

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Jakub Fořt**

**Evoluční teorie homosexuality**  
**Evolutionary theories of homosexuality**

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Šárka Kaňková, Ph.D.

Konzultantka: Mgr. Klára Bártová, Ph.D.

Praha, 2019

Rád bych poděkoval své školitelce RNDr. Šárce Kaňkové, Ph.D. za vstřícnost při vedení mé bakalářské práce, za cenné rady a za její přednášky, které mne podnítily k hlubšímu zájmu o zde prezentované téma. Dále bych chtěl poděkovat své konzultantce Mgr. Kláře Bártové, Ph.D. za její rady a užitečné připomínky k rukopisu mé práce.

**Prohlášení:**

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

V Praze, dne 13. 8. 2019

Podpis

## **Abstrakt**

Tato práce se zabývá mužskou homosexualitou z evolučního hlediska. V první části poskytuje přehled poznatků o genetickém a imunologickém původu homosexuality u muže, které následně slouží jako teoretický základ pro hlavní část práce. Vzhledem k tomu, že homosexuálové zanechávají méně potomstva než heterosexuálové, je na místě si položit otázku, jakými mechanismy je mužská homosexualita v populaci udržována a jaký by případně mohl být její evoluční význam. Práce shrnuje pět nejvlivnějších teorií, které byly zkonstruovány za účelem zodpovězení této otázky. Práce rovněž uvádí a kriticky hodnotí výsledky empirických výzkumů, které podporují jednotlivé teorie, či svědčí proti nim.

## **Klíčová slova**

homosexualita, homosexuální orientace, evoluční teorie, adaptace, příbuzenský výběr, rodičovská manipulace, sexuálně antagonistická selekce, vyvážený polymorfismus, stejnopohlavní aliance

## **Abstract**

This thesis deals with male homosexuality from an evolutionary viewpoint. In the first part, it provides a review of knowledge about the genetic and immunological origin of male homosexuality, this consequently serves as a theoretical base for the main part of the thesis. Regarding the fact that homosexuals leave less offspring than heterosexuals do, it is appropriate to raise a question by which mechanism is male homosexuality maintained in population and what could eventually be its evolutionary role. The thesis summarizes five most influential theories which were constructed in a purpose to answer this question. The thesis also posits and critically evaluates results of empirical research that support particular theories or give evidence against them.

## **Keywords**

homosexuality, homosexual orientation, evolutionary theory, adaptation, kin selection, parental manipulation, sexually antagonistic selection, balanced polymorphism, same-sex affiliation

# Obsah

Úvod .....	1
1 Genetická a fyziologická zjištění .....	2
1.1 Genetika .....	2
1.2 Imunologie.....	4
1.3 Etické aspekty výzkumu biologické etiologie homosexuality.....	7
2 Evoluční teorie.....	8
2.1 Příbuzenský výběr (kin selection).....	8
2.2 Rodičovská manipulace .....	11
2.3 Sexuálně antagonistická selekce .....	14
2.3.1 Zvýšená fekundita ženských příbuzných homosexuálů.....	14
2.3.2 Hypotéza hypergynie.....	16
2.4 Vyvážený polymorfismus – superiorní heterozygotická fitness.....	17
2.5 Stejnopohlavní aliance .....	19
Závěr .....	21
Literatura.....	23

*„Víš, Michálku,“ řekl, „ten kus přes moře pojedem nějakou anglickou nebo americkou lodí. Budem se dívat na moře a racky a ryby a jednou ráno uvidíme břeh... Přistaneme a projedem celou zem. Skončíme v Jeruzalémě...“*

*Jeho obličej byl jasný, usmíval se, jeho oči byly jako hnědé opály, i ty se usmívaly. Hleděl na mne, ale jistě viděl i své slunce, hvězdy cypřiše... „A nebuď hloupej, Míšo,“ řekl nakonec, a pak jsem ještě cítil cypřiš blízko svých vlhkých tváří. Na hodinách tlouklo sedm. Smutek byl žlutý a šesticípý jako Davidova hvězda.*

*Za týden byl sirotkem a za měsíc jel. Do lodžského ghetta.*

*Snad proto nikdy k naší cestě do Palestiny nedošlo...*

Ladislav Fuks – Mí černovlasí bratři

## Úvod

Homosexualita je v lidské populaci univerzálně rozšířený fenomén. Velké množství nezávislých výzkumů (např. Hamer et al., 1993; Bogaert et al., 2018) nasvědčuje tomu, že vzniká souhrou mnoha biologických faktorů. Homosexualita vede v průběhu života jednotlivce k rozvoji citových a sexuálních vazeb vůči jedincům stejného pohlaví, a tím ke snížení počtu zanechaného potomstva. Na první pohled by se tedy jevilo logické, že by homosexualita měla postupně vymizet. Jak je možné, že se homosexualita v populaci stále vyskytuje i přesto, že se jedná o nereproduktivní životní styl? Jaké jsou genetické a fyziologické faktory podílející se na vzniku homosexuality? Má homosexualita nějaký účel, je svému jedinci či šíření jeho genů prospěšná nějakým skrytým způsobem? To jsou otázky, na které předložená bakalářská práce nabízí možné odpovědi.

Pro správné pochopení evolučních teorií je nezbytné být napřed rámcově obeznámen s genetickým podkladem homosexuality, mnohé diskutované evoluční teorie (např. Miller, 2000; Camperio-Ciani et al., 2004) přímo vychází z úvah o možné lokalizaci genetické komponenty a o počtu genů, které se na vzniku homosexuality mohou podílet. Z genetických výzkumů vyplývá, že mužská homosexualita má genetickou komponentu (Hamer et al., 1993; Hu et al., 1995), nejnovější studie označují několik míst v genomu, kde by se případné geny mohly nacházet (Sanders et al., 2015; MGS Collaboration et al., 2017). Dále se na vzniku homosexuality nejspíše podílí prenatální imunologické mechanismy, kterými matka nezáměrně ovlivňuje vyvíjející se embryo (Bogaert et al., 2018). Rovněž tyto poznatky jsou pro evoluční teorie velmi relevantní, protože diskutovaný imunologický mechanismus ovlivňuje pořadí narození homosexuálních mužů a tím i úlohu, jakou tito muži zaujímají vůči svým rodičům a starším sourozencům.

Tato práce se zabývá především mužskou homosexualitou; ženská homosexualita je z hlediska mechanismu vzniku a z hlediska evolučního odlišná (Ciani et al., 2015). Faktory, které zapříčiňují mužskou homosexualitu, se neprojevují u žen, jak je uvedeno v první kapitole. Ženská sexualita obecně je fluidnější a na rozdíl od té mužské je zaměřena nikoliv tolik výhradně na pohlaví, jako spíše i na osobnost partnera (viz např. Lippa, 2005).

Část problematiky evolučních teorií homosexuality jsem dříve povrchně shrnul v rámci krátké seminární práce na FF UK (Fořt, 2019). Hlavním cílem předložené bakalářské práce je podat hlubší a ucelený přehled nejzásadnější odborné literatury, která o evolučních teoriích homosexuality pojednává, a poskytnout tak možné odpovědi na otázky kladené v prvním odstavci.

# 1 Genetická a fyziologická zjištění

Před přistoupením k samotné literární rešerši je nyní potřeba definovat základní termíny. Významově je rozdíl mezi sexuálním chováním a sexuální orientací, tyto dva pojmy by mezi sebou neměly být zaměňovány, zvláště z hlediska evolučních teorií je jejich odlišení zásadní. Pokud se v práci hovoří o *homosexuální orientaci* nebo zkráceně o *homosexualitě*, je míněn „trvalý vzor emocionální, romantické a/nebo sexuální přitažlivosti k příslušníkům stejného pohlaví“ (American Psychological Association, 2008). Je-li řeč o *homosexuálním chování*, jsou míněny sexuální aktivity jedinců stejného pohlaví, které na jejich sexuální orientaci nemusí záviset. I heterosexuálně orientovaní muži se z různých důvodů mohou chovat homosexuálně, například z důvodu nepřístupu k opačnému pohlaví ve věznicích (Sagarin, 1976) nebo za úplatu. Cílem všech empirických výzkumů uvedených v první kapitole je popisovat biologickou etiologii homosexuální orientace, ale její důsledné odlišení od homosexuálního chování může být problematické, zvláště když je v některých případech sexuální orientace definována i pohlavím předchozích sexuálních partnerů (např. Ciani et al., 2009).

## 1.1 Genetika

Při zkoumání rodokmenů homosexuálních mužů vyšlo najevo, že tito muži mají více homosexuálních příbuzných než heterosexuální muži (Pillard & Weinrich, 1986; Schwartz et al., 2010), homosexualita se tedy sdružuje v rodinách. Hamer et al. (1993) znovu potvrdili tato zjištění s tím, že se mužských homosexuálních probandů ptali na sexuální orientaci jejich příbuzných, přičemž se zjistilo, že homosexuální muži mají významně vyšší počet mužských homosexuálních příbuzných z matčiny, nikoliv však z otcovy strany – konkrétně bratry a strýce a bratrance z matčiny strany. Tyto nálezy přivedly Hamera et al. k předpokladu, že některý faktor podílející se na vzniku homosexuality u muže by mohl být dědičný po maternální linii a lokalizovaný na chromosomu X, jelikož právě tento chromosom dědí muž vždy po matce. Hamer a jeho tým provedli genetickou analýzu 40 párů homosexuálních bratrů, kde porovnávali sdílení repetitivních sekvencí, markerů, na chromosomu X, v rámci každé bratrské dvojice. U 33 párů se jim podařilo identifikovat celkem pět markerů v subtelomerické oblasti dlouhého raménka, Xq28, a protože všechny tyto markery ležely právě v oblasti q28 a všechny byly sdíleny 33 páry, zjednodušila se záležitost na konstatování, že právě region Xq28 jako celek je marker, který spolu homosexuální bratři sdílejí. Zbýlých 7 párů bylo diskordantních v jednom markeru či ve více z nich. Z tohoto zjištění nelze vyvozovat, že 66 mužů sdílelo tu samou alelu Xq28, totožná alela oblasti byla sdílena jen v rámci bratrské dvojice. Výsledky Hamera a jeho kolegů byly převratné, protože poprvé byla identifikována možná konkrétní oblast DNA, která se podílí na homosexuální orientaci u muže. Nebyly identifikovány konkrétní geny a jejich funkce. Oblast Xq28 je okolo čtyř milionů párů bazí dlouhá a mohou v ní ležet stovky genů.



Hamerovy výsledky se následně podařilo replikovat Hu a kolektivu (1995), jejichž výzkum přinesl další podstatné poznatky. Jednak zjistil, že heterosexuální bratři nesdílejí oblast Xq28 s páry svých homosexuálních bratrů, a zároveň vyloučil, že by daná oblast byla determinující i pro ženskou homosexualitu – oblast Xq28 ve zvýšené míře nesdílely páry lesbických sester, ani jejich heterosexuální sestry. V tomto případě výzkum eliminoval možnou determinaci mužské homosexuality oblastí Xq27 a pseudoautosomálním regionem, který rekombinuje s chromosomem Y. Kdyby mužská i ženská homosexualita měly být spoluurčeny obě tímto faktorem, musely by lesby v dané oblasti být zřejmě homozygotky, a jejich otcové by tudíž měli být častěji homosexuální, což neplatí.

Ač bylo sdílení oblasti Xq28 u homosexuálních bratrů potvrzeno dvěma nezávislými pozorováními, tyto výsledky se v dalším výzkumu, který provedl Rice (1999), nepodařilo replikovat. Oblast Xq28 sdílelo pouze 20 ze 46 bratrských dvojic homosexuálů, což je méně než náhodná polovina. Oba autorské kolektivy ve své korespondenci (Hamer, 1999) tyto rozporné výsledky komentují následovně: podle Hamera neměl Riceův výzkum dostatečnou statistickou sílu, signifikantně vyšší zastoupení mužských homosexuálních příbuzných probandů z matčiny strany oproti otcově podle Hamera naopak svědčí pro maternální transmissi znaku, tyto výsledky však Rice nepublikoval. Konečně Hamer Riceovi vytýká nepřilíš přísná pravidla pro účast ve výzkumu – Hamer (1993) vylučoval ty homosexuály, jejichž otec byl gay, protože mu šlo o identifikaci právě maternálně děděného faktoru spolupodílejícího se na vzniku homosexuality.

Toto Hamerovo kritérium se naopak stalo terčem Ricem vyjádřené kritiky. Pro podporu Hamerovy teorie maternální transmise nevypovídá ani další výzkum, kterému se nepodařilo replikovat výsledky ohledně vyššího zastoupení mužských homosexuálních příbuzných v maternální linii (Bailey et al., 1999). Podle něj sice homosexuální muži mají více homosexuálních příbuzných než heterosexuální muži, ale v obou rodičovských větvích. Bailey kritizuje metodiku Hamerových výzkumů – byli přijímáni jen ti probandi, kteří se sami na inzerát do výzkumu přihlásili, což mohlo zkreslit výzkumný vzorek.

Další zajímavé poznatky z této oblasti přinášejí výzkumy Camperio-Ciani et. al (2004). Homosexuální respondenti (muži) byli dotazováni na počty svých příbuzných a sexuální orientaci mužů v rodině. Zde nejen, že autoři potvrzují dřívější zjištění ohledně nadproporčního zastoupení homosexuálních příbuzných v maternální linii (příčemž rodiny mužských heterosexuálů tento znak nevykazují), ale nově zjišťují i vyšší fekunditu (plodnost) u matčiny sester a matek homosexuálů. Homosexuálové mají průměrně více starších bratrů a v rámci sourozeneckých konstelací bývají později narození (Blanchard, 1997). Bylo by tedy možné, že vyšší fekundita žen v rodině je dána tímto fenoménem, což by ovšem nevysvětlovalo, že se vyskytuje pouze v maternální linii, nikoliv však v paternální. Tato zjištění, kdy ta samá genetická složka by se u mužů podílela na vzniku homosexuality a ženám zajišťovala vyšší fekunditu, tedy nasvědčují původním Hamerovým domněnkám. V následném

výzkumu (Ciani et al., 2009) autoři prokázali stejný efekt i pro bisexuály – mužští bisexuálové bývají rovněž v průměru později narození, nemají však více starších bratrů. Ženské příbuzné bisexuálů z matčiny strany zanechávají až o třetinu více potomstva než kontroly. Autoři spekulují, že potenciální gen či geny způsobují u mužských i ženských nositelů zvýšenou přičylnost k partnerům mužského pohlaví, což u žen doprovází vyšší fekundita. Kritéria bisexuality u probandů jsou v tomto výzkumu ovšem mlhavá – jedná se o muže skórující po celé šíři Kinseyho škály (Kinsey et al., 1948), kteří udali nějakou míru milostných zkušeností s oběma pohlavími, přičemž probandi z homosexuálního pólu škály ve vzorku výrazně převládají.

S novými objevy přichází Sanders a jeho kolegové (2015). Na vzorku 409 homosexuálních bratrských dvojic provedli *genome-wide linkage scan* (GWLS), přičemž srovnávali sdílení jednonukleotidových polymorfismů (SNPs, single nucleotide polymorphisms), v rámci těchto dvojic. Povedlo se jim potvrdit sdílení oblasti Xq28 a zároveň prokázat významně častější sdílení pericentromerické oblasti na chromosomu 8, jež bylo na základě GWLS popsáno již dříve (Mustanski et al., 2005). Sandersova skupina svá zjištění o genetickém podkladu mužské homosexuality dále replikovala (MGS Collaboration et al., 2017) a lokalizaci genetické komponenty rozšířila o další oblasti, a sice chromosom 13 a chromosom 14. Studie byla provedena na vzorku 1 077 homosexuálních a 1 231 heterosexuálních mužů metodou *genome-wide association study* (GWAS), byly sledovány odchylky od očekávaného zastoupení alel jednotlivých SNPs mezi těmito skupinami. Autoři spekulují nad konkrétními geny, poblíž nichž či přímo v nichž leží tyto meziskupinově distinktní SNPs. Konkrétně zmiňují gen pro protein Na/K ATPázy *NKAIN3* (chromosom 8), která hraje zásadní roli ve funkci neuronů, dále geny pro transmembránové proteiny z rodiny *SLITRK* (chromosom 13), které jsou zodpovědné za formování synapsí a přežívání neuronů, a konečně gen pro *TSHR* (chromosom 14), receptor hormonu štítné žlázy.

Mechanismy, kterými mohou jednotlivé navržené geny přispívat ke vzniku homosexuální orientace, mohou být různé a jsou dosud neznámé, může se jednat například o ovlivnění sociálního chování přes receptory vasopresinu (gen na Xq28) či jinak (Sanders et al., 2015).

## 1.2 Imunologie

Okolo poloviny 20. století, kdy byla genetická diagnostika na technologicky nižší úrovni než dnes, se spekulovalo o možných příčinách homosexuality. Prověřovaly se proto různé sociodemografické charakteristiky homosexuálů; v jednom z prvních výzkumů Slater (1962) sledoval počty a věk sourozenců homosexuálních mužů, dále ho zajímal věk matek homosexuálů v okamžiku synova narození. Data homosexuálních probandů byla porovnáována s kontrolní skupinou epileptiků. Slater zjistil, že bisexuálové bývají v rámci sourozeneckých skupin spíše později narození a věk jejich

matek je oproti kontrolám vyšší. K popisu pořadí narození si Slater vymyslel index, později označovaný jako Slaterův:  $m-1/n-1$ ; kde  $m$  znamená pořadí narození jedince a  $n$  celkový počet všech sourozenců. Pokud by pořadí narození nijak nekorelovalo se zkoumaným fenoménem, neměla by se pro vzorek průměrná hodnota Slaterova indexu lišit od 0,5. Průměrná hodnota homosexuálních probandů byla signifikantně vyšší, průměrná hodnota epileptiků nikoliv. To znamená, že homosexuálové měli více starších sourozenců. Věk matek homosexuálů byl vyšší než u matek epileptiků a než u obecné populace. Slater spekuluje, že vzhledem k tomu, že podobné odchylky lze nalézt i u lidí s Downovým syndromem, mohla by mužská homosexualita být zapříčiněná nějakou chromosomální anomálií, ač se ji zatím nepodařilo nalézt. Již Slaterovým současníkům (Pritchard, 1962) se podařilo prokázat, že karyotyp homosexuálních mužů je zcela normální, a vyvrátit tak Slaterovu domněnku. Buňky homosexuálů obsahují 22 párů somatických chromosomů, jeden chromosom X a jeden chromosom Y.

Fenoménem proporcionálně vyššího objemu starších sourozenců u homosexuálních mužů se blíže zabývá dlouhá řada výzkumů Blanchardových. V roce 1996 prověřoval sourozenecké konstelace a věk matek na vzorku 302 homosexuálních a 302 heterosexuálních mužů (Blanchard & Bogaert, 1996). Podařilo se mu zjistit, že homosexuálové mají signifikantně více starších bratrů než heterosexuálové, nikoliv však starších sester. Tyto dvě skupiny se nelišily ani v proporčním zastoupení mladších sourozenců a věku rodičů. Slaterem udávaný vyšší věk matky je prostě průvodním jevem toho, že homosexuálové bývají později narození. Procentuální zastoupení homosexuálů ve vzorku korelovalo pozitivně s počtem starších bratrů, tedy čím více měla podskupina probandů starších bratrů, tím vyšší byla i pravděpodobnost, že proband bude homosexuální. Autoři vypočítali, že s každým dalším starším bratrem se počáteční pravděpodobnost homosexuality pro muže zvyšuje 1,33krát. Tento efekt by se měl týkat zhruba 30 % homosexuálních mužů (ne těch, kteří žádného staršího bratra nemají).

O daném fenoménu se v další literatuře pojednává jako o *efektu pořadí narození mezi bratry* (FBOE, fraternal birth order effect). Blanchard a Klassen (1997), snažíce se jej vysvětlit, formulují tzv. *hypotézu mateřské imunosenzitivity* (MIH, maternal immune hypothesis), podle které by tělo matky bylo schopné „pamatovat“ si počet předešlých těhotenství s mužskými embryi a se zvyšujícím se počtem takových těhotenství vyvíjet silnější imunitní reakci. Objektem mateřské imunitní reakce by měl být některý ze specificky mužských proteinů antigenní povahy, které jsou kódovány na chromosomu Y. Tyto molekuly souhrnně označované jako H-Y antigeny jsou produkovány mužskými, ne však ženskými buňkami. Pokud se mužské buňky dostanou do ženského organismu, ženský organismus proti specificky mužským antigenům vyvíjí obrannou reakci. Podle této hypotézy by budoucí homosexuální orientace muže mohla mít základ již v prenatálním vývoji, embryogenezi.

Pokud by měla být prokázána platnost této hypotézy, tak by jednak na sexuální orientaci mužů neměly mít vliv jejich starší sestry, což Blanchard (2018b) znovu dokládá v rozsáhlé metaanalytické studii, a efekt pořadí narození by se zároveň neměl projevit u homosexuálních žen, protože ty žádné

specificky mužské proteiny antigenní povahy exprimovat nemohou. Homosexuální ženy skutečně nevykazují odchylku od náhodného pořadí narození (Bogaert, 1997).

Zatímco očividný vliv pořadí narození mezi bratry na mužskou homosexualitu byl prokázán v několika desítkách nezávislých studií (přehled uvádí v další metaanalýze Blanchard (2018a)), lze spekulovat, zda častější výskyt homosexuality mezi později narozenými muži je výsledkem výchovných vlivů, nebo v souladu s MIH prenatální mateřskou imunizací. Na vzorcích adoptovaných homosexuálů a heterosexuálů Bogaert (2006) jasně demonstroval, že pouze biologičtí starší bratři zvyšují pravděpodobnost homosexuální orientace svých mladších bratrů, a to nehledě na to, zda s nimi byli vychováváni, či nikoliv. Naopak nebiologičtí starší bratři nehledě na délku doby, kterou s nimi strávili, neměli na sexuální orientaci svých mladších nevlastních bratrů vliv. Tento fakt tedy vyvrací domněnku, že by se psychosociální vlivy podílely na vzniku mužské homosexuality a hovoří ve prospěch hypotézy mateřské imunosenzitivity.

Bogaert a Skorska (2011) vyjmenovávají podmínky, které musejí být splněny, aby mateřská imunizace mohla přispívat ke vzniku homosexuality: (i) embryonální materiál vstupuje do matčina těla, (ii) tento materiál obsahuje specificky mužské proteiny, které vyprovokují mateřskou imunitní odpověď, (iii) tyto proteiny by měly hrát úlohu v pohlavní diferenciaci mozku, (iv) mateřská imunitní odpověď by měla ovlivnit funkci těchto proteinů a (v) mateřská imunitní odpověď by měla být silnější s každým dalším mužským embryem a být schopna v matčině krvi přetrvat. Případný mechanismus účinku přirovnávají autoři k fetální erytroblastóze, jevu, kdy je ohrožen vývoj Rh pozitivního embrya Rh negativní matkou. Pokud Rh negativní matka totiž dříve prodělala těhotenství (ukončené či neukončené) s Rh pozitivním embryem, byla při porodu či potratu či jinými mechanismy imunizována Rh faktorem svého potomka a proti Rh faktoru její tělo začalo vyrábět protilátky. Ty v případě těhotenství s dalším Rh pozitivním embryem pronikají přes placentu a způsobují hemolýzu embryonálních erytrocytů. Principálně stejně by mohla fungovat imunizace H-Y antigeny a následná interakce protilátek s dalším embryem. Na základě těchto kritérií autoři navrhuji čtyři možné proteiny, které by mohly mateřskou imunitní odpověď vyvolat.

Velice pozoruhodnou se jeví spekulace, že původně udávaný podíl homosexuálů, jejichž homosexualita by měla být zapříčiněna mateřskou imunizací (okolo 30 %, viz Blanchard & Bogaert, 1996), může být ve skutečnosti i silně podhodnocený – nelze totiž dobře postihnout počet samovolně potracených mužských embryí, která se na imunizaci mohou rovněž, ba silněji podílet.

První a zatím jedinou empirickou evidenci pro hypotézu mateřské imunosenzitivity přináší Bogaert et al. (2018). Jeho tým prověřil u matek homosexuálních mužů přítomnost protilátek proti dvěma ze čtyř dříve navržených proteinů – protokadherinu 11 (PCDH11Y) a neuroliginu 4 (NLGN4Y). Na přítomnost protilátek v krvi byly testovány ženy s homosexuálním synem bez staršího bratra a ženy s homosexuálním synem se starším bratrem/staršími bratry; jako kontroly byli testováni matky

heterosexuálů, ženy bez synů a muži. Hypotéza byla taková, že se hladiny protilátek budou mezi jednotlivými skupinami lišit. Vzhledem k tomu, že ženy obecně oproti mužům nevykazovaly signifikantně vyšší hladinu protilátek proti PCDH11Y, byl tento protein z dalšího testování vyloučen. Testy však prokázaly meziskupinově signifikantní rozdíly v hladině protilátek proti NLGN4Y v následujícím pořadí: ženy bez synů < matky heterosexuálů < matky homosexuálů bez staršího bratra < matky homosexuálů se starším bratrem.

Bylo tedy prokázáno, že ženy vyvíjejí protilátky proti specificky mužskému proteinu NLGN4Y a že hladina těchto protilátek vzrůstá s počtem synů. Protein NLGN4Y hraje zásadní roli ve formování nervových synapsí. S jeho rostoucí obsazeností protilátkami v CNS vyvíjejícího se embrya by mohlo docházet k abnormalitám v jeho funkci. Zajímavé je, že protilátky proti NLGN4Y vykazovaly i ženy, které žádného syna neměly – autoři to přičítají na vrub imunizaci nevědomě potracenými embryi či jiným mužským biologickým materiálem z prostředí, např. spermatem či slinami. To by opět znamenalo, že hypotéza mateřské imunosenzitivity může vysvětlovat homosexualitu mnohem většího množství mužů, než se dosud předpokládalo.

### *1.3 Etické aspekty výzkumu biologické etiologie homosexuality*

Na závěr této kapitoly je třeba se zmínit o možných etických důsledcích výzkumů, které odhalují genetickou a fyziologickou podstatu homosexuality. Výraznou obavu z toho, co genetické výzkumy homosexuality mohou přinést, vyjadřuje Schuklenk et al. (1997). Bez hlubšího osvětlení původu svých tezí prohlašuje, že lidé zkoumající genetické pozadí homosexuality ve skutečnosti vystupují z homofobních pozic, dále říká, že výzkum zaměřený na původ sexuální orientace nemůže přinést odpovědi na otázky týkající se samotného významu a normality homosexuality, přičemž vůbec nebere v potaz evoluční teorie, které, jak dále bude uvedeno, z genetických a imunologických zjištění přímo vychází.

Schuklenk ovšem diskutuje i možné negativně eugenické zásahy do populace ve chvíli, kdy by úroveň poznatků o původu homosexuality umožnila víceméně spolehlivou prenatální diagnostiku, která se nyní stává stále více myslitelnou. Tato Schuklenkova obava je jistě relevantní o to více, že sám jeden z významných vědců zkoumajících homosexualitu, J. M. Bailey, bez ostychu přiznává, že na prenatálních selekcích proti homosexualitě by nebylo principiálně nic špatného, pokud by se jednalo o volbu rodičů; touto možností by vzrostla svoboda jednotlivce mít takové dítě, jaké si přeje, což Bailey považuje za jednoznačně pozitivní. Je s podivem, že možné celopopulační důsledky takového revolučního opatření mu na mysl úplně nepřicházejí (Greenberg & Bailey, 2001).

Možnost zneužití v sobě nese i nové zjištění, že stroje dokáží s poměrně vysokou přesností (81% přesnost pro muže, 71% přesnost pro ženy) odhadnout sexuální orientaci z jediného snímku

obličej. Jak autoři přiznávají, kvůli rostoucímu využívání kamerových systémů v různých státech světa představuje jejich objev potenciální hrozbu pro bezpečnost homosexuálních mužů a žen (Wang & Kosinski, 2018).

## 2 Evoluční teorie

Homosexuální orientace u člověka je z hlediska klasického darwinismu paradoxním jevem (Futuyma & Risch, 1983; Muscarella et al., 2001; Camperio-Ciani et al., 2004; Apostolou, 2013). Pokud homosexualita není novodobá čistě psychosociální patologie a pokud existují geny, které se na vzniku homosexuality podílejí (což je pravda, byť konkrétní geny s určitostí známe nejsou, viz předchozí kapitola), měla by homosexualita záhy být vymýčena přirozenou selekcí. Homosexuální muži zanechávají méně potomstva než heterosexuálové, jejich plodnost se pohybuje mezi 0,2 a 0,7násobkem plodnosti heterosexuálů (Ciani et al., 2015).

Několik hypotéz bylo formulováno, které se snaží tento zdánlivý „paradox“ vysvětlit. Zjednodušeně se dají rozdělit do dvou skupin podle toho, zda připisují adaptivní výhodu přímo homosexuální orientaci, nebo nějakému kompenzačnímu projevu homosexuálních alel. Hypotéza příbuzenského výběru a v rámci ní i hypotéza rodičovské manipulace považují za adaptivní homosexuální orientaci. Hypotézy sexuálně antagonistické selekce a vyváženého polymorfismu nahlíží na homosexualitu jako na vedlejší produkt jiného, z hlediska zúčastněných genů adaptivního znaku. Hypotéza stejnopohlavních aliancí považuje za adaptivní homosexuální chování, ovšem při současném zachování heterosexuální reaktivity. Výlučnou homosexualitu považuje za občasně se vyštěpivší a v podstatě neadaptivní znak, v čemž je podobná hypotéze vyváženého polymorfismu.

### 2.1 Příbuzenský výběr (*kin selection*)

S myšlenkou selekční výhodnosti homosexuality a jejího udržování v populaci prostřednictvím příbuzensky zaměřeného altruismu přichází E. O. Wilson. Letmo se o této možnosti zmiňuje ve svém *opus magnum Sociobiology: The New Synthesis* (Wilson, 1975) a dále ji rozpracovává v knize *On Human Nature* (Wilson, 1978). Podle Wilsona by samotná homosexualita mohla být adaptivní znak, který by šíření genů homosexuálů napomáhal nepřímo skrze jejich inkusivní fitness (Hamilton, 1964), tzn. zvýhodňoval by příbuzné homosexuálů a v nich i jejich geny. Homosexuálové podle tohoto scénáře mohli sloužit jako takzvaní helpři – absence péče o vlastní potomky by jim umožnila více pomáhat svým příbuzným, chodit na lov, vykonávat práci v místě sídliště rodiny, případně zastávat společensky vysoce honorované pozice šamanů a věštců. Přímou manuální výpomocí nebo prostřednictvím svého vysokého společenského statusu mohli zvyšovat životní podmínky a fitness svých sourozenců a jejich

děti. Pokud by takto zvýšená inkusivní fitness vykompenzovala či ještě převýšila ztrátu homosexuálový reprodukce, homosexualita sama o sobě by byla adaptivní životní strategií a příbuzenský výběr samotný by dostačoval k udržení homosexuality v populaci.

Empirická evidence pro tuto hypotézu je však rozporuplná. Výzkumy testující hypotézu si daly za úkol odhalit, zda homosexuální muži vykazují vyšší míru příbuzensky zaměřeného altruismu než muži heterosexuální. Byla prokázána vyšší míra empatie u pravděpodobně nerepresentativního (participanti byli členové křesťanské organizace) vzorku homosexuálů. Autoři studie navrhuji, že tato vyšší míra empatie pozitivně koreluje s vyšší mírou altruismu (Salais & Fischer, 1995). Výzkumy provedené v USA (Bobrow & Bailey, 2001), UK (Rahman & Hull, 2005), Kanadě (Forrester et al., 2011) a Japonsku (Vasey & VanderLaan, 2012) však nepotvrdily vyšší míru příbuzenského altruismu u homosexuálů, a hovoří tak v neprospěch hypotézy příbuzenského výběru. Altruismus byl ve výše uvedených studiích měřen sebehodnotícími dotazníky s položkami typu: „Poskytl bych prostředky na vzdělání své neteře/svého synovce; byl bych ochoten své neteře/synovce pravidelně hlídat“ aj., dále byl v některých případech měřen peněžní obrat mezi probandem a dalšími členy rodiny, četnost kontaktu a emoční blízkost. Bobrow a Bailey (2001) navíc zjistili, že homosexuálové z jejich vzorku oproti heterosexuálům poskytovali signifikantně méně peněz nejmladším a nejstarším sourozencům, byli emočně více vzdálení od otců a nejstarších sourozenců a méně udržovali kontakt s oběma rodiči.

Všechny z těchto výzkumů však referují pouze o stavu moderních postindustriálních společností, které od pleistocenního *prostředí evoluční adaptovanosti* (EEA, environment of evolutionary adaptedness) doznaly tak zásadní proměny, že v jejich kontextu původně adaptivní znak může velice snadno ztratit svůj projev. Proto jsou předchozí výzkumy z pohledu hodnotnosti pro hypotézu příbuzenského výběru víceméně irelevantní (Vasey et al., 2007).

Podobnou námitku však nelze vznést vůči sérii výzkumů provedených na původním obyvatelstvu v Nezávislém státě Samoa, který se rozkládá na čtyřech ostrovech v západní části Samojských ostrovů v Polynésii. Na Samoe existuje kulturně podmíněné třetí pohlaví, jehož příslušníci se označují jako *fa'afafini*. Biologicky se jedná o muže, kteří v dospělosti adoptují větší či menší množství projevů typických pro ženské pohlaví, ať už se jedná o způsob mluvy, styl oblékání, koníčky či preferované zaměstnání. Tito fa'afafini se těší společenskému uznání, neplodí děti a sexuální styky v dospělosti udržují výhradně nikoliv mezi sebou, ale s cispender muži (biologické pohlaví a pohlavní identifikace cispender lidí se shoduje, opakem je transgender). Proto je lze optikou západní kultury považovat za homosexuální, byť jejich zcela specifické postavení svědčí o neadekvátnosti používání západní sexuologické terminologie v odlišném kulturním prostředí, pro což vypovídá i fakt, že téměř každý mužský cispender heterosexuální Samoan měl ve svém životě údajně alespoň jednou sex s fa'afafinem. Samojská kultura je kolektivistická se silnými vazbami uvnitř rodiny a absencí migrace odrostlých dětí od rodiny. Především však zdejší androfilní (mající rádi muže) muži, fa'afafini, nečelí

společenskému odvržení, v důsledku čehož ani jejich vazby s rodinou netrpí potenciální emoční deformací, jako tomu může být u androfilních mužů na západě (Vasey et al., 2007). Proto Samoa tvoří ideální prostředí pro testování hypotézy příbuzenského výběru.

Je otázka, do jaké míry se skupina „fa'afafinů“ protíná se skupinou „homosexuálů“, a do jaké míry lze tudíž výsledky fa'afafinů vztahovat obecně na homosexuály. Fa'afafini vykazují silnou dětskou genderovou nonkonformitu (Bartlett & Vasey, 2006), která je i v západních kulturách silným prediktorem homosexuální orientace (Bailey & Zucker, 1995). U fa'afafinů byl navíc zdokumentován i efekt starších bratrů a efekt pořadí narození. Kromě většího množství starších bratrů mají i více starších sester, efekt starších bratrů se ale ukazuje jako silnější. Matky fa'afafinů zanechávají více potomstva než matky heterosexuálů (Vasey & VanderLaan, 2007; VanderLaan & Vasey, 2011). Tyto skutečnosti nasvědčují tomu, že fa'afafini by se dali zjednodušeně považovat za homosexuály.

Skutečně, série dotazníkových šetření potvrdila, že fa'afafini jsou oproti heterosexuálním mužům ochotnější být altruističtí vůči svým neteřím a synovcům (tzv. avunkulární altruismus), například jsou ochotnější investovat čas do jejich hlídání a vzdělávání, v obecné míře altruismu se mezi sebou skupiny však neliší (Vasey et al., 2007; Vanderlaan & Vasey, 2012). V tomto ohledu fa'afafini předčili i bezdětné ženy a matky (Vasey & VanderLaan, 2009). Případ samojských fa'afafinů může být brán jako důkaz pro Wilsonovu hypotézu příbuzenského výběru.

Mohlo by se tedy zdát, že když se hypotéza příbuzenského altruismu prokáže ve společnosti, která ze všech zkoumaných zřejmě nejvěrněji odráží prostředí původních adaptací člověka, je minimálně jistý vliv příbuzenského altruismu na vznik mužské homosexuality prokázán. Věc však zřejmě není tak jednoduchá. Výzkum Ciani et al. (2016a) srovnával na vzorcích tří populací míru avunkulárního, obecně rodinného a obecného altruismu mezi heterosexuálními a homosexuálními muži. Výzkum byl prováděn na populaci španělské, italské a na ostrovní subpopulaci thajského nomadického národa Urak Lawoi, který je v mnohých ohledech podobný populaci samojské, včetně existence akceptovaného třetího pohlaví. Ciani a jeho tým zjistili, že ani v jedné ze tří populací nevykazují homosexuální muži vyšší míru avunkulárního nebo obecně příbuzenského altruismu. Mužská populace Urak Lawoi, nehledě na sexuální orientaci probandů, byla ve všech ohledech signifikantně více altruistická než populace španělská a italská. Ciani a spol. diskutují, že zvýšená míra avunkulárního altruismu mezi fa'afafiny může být pouze artefakt specifické samojské kultury, který se nepromítne do jiných, byť velmi podobných společností. Ciani rovněž namítá, že efekt avunkularismu fa'afafinů slábně, pokud se od něj odečte efekt velké rodiny. Zbývající efekt příbuzenského výběru podle Cianiho rozhodně nestačí k tomu, aby sám o sobě zajistil výhodnost a udržení homosexuality. O Cianiim dalším navrhovaném mechanismu, totiž sexuálně antagonistické selekci, bude řeč v jedné z dalších podkapitol.



Výzkum Cianiho týmu byl podroben mohutné kritice ze strany Vaseyho et al. (2016), například proto, že populace Urak Lawoi je ve skutečnosti prý silně ovlivněna turismem, příslušníci zkoumaného třetího pohlaví pracují v hotelových resortech, a tak nemají čas věnovat se svým příbuzným. Tato kritika byla Cianiho týmem smetena ze stolu (Ciani et al., 2016b). Masivní turismus na ostrově funguje teprve pár let, takže všichni probandi strávili většinu života v původním společenském uspořádání; lidé Urak Lawoi i přesto, že někteří z nich pracují v hotelových resortech, jsou silně izolovanou menšinou a zachovávají si své kulturní návyky.

Nejnovější informace přináší výzkum Nila et al. (2018), kteří se totožný problém rozhodli prověřit na indonésckém ostrově Jáva. Tamní homosexuální muži na rozdíl od heterosexuálních vykazovali zvýšené avunkulární tendence, svým neteřím a synovcům poskytovali více peněz než heterosexuálové. Výsledky samojských měření byly tedy replikovány, byť ne na zcela nezávislém vzorku, protože populace jávská a samojská se odvozují ze stejné diaspory. Dále byli počítáni synovci a neteře obou skupin mužů coby měřítko inkusivní fitness. Homosexuálové sice oproti heterosexuálům měli více neteří a synovců, tento exces by ovšem nestačil na pokrytí nákladů plynoucích ze ztráty reprodukce. Nila et al. svými výpočty navíc zjistili, že zvýšený avunkulární altruismus se promítl v podobě pouze 0,5 neteře/synovce navíc, což ad hoc znamená kompenzaci pouze 20 % nákladů plynoucích ze ztráty reprodukce. Velkou nevýhodou Nilina et al. výzkumu je, že počítá pouze se zvýšenou kvantitou neteří a synovců, možnou zvýšenou fitness (kvalitu) těch stávajících nereflektuje.

Některé výzkumy vliv příbuzenského výběru na udržení homosexuality ukazují, jiné nikoliv. Z těch výzkumů, které tuto hypotézu podporují, však zároveň vyplývá, že příbuzenský výběr ve zkoumané podobě (avunkulární altruismus a jeho pozitivní vliv na počet neteří a synovců) nemůže být jediný mechanismus zajišťující výhodnost a udržení homosexuality.

Závěrem bych poznamenal, že zde prezentované výzkumy do jednoho pojímaly altruismus poměrně úzce jako ochotu participantů dobrovolně v konkrétních situacích pomáhat svým příbuzným. Tato vlastnost navíc byla (s výjimkou odhadnuté částky reálně poskytnutých peněz) měřena pomocí jen několikapoložkových dotazníků, a ne skutečnými behaviorálními projevy, jako je například množství času strávené hlídáním či výukou. Výhoda plynoucí z homosexuality mohla být v ancestrálních podmínkách navíc tak odlišná, že může být nemožné ji těmito výzkumy podchytit. O velice zajímavém a nadějném alternativním pohledu na hypotézu příbuzenského výběru (Apostolou, 2013) se zmiňuji na konci následující subkapitoly.

## 2.2 Rodičovská manipulace

Hypotézu rodičovské manipulace prvně ve svém slavném článku *Parent-Offspring Conflict* nastiňuje Trivers (1974). Podle něj by rodiče nějakým způsobem mohli manipulovat své potomky, aby

z nich učinili homosexuály, čímž by si rodiče zvýšili svou inkusivní fitness. Zde také tkví hlavní rozdíl oproti Wilsonově hypotéze příbuzenského výběru, která počítá s tím, že homosexualita je inkusivně výhodná přímo pro jejího nositele. Dále je hypotéza rodičovské manipulace speciální v tom, že říká, jakým mechanismem by ke vzniku homosexuality mělo dojít – nějakým druhem rodičovské manipulace. Kromě těchto dvou specifík však lze hypotézu považovat za formu hypotézy příbuzenského výběru.

Trivers říká, že za určitých okolností může být homosexualita potomka výhodná pro rodiče homosexuála, zároveň však již nevýhodná pro homosexuála samotného. Z pohledu (ad hoc diskutovaného) homosexuála je lhostejno, zda vyprodukuje potomky vlastní, nebo zda namísto toho pomůže svým rodičům vyprodukovat stejný počet svých sourozenců, se svými potomky i se svými sourozenci totiž sdílí stejný podíl svých genů ( $r=0,5$ ). To se ovšem nedá vztáhnout i na homosexuálova rodiče, který se svými vlastními dětmi, homosexuálovými sourozenci, sdílí jednu polovinu svých genů ( $r=0,5$ ), se svými vnoučaty, homosexuálovými potomky, však sdílí pouze jednu čtvrtinu svých genů ( $r=0,25$ ). Pro rodiče tudíž bude výhodnější, když mu jeho homosexuální potomek pomůže vyprodukovat například dva další potomky, než kdyby mu homosexuál vyprodukoval tři vnoučata, poněvadž  $2 \cdot 1/2 > 3 \cdot 1/4$ . Taková situace je výhodná pro rodiče, je ovšem nevýhodná pro případného homosexuálního potomka, z čehož pramení v názvu článku předestřený konflikt.

Na tomto místě je nutno zdůraznit, že Triversův článek není primárně zaměřený na evoluční ne/výhodnost homosexuality. Popravdě v celé relevantní pasáži Trivers mluví o *nereprodukcím se* potomstvu a o tom, že by pro rodiče mohlo být výhodné dotlačit svého potomka do nereproduktivní životní strategie. Že by tato domněnka snad mohla být vztažena na homosexualitu, je naznačeno v jedné větě; navíc není jasné, zda je míněna sexuální orientace, či chování. Přesto si však Triversova hypotéza vydobyla své místo na výsluní mezi ostatními teoriemi, které se evoluční výhodností homosexuality zabývají poctivěji, a jako plnohodnotná bývá uváděna v dalších pracích shrnujících poznání v této oblasti (Ruse, 1981; Rahman & Wilson, 2003; Mbugua, 2015; Roughgarden, 2017).

Proti této hypotéze bylo namítáno, že v zájmu rodiče nikdy nebude učinit ze svého potomka homosexuála, protože takový potomek nikdy nebude tak evolučně úspěšný, jako kdyby se prostě rozmnožoval. Kritici zároveň říkají, že tato hypotéza je v přímém rozporu s jimi navrhovanou hypotézou homofobie, podle které se homofobie vyvinula jako evolučně adaptivní mechanismus sloužící k tomu, aby rodiče zabránili kontaktu svých potomků s cizím homosexuálem, který by z nich učinil rovněž homosexuály (Gallup & Suarez, 1983; Gallup, 1995). Tyto námitky jsou zcela neoprávněné; případnou výhodnost potomkovy homosexuality pro jeho rodiče dokazují jednoduchou nerovnicí o pár odstavců výše. Tyto námitky rovněž vycházejí z předpokladu, že homosexualita vzniká frustrací z heterosexuálních vztahů a deprivací heterosexuálního sexu, lze se tedy homosexualitu jako nouzové řešení za života naučit (Gallup & Suarez, 1983; Gallup, 1995), případně je za příčinu homosexuality

považováno svedení osobou stejného pohlaví během senzitivní periody (Archer, 1996). Vzhledem k rozšiřujícím se poznatkům v oblastech genetiky a imunologie, o kterých píše v první kapitole, lze podobné námitky v současné době zanedbat.

Co je třeba prodiskutovat, je způsob, jakým by potomek musel být manipulován, aby se z něj stal homosexuál. Trivers sám ponechává tuto otázku široce otevřenou, připouští například odlišné rodičovské investice, ale i psychickou manipulaci, zdůrazňuje však, že tato manipulace může probíhat na nevědomé a nezáměrné bázi. Na základě dnes známých skutečností o efektu pořadí narození mezi bratry a hypotéze mateřské imunosenzitivity je pravděpodobné, že k tomuto ovlivnění dochází na ryze biologickém podkladě skrze progresivní imunizaci ženy mužskými antigeny. Známé skutečnosti o FBOE a MIH skvěle vyhovují Triversově hypotéze rodičovské manipulace.

Jakou konkrétní adaptivní výhodu by však rodičovská manipulace zajišťovaná imunologicky měla přinášet? Velmi nadějnou se jeví odpověď nabízená Apostolouem (2013). Lze ji použít i na podpoření hypotézy příbuzenského výběru a je velmi funkční v tom, že bere v úvahu podmínky prostředí, které na člověka působily před mnoha tisíci lety (byť již po přechodu k zemědělskému způsobu života, autor tedy nehovoří o pleistocenním EEA, kdy u člověka vznikala většina evolučních adaptací). Apostolou vychází z faktu, že v zemědělsko-pasteveckých společnostech to není jedinec, který si vybírá svého partnera, jsou to jeho rodiče, konkrétně rodiče dívek, které do potomků více investují (Minturn et al., 1969). Rodiče pro svou dceru vyberou nejvhodnějšího ženicha, tedy takového, který bude mít nejvíce moci a majetku, aby uživil budoucí rodinu a jejich vnoučata. Každý muž, má-li mít šanci založit rodinu s dívkou podle svých představ (přičemž kritéria výběru mohou být různá), se tedy musí snažit nashromáždit co nejvíce zdrojů, musí se tedy snažit, aby z něj jeho rodiče udělali zámožného a žádaného ženicha. To vede ke kompetici bratrů o zdroje svých rodičů, ke zvyšování napětí uvnitř rodiny. Ve chvíli, kdy je počet bratrů snažících se získat z rodinného bohatství svůj podíl příliš vysoký, klesá tím pravděpodobnost, že každý z nich nabyde dostatek zdrojů a bude mít možnost založit rodinu s vhodnou ženou. V takové chvíli by bylo výhodné, aby některý z bratrů byl homosexuální – nebude usilovat o zdroje svých rodičů, protože nebude mít potřebu být žádaným ženichem. Nebude zvyšovat napětí uvnitř rodiny, jeho bratři si budou moci přerozdělit více zdrojů a získat kvalitnější ženy. Ba co víc, homosexuální muž by ani z hlediska přímé reprodukce nemusel přijít nazmar – i jemu by prý mohlo být jeho rodiči smloueno manželství. Oproti svým bratrům by sice zřejmě dostal ženu z nižších příček partnerského trhu, přesto by však měl možnost se rozmnožit. Zvýšil by tím inkusivní fitness svých rodičů a skrze sourozence i svou vlastní, navíc k tomu by zanechal i vlastní potomky. A zde tkví podle Apostoloua výhoda homosexuality oproti asexualitě – s nesníženým sexuálním pudem roste pravděpodobnost, že svazek žena/homosexuální muž zanechá děti, oproti svazku žena/asexuální muž.

Je třeba věnovat pozornost tomu, že v tomto případě by homosexuál nemusel prokazovat zvýšenou míru avunkularismu, aby zvýšil svou inkusivní fitness. Klasická hypotéza příbuzenského

výběru předpokládá navýšení fitness homosexuálních příbuzných oproti normě. Příbuzenský výběr v Apostolově pojetí vychází primárně z toho předpokladu, že narození homosexuála do rodiny nesníží fitness jeho příbuzných, jako by ji snížilo narození dalšího heterosexuála.

Pokud je správné, co Apostolou říká, pak by mužská homosexualita měla být vzácnější v lovecko-sběračských společnostech, což bylo potvrzeno (Barber, 1998). Apostolou dále nastiňuje, že v naší postindustriální společnosti, která již nežije pastevecko-zemědělským způsobem života, by výskyt mužské homosexuality měl být potlačován selekcí. Apostolou zřejmě počítá s tímto mechanismem coby jediným zajišťujícím udržení homosexuality.

## 2.3 Sexuálně antagonistická selekce

### 2.3.1 Zvýšená fekundita ženských příbuzných homosexuálů

Tato hypotéza byla vyvinuta na základě známých skutečností o asymetrii zastoupení homosexuálních příbuzných homosexuálů v jejich rodičovských liniích (více na maternální straně), vyšší fekunditě příbuzných žen v maternální linii homosexuálů oproti heterosexuálům (Camperio Ciani et al., 2004) a předpokládané lokalizaci genetické komponenty homosexuality (region Xq28), vše viz první kapitola. Sexuálně antagonistická selekce je proces, v jehož důsledku se v populaci mohou udržovat alely, které nositeli jednoho pohlaví snižují fitness, zatímco druhému pohlaví fitness zvyšují. Například na mouše *Drosophila melanogaster* bylo experimentálně v laboratorních podmínkách ukázáno, že ten samý chromosom X může zvyšovat fitness svému nositeli v kontextu genomů jednoho pohlaví, zatímco v kontextu genomů pohlaví druhého svému nositeli fitness snižuje. Konkrétně byla pro daný chromosom X negativní závislost samčího úspěchu při páření a samičí plodnosti, čili čím vyšší byla plodnost samic, tím nižší byl úspěch samců s identickou kopií chromosomu X (Gibson et al., 2002). Chromosom X byl označen za „hot spot“ pro sexuálně antagonistickou selekci. Počet chromosomů X podle pohlaví je totožný u člověka jako u *D. melanogaster* (dva pro samice a jeden pro samce).

Pakliže by výhoda plynoucí ze zvýšené fekundity ženských přenašeček byla pro alelu či alely, které u mužů způsobují homosexualitu, dostatečná, tyto alely by se v jisté frekvenci udržovaly v populaci společně s mužskou homosexualitou, která by sama o sobě neměla žádnou evoluční výhodu a byla by cenou za zvýšený reprodukční úspěch alel v ženských přenašečkách.

Gavrilets & Rice (2006) matematickými výpočty dokázali, že taková alela by se v populaci mohla udržovat za různých podmínek, lokalizovaná na autosomu či gonosomu, ovšem s mnohem větší pravděpodobností na gonosomu, má-li být udržována sexuálně antagonisticky. Ciani et al. (2008) výpočty a populačně genetickými jedno a dvoulokusovými modely prověřili různé možnosti lokalizace takové alely či alel za podmínek snižování fekundity v mužích (jak byla pro potřeby modelu definována

homosexualita) a zvyšování fekundity v ženách. Žádný z jednolokusových modelů nebyl přijat kvůli své nestabilitě (brzy vedl k fixaci či extinkci alely) nebo proto, že neodpovídal reálně známým skutečnostem o asymetrii v rozložení znaku mezi příbuznými heterosexuálů a homosexuálů. Dvoulokusový model se dvěma autosomy selhal. Avšak dvoulokusový model se dvěma alelami na chromosomu X či s jednou alelou na chromosomu X a druhou na autosomu se ukázal být vhodný. Počítal s tím, že „homosexuální alela“ v jednom lokusu bude dominantní, aktivátorová, a pro rozvoj znaku bude stačit jedna kopie, zatímco „homosexuální alela“ v druhém lokusu bude neúplně dominantní či recesivní, rozvoj znaku bude tedy pro tento lokus vyžadovat obě alely. Tento model vedl ke stabilnímu polymorfismu alel a zároveň vyhovoval i asymetriím v rozložení znaku. Autoři rovněž modelovali případy, kdy by přetrvávání homosexuality bylo zajišťováno overdominancí (zvýšená fitness mužských heterozygotních přenašečů, viz následující podkapitola), tyto modely však nevedly k žádaným asymetriím. Více než dvoulokusové modely prověřovány nebyly.

Velkou nevýhodou modelů zkonstruovaných Ciani et al. (2008) je fakt, že nepočítají s neúplnou penetrancí genetického základu do fenotypového projevu, přičemž tato neúplná penetrance je zřejmá. Novější výzkumy jednovaječných dvojčat, která jsou geneticky identická, ukazují, že pravděpodobnost, se kterou bude sourozenec se svým dvojčetem sdílet neheterosexuální orientaci, je okolo 20 % (Bailey et al., 2000; Langstrom et al., 2010). To při daném výpočtu konkordance zároveň znamená, že z určitého množství osob majících predisposici k homosexualitě se homosexualita neprojeví u 44 % z nich. Na tento nedostatek předchozích modelů odpovídá Chaladze (2016), který zkoumal možnost lokalizace genetické komponenty homosexuality na jednom X vázaném lokusu. Ve shodě s Cianim konstatoval, že za předpokladu úplné penetrance alely je takový model nestabilní. Pokud ovšem předpokládal pouze 20% a 50% pravděpodobnost rozvinutí znaku u mužů nesoucích alelu, alela se v populaci udržovala s určitou frekvencí za současné existence homosexuality u malé proporce mužů. Chaladzeho modely ovšem nezapočítávají asymetrii ve frekvenci znaku, a tak není jisté, zda by v tomto ohledu mohly odpovídat skutečnosti.

Chaladze konstatuje, že některé dosud rozporné výsledky při prokazování genetického podkladu homosexuality (např. studie nepotvrzující sdílení oblasti Xq28, viz Rice, 1999) mohou plynout z faktu, že do heterosexuální skupiny byli zařazeni muži s genetickou predisposicí k homosexualitě, u nichž se ovšem tato predisposice neprojevila.

Empirické výzkumy rovněž často svědčí pro tuto hypotézu, byť výjimky existují. Například King et al. (2005) dokázal vyšší počet příbuzných u homosexuálních mužů oproti heterosexuálům, ovšem na paternální, nikoliv na maternální straně, jak by to vyžadovala sexuálně antagonistická selekce; homosexuál může sdílet svůj chromosom X pouze s ženami na matčině straně. King pracoval se vzorkem venerologických pacientů, jehož případnou nereprezentativnost nelze vyloučit. Rahman et al. (2008) replikoval zjištění o vyšším zastoupení homosexuálních příbuzných v maternální

linii bílých i nebílých homosexuálních mužů. Pouze pro bílé muže se mu však podařilo prokázat efekt vyšší plodnosti maternálních tet. U nebílých mužů zjistil vyšší plodnost různých tříd příbuzných pro heterosexuály. Autor spekuluje, že genetický faktor podílející se na vzniku homosexuality u muže může být pro obě populace stejný, ale jen v bílé populaci zvýší plodnost žen sexuálně antagonistickým mechanismem.

Výsledky pro samojské fa'afafíny přináší Semenyna et al. (2017) – zjistili vyšší fekunditu matek, maternálních babiček a paternálních strýců fa'afafínů oproti heterosexuálním mužům. Podle autorů to nelze brát jako jednoznačnou podporu pro hypotézu sexuálně antagonistické selekce, protože na reprodukčním úspěchu matek a babiček se podílejí jejich mužští partneři, s nimiž je homosexuál taky příbuzný. Vyšší fekundita maternálních tet, která zde nebyla prokázána, by znamenala jasnou podporu pro hypotézu, protože s reprodukčními partnery svých tet homosexuál příbuzný není. Vyšší plodnost matek a navíc i maternálních tet italských homosexuálů byla dokázána výzkumem lemmola & Ciani (2009), kteří na větším vzorku replikovali své předchozí výsledky (Camperio-Ciani et al., 2004).

Bez metaanalytického ověření dosavadních výzkumů je složité učinit absolutní závěr, že sexuálně antagonistická selekce je zodpovědná za výskyt mužské homosexuality, nicméně mnohé výzkumy, byť ne všechny, a populačně genetické modely nasvědčují tomu, že sexuálně antagonistická selekce hraje v jejím udržení významnou úlohu.

### 2.3.2 Hypotéza hypergynie

S dalšími zajímavými poznatky přichází Barthes et al. (2015), jejich modifikace je známá jako hypotéza hypergynie. Na základě analýzy antropologických dat současných společností zjistili, že pravděpodobnost popsaného výskytu homosexuality koreluje s mírou sociální stratifikace dané společnosti. Čím více je společnost stratifikovaná, tj. rozdělená do relativně izolovaných sociálních a reprodukčních tříd, tím vyšší je pravděpodobnost, že v ní byla dokumentována homosexualita. Překvapivě v některých společnostech vůbec nebyla odhalena existence homosexuálních preferencí i přes přímé terénní výzkumy antropologů. Vyskytly se i případy, kdy v dané řeči neexistovalo pro cokoliv podobného homosexualitě slovo a příslušníci domorodých kmenů měli problém pochopit princip stejnopohlavních milostných vztahů a stejnopohlavního sexu. Opět je však otázkou, zda je správné na tato zjištění pohlížet optikou konvenčních představ západních vědců o sexuálním chování a vztazích. Ve shodě s hypotézou sexuálně antagonistické selekce Barthes spekuluje, že ženská přenašečka homosexuální alely se mohla díky své vyšší plodnosti, femininitě a atraktivitě snáze provdat za muže z vyšší sociální vrstvy. Barthes et al. (2013) na modelu ukazují, že pokud by taková alela skutečně zvýšila ženinu šanci stát se příslušnicí vyšší vrstvy, genotypová hodnota této alely by rostla.

V takovém případě by homosexuální alely začaly být podporovány selekcí až ve chvíli, kdy by kumulace majetku umožnila vznik společenských tříd, podle autorů tedy po přechodu k zemědělství v neolitu. Stejně jako Apostolou (2013) tak Barthes datuje počátek masivnějšího rozšíření mužské homosexuality do doby poměrně nedávné, circa před 10 000 lety. Barthes ovšem narozdíl od Apostolou nepřipisuje homosexualitě adaptivní funkci. Dále Barthes spekuluje, že by se v budoucnu mohl vyvinout mechanismus, který by u znaku udržovaného sexuálně antagonisticky kompenzoval jeho ztrátovost ve druhém pohlaví, což by logicky ještě snižovalo penetranci homosexuálních alel v mužích. Barthesova hypotéza je souhlasná se zjištěním, že soustavná celoživotní homosexuální preference se nevyskytuje u zvířat – zvířata neovládají zemědělství a nekumulují majetek.

Studie Barthese a kolegů byla opět silně kritizována zastánci hypotézy příbuzenského výběru (VanderLaan et al., 2014). Podle nich existuje sociální stratifikace i u jiných živočišných druhů, např. makaka růžolícího, *Macaca fuscata*, přesto u něj dlouhodobá homosexuální preference nebyla zaznamenána. Životní strategie člověka a makaka jsou ovšem poněkud odlišné, makak růžolící neovládá zemědělství a reprodukční pár trvá jen jeden až několik málo dní, samice se během reprodukčního období páří s více samci, paternita je tedy nejistá (Huffman, 1992), což samici a jejímu mláděti může znesnadňovat přístup k benefitům plynoucím z vyššího sociálního postavení jejího partnera.

Podle VanderLaana et al. neexistuje žádné potvrzení Barthesova předpokladu o vyšší femininitě a atraktivitě matek homosexuálů. Kritice je podroben také Barthesův předpoklad, že absence písemného záznamu o homosexualitě v dané společnosti se dá ztotožnit se skutečnou absencí homosexuality. VanderLaan et al. argumentují, že etnologové se z rozličných osobních důvodů o zdokumentované homosexualitě nemuseli šířit ve svých publikacích, rovněž zpovídaní domorodci jim mohli existenci homosexuality prostě zamlčet.

## 2.4 Vyvážený polymorfismus – *superiorní heterozygotická fitness*

Hypotéza předpokládá, že mužská homosexualita má genetický podklad a že alely, které jsou za mužskou homosexualitu zodpovědné, jsou v populaci udržované díky výhodě, kterou poskytují svým mužským heterosexuálním přenašečům. Tito přenašeči jsou pro daný lokus heterozygotní, případně disponují jistým množstvím homosexuálních alel v mnoha lokusech. Homosexuální fenotyp je vyštěpen v případě, sejdou-li se v daném lokusu dvě homosexuální alely, případně disponuje-li jedinec v mnoha lokusech počtem alel dostatečně vysokým.

Tento mechanismus pro udržení homosexuality poprvé navrhuje Hutchinson (1959) a udává podobnost s determinací fertilní kasty u včely rodu *Melipona*: plodná královna musí být heterozygotní pro tři různé geny. Inspirováni Hutchinsonem, navrhují Macintyre & Estep (1993) pro heterosexuální

přenašeče výhodu v kompetici spermií. Heterozygoti by byli zdatnější kompetitoři, byli více promiskuitní, v důsledku čehož by měli více extrapárových potomků. Hypotézu dále rozpracovávají McKnight (1997; citováno podle Rahman & Wilson, 2003) a Miller (2000).

McKnight uvažuje jednolokusový model. Heterosexuální heterozygoti by podle něj mohli mít posílený sexuální pud, tudíž zvýšenou fitness. Populačně genetické simulace však jednolokusový model za předpokladu zvýšené fitness heterozygotů nepodporují (Ciani et al., 2008). Rovněž nedávná celogenomová asociační studie identifikovala možných lokusů víc (MGS Collaboration et al., 2017). Zdá se tedy, že jednolokusový model je v tomto případě mimo diskusi.

Millerova verze se zdá být pravděpodobnější, udává příklad pěti lokusů podílejících se na homosexualitě, jedná se však pouze o ilustraci. Podle Millera by homosexuální alely v jednotlivých lokusech bránily nadměrné maskulinizaci vyvíjejícího se embrya. Miller zároveň bere v potaz efekt pořadí narození mezi bratry. Pokud by tedy muž vlastnil určitý počet homosexuálních alel a zároveň byl vystaven určitému prostředí *in utero*, vyvinul by se coby poněkud femininní, avšak ještě ne homosexuální. Vzrůstající femininita mladších bratrů by byl adaptivní znak bránící kompetici mezi staršími a mladšími bratry o totožnou společenskou a reprodukční niku. Občasné vyštěpení homosexuála by bylo daní za tento jinak výhodný mechanismus. Miller tedy na rozdíl od Apostoloua (2013, viz podkapitola o rodičovské manipulaci) nepřipisuje výhodu homosexuální orientaci, ale na pořadí narození závislé feminizaci mužů. Předpoklad, že trochu femininní muž by měl oproti tomu maskuliněmu mít výhodu, se zdá být poněkud kontrainuitivní. Miller však říká, že taková feminizace by se projevila vyšší laskavostí, empatičností a vřelostí, což by měly být ženami preferované vlastnosti, protože by signalizovaly, že takový jedinec bude lepším otcem.

Bylo zjištěno, že homosexuální muži oproti heterosexuálním vykazují menší fyzickou agresivitu, ve verbální agresivitě a kompetitivnosti se obě skupiny nelišily (Gladue & Bailey, 1995). Pokud se týká obličejových rysů, výzkumy prokázaly, že ženy hodnotí femininnější mužské obličejové rysy jako více atraktivní než ty maskuliní (Perrett et al., 1998). Zároveň bylo prokázáno, že homosexuálové mají oproti heterosexuálům signifikantně více femininní pohlavně dimorfní obličejové rysy. Kompozitní snímek homosexuálů byl probandy vnímán jako více femininní než kompozitní snímek heterosexuálů, probandi navíc kompozit homosexuálů hodnotili jako atraktivnější, ženy i muži (Robertson et al., 2019). Tato zjištění tedy nepřímou hovoří pro Millerovu hypotézu feminizace, silnější váhu by jistě měl důkaz, že jsou bratrové, případně otcové, homosexuálů femininnější a atraktivnější než bratrové a otcové heterosexuálů.

Kolektivu Zietsch et al. (2008) se podařilo prokázat, že atypická genderová identita (tedy u mužů silnější femininní identifikace) pozitivně koreluje s homosexualitou a v rámci čistě heterosexuální skupiny souvisí atypická genderová identita s vyšším počtem sexuálních partnerů opačného pohlaví. U dvojčat byl zaznamenán vyšší počet sexuálních partnerů mezi heterosexuálními ženami, které měly



homosexuální sestru. Pro muže byl trend nesignifikantní. Vyšší počet sexuálních partnerů pro genderově atypické jedince a pro sourozence homosexuálů by se alespoň v preindustriálních podmínkách mohl odrazit ve vyšším počtu zanechaného potomstva, tedy zvyšovat fitness heterosexuálním přenašečům homosexuálních alel.

Studie Santtila et al. (2009), kteří si stanovili za cíl přímo testovat Millerovu hypotézu, však nejen neprokázala pro heterosexuální bratry homosexuálů více potomků (oproti heterosexuálním bratrům heterosexuálů), nepodařilo se prokázat ani vyšší počet sexuálních partnerů a vyšší počet pohlavních styků. Další testovanou hypotézou byla nižší míra náklonnosti k sexuální agresivitě, nižší míra sexuálního nátlakového jednání a psychopatologických znaků u heterosexuálních bratrů homosexuálů. Heterosexuální muži se vzájemně nijak nelišili v těchto proměnných, ať už jejich bratr byl, nebo nebyl homosexuál. Naopak homosexuální muži (s homosexuálním bratrem) skórovali jako jediná skupina signifikantně nejvýše v náklonnosti k sexuální agresivitě. Autoři studie učinili závěr, že Millerova hypotéza nebyla podpořena. Otázkou ovšem zůstává, zda jsou veličiny jako náklonnost k sexuální agresivitě, sexuální nátlakové jednání a psychopatologie dobrou proxy ke zkoumání femininity a rodičovských schopností heterosexuálních sourozenců homosexuálů, jak to navrhuje Miller.

Konečně Blanchardovi (2012) se nepodařilo prokázat vyšší počet sourozenců prvorozených homosexuálů oproti prvorozeným heterosexuálům. Blanchard říká, že ať už je udržení homosexuality zajišťováno sexuálně antagonisticky nebo skrze vyšší fitness mužských heterozygotů, homosexuálové by měli mít více sourozenců. To neplatí alespoň pro ty prvorozené, protože mají signifikantně méně sourozenců než prvorození heterosexuálové. Vyvážený polymorfismus – superiorní heterozygotická fitness je hypotéza, která by potřebovala silnější empirickou evidenci, aby mohla být přijata.

## *2.5 Stejnopohlavní aliance*

Tato hypotéza se nezabývá homosexuální orientací jako takovou, kterou pokládá spíše za sociální konstrukt vzniknuvší v 18. století s průmyslovou revolucí (Adriaens & De Block, 2006). Za adaptivní je zde považováno homosexuální chování, které na sebeidentifikaci nezáleží. S myšlenkou, že homosexuální chování skrze sex a afektivní vazby zajišťuje mezi muži skupinovou kohezi a podporuje spolupráci a vzájemnou pomoc, přišel snad poněkud překvapivě už Freud (1987; citováno podle De Block & Adriaens, 2004). Ve své Fylogenetické fantazii popisuje, že ve skupině lidských předků si otec monopolizoval všechny ženy výměnou za ochranu skupiny. To se nelíbilo jeho synům, kterým otec za porušení monopolu hrozil kastrací – proto synové od skupiny utekli. V nebezpečném světě potřebovali spolupracovat, potřebovali si bezvýhradně důvěřovat, pro upevnění vzájemných vazeb se

začali angažovat v homosexuálním chování, to pak bylo děděno na jejich potomky jako za života získaná vlastnost. Jedná se o jednu z více příčin vzniku homosexuality, o nichž Freud mluví.

Na poněkud rigoróznější bázi tuto hypotézu rozpracovávají Kirkpatrick (2000) a Muscarella (2000). Podle nich předkové člověka procházeli v adolescenci společenskou marginalizací, bez prostředků a statusu měli méně výhodnou pozici než jejich dospělí druzi. Pokud měli svou nevýhodu vykompenzovat, potřebovali utvořit aliance a spolupracovat mezi sebou. Tyto aliance jim pomohly lépe dosáhnout prostředků, ve společenství se jedinec mohl lépe ubránit útokům ostatních členů skupiny. Pouto mezi dvěma nebo více jedinci bylo stmelováno sexem a afektivní vazbou.

Homosexuální chování bylo mnohokrát dokumentováno u obou pohlaví řady druhů primátů, například šimpanzů učenlivých a šimpanzů bonobů, makaků, paviánů, goril, orangutanů, tamarinů, kočkodanů, malp a dalších. Toto chování zahrnuje vzájemnou genito-genitální stimulaci, masturbaci, felaci a kopulaci (Muscarella, 2000; Vasey, 1995). Vasey (1996) zdokumentoval, že u samic makaků různolících, které jsou momentálně zaangažovány v několik dní trvajícím sexuálním vztahu s jinou samicí, roste míra agresivity vůči cizím samicím a zároveň jsou tyto samice méně napadány ostatními členy skupiny.

Empirická evidence pro tuto hypotézu je omezená. Muscarella (2005) zjistil, že probandi přisuzují větší životní úspěch a více sexuálních partnerů opačného pohlaví postavě ze smyšleného scénáře, pokud tato postava byla v důsledku svého homosexuálního chování přijata na prestižní vysokou školu. Naopak pokud u postavy vedlo její homosexuální chování k negativním důsledkům, probandi této postavě přisoudili menší životní úspěch a méně partnerů. Těžko však rozhodnout, zda lze tento probandy vnímaný rozdíl v úspěchu atribuovat homosexuálnímu chování, a ne například lepšímu vzdělání, kterého se v prvním scénáři vymyšlenému charakteru dostane. Fleischman et al. (2015) zjistili, že u žen pozitivně koreluje homoerotická motivace s hladinou progesteronu, hormonu, který podporuje vytváření sociálních vazeb. V primingové studii pak muži, kteří měli doplňovat písmena do setu slov s afiliativní tematikou, udávali více homoerotické motivace než muži, kteří doplňovali písmena do setů s heterosexuální nebo neutrální tematikou; toto zjištění bylo podpořeno i vyšší hladinou progesteronu. Podle Fleischmanové et al. to znamená, že homosexuální chování by mohlo mít větší tendenci se manifestovat za podmínek vytváření či trvání sociálních vazeb. Autoři výsledek studie interpretují jako doklad pro hypotézu stejnopohlavních aliancí.

Proponenti této hypotézy, Kirkpatrick a Muscarella, počítají s tím, že právě homosexuální chování, které však předpokládá i heterosexuální chování v zájmu reprodukce, je u mužů a u žen adaptivní, tudíž jedinec nejlépe adaptovaný by se měl projevovat jako bisexuál. V dnešní době však kvůli různým společenským restrikcím přijímají tito bisexuální jedinci heterosexuální identitu a homosexuální složka jejich chování je potlačována, proto se například mužská sexuální orientace jeví

nesprávně jako bimodální, ne jako kontinuální proměnná, jak spekulují Muscarella et al. (2001). Oba autoři přiznávají, že homosexuální orientace je fenomén odlišný, kterým se však nezabývají.

V principu nelze shledat zásadního rozdílu od hypotézy Millerovy (2000), která za adaptivní považuje vzrůstající femininitu mladších synů a výlučné homosexualitě nepřipisuje adaptivní funkci. Stejnou optikou lze pohlížet na hypotézu stejnopohlavních aliancí, jen však s tím, že adaptivní předstupeň homosexuální orientace je zde homosexuální chování, i v tomto případě může být homosexualita udržována vyváženým polymorfismem.

## Závěr

Mužská homosexuální orientace je spoluurčena více faktory, geneticky a fyziologicky, přičemž výzkumy ukazují, že ženská homosexualita má odlišnou etiologii (Ciani et al., 2015). V práci bylo shrnuto dosavadní poznání genetického a imunologického původu homosexuality u muže. Jak správně podotýká Balthazart (2018), hypotéza mateřské imunosenzitivity nemusí být v rozporu s genetickými zjištěními. Velice snadno si lze představit syntézu genetických zjištění a poznatků o vychýlených hladinách pohlavních hormonů, o nichž se v souvislosti s homosexualitou diskutuje (pro hrubý přehled viz Fisher et al. (2018)). Bližší pojednání o endokrinních nálezích by však bylo nad rámec této evolučně zaměřené práce.

V práci bylo dále představeno pět hlavních evolučních teorií zabývajících se mužskou homosexualitou. Tyto teorie, nahlíženy v širším rámci, nejsou spolu v rozporu. Teorie příbuzenského altruismu (Wilson, 1975), rodičovské manipulace (Trivers, 1974), sexuálně antagonistické selekce (Camperio-Ciani et al., 2004) a vyváženého polymorfismu (Miller, 2000) počítají s tím, že přítomnost homosexuála v rodině znamená vyšší reprodukční úspěch různých ostatních členů rodiny. Tyto teorie se liší v nabízeném mechanismu, kterým k danému cíli dochází, a zároveň v aktivitě/pasivitě úlohy homosexuála v celém procesu. Teorie stejnopohlavních aliancí (Muscarella, 2000) vysvětluje adaptivní hodnotu homosexuálního chování, výlučnou homosexualitou se nezabývá.

Zda ke vzniku homosexuální orientace dochází výhradně jedním z těchto mechanismů, či kombinací více z nich, není zatím známo. O integraci některých z výše uvedených teorií se pokusili Rahman a Wilson (2003). V prostředí evoluční adaptovanosti vznikly mutace, které u mužů vedly k adaptivnímu bisexuálnímu chování za účelem udržování stejnopohlavních aliancí a zároveň je činily femininnějšími, tedy přitažlivějšími pro ženy. Ženy preferovaly muže s těmito alelami, což časem vedlo k jejich rozšíření v populaci, které umožnilo občasné vyštěpení výlučně homosexuálně orientovaného jedince. Podobně podle Dewara (2003) se u člověka až do neolitické revoluce vyskytovalo adaptivní bisexuální chování. S přechodem k zemědělství a rostoucí velikostí sociální skupiny bylo pro muže výhodnější být femininnější (kvůli zlepšení komunikačních a sociálních dovedností), což časem opět

vedlo k vyštěpování homosexuálů. Ač tedy pokusy o její zodpovězení existují, otázka, jakým způsobem se alely predisponující jedince k homosexualitě udržují v populaci a jaká je (pokud je) funkce homosexuální orientace u muže, nebyla dosud uspokojivě a jednoznačně zodpovězena.

Přestože dosud nebyla formulována jednotící teorie o biologické etiologii mužské homosexuality a výzkum v jednotlivých oblastech (genetika, imunologie, endokrinologie) probíhá spíše izolovaně, podle mého názoru rozhodně nelze vyloučit existenci jednoho jediného primárního mechanismu způsobujícího homosexualitu. Lze si například dobře představit, že, pokud jsou za homosexualitu primárně zodpovědné odlišně zformované neurální struktury, „požadovaného“ výsledku lze docílit jak mateřskou imunizací, tak expresí specifických alel genů, případně jakousi kombinací těchto mechanismů. Vice versa je možné, že, pokud je za homosexualitu primárně zodpovědná exprese odlišných alel se zatím neprozkoumaným efektem, lze expresi těchto alel podpořit zformováním specifických neurálních struktur, interakcí s hormony, případně jsou „homosexuální alely“ v takové kombinaci a takovém nadbytku, že další podpůrné mechanismy pro svou expresi nepotřebují.

V budoucnosti by jistě bylo vhodné podrobit empirickému zkoumání hypotézu příbuzenského výběru v Apostolově pojetí (Apostolou, 2013), Wilsonova verze (Wilson, 1975) totiž nalézají ve výzkumu pouze malou oporu. Zatímco Wilson říká, že homosexuálové aktivně pomáhají svým příbuzným, Apostolou se především domnívá, že narozením homosexuála (na rozdíl od narození dalšího heterosexuála) nevzroste napětí uvnitř rodiny a kompetice mezi bratry. Dále by bylo vhodné a zajímavé otestovat jeden z výchozích předpokladů Barthesovy hypotézy hypergynie (Barthes et al., 2013). V jednoduchém experimentu, ve kterém by probandi měli za úkol hodnotit fotografie obličejů, by se ukázalo, zda jsou matky a obecně maternální ženské příbuzné homosexuálů femininnější a atraktivnější než matky a další ženské příbuzné heterosexuálů. Obdobným způsobem by bylo možné otestovat femininitu obličejových rysů bratrů a otců homosexuálů, a případně získat tak podporu pro Millerovu hypotézu vyváženého polymorfismu (Miller, 2000), podle níž by i heterosexuální nositelé homosexuálních alel měli být oproti průměru femininnější.

## Literatura

- Adriaens, P. R., & De Block, A. (2006). The evolution of a social construction - the case of male homosexuality. *Perspectives in Biology and Medicine*, 49(4), 570–585.  
<https://doi.org/10.1353/pbm.2006.0051>
- American Psychological Association. (2008). Answers to your questions: For a better understanding of sexual orientation and homosexuality. Získáno 9. srpen 2019, z  
<https://web.archive.org/web/20130808032050/http://www.apa.org/helpcenter/sexual-orientation.aspx>
- Apostolou, M. (2013). Interfamily Conflict, Reproductive Success, and the Evolution of Male Homosexuality. *Review of General Psychology*, 17(3), 288–296.  
<https://doi.org/10.1037/a0031521>
- Archer, J. (1996). Attitudes toward homosexuals: An alternative Darwinian view. *Ethology and Sociobiology*, 17(4), 275–280. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(96\)00043-X](https://doi.org/10.1016/0162-3095(96)00043-X)
- Bailey, J. M., Pillard, R. C., Dawood, K., Miller, M. B., Farrer, L. A., Trivedi, S., & Murphy, R. L. (1999). A family history study of male sexual orientation using three independent samples. *Behavior Genetics*, 29(2), 79–86. <https://doi.org/10.1023/A:1021652204405>
- Bailey, J. Michael, Dunne, M. P., & Martin, N. G. (2000). Genetic and environmental influences on sexual orientation and its correlates in an Australian twin sample. *Journal of Personality and Social Psychology*, 78(3), 524–536. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.78.3.524>
- Bailey, J., & Zucker, K. (1995). Childhood Sex-Typed Behavior and Sexual Orientation - a Conceptual Analysis and Quantitative Review. *Developmental Psychology*, 31(1), 43–55.  
<https://doi.org/10.1037/0012-1649.31.1.43>
- Balthazart, J. (2018). Fraternal birth order effect on sexual orientation explained. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(2), 234–236.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1719534115>
- Barber, N. (1998). Ecological and psychosocial correlates of male homosexuality - A cross-cultural investigation. *Journal of Cross-Cultural Psychology*, 29(3), 387–401.  
<https://doi.org/10.1177/0022022198293001>
- Barthes, J., Crochet, P.-A., & Raymond, M. (2015). Male Homosexual Preference: Where, When, Why? *Plos One*, 10(8), e0134817. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134817>
- Barthes, J., Godelle, B., & Raymond, M. (2013). Human social stratification and hypergyny: toward an understanding of male homosexual preference. *Evolution and Human Behavior*, 34(3), 155–163. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2013.01.001>

- Bartlett, N. H., & Vasey, P. L. (2006). A retrospective study of childhood gender-atypical behavior in Samoan Fa'afafine. *Archives of Sexual Behavior, 35*(6), 659–666.  
<https://doi.org/10.1007/s10508-006-9055-1>
- Blanchard, R., & Bogaert, A. F. (1996). Homosexuality in men and number of older brothers. *American Journal of Psychiatry, 153*(1), 27–31.
- Blanchard, Ray. (1997). Birth order and sibling sex ratio in homosexual versus heterosexual males and females. *Annual Review of Sex Research, 8*, 27–67.  
<https://doi.org/10.1080/10532528.1997.10559918>
- Blanchard, Ray. (2012). Fertility in the Mothers of Firstborn Homosexual and Heterosexual Men. *Archives of Sexual Behavior, 41*(3), 551–556. <https://doi.org/10.1007/s10508-011-9888-0>
- Blanchard, Ray. (2018a). Fraternal Birth Order, Family Size, and Male Homosexuality: Meta-Analysis of Studies Spanning 25 Years. *Archives of Sexual Behavior, 47*(1), 1–15.  
<https://doi.org/10.1007/s10508-017-1007-4>
- Blanchard, Ray. (2018b). Older Brothers and Older Sisters Odds Ratios in 36 Samples of Homosexual Males. *Archives of Sexual Behavior, 47*(4), 829–832. <https://doi.org/10.1007/s10508-018-1160-4>
- Blanchard, Ray, & Klassen, P. (1997). H-Y Antigen and Homosexuality in Men. *Journal of Theoretical Biology, 185*(3), 373–378. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1996.0315>
- Bobrow, D., & Bailey, J. M. (2001). Is male homosexuality maintained via kin selection? *Evolution and Human Behavior, 22*(5), 361–368. [https://doi.org/10.1016/S1090-5138\(01\)00074-5](https://doi.org/10.1016/S1090-5138(01)00074-5)
- Bogaert, A. F. (1997). Birth order and sexual orientation in women. *Behavioral Neuroscience, 111*(6), 1395–1397. <https://doi.org/10.1037//0735-7044.111.6.1395>
- Bogaert, Anthony F. (2006). Biological versus nonbiological older brothers and men's sexual orientation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 103*(28), 10771–10774. <https://doi.org/10.1073/pnas.0511152103>
- Bogaert, Anthony F., & Skorska, M. (2011). Sexual orientation, fraternal birth order, and the maternal immune hypothesis: A review. *Frontiers in Neuroendocrinology, 32*(2), 247–254.  
<https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2011.02.004>
- Bogaert, Anthony F., Skorska, M. N., Wang, C., Gabrie, J., MacNeil, A. J., Hoffarth, M. R., ... Blanchard, R. (2018). Male homosexuality and maternal immune responsivity to the Y-linked protein NLGN4Y. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 115*(2), 302–306. <https://doi.org/10.1073/pnas.1705895114>
- Camperio-Ciani, A., Corna, F., & Capiluppi, C. (2004). Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings of the Royal*

- Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1554), 2217–2221.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2872>
- Ciani, A. C., Battaglia, U., & Liotta, M. (2016a). Societal Norms Rather Than Sexual Orientation Influence Kin Altruism and Avuncularity in Tribal Urak-Lawoi, Italian, and Spanish Adult Males. *Journal of Sex Research*, 53(2), 137–148.  
<https://doi.org/10.1080/00224499.2014.993748>
- Ciani, A. C., Battaglia, U., & Zanzotto, G. (2015). Human Homosexuality: A Paradigmatic Arena for Sexually Antagonistic Selection? *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 7(4), a017657.  
<https://doi.org/10.1101/cshperspect.a017657>
- Ciani, A. C., Cermelli, P., & Zanzotto, G. (2008). Sexually Antagonistic Selection in Human Male Homosexuality. *Plos One*, 3(6), e2282. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002282>
- Ciani, A. C., Iemmola, F., & Blecher, S. R. (2009). Genetic Factors Increase Fecundity in Female Maternal Relatives of Bisexual Men as in Homosexuals. *The Journal of Sexual Medicine*, 6(2), 449–455. <https://doi.org/10.1111/j.1743-6109.2008.00944.x>
- Ciani, A. S. C., Battaglia, U., & Liotta, M. (2016b). Response: Avuncularity and Kin Selection in Homosexuals: A Problematic Test or a Problematic Hypothesis? *Journal of Sex Research*, 53(2), 153–156. <https://doi.org/10.1080/00224499.2015.1115809>
- De Block, A., & Adriaens, P. (2004). Darwinizing sexual ambivalence: a new evolutionary hypothesis of male homosexuality. *Philosophical Psychology*, 17(1), 59–76.  
<https://doi.org/10.1080/0951508042000202381>
- Dewar, C. S. (2003). An association between male homosexuality and reproductive success. *Medical Hypotheses*, 60(2), 225–232. [https://doi.org/10.1016/S0306-9877\(02\)00363-8](https://doi.org/10.1016/S0306-9877(02)00363-8)
- Fisher, A. D., Ristori, J., Morelli, G., & Maggi, M. (2018). The molecular mechanisms of sexual orientation and gender identity. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 467, 3–13.  
<https://doi.org/10.1016/j.mce.2017.08.008>
- Fleischman, D. S., Fessler, D. M. T., & Cholakiens, A. E. (2015). Testing the Affiliation Hypothesis of Homoerotic Motivation in Humans: The Effects of Progesterone and Priming. *Archives of Sexual Behavior*, 44(5), 1395–1404. <https://doi.org/10.1007/s10508-014-0436-6>
- Forrester, D. L., VanderLaan, D. P., Vasey, P. L., & Parker, J. L. (2011). Male Sexual Orientation and Avuncularity in Canada: Implications for the Kin Selection Hypothesis. *Journal of Cognition and Culture*, 11(3–4), 339–352. <https://doi.org/10.1163/156853711X591288>
- Fořt, J. (2019). *Lidská homosexualita z evolučně psychologické perspektivy* (Seminární práce). Univerzita Karlova, Praha.
- \*Freud, S., & Grubrich-Simitis, I. (1987). *A phylogenetic fantasy: overview of the transference neuroses*. Cambridge, Mass: Belknap Press of Harvard University Press.

- Fuks, L. (1991). *Mí černošlasí bratři* (Vyd. 2., v Kreditu 1). Praha: Kredit.
- Futuyma, D., & Risch, S. (1983). Sexual Orientation, Sociobiology, and Evolution. *Journal of Homosexuality*, 9(2–3), 157–168.
- Gallup, G. (1995). Have Attitudes Toward Homosexuals Been Shaped by Natural-Selection. *Ethology and Sociobiology*, 16(1), 53–70. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(94\)00028-6](https://doi.org/10.1016/0162-3095(94)00028-6)
- Gallup, G., & Suarez, S. (1983). Homosexuality as a by-Product of Selection for Optimal Heterosexual Strategies. *Perspectives in Biology and Medicine*, 26(2), 315–322.
- Gavrilets, S., & Rice, W. R. (2006). Genetic models of homosexuality: generating testable predictions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273(1605), 3031–3038. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3684>
- Gibson, J. R., Chippindale, A. K., & Rice, W. R. (2002). The X chromosome is a hot spot for sexually antagonistic fitness variation. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 269(1490), 499–505. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1863>
- Gladue, B., & Bailey, J. (1995). Aggressiveness, Competitiveness, and Human Sexual Orientation. *Psychoneuroendocrinology*, 20(5), 475–485. [https://doi.org/10.1016/0306-4530\(94\)00073-J](https://doi.org/10.1016/0306-4530(94)00073-J)
- Greenberg, A. S., & Bailey, J. M. (2001). Parental selection of children's sexual orientation. *Archives of Sexual Behavior*, 30(4), 423–437. <https://doi.org/10.1023/A:1010265416676>
- Hamer, D. H. (1999). Genetics and Male Sexual Orientation. *Science*, 285(5429), 803a–8803. <https://doi.org/10.1126/science.285.5429.803a>
- Hamer, D., Hu, S., Magnuson, V., Hu, N., & Pattatucci, A. (1993). A Linkage Between Dna Markers on the X-Chromosome and Male Sexual Orientation. *Science*, 261(5119), 321–327. <https://doi.org/10.1126/science.8332896>
- Hamilton, W. (1964). Genetical Evolution of Social Behaviour I. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1–+. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4)
- Hu, S., Pattatucci, A., Patterson, C., Li, L., Fulker, D., Cherny, S., ... Hamer, D. (1995). Linkage Between Sexual Orientation and Chromosome Xq28 in Males but Not. *Nature Genetics*, 11(3), 248–256. <https://doi.org/10.1038/ng1195-248>
- Huffman, M. (1992). Influences of Female Partner Preference on Potential Reproductive Outcome in Japanese Macaques. *Folia Primatologica*, 59(2), 77–88. <https://doi.org/10.1159/000156645>
- Hutchinson, G. (1959). A Speculative Consideration of Certain Possible Forms of Sexual Selection in Man. *American Naturalist*, 93(869), 81–91. <https://doi.org/10.1086/282059>
- Chaladze, G. (2016). Heterosexual Male Carriers Could Explain Persistence of Homosexuality in Men: Individual-Based Simulations of an X-Linked Inheritance Model. *Archives of Sexual Behavior*, 45(7), 1705–1711. <https://doi.org/10.1007/s10508-016-0742-2>



- Iemmola, F., & Ciani, A. C. (2009). New Evidence of Genetic Factors Influencing Sexual Orientation in Men: Female Fecundity Increase in the Maternal Line. *Archives of Sexual Behavior, 38*(3), 393–399. <https://doi.org/10.1007/s10508-008-9381-6>
- King, M., Green, J., Osborn, D. P. J., Arkell, J., Hetherington, J., & Pereira, E. (2005). Family size in white gay and heterosexual men. *Archives of Sexual Behavior, 34*(1), 117–122. <https://doi.org/10.1007/s10508-005-1006-8>
- Kinsey, A. C., Pomeroy, W. R., & Martin, C. E. (1948). *Sexual behavior in the human male*. Oxford, England: Saunders.
- Kirkpatrick, R. C. (2000). The evolution of human homosexual behavior. *Current Anthropology, 41*(3), 385–413. <https://doi.org/10.1086/300145>
- Langstrom, N., Rahman, Q., Carlstrom, E., & Lichtenstein, P. (2010). Genetic and Environmental Effects on Same-sex Sexual Behavior: A Population Study of Twins in Sweden. *Archives of Sexual Behavior, 39*(1), 75–80. <https://doi.org/10.1007/s10508-008-9386-1>
- Lippa, R. A. (2005). *Gender, nature, and nurture* (2nd ed). Mahwah, N.J: Lawrence Erlbaum Associates.
- Macintyre, F., & Estep, K. (1993). Sperm Competition and the Persistence of Genes for Male Homosexuality. *Biosystems, 31*(2–3), 223–233. [https://doi.org/10.1016/0303-2647\(93\)90051-D](https://doi.org/10.1016/0303-2647(93)90051-D)
- Mbugua, K. (2015). Explaining Same-Sex Sexual Behavior: The Stagnation of the Genetic and Evolutionary Research Programs. *Journal for General Philosophy of Science, 46*(1), 23–43. <https://doi.org/10.1007/s10838-014-9273-5>
- \*McKnight, J. (1997). *Straight science? homosexuality, evolution and adaptation*. London ; New York: Routledge.
- MGS Collaboration, Sanders, A. R., Beecham, G. W., Guo, S., Dawood, K., Rieger, G., ... Martin, E. R. (2017). Genome-Wide Association Study of Male Sexual Orientation. *Scientific Reports, 7*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15736-4>
- Miller, E. M. (2000). Homosexuality, birth order, and evolution: Toward an equilibrium reproductive economics of homosexuality. *Archives of Sexual Behavior, 29*(1), 1–34. <https://doi.org/10.1023/A:1001836320541>
- Minturn, L., Grosse, M., & Haider, S. (1969). Cultural Patterning of Sexual Beliefs and Behavior. *Ethnology, 8*(3), 301-. <https://doi.org/10.2307/3772759>
- Muscarella, F. (2000). The evolution of homoerotic behavior in humans. *Journal of Homosexuality, 40*(1), 51–77. [https://doi.org/10.1300/J082v40n01\\_03](https://doi.org/10.1300/J082v40n01_03)

- Muscarella, F., Cevallos, A. M., Siler-Knogl, A., & Peterson, L. M. (2005). The alliance theory of homosexual behavior and the perception of social status and reproductive opportunities. *Neuroendocrinology Letters*, *26*(6), 771–774.
- Muscarella, F., Fink, B., Grammer, K., & Kirk-Smith, M. (2001). Homosexual orientation in males: evolutionary and ethological aspects. *Neuro Endocrinology Letters*, *22*(6), 393–400.
- Mustanski, B. S., DuPree, M. G., Nievergelt, C. M., Bocklandt, S., Schork, N. J., & Hamer, D. H. (2005). A genomewide scan of male sexual orientation. *Human Genetics*, *116*(4), 272–278. <https://doi.org/10.1007/s00439-004-1241-4>
- Nila, S., Barthes, J., Crochet, P.-A., Suryobroto, B., & Raymond, M. (2018). Kin Selection and Male Homosexual Preference in Indonesia. *Archives of Sexual Behavior*, *47*(8), 2455–2465. <https://doi.org/10.1007/s10508-018-1202-y>
- Perrett, D. I., Lee, K. J., Penton-Voak, I., Rowland, D., Yoshikawa, S., Burt, D. M., ... Akamatsu, S. (1998). Effects of sexual dimorphism on facial attractiveness. *Nature*, *394*(6696), 884–887. <https://doi.org/10.1038/29772>
- Pillard, R., & Weinrich, J. (1986). Evidence of Familial Nature of Male Homosexuality. *Archives of General Psychiatry*, *43*(8), 808–812.
- Pritchard, M. (1962). Homosexuality and Genetic Sex. *Journal of Mental Science*, *108*(456), 616-.
- Rahman, Q., & Hull, M. S. (2005). An empirical test of the kin selection hypothesis for male homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, *34*(4), 461–467. <https://doi.org/10.1007/s10508-005-4345-6>
- Rahman, Qazi, Collins, A., Morrison, M., Orrells, J. C., Cadinouche, K., Greenfield, S., & Begum, S. (2008). Maternal Inheritance and Familial Fecundity Factors in Male Homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, *37*(6), 962–969. <https://doi.org/10.1007/s10508-007-9191-2>
- Rahman, Qazi, & Wilson, G. D. (2003). Born gay? The psychobiology of human sexual orientation. *Personality and Individual Differences*, *34*(8), 1337–1382. [https://doi.org/10.1016/S0191-8869\(02\)00140-X](https://doi.org/10.1016/S0191-8869(02)00140-X)
- Rice, G. (1999). Male Homosexuality: Absence of Linkage to Microsatellite Markers at Xq28. *Science*, *284*(5414), 665–667. <https://doi.org/10.1126/science.284.5414.665>
- Robertson, J. M., Kingsley, B. E., & Ford, G. C. (2019). Psychometric and Faciometric Support for Observable Facial Feminization in Gay Men. *Journal of Homosexuality*, *66*(3), 349–367. <https://doi.org/10.1080/00918369.2017.1411692>
- Roughgarden, J. (2017). Homosexuality and Evolution. In *On Human Nature* (s. 495–516). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420190-3.00030-2>
- Ruse, M. (1981). Are There Gay Genes - Sociobiology and Homosexuality. *Journal of Homosexuality*, *6*(4), 5–34. [https://doi.org/10.1300/J082v06n04\\_02](https://doi.org/10.1300/J082v06n04_02)

- Sagarin, E. (1976). Prison Homosexuality and Its Effect on Post-Prison Sexual Behavior. *Psychiatry*, 39(3), 245–257. <https://doi.org/10.1080/00332747.1976.11023894>
- Salais, D., & Fischer, R. (1995). Sexual Preference and Altruism. *Journal of Homosexuality*, 28(1–2), 185–196. [https://doi.org/10.1300/J082v28n01\\_10](https://doi.org/10.1300/J082v28n01_10)
- Sanders, A. R., Martin, E. R., Beecham, G. W., Guo, S., Dawood, K., Rieger, G., ... Bailey, J. M. (2015). Genome-wide scan demonstrates significant linkage for male sexual orientation. *Psychological Medicine*, 45(7), 1379–1388. <https://doi.org/10.1017/S0033291714002451>
- Santtila, P., Hogbacka, A.-L., Jern, P., Johansson, A., Varjonen, M., Witting, K., ... Sandnabba, N. K. (2009). Testing Miller’s theory of alleles preventing androgenization as an evolutionary explanation for the genetic predisposition for male homosexuality. *Evolution and Human Behavior*, 30(1), 58–65. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2008.08.004>
- Semenyna, S. W., Petterson, L. J., VanderLaan, D. P., & Vasey, P. L. (2017). A Comparison of the Reproductive Output Among the Relatives of Samoan Androphilic Fa’afafine and Gynephilic Men. *Archives of Sexual Behavior*, 46(1), 87–93. <https://doi.org/10.1007/s10508-016-0765-8>
- Schuklenk, U., Stein, E., Kerin, J., & Byne, W. (1997). The ethics of genetic research on sexual orientation. *Hastings Center Report*, 27(4), 6–13. <https://doi.org/10.2307/3528773>
- Schwartz, G., Kim, R. M., Kolundzija, A. B., Rieger, G., & Sanders, A. R. (2010). Biodemographic and Physical Correlates of Sexual Orientation in Men. *Archives of Sexual Behavior*, 39(1), 93–109. <https://doi.org/10.1007/s10508-009-9499-1>
- Slater, E. (1962). Birth Order and Maternal Age of Homosexuals. *Lancet*, 1(7220), 69-.
- Trivers, R. (1974). Parent-Offspring Conflict. *American Zoologist*, 14(1), 249–264.
- VanderLaan, D. P., Garfield, Z. H., Garfield, M. J., Leca, J.-B., Vasey, P. L., & Hames, R. B. (2014). The “female fertility–social stratification–hypergyny” hypothesis of male homosexual preference: factual, conceptual and methodological errors in Barthes et al. [Commentary]. *Evolution and Human Behavior*, 35(5), 445–447. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2014.06.002>
- VanderLaan, D. P., & Vasey, P. L. (2011). Male Sexual Orientation in Independent Samoa: Evidence for Fraternal Birth Order and Maternal Fecundity Effects. *Archives of Sexual Behavior*, 40(3), 495–503. <https://doi.org/10.1007/s10508-009-9576-5>
- Vanderlaan, D. P., & Vasey, P. L. (2012). Relationship status and elevated avuncularity in Samoan fa’afafine. *Personal Relationships*, 19(2), 326–339. <https://doi.org/10.1111/j.1475-6811.2011.01364.x>
- Vasey, P. (1995). Homosexual Behavior in Primates - a Review of Evidence and Theory. *International Journal of Primatology*, 16(2), 173–204. <https://doi.org/10.1007/BF02735477>

- Vasey, P. L. (1996). Interventions and alliance formation between female Japanese macaques, *Macaca fuscata*, during homosexual consortships. *Animal Behaviour*, *52*, 539–551.  
<https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0196>
- Vasey, Paul L., Pocock, D. S., & VanderLaan, D. P. (2007). Kin selection and male androphilia in Samoan fa'afafine. *Evolution and Human Behavior*, *28*(3), 159–167.  
<https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2006.08.004>
- Vasey, Paul L., & VanderLaan, D. P. (2007). Birth order and male androphilia in Samoan fa'afafine. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, *274*(1616), 1437–1442.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0120>
- Vasey, Paul L., & VanderLaan, D. P. (2009). Materteral and Avuncular Tendencies in Samoa A Comparative Study of Women, Men, and Fa'afafine. *Human Nature-an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, *20*(3), 269–281. <https://doi.org/10.1007/s12110-009-9066-4>
- Vasey, Paul L., & VanderLaan, D. P. (2012). Sexual Orientation in Men and Avuncularity in Japan: Implications for the Kin Selection Hypothesis. *Archives of Sexual Behavior*, *41*(1), 209–215.  
<https://doi.org/10.1007/s10508-011-9763-z>
- Vasey, Paul L., VanderLaan, D. P., Hames, R., & Jaidee, A. (2016). A Problematic Test of the Kin Selection Hypothesis Among the Urak-Lawoi of Ko Lipe, Thailand: Commentary on Camperio Ciani, Battaglia, and Liotta (2015). *Journal of Sex Research*, *53*(2), 149–152.  
<https://doi.org/10.1080/00224499.2015.1115808>
- Wang, Y., & Kosinski, M. (2018). Deep neural networks are more accurate than humans at detecting sexual orientation from facial images. *Journal of Personality and Social Psychology*, *114*(2), 246–257. <https://doi.org/10.1037/pspa0000098>
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge, Mass: Belknap Press of Harvard University Press.
- Wilson, E. O. (1978). *On human nature*. Cambridge: Harvard University Press.
- Zietsch, B. P., Morley, K. I., Shekar, S. N., Verweij, K. J. H., Keller, M. C., Macgregor, S., ... Martin, N. G. (2008). Genetic factors predisposing to homosexuality may increase mating success in heterosexuals. *Evolution and Human Behavior*, *29*(6), 424–433.  
<https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2009.07.002>