje jako prvotní bariéra před patogeny. I proto může setkání se znechucujícím podnětem vést kupříkladu ke zvýšené potřebě hygieny, aby bylo zabráněno nákaze. Dotykem můžeme detekovat vlhkost, teplotu i soudržnost daného podnětu (např. plody a rostliny jsou typicky křehčí, když jsou napadené patogeny, neboť ty se podílejí na rozpadu biologické tkáně). Ve studii zaměřené na detekci podnětů hmatem se ukázalo, že vlhké stimuly byly hodnoceny jako významně více znechucující a méně příjemné než suché stimuly, stejně tak měkké (těstovité) podněty byly hodnoceny jako nechutnější nežli podněty pevné. Je tak patrné, že vlhkost a nízká soudržnost jsou často vnímány jako nechutné, kvůli možnému výskytu patogenů.[14] Přítomnost znechucujícího vizuálního podnětu navíc zvyšuje taktilní senzitivitu měřenou testem Semmes-Weinsteinových monofilament. V tomto testu jsou využívána nylonová vlákna o postupně se zvyšující šířce/hmotnosti, dokud nejsou na kůži daným jedincem vnímatelná. Zvýšená taktilní senzitivita v důsledku vystavení vizuálním podnětům vede k vyšší tendenci se čistit v porovnání s neutrálními stimuly a stimuly vyvolávajícími strach.[15]

Integrace smyslů

V běžném životě je člověk vystaven podnětům, které působí na více smyslů současně a vedou k jejich integraci a ovlivnění zpracování informace z jednoho smyslu modalitami dalšími. Propojení smyslů je důležité i proto, abychom s vyšší pravděpodobností zaznamenali, co se v našem okolí děje, a mohli snáze vyhodnotit potenciální nebezpečnost dílčích stimulů. Na jednu stranu může docházet k umocňování odpovědi (*multisensory enhacement*), nebo také k poklesu odpovědi (*multisensory depression*). V případě znechucení nejčastěji dochází k propojení vizuální a čichové modality. Další modalita zpravidla moduluje či zesiluje percepci té první, např. nepříjemná vůně snižuje hodnocení atraktivity tváří či při prezentaci znechucujícího vizuálního podnětu se zvyšuje hmatová citlivost. Podobně mohou určité barvy ovlivnit hodnocení zvuků (např. modrá a zelená negativně ovlivňovaly vnímání nepříjemnosti a znechucení poslouchaného zvuku[16]). Kombinace smyslových vjemů tak poskytuje efektivnější a přesnější zpracování smyslového vjemu a následnou reakci na něj. Zároveň také dochází ke zvýšení pozornosti ostatních smyslů při prvotním zaznamenání podnětu. Další výzkumy zaměřené na testování BIS a znechucení by se měly zaměřit na propojení modalit a jejich vzájemné ovlivňování, neboť v běžném životě není vnímání podnětů omezeno pouze na jeden či dva smysly. Multimodální prezentace znechucujících stimulů zároveň umožní testovat jejich relativní důležitost v rámci BIS.

KOGNITIVNÍ SLOŽKA BIS

Kognitivní složka BIS nám umožňuje uvědomovat si a zvažovat míru nebezpečnosti při setkání s potenciálně rizikovým podnětem, zvířetem či člověkem. Jinak je tomu u mladších dětí, které nemusejí rozumět tomu, co nebo kdo může představovat nebezpečí s ohledem na kontaminaci patogeny. Pravděpodobně tak existuje určitá kognitivní hranice u mladších dětí, které nejsou schopny jednoznačně rozlišit, zdali je daný objekt nebezpečný a/nebo kontaminovaný. Například až po osmém roce života je dítě schopné říct, že určitý objekt je ten samý po odstranění znechucujícího podnětu z jeho povrchu, např. výkalu či hmyzu, potažmo že hrozí možná nákaza i po „očištění".[6]

Do této oblasti by spadaly i kulturní normy snižující možnost infekce. Nicméně celá řada kulturních pravidel či zvyklostí je dodržována bez ohledu na to, zda jsou v dané kultuře spojovány se snížením rizika přenosu. Naopak mohou být součástí náboženských či magických představ, které s infekcí nemusejí vůbec souviset. Mezikulturně jsou například mnohé činy spojené s rizikem kontaminace patogeny brány jako nepřijatelné a nemorální. Příkladem může být zákaz nebo omezení požívání určitého jídla (zejména živočišných produktů, např. masa), zoofilie, prostituce nebo i zacházení s tělesnými tekutinami a výměšky. Existuje však také mezikulturní variabilita, která je do určité míry závislá na riziku kontaminace – čím větší možnost nakažení se, tím zpravidla vyšší míra znechucení a odsuzování určitého chování, které k nákaze může vést. Na flexibilitu nejen kognitivní složky BIS také poukazuje situace např. při epidemiích či pandemiích, kdy se lidé vyhýbají více přelidněným prostorům a více dodržují hygienická pravidla.[17]

AFEKTIVNÍ SLOŽKA BIS

Jedním z klíčových mechanismů, které by měly u člověka zajistit snižování pravděpodobnosti nákazy infekcí, je emoce znechucení (*disgust*), kterou tvoří soubor kognitivních, behaviorálních a fyziologických procesů.[18] Znechucení se vyznačuje pociťovaným odporem, někdy doprovázeným nevolností, a především silnou touhou se od podnětu co nejdříve vzdálit. Zároveň může být doprovázeno specifickým mimickým výrazem znechucení (nakrčení nosu a vytažení horního rtu), zpomalením srdečního tepu, změnami kožní vodivosti, a dokonce mobilizací tělesného imunitního systému.[19,20] Někteří autoři předpokládají, že znechucení se skládá z patogenní domény a odvozené sexuální a morální domény.[21]

Patogenní znechucení

Starší pojetí chápala znechucení převážně jako způsob, jak se vyhnout požití něčeho nejedlého.[20] Novější, evolučně psychologické koncepce nahlížejí na znechucení jako na adaptaci, která se vyvinula za účelem prevence nákazy infekčními onemocněními, což je možné nejen požitím něčeho zkaženého, ale také skrze tělesné tekutiny, výměšky (krev, zvratky, ejakulát, fekálie) a ostatky, které mohou obsahovat značné množství patogenů.[8,18,21] Patogenní znechucení (*patogen disgust*) je tak považováno za základní stavební kámen emoce znechucení.[18] Dá se proto očekávat, že znechucení bude: I) snadno vyvoláno situací, ve které je možné se nakazit onemocněním; II) obdobně působit napříč kulturami; III) silnější u žen, které chrání před nakažením jednak sebe, jednak případného potomka; IV) snižovat se s věkem, tedy společně s reprodukčním potenciálem; V) vyvoláno spíše kontaktem s cizinci než s blízkými, jelikož cizinci mohou být spíše nositeli neznámých patogenů. Tyto předpoklady byly podpořeny ve studii Curtis et al.[8] Participanti ve výzkumu mj. označovali jako více znechucující fotografie, na kterých byly zachycené tělesné tekutiny (vs. modré barvivo), obličej člověka, který vypadá nemocně a je zpocený a zarudlý (vs. obličej zdravého jedince), příp. fotografie zaplněného (vs. prázdného) metra.[8]

Sexuální znechucení

Sexuální znechucení (*sexual disgust*) je negativní afektivní reakce na určité sexuální partnery a praktiky. Očekává se, že sexuální znechucení se bude primárně týkat jedinců a aktivit, které mohou ohrožovat dlouhodobý reprodukční úspěch.[21] Řada studií prováděných na savcích a ptácích zejména v kontextu pohlavního výběru ukazuje na vyhýbavé chování vůči nemocným či nepříliš zdatným jedincům. Sexuální znechucení se obvykle projevuje jako reakce na nechtěný sexuální kontakt a je o něm možné uvažovat jako o protikladu sexuálního vzrušení.[21] Senzitivita žen v této doméně je oproti mužům vyšší, zřejmě kvůli energetické náročnosti spojené s (nechtěným) těhotenstvím, péči o potomka či s hrozbou nákazy pohlavně přenosnými nemocemi.[8,21] Sexuální znechucení se oproti patogennímu liší v tom, jaké informace při vytváření úsudků bereme v potaz. Mnoho z nich není relevantních pro vyhýbání se patogenům, ačkoli se s touto doménou často překrývají. Většině lidí například připadá nechutná představa sexu mezi blízce příbuznými jedinci. Vyhýbání se by také mělo být specifické pro sexuální aktivity. Pokud daný jedinec není vhodný jako sexuální partner, není nutné se vyhýbat i dalším sociálním interakcím s ním (např. přátelství).[21]

Morální znechucení

Morální znechucení (*moral disgust*) je negativní afektivní reakce na porušení společenské normy. Tato doména sice využívá stejné afektivní mechanismy, nicméně funkčně se zřejmě jedná o odvozený proces. Morální znechucení nesouvisí přímo s BIS, ale mohlo by souviset s konformismem vůči společenským normám obecně, jejichž porušování může zvyšovat riziko přenosu patogenů. Jako znechucující je vnímáno antisociální chování, např. lhaní, podvádění a krádež.[21] Rozpoznat jedince, kteří porušují normy, a vyhnout se jim udržuje skupinovou kohezi a kooperativní vztahy. Někteří autoři namítají, že společenské přestupky nemusejí vyvolávat pocit znechucení *per se* a jde pouze o rétorický či metaforický popis.[20,22] Studie využívající funkční magnetickou rezonanci ukázaly, že morální znechucení a patogenní znechucení vyvolávají aktivace jak ve shodných mozkových regionech (např. bazální ganglia, amygdala, talamus), tak i v odlišných oblastech mozku (v případě morálního znechucení se jednalo např. o aktivaci střední části prefrontálního kortexu, části temporálního laloku a precunea).[22]

METODY MĚŘENÍ BIS

K měření různých složek BIS, potažmo znechucení, je využíváno poměrně široké spektrum metod. Hlavní oblasti zahrnují testování rozdílů v charakteristikách spojených s BIS a jejich souvislost s dalšími charakteristikami jedinců pomocí dotazníkového šetření a experimentální manipulace s podněty vyvolávajícími znechucení.

Interindividuální rozdíly v charakteristikách spojených s BIS a jejich vztah s dalšími charakteristikami (např. osobnost) jedinců jsou obvykle měřeny pomocí osobnostních testů a dotazníků. K nejrozšířenějším nástrojům patří Vnímaná náchylnost k nemocem (*Perceived Vulnerability to Disease scale, PVD*) měřící předsudky vůči handicapovaným a imigrantům, novější verze se pak týká vyhýbání se patogenům a náchylnosti k onemocnění. Dotazník znechucení (*Disgust scale, DS*) zahrnuje 8 oblastí možných spouštěčů znechucení – jídlo, živočichové, tělesné výměšky, porušení tělesné schránky, sex, smrt, hygiena a později doplněná oblast zpracovávající tzv. sympatetickou magii (přenos určitých vlastností na základě vnější podoby).[23] Revidovaná verze dotazníku znechucení (*Disgust Scale – revised, DS-R*), sestává ze 3 kategorií – základní (znechucení z možného přenosu patogenu), odpor vycházející z animálního původu člověka a strachu z kontaminace.[24] Přestože se první a třetí kategorie částečně překrývají, jedná se o jeden z nejvyužívanějších dotazníků a je k dispozici i v české jazykové mutaci.[25] Jak již z názvu vyplývá, také Třídoménový dotazník znechucení (*The Three-Domain Disgust Scale, TDDS*) rozděluje znechucení do tří domén, avšak tentokrát na patogenní, sexuální a morální.[21] V budoucnu by se měla pozornost zaměřit na rozdíly mezi jednotlivými dotazníky v tom, jaké aspekty znechucení měří, a pro testování daných hypotéz používat vždy nejvalidnější nástroje. V tuto chvíli se totiž zdá, že bývají vybírány poměrně volně a pracuje se s nimi, jako by byly zaměnitelné.

Znechucení založené na vnímání pachů specificky měří Dotazník znechucení z tělesných pachů (*The Body Odor Disgust Scale, BODS*). Zaměřuje se na různé zdroje tělesného pachu – dech, horní polovina těla, nohy, moč, výkaly, genitálie a plyny z trávicího ústrojí – a to jak pachu vlastního, tak pocházejícího od ostatních jedinců.[26]

Oproti dotazníkům postaveným na tvrzeních by silnější reakce měly vyvolávat vizuální podněty. Proto Curtis et al.[8] vytvořili sedm párů fotografií, z nichž jedna obsahovala potenciální zdroj nákazy, zatímco druhá nikoliv. Tato sada fotografií je však metodicky problematická (např. některé páry fotografií se liší nejen klíčovým podnětem, ale i dalšími detaily), a navíc nepokrývá některé situace možné infekce (např. výkaly či rozkládající se těla). Byl proto vytvořen nový nástroj – Culpepperova sada znechucujících snímků (*Culpepper Disgust Image Set, C-DIS*), který prošel extenzivní validizací a jehož výsledná verze sestává z 20 párů fotografií, vždy s jedním stimulem vzbuzujícím znechucení a druhým komplementárním kontrolním snímkem.[18] Všechny výše uvedené dotazníky (BDDS, BODS), tak i sada snímků (C-DIS) jsou k dispozici v české jazykové verzi na požádání od autorů.

Experimentální přístup spočívá ve vystavení participantů potenciálně patogenním stimulům a následném měření jejich postojů či chování. Ke stimulaci BIS jsou využívány různé druhy stimulů, a to čichové, vizuální (někdy doprovázené textem popisujícím riziko infekce), zvukové, taktilní či krátké popisy možného kontaktu s patogeny. V současnosti je využívána i virtuální realita, která byla například úspěšně použita k navození znechucení z kontaminovaného jídla.[27] Různé typy stimulů však nemusí BIS zpracovávat stejným způsobem a síla a typ reakce se tak mohou lišit. Lze předpokládat, že kupříkladu taktilní stimuly kvůli přímému kontaktu se zdrojem nákazy budou vzbuzovat silnější vyhýbavou reakci než podněty čichové.

Míru znechucení je také možno nepřímo měřit prostřednictvím fyziologických reakcí na určitý podnět. Ukázalo se například, že při vystavení znechucujícím stimulům dochází k mírnému zpomalení srdečního tepu a zvyšuje se kožní vodivost (měřítko sympatické autonomní aktivity spojené se vzrušením a orientací ke stimulům nesoucím podstatnou informaci).[28] V obou případech se však jedná o nespecifické reakce, které jsou vyvolány i jinými než znechucujícími podněty. Ke specifické aktivaci dochází u mimických svalů spojených s výrazy znechucení (zejména musculus levator labii superioris, který se podílí na zdvižení horního rtu), jež jsou měřené elektromyografií, či je možné reakce jedince nahrávat na videozáznam a následně kódovat jeho chování pomocí etogramu.

SOCIÁLNÍ IMPLIKACE

BIS ovlivňuje chování jedinců tak, aby se minimalizovala rizika přenosu infekcí. Nicméně v poslední době se ukazuje, že tyto procesy mohou ovlivňovat různé aspekty společenských interakcí včetně postojů k sexuálnímu chování, vnímání ostatních jedinců, společenskosti, xenofobii či konformitě, a to jak na úrovni jednotlivců, tak celých populací. V souladu s „teorií zvládání chyb" (viz výše) můžeme očekávat vyšší množství falešně pozitivních chyb, jejichž následky jsou v porovnání s falešně negativními chybami mnohem menší. V důsledku tak mohou lidé reagovat nejen na podněty, které představují riziko infekce, ale i na bezpečné podněty, jež s nimi pouze sdílejí určitou podobnost. Tato generalizace vede k předsudkům vůči jedincům, jejichž vzhled se nějakým způsobem podobá jedincům trpícím infekcí (i když s infekcí a jejím přenosem vůbec souviset nemusí). Podobně generalizace vede k předsudkům vůči jedincům, kteří se nějakým způsobem odchylují od normy nebo porušují normy, které souvisí s rizikem přenosu patogenů.[29] Následně může docházet k jejich stigmatizaci. Lidé nemocní nebo vykazující znaky běžně spojené s nemocí (např. pokleslá víčka, červené oči) bývají hodnoceni jako méně společensky žádoucí. Zmíněné znaky se však velmi často vyskytují i při pouhé únavě. V implicitním asociačním testu byly tváře mužů s mateřským znaménkem častěji spojovány s onemocněním, i když byli popsáni jako zdraví, oproti mužům bez mateřského znaménka, u kterých bylo uvedeno, že trpí tuberkulózou. Podobně lidé raději udržují větší fyzickou vzdálenost od jedinců, kteří jsou nemocní, a to zvláště, pokud je nemoc, byť jen zdánlivě, nakažlivá.[29]

Dosavadní výzkumy se často zabývají vztahy mezi morfologickými odchylkami od normy a aktivací BIS. Mezi takové patří například stárnutí, kdy se člověk s přibývajícím věkem stále více odlišuje od vzhledu mladších lidí a snižuje se obranyschopnost jeho organismu, což může u ostatních jedinců BIS aktivovat. Zvláště náchylní jsou k tzv. ageismu (předsudkům vůči starým lidem) lidé, kteří se domnívají, že se mohou snadno nemocemi nakazit.[30] Společenské dopady tzv. ageismu (předsudkům vůči starým lidem) jsou značné. Starší lidé spíše neuspějí, pokud se o stejnou pracovní pozici uchází někdo mladší, a v domácnosti jim spíše hrozí zanedbání a týrání než

lidem mladším.[30] Analogicky se některé studie zaměřují na obezitu.[31] I zde platí, že lidé s většími obavami z nákazy infekčním onemocněním mají vůči obézním negativnější postoje. V tomto případě je však otázkou, do jaké míry je tento jev kulturně specifický pro euro-americké prostředí, protože v celé řadě tradičních společností je obezita spojována s vyšším společenským statusem. Handicapovaní jedinci rovněž vykazují určité fyzické anomálie, přičemž BIS nerozlišuje mezi chybějící končetinou způsobenou infekční nemocí nebo nešťastnou nehodou.[32]

BIS bývá spojován i s xenofobií. Podle některých studií[1] mohou jedinci mimo skupinu, kterou vnímáme jako vlastní, (tzv. outgroup jedinci) aktivovat tento systém svou fyzickou odlišností, která je BIS vyhodnocena jako odchylka od normy. Kontaktem s těmito jedinci může teoreticky docházet k přenosu exotických patogenů, které mohou být pro místní populaci vysoce virulentní. V neposlední řadě mohou outgroup jedinci porušovat lokální kulturní normy, což zvyšuje riziko infekce v celé skupině, jelikož tyto normy často slouží ke snížení pravděpodobnosti přenosu patogenů. Riziko se totiž mění nejen podle toho, jak se chová daný jedinec, ale jak se chovají i lidé v okolí.

Podobně i některé kulturní normy, tradice a rituály mohou vést ke snížení rizika onemocnění (např. normy v oblasti přípravy jídla, osobní hygieny, sexuality).[1,29] I v tomto případě nezáleží pouze na dodržování norem daným jedincem, ale i ostatními. Snížení rizika infekce tak zahrnuje odměňování konformistů a přísné postihy nekonformních jedinců. Větší tendence podléhat konformitě by se měly objevovat v případech s vyšší pravděpodobností přenosu onemocnění. Několik studií skutečně ukázalo, že lidé jsou v takových situacích méně přístupní novým myšlenkám a zkušenostem a jsou přísnější vůči jedincům, kteří porušují společenské normy.[29]

Obdobnou situaci můžeme najít i na úrovni celých populací. V oblastech s historicky větší prevalencí parazitů lidé vykazují vyšší tendence ke konformitě a jejímu vynucování, větší míru xenofobie či menší míru extraverze. Někteří autoři se domnívají, že výskyt patogenů a obavy z nich ovlivňují výskyt kolektivismu vs. individualismu v různých geografických oblastech, kdy v oblastech s historicky vyšší prevalencí infekčních nemocí jsou kultury spíše kolektivistické.[1]

Funkční flexibilita

BIS je funkčně flexibilní a jeho fungování je spojeno s celou řadou interindividuálních a intraindividuálních rozdílů. Obecně je silnější averzní reakce vůči potenciálně rizikovým podnětům možné sledovat v situacích, kdy je vyšší nebezpečí infekce, anebo kdy si jedinec myslí, že může být daná situace riziková.[31]

Například ženy v prvním trimestru těhotenství vykazovaly vyšší míru znechucení a silnější etnocentrické a xenofobní postoje nežli ženy v pozdějších fázích těhotenství a stejný efekt se ukázal i poté, co byl vzat v úvahu výskyt těhotenské nevolnosti. S tím souvisí tzv. kompenzační profylaktická hypotéza, která předpokládá zvýšenou míru znechucení se sníženou imunokompetencí. V prvním trimestru dochází v TIS u těhotné ženy ke komplexním změnám především kvůli toleranci imunitně cizorodého plodu. Zároveň je plod velice náchylný k působení teratogenů, proto se předpokládá, že by BIS mohl být jedním z hlavních obranných mechanismů.[33]

Některé osobnostní rysy vykazují spojitost s fungováním BIS. Společenštější jedinci (extravertnější) jsou více ohroženi potenciálním onemocněním kvůli kontaktu s větším množstvím lidí. Naopak lidé, kteří se cítí být náchylní k onemocnění, mohou být méně společenští, mít méně přátel a známých.[1] V důsledku nižší míry sociálních kontaktů pak ale tito lidé mohou trpět nedostatečnou podporou, osamělostí a vyšší mírou kumulativního stresu.

Aktivace BIS je dále vázaná na intraindividuální rozdíly, což je například aktuální i minulý zdravotní stav jedince. Bylo například zjištěno, že jedinci, kteří v posledním týdnu prodělali infekční onemocnění (jejich TIS byl aktivován), rychleji a výrazněji reagovali na podněty spojené s možnou nákazou.[31] Podobně i prostředí a kontext významně ovlivňuje aktivaci a citlivost BIS. Například u zdravotníků pracujících na infekčním oddělení, nebo u matek pečujících o nemocné děti bude i v první obranné vlně spíše upřednostněn TIS před BIS, který v takovémto prostředí už není efektivní.[34]

BIS a pandemie COVID-19

Při přípravě tohoto textu jsme netušili, že jej budeme dokončovat v době vrcholící pandemie nového koronaviru SARS-COV-2, způsobujícího onemocnění COVID-19, který se objevil v čínské provincii Wuhan na konci roku 2019. Celá řada jevů, které současnou pandemii doprovázejí, nápadně připomíná výsledky studií testujících aktivaci BIS v laboratorních podmínkách. Nyní jsme však jejich svědky na celoplanetární úrovni. Níže uvádíme příklady některých jevů souvisejících s BIS zdokumentovaných v odborném tisku.

Již několik týdnů jsme kvůli současné pandemii pod tlakem, který může značně zvyšovat úzkost a mít dopad na naše duševní zdraví. Zároveň se začaly objevovat zprávy o zvýšení míry xenofobie, kdy dochází k verbálním i fyzickým útokům na jedince asijského původu.[35] Z Bangladéše a Indie byly hlášeny případy, kdy muž vracející se z města zpět do rodné vesnice spáchal sebevraždu, protože se její obyvatelé obávali, že je nakažený koronavirem.[36] Zbrusu nové výzkumy pak ukazují, že předsudky vůči cizincům jsou spojené s množstvím sledování médií (tedy vystavení informacím o koronaviru), a nejvíce se v dané studii objevily vůči Italům, kteří byli v době vzniku studie nejpostiženější zemí v Evropě.[37] Lidé se také stávají konformnějšími a vyhledávají stabilitu a pořádek. Ve volbách prezidenta v USA a Polsku se v současném stavu pandemie přiklánějí ke konzervativnějším kandidátům.[38] Tyto reakce je možné sledovat především u úzkostlivější lidí. Podobně bylo již dříve zjištěno, že v dobách ohrožení mají lidé tendenci volit kandidáty s maskulinnějšími obličeji.[39]

V tuto chvíli lze jen těžko odhadovat, zda se po odeznění pandemie naše společenské zvyklosti vrátí k původnímu stavu, nebo bude mít hromadná aktivace BIS dlouhodobější dopad (např. udržování osobních rozestupů, nedotýkání se při pozdravu apod.). V současnosti provádíme výzkum, v němž jsme se zaměřili právě na aktivaci různých aspektů BIS (např. úzkost, znechucení, xenofobie, hygienické návyky) za probíhající pandemie a následně

budeme testování opakovat po jejím zklidnění. Poté snad budeme moci na tyto otázky alespoň částečně odpovědět.

ROLE BIS PŘI VZNIKU NĚKTERÝCH PSYCHIATRICKÝCH PORUCH

Hlavní funkcí BIS je u zdravého jedince zabránit organismu v kontaktu s rizikovými faktory a snížit pravděpodobnost přenosu patogenů. Pokud však dochází k jeho opakované aktivaci v neadekvátních situacích, může se podílet na vzniku některých psychiatrických onemocnění. Řada studií poukazuje na souvislost mezi znechucením a úzkostnými psychiatrickými poruchami, kupříkladu fóbie ze zvířat, obsedantně-kompulzivní poruchy (OCD) nebo strach z onemocnění a lékařských zákroků.[40] V současnosti však není jasné, zda znechucení ovlivňuje vznik těchto poruch, či naopak tyto poruchy zvyšují citlivost ke znechucení. Velmi vysokou prevalenci má zejména OCD (zhruba 2,3 % populace), při níž je reaktivita organismu na okolní podněty vyšší a často neúměrná reálnému riziku.[41] Jedná se o jedno z nejčastějších psychiatrických onemocnění, které postihuje obdobně často ženy i muže a může se vyskytovat u dětí, adolescentů i dospělých. OCD způsobuje silné úzkosti, obavy a napětí z opakujících se myšlenek (obsese), které velmi často ústí v určitý vzorec chování, jenž má podobu opakujících se úkonů (kompulze).

Až polovina OCD přitom souvisí se strachem z kontaminace, což vede k vyhýbání se nejen stimulům, ale také situacím spojeným s možným přenosem infekce či silným znečištěním. Ústřední roli zde hraje znechucení, tedy emoční proces, který ovlivňuje náš přístup k potenciálně nebezpečným podnětům. Ukazuje se, že tato emoce je lepším prediktorem obsedantně-kompulzivní poruchy v souvislosti s kontaminací než např. úzkost, strach nebo deprese.[42] U jedinců vykazujících silné symptomy OCD bylo zjištěno, že mají výrazně vyšší citlivost ke znechucení při sledování videa s pohybujícími se larvami v otevřené ráně i při vyplňování dotazníku zaměřeného na znechucení než jedinci, kteří tyto symptomy nevykazovali; efekt se ukázal i při kontrole efektu strachu.[43] Když byly v experimentu otírány tužky o kontaminovaný předmět a posléze vždy čistá tužka otřena o předtím využitou tužku, ukázalo se, že i po 12 opakováních se jedincům s OCD snížilo vnímání kontaminace poslední využité tužky jen o 40 % oproti kontrolním jedincům, kteří hlásili snížení o 100 %.[44]

Několik studií se zaměřilo na identifikaci neurálních korelátů souvisejících se znechucením u pacientů s OCD, výsledky jsou však poněkud nejednoznačné. Při pohledu na fotografie tváří znechucených jedinců byla u jedinců s OCD zjištěna vyšší aktivace levé části ventrolaterárního prefrontálního kortexu, ale snížená aktivace talamu oproti zdravým kontrolám; u vystrašených tváří nebyl mezi skupinami nalezen rozdíl. Některé studie zjistily silnou aktivaci inzuly, ale nikoliv amygdaly, při prezentaci obrázků souvisejících se znečištěním a možnou kontaminací pacientů s OCD, v jiných se naopak ukázala výraznější aktivace amygdaly. V další studii však žádná silnější odezva těchto mozkových struktur oproti kontrolním jedincům nebyla nalezena. Novější studie pak ukazují, že u OCD související se strachem z kontaminace dochází k abnormální aktivaci v oblasti inzuly a ventrolaterárního prefrontálního kortexu při kontaktu se stimuly spojenými s možností kontaminace. Tyto oblasti mozku také mohou být propojeny se senzitivitou ke znechucení. Interpretaci výsledků však znesnadňuje výběr výzkumného vzorku, neboť v některých studiích jsou využívány heterogenní skupiny různých typů OCD.[43,45]

Znechucení je tak emocí, která je klíčovou jak u BIS, tak i u OCD. V případě tohoto onemocnění se tak může jednat o poruchu BIS, který reaguje zvýšenou citlivostí a neúměrnou odezvou na neadekvátní stimuly, ústící až ke vzniku psychiatrických poruch. I proto by se budoucí výzkum měl zabývat souvislostmi mezi BIS a OCD, nejenom jejich společným mediátorem – znechucením.

ZÁVĚR

BIS představuje první ochrannou „bariéru“ organismu, která sestává z řady psychologických mechanismů, jež mají za úkol zabránit možné kontaminaci patogeny. Detekce potenciálních ohrožujících podnětů probíhá na základě vizuálních, olfaktorických, akustických i taktilních vodítek, načež může být aktivována emocionální odpověď – znechucení. Kaskáda percepce, kognice a následné emocionální odpovědi na základě znechucujícího podnětu může vést až k vyhýbavému chování. BIS je tak složkou, která může ušetřit energii, jež by musela být organismem vydána v případě nakažení a aktivace TIS. Pro dostatečnou efektivitu systému však musí být citlivost BIS velmi vysoká, což v důsledku může vést k řadě falešně pozitivních chyb, které se ukazují v běžném životě jako řada sociálních předsudků, např. vůči cizincům. Odchylky od standardního fungování BIS také můžeme zaznamenat v případě jedinců trpících OCD, zejména u typu s rozvinutým strachem z kontaminace. Přestože BIS je poměrně novým konceptem, extenzivní výzkum v posledním desetiletí poukazuje na jeho význam a dopad na mnohé aspekty lidského života.

Poděkování
Za cenné komentáře a připomínky při přípravě textu bychom rádi poděkovali zejména Mgr. Zuzaně Štěrbové, Ph.D., a RNDr. Šárce Kaňkové, Ph.D.

LITERATURA

1. Murray DR, Schaller M. The behavioral immune system: Implications for social cognition, social interaction, and social influence. Adv Exp Soc Psychol 2016; 53: 75–129.
2. Sacerdote P, Limiroli E, Gaspani L. Experimental evidence for immunomodulatory effects of opioids. Adv Exp Med Biol 2003; 521: 106–116.
3. Stevenson RJ, Hodgson D, Oaten MJ, Barouei J, Case TI. The effect of disgust on oral immune function. Psychophysiology 2011; 48 (7): 900–907.
4. Schaller M, Miller GE, Gervais WM et al. Mere visual perception of other people's disease symptoms facilitates a more aggressive immune response. Psychol Sci 2010; 21 (5): 649–652.

5. Schaller M, Park JH. The behavioral immune system (and why it matters). Curr Dir Psychol Sci 2011; 20 (2): 99–103.
6. Rozin P, Fallon AE. A perspective on disgust. Psychol Rev 1987; 94 (1): 23–41.
7. Ekman P, Friesen WV, O'Sullivan M et al. Universals and cultural differences in the judgments of facial expressions of emotion. J Pers Soc Psychol 1987; 53 (4): 712–717.
8. Curtis V, Aunger R, Rabie T. Evidence that disgust evolved to protect from risk of disease. Proc Royal Soc 2004; 271: 131–133.
9. Cox TJ Scraping sounds and disgusting noises. Appl Acoust 2008; 69 (12): 1195–1204.
10. Köchel A, Schöngassner F, Schienle A. Cortical activation during auditory elicitation of fear and disgust: a near-infrared spectroscopy (NIRS) study. Neurosci Lett 2013; 549: 197–200.
11. Havlíček J, Fialová J, Roberts SC. Individual variation in body odor. In: Buettner A, ed. Springer Handbook of Odor. New York: Springer 2017: 943–955.
12. de Groot JH, Smeets MA, Kaldewaij A, Duijndam MJ, Semin GR. Chemosignals communicate human emotions. Psychol Sci 2012; 23 (11): 1417–1424.
13. Regenbogen C, Axelsson J, Lasselin J, Porada DK et al. Behavioral and neural correlates to multisensory detection of sick humans. P Natl Acad Sci-Biol 2017; 114 (24): 6400–6405.
14. Oum RE, Lieberman D, Aylward A. A feel for disgust: tactile cues to pathogen presence. Cognition Emotion 2011; 25 (4): 717–725.
15. Hunt DF, Cannell G, Davenhill NA et al. Making your skin crawl: The role of tactile sensitivity in disease avoidance. Biol Psychol 2017; 127: 40–45.
16. Czigler I, Cox TJ, Gyimesi K, Horváth J. Event-related potential study to aversive auditory stimuli. Neurosci Lett 2007; 420 (3): 251–256.
17. Tybur JM., Lieberman D, Kurzban R, DeScioli P. Disgust: Evolved function and structure. Psychol Rev 2013; 120 (1): 65.
18. Culpepper PD, Havlíček J, Leongómez JD, Roberts SC. Visually activating pathogen disgust: A new instrument for studying the behavioral immune system. Front Psychol 2018; 9: 1397.
19. Croy I, Laqua K, Süß F et al. The sensory channel of presentation alters subjective ratings and autonomic responses toward disgusting stimuli – Blood pressure, heart rate and skin conductance in response to visual, auditory, haptic and olfactory presented disgusting stimuli. Front Hum Neurosci 2013; 7: 510.
20. Rozin P, Haidt J, McCauley CR. Disgust. In Lewis M, Haviland-Jones JM, Barrett LF, eds. Handbook of Emotions. New York: Guilford Press 2008: 757–776.
21. Tybur JM, Lieberman D, Griskevicius V. Microbes, mating, and morality: individual differences in three functional domains of disgust. J Pers Soc Psychol 2009; 97 (1): 103.
22. Schaich BJ, Lieberman D, Kiehl KA. Infection, incest, and iniquity: Investigating the neural correlates of disgust and morality. J Cognitive Neurosci 2008; 20 (9): 1529–1546.
23. Haidt J, McCauley C, Rozin P. Individual differences in sensitivity to disgust: A scale sampling seven domains of disgust elicitors. Pers Indiv Differ 1994; 16 (5): 701–713.
24. Olatunji BO, Williams NL, Tolin DF et al. The Disgust Scale: item analysis, factor structure, and suggestions for refinement. Psychol Assessment 2007; 19 (3): 281.
25. Polák J, Landová E, Frynta D. Undisguised disgust: a psychometric evaluation of a disgust propensity measure. Curr Psychol 2019; 38 (3): 608–617.
26. Liuzza MT, Lindholm T, Hawley C et al. The body odor disgust scale (BODS): development and validation of a novel olfactory disgust assessment. Chem Senses 2017; 42 (6): 499–508.
27. Ammann J, Hartmann C, Peterhans V, Ropelato S, Siegrist M. The relationship between disgust sensitivity and behaviour: A virtual reality study on food disgust. Food Qual Prefer 2020; 80: 103833.
28. Lang PJ, Greenwald MK, Bradley MM, Hamm AO. Looking at pictures: Affective, facial, visceral, and behavioral reactions. Psychophysiology 1993; 30 (3): 261–273.
29. Schaller M, Murray DR, Bangerter A. Implications of the behavioural immune system for social behaviour and human health in the modern world. Philos Trans R Soc B 2015; 370: 20140105.
30. Duncan LA, Schaller M. Prejudicial attitudes toward older adults may be exaggerated when people feel vulnerable to infectious disease: Evidence and implications. Anal Soc Iss Pub Pol 2009; 9 (1): 97–115.
31. Miller SL, Maner JK. Overperceiving disease cues: The basic cognition of the behavioral immune system. J Pers Soc Pychol 2012; 102 (6): 1198–1213.
32. Park JH, Faulkner J, Schaller M et al. Evolved disease-avoidance processes and contemporary anti-social behavior: Prejudicial attitudes and avoidance of people with physical disabilities. J Nonverbal Behav 2003; 27 (2): 65–87.
33. Fessler DM, Eng SJ, Navarrete CD. Elevated disgust sensitivity in the first trimester of pregnancy: Evidence supporting the compensatory prophylaxis hypothesis. Evol Hum Behav 2005; 26 (4): 344–351.
34. Ackerman JM, Hill SE, Murray DR. The behavioral immune system: Current concerns and future directions. Soc Personal Psychol Compass 2018; 12 (2): e12371.
35. Coates M Covid-19 and the rise of racism. BMJ 2020; 369: 1384.
36. Mamun MA, Griffiths MD. First COVID-19 suicide case in Bangladesh due to fear of COVID-19 and xenophobia: Possible suicide prevention strategies. Asian J Psychiatr 2020; 51: 102073.
37. Sorokowski P, Groyecka A, Kowal M et al. Can information about pandemics increase negative attitudes towards foreign groups? A case of COVID-19 outbreak. Sustainability 2020; 12 (12): 4912.
38. Karwowski M, Kowal M, Groyecka A et al. When in danger, turn right: Does Covid-19 threat promotes social conservatism and right-wing presidential candidates? Human Ethology 2020; 35: 3748.
39. Little AC, Burriss RP, Jones BC, Roberts SC. Facial appearance affects voting decisions. Evol Hum Behav 2007; 28 (1): 18–27.
40. Cisler JM, Olatunji B, Lohr JM. Disgust, fear, and the anxiety disorders: A critical review. Clin Psychol Rev 2009; 29 (1): 34–46.
41. Abed RT, de Pauw KW. An evolutionary hypothesis for obsessive compulsive disorder: a psychological immune system? Behav Neurol 1999; 11 (4): 245–250.
42. Olatunji BO, Wolitzky-Taylor KB. Anxiety sensitivity and the anxiety disorders: a meta-analytic review and synthesis. Psychol Bull 2009; 135 (6): 974.
43. Olatunji BO, Lohr JM, Sawchuk CN, Tolin DF. Multimodal assessment of disgust in contamination-related obsessive-compulsive disorder. Behav Res Ther 2007: 45 (2): 263–276.
44. Tolin DF, Worhunsky P, Maltby N. Sympathetic magic in contamination-related OCD. J Behav Ther Exp Psy 2004; 35 (2): 193–205.
45. Mataix-Cols D, van den Heuvel OA. Common and distinct neural correlates of obsessive-compulsive and related disorders. Psychiat Clin N Am 2006; 29 (2): 391–410.