

Biologia atrakcyjności człowieka

pod redakcją naukową
Bogusława Pawłowskiego



Biologia atrakcyjności człowieka

Biologia atrakcyjności człowieka

pod redakcją naukową
Bogusława Pawłowskiego



Recenzenci

prof. dr hab. Jan Strzałko

dr hab. Tomasz Szlendak, prof. UMK

Projekt okładki

Katarzyna A. Jarnuszkiewicz

Ilustracja na okładce

William Merritt Chase, Back of Nude © SuperStock

Redakcja i korekta

Dominika Cieśla-Szymańska

Redakcja techniczna

Zofia Kosińska

Redaktor prowadzący

Małgorzata Yamazaki

Skład i łamanie

Pracownia DTP Aneta Osipiak-Wypiór

Podręcznik akademicki dotowany przez Ministra Nauki i Szkolnictwa Wyższego

© Copyright by Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego 2009

ISBN 978-83-235-1185-4

Wydanie I

Nakład 1000 + 50 egz.

Ark. wyd. 23,7, ark. druk. 20,25

Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego

00-497 Warszawa, ul. Nowy Świat 4

www.wuw.pl; e-mail: wuw@uw.edu.pl

Dział Handlowy WUW: tel. (48 22) 55-31-333;

e-mail: dz.handlowy@uw.edu.pl

Księgarnia internetowa: www.wuw.pl/ksiegarnia

*Z biologicznego punktu widzenia antropocentryzm
jest tak samo szkodliwy jak wszelkie inne „centryzmy”
(w tym np. etnocentryzm) i dlatego książkę tę dedykujemy tym,
którzy odważyli się badać zachowania i preferencje człowieka
jako istoty podlegającej mechanizmom ewolucyjnym
tak samo jak wszystkie inne organizmy.*

Spis treści

Wstęp	
O biologii atrakcyjności człowieka jako przedmiocie badań naukowych	1
BOGUSŁAW PAWŁOWSKI	
1. Atrakcyjność a mechanizmy doboru płciowego i teoria sygnalizacji biologicznej	12
DARIUSZ DANIEL I BOGUSŁAW PAWŁOWSKI	
1.1. Wielkość inwestycji rodzicielskich jako czynnik warunkujący międzypłciowe zróżnicowanie mechanizmów doboru partnera	14
1.2. Mechanizmy doboru płciowego a alokacja energii	17
1.3. Ewolucja preferencji i atrakcyjnego ornamentu płciowego	18
1.4. Mechanizmy ewolucji męskich preferencji płciowych	37
1.5. Implikacje teorii doboru płciowego	38
1.6. Bibliografia	42
2. Biologiczne znaczenie atrakcyjności cech dziecięcych	46
IRMINA SUKIENNIK I BOGUSŁAW PAWŁOWSKI	
2.1. Cechy morfologiczne kluczowe dla atrakcyjności fizycznej dzieci	48
2.2. Postrzegana atrakcyjność fizyczna jako stały atrybut dziecka	52
2.3. Atrakcyjność fizyczna dziecka jako biologiczny wskaźnik wieku	53
2.4. Warunkowa ocena atrakcyjności fizycznej dziecka	54
2.5. Biologiczne konsekwencje zróżnicowanej atrakcyjności dzieci	57
2.6. Uniwersalność reakcji emocjonalnej na cechy dziecięce	61
2.7. Podsumowanie	63
2.8. Bibliografia	64

3. Wysokość i długościowe proporcje ciała a atrakcyjność człowieka	66
BOGUSŁAW PAWŁOWSKI	
3.1. Metody badań preferencji wysokości ciała u potencjalnego partnera seksualnego	68
3.2. Wysokość ciała mężczyzny a atrakcyjność	69
3.3. Wysokość ciała kobiety a atrakcyjność	75
3.4. Czynniki warunkujące preferencje wysokości ciała oraz realne wybory partnerów ze względu na ich wysokość ciała	77
3.5. Hipotezy wyjaśniające atrakcyjność względnie wysokich mężczyzn	79
3.6. Wysokość ciała kobiety jako sygnał jej jakości biologicznej	98
3.7. Proporcje długościowe ciała a postrzegana atrakcyjność osobnika	101
3.8. Podsumowanie	103
3.9. Bibliografia	104
4. Atrakcyjność względnej masy i kształtu ciała	110
MAŁGORZATA ROZMUS-WRZESIŃSKA I BOGUSŁAW PAWŁOWSKI	
4.1. Metody badania atrakcyjności masy i kształtu ludzkiego ciała	112
4.2. Masa ciała jako potencjalny wyznacznik atrakcyjności osobnika	113
4.3. Wskaźnik taliowo-biodrowy (WHR) a atrakcyjność	123
4.4. Atrakcyjność kobiety jako wypadkowa względnej masy ciała i WHR	139
4.5. Atrakcyjność męskiej budowy ciała	142
4.6. Asymetria fluktuacyjna ciała a atrakcyjność fizyczna	145
4.7. Atrakcyjność kobiecych piersi w ujęciu ewolucyjnym	149
4.8. Podsumowanie	154
4.9. Bibliografia	155
5. Biologiczne znaczenie atrakcyjności twarzy	166
DARIUSZ DANIEL I BOGUSŁAW PAWŁOWSKI	
5.1. Atrakcyjność twarzy a jej uśredniona morfologia	168
5.2. Symetria twarzy a jej atrakcyjność	172
5.3. Dymorfizm płciowy twarzy	176
5.4. Atrakcyjność skóry twarzy	184
5.5. Atrakcyjność twarzy a wyposażenie genetyczne osobnika	187
5.6. Czynniki warunkujące postrzeganie atrakcyjności twarzy	190
5.7. Podsumowanie	198
5.8. Bibliografia	200
6. Pigmentacja ciała i owłosienie a atrakcyjność fizyczna	206
PIOTR SOROKOWSKI	
6.1. Metody badania atrakcyjności koloru skóry i owłosienia	208
6.2. Atrakcyjność koloru skóry	209
6.3. Biologiczne znaczenie atrakcyjności koloru włosów	214

6.4. Biologiczne znaczenie atrakcyjności koloru oczu	217
6.5. Warunkowe preferencje estetyczne koloru skóry, włosów i oczu	219
6.6. Biologiczne znaczenie atrakcyjności długości włosów u kobiet	220
6.7. Biologiczne znaczenie atrakcyjności włosów u mężczyzn	221
6.8. Biologiczne znaczenie atrakcyjności zarostu twarzy u mężczyzn	222
6.9. Biologiczne znaczenie atrakcyjności owłosienia ciała u mężczyzn	223
6.10. Podsumowanie	224
6.11. Bibliografia	226
7. Biologia atrakcyjności głosu i śmiechu	232
DOROTA GAJDA I BOGUSŁAW PAWŁOWSKI	
7.1. Biologiczne podstawy wytwarzania głosu	234
7.2. Metody badania atrakcyjności ludzkiego głosu i śmiechu	243
7.3. Atrakcyjność i sygnalizacyjne znaczenie ludzkiego głosu	244
7.4. Ewolucyjne uwarunkowania zróżnicowania płciowego głosu i jego atrakcyjności	252
7.5. Atrakcyjność śmiechu i jego znaczenie w procesie doboru płciowego	254
7.6. Podsumowanie	256
7.7. Bibliografia	258
8. Biologia atrakcyjności zapachu ludzkiego ciała	262
BOGUSŁAW PAWŁOWSKI I IRMINA SUKIENNIK	
8.1. Fizjologiczne podstawy zapachu ludzkiego ciała	268
8.2. Metodologia badań atrakcyjności zapachu ludzkiego ciała	272
8.3. Biologiczne znaczenie atrakcyjności zapachowej człowieka	273
8.4. Warunkowe preferencje względem zapachu ciała	282
8.5. Wybór perfum i ich interakcja z naturalnym zapachem kobiety	283
8.6. Współwystępowanie zapachu i innych sygnałów seksualnych	284
8.7. Podsumowanie i kierunki przyszłych badań nad atrakcyjnością zapachu człowieka	285
8.8. Bibliografia	288
Zakończenie	
Atrakcyjność fizyczna człowieka jako multimodalny sygnał biologiczny	293
BOGUSŁAW PAWŁOWSKI	
Informacja o autorach	305
Summary	309
Indeks nazwisk	321
Indeks rzeczowy	339

Wstęp

Biologia atrakcyjności człowieka jako przedmiot badań naukowych

Piękno ludzkiego ciała od wieków jest przedmiotem zainteresowania poetów, rzeźbiarzy, malarzy, ale także filozofów, a ostatnio antropologów i psychologów. Przeciętnego czytelnika może jednak nieco zdziwić fakt, że atrakcyjnością człowieka zajmują się obecnie, i to z dużą pasją, również biolodzy, a wśród nich szczególnie ewolucjoniści, etolodzy i ekolodzy behawioralni. Dla wielu humanistów, artystów czy nawet antropologów kulturowych określenie „biologia atrakcyjności” może brzmieć enigmatycznie i wydawać się wewnętrznie sprzeczne. Zgodnie z powszechnie panującymi opiniami, głoszącymi, że o „gustach się nie dyskutuje”, lub że piękno „leży w oku patrzącego”, nie ma uniwersalnych reguł, jeśli chodzi o postrzeganie piękna ludzkiego ciała. Ciągłe jeszcze kształtowanie się kanonów atrakcyjności uważa się za kwestię związaną ze specyfiką kulturową danego społeczeństwa czy trendami mody, a nie za zjawisko, które miałoby jakieś podstawy biologiczne. Gdy jednak podziwiamy imponujący ogon samca pawia, poroże jelenia, oryginalnie umaszczony pysk mandryla, kolorowe upierzenie samca kaczki krzyżówki czy inne zadziwiająco barwne i kształtne, cudowne twory natury, trudno zaprzeczyć, że piękno to nie tylko kwestia „garnituru” kulturowego. Badając reakcje samic pawia i ich decyzje rozrodcze na widok dużego samczego ogona, zbudowanego z wydłużonych piór pokryw nadogonowych, na których widoczne są symetryczne i intensywnie zabarwione oka (koncentryczne kręgi), trudno się oprzeć wrażeniu, że ta cecha jest też cudem piękności dla samicy.

Czy jednak piękno danej cechy i często przemożne wrażenie, jakie robi ona na samcach i samicach danego gatunku, a nawet na osobnikach innych gatunków (ludzi też zachwyca na przykład ornamentacja niektórych ptaków), może być wystarczającym powodem, dla którego dana cecha powstaje? To chyba mało prawdopodobne. Bardziej realny natomiast jest scenariusz zakładający, że musiał istnieć jakiś specyficzny, biologiczny powód zarówno pojawienia się danej cechy, jak i ukształtowania się preferencji estetycznych w stosunku do niej. Akceptując uniwersalne dla świata żywego procesy ewolucji i rządzące nimi prawa, wypada zatem zastanowić się, jakie cechy mogą być postrzegane jako bardziej lub mniej atrakcyjne i jakie jest ich znacze-

nie biologiczne również u gatunku *Homo sapiens*. Właśnie te najbardziej frapujące biologów pytania o przyczyny różnych zjawisk dotyczących organizmów żywych dają temu podejściu pewną przewagę nad postępowaniem przedstawicieli innych nauk, którzy często ograniczają się zaledwie do opisu i nierzadko, z biologicznego punktu widzenia, udzielają zbyt powierzchownych, a czasem tylko pozornych odpowiedzi na pytania o genezę obserwowanych zjawisk. Holenderski etolog Niko Tinbergen (1963) zaproponował rozpatrywanie pytania o pochodzenie danej cechy, w tym oczywiście zachowania, niejako w czterech wymiarach (tzw. 4 pytania Tinbergena), a mianowicie: 1) kiedy pojawiła się dana cecha w ewolucji danego gatunku, 2) kiedy i jak w rozwoju osobniczym dana cecha się kształtuje, 3) jakie są fizjologiczne (proksymalne, czyli bezpośrednie) przyczyny danego zachowania oraz 4) jakie były ewolucyjne (ultymatywne, czyli funkcjonalne) przyczyny pojawienia się danej cechy. Ponieważ z biologicznego punktu widzenia i w kontekście analizy atrakcyjności najistotniejsze jest pytanie o **ewolucyjną przyczynę postrzegania jakiejś cechy w aspekcie jej estetyki**, w książce tej najczęściej będziemy się odwoływać właśnie do wyjaśnień ewolucyjnych uwarunkowań postrzegania atrakcyjności różnych cech budowy ludzkiego ciała, ale też takich cech, jak głos i zapach człowieka.

Co to jest jednak atrakcyjność i jak można ją zdefiniować? Oczywiście można odwołać się albo do określeń słownikowych, albo do różnych kanonów definiujących piękno ludzkiego ciała, na przykład poprzez odpowiednie matematycznie ustalone proporcje jego budowy, jak robili to starożytni filozofowie czy rzeźbiarze (np. Poliklet), a później Dürer, bądź też uznać za atrakcyjne to, co za takowe uważają dyktatorzy mody, media, koncerny kosmetyczne czy chirurdzy plastyczni. Samo słowo „atrakcyjny” wywodzi się od łacińskiego *atractio* – „przyciągać”. Określa ono raczej działanie czegoś, co jest atrakcyjne, a nie precyzuje, jakie immanentne cechy musi mieć obiekt, aby mógł „przyciągać”. Nie bez powodu jednak przymiotnik ten oznacza, że obiekt, który jest nim opisany, charakteryzuje się pewną cechą, która działa jako sygnał o względnie dużej sile przyciągania. Zgodnie z ewolucyjnym podejściem natomiast taka „siła przyciągania” powinna mieć określone znaczenie biologiczne.

W książce tej jednak nie będziemy rozpatrywać różnych historycznych koncepcji atrakcyjności ani debatować nad wyższością jednego kanonu piękna nad drugim. Przyjmujemy operacyjną, eksperymentalnie wyznaczoną wykładnię atrakcyjności, w taki sam sposób, jak to zrobiono w większości prac naukowych. Poziom atrakcyjności badanej części ciała, jej kształtu, koloru czy zapachu, będzie określać po prostu ocena tak zwanych obiektywnych sędziów, czyli grupy losowo dobranych osób. Uśrednioną ocenę z reguły kilkunastu lub nawet kilkudziesięciu sędziów można uważać za wystarczającą miarodajną ocenę atrakcyjności danej osoby czy jednej z jej cech morfologicznych. Ocen dokonuje się zwykle na podstawie bezpośrednich obserwacji, zdjęć lub schematycznych rysunków ludzkich postaci. Taki sposób określania atrakcyjności nie jest może doskonały, ale jest wolny od jakiegoś arbitralnie (czy ideologicznie) ustalonego kanonu piękna i ponieważ taką metodologię przyjmuje się w większości badań, umożliwia porównywanie wyników różnych badań oraz względnych ocen atrakcyjności w obrębie badanej grupy. Niedoskonałość tej metody polega m.in. na tym, że poprzez uśrednienie nie tylko zredukowana jest rola indywidualnych preferencji estetycznych, ale też trudno ocenić, jak bardzo kontrowersyjna czy nietypowa jest uroda danej osoby czy posiadanej

przez nią cechy. Na przykład osoba oceniona przez 10 sędziów skrajnie wysoko, a przez innych 10 skrajnie nisko będzie miała przeciętną ocenę atrakcyjności (pomimo że budzi skrajne reakcje), czyli tak samo jak ktoś, kogo 20 sędziów ocenia zawsze średnio¹.

Rozwój współczesnych badań naukowych nad atrakcyjnością wiąże się przede wszystkim z publikacją Walster i współpracowników (1966), którzy w sposób losowy umawiali kobiety z mężczyznami (studentki i studentów Uniwersytetu w Minnesocie) na „randkę w ciemno”, a następnie oceniali, jakie cechy (np. męskość czy kobiecość, uległość, niezależność, inteligencja, podobieństwo postaw) wpływają na zainteresowanie potencjalnym partnerem czy partnerką. Wbrew oczekiwaniom badaczy, cechą tą okazała się właśnie atrakcyjność fizyczna obojga partnerów. W kontekście wyboru partnera przyćmiła bowiem wiele cech osobowości czy inteligencję badanych. Chociaż poziom atrakcyjności jest pierwszym najważniejszym kryterium nawiązania relacji z nowym partnerem, wydawałoby się, że wcale nie musi gwarantować trwałości związku. Tymczasem późniejsze badania White'a (1980) wykazały, że po około 9 miesiącach „randkowania” pary odpowiednio dobrane pod względem atrakcyjności fizycznej były bardziej zaangażowane w związek. Takie wyniki badań wskazują na ewidentne znaczenie atrakcyjności fizycznej ze względu na dobór partnerów nie tylko w kontekście pierwszego zauroczenia.

Osoby piszące oferty matrymonialne z reguły nie wspominają o mankamentach swojego wyglądu. Jak ważna jest reklama pozytywnych, czyli atrakcyjnych cech, w porównaniu z brakiem reklamy jakichkolwiek cech wyglądu, pokazują dane Lynn i Shurgot (1984). Chociaż reklama atrakcyjności okazała się skuteczna w przypadku obu płci, jednak kobiety zyskiwały na niej wyraźnie więcej niż mężczyźni. W stosunku do tych kobiet, które nie wspominały o swoim wyglądzie w prasowym ogłoszeniu matrymonialnym, te chętniej opisujące swoje ciało dostały średnio dwa razy więcej ofert, czyli odpowiedzi na ogłoszenie (14,15 do 7,34). W przypadku mężczyzn różnica była mniejsza (10,9 do 7,8). Oto ewidentny przykład, jak ważna jest reklama własnej atrakcyjności fizycznej podczas poszukiwania partnera.

Atrakcyjność fizyczna jest jednak ważna nie tylko w kontekście seksualnym. Wskazują na to zarówno badania jej znaczenia pod względem tego, jak traktowane są różniące się atrakcyjnością niemowlęta czy dzieci, jak i wiele badań z ostatnich 40 lat, z których wynika, że wbrew wcześniejszym mniemaniom (znajdującym wyraz w wielu maksymach bagatelizujących znaczenie atrakcyjności fizycznej) odgrywa ona istotną rolę w interakcjach społecznych. Wiele badań wskazuje na przykład na to, że osoby atrakcyjniejsze dostają lepszą pracę, odnoszą większy sukces zawodowy i w konsekwencji mają wyższe zarobki (metaanaliza: Langlois i in. 2000), dostają niższe wyroki sądowe (Mazzella i Feingold 1994), łatwiej im przebrnąć przez kolejne etapy edukacji, mają więcej przyjaciół i częściej udaje im się osiągać założone cele (np. Langlois i in. 2000). Powodzi im się zatem generalnie lepiej niż osobom przeciętnym czy nieatrakcyjnym. Trudno zatem zarzucić tej monografii, że dotyka marginalnego problemu, związanego jedynie z seksualną sferą życia ludzkiego.

¹ Oczywiście różnicę tę da się statystycznie zidentyfikować, porównując wariancje ocen w pierwszym i drugim przypadku.

Nie bez powodu w ostatnich kilkudziesięciu latach znacznie zwiększyło się naukowe zainteresowanie atrakcyjnością człowieka. W powszechnie znanej bazie naukowej WEB of Science (ISI Web of Knowledge), w latach 1965–2007 termin „atrakcyjność fizyczna” (ang. *physical attractiveness*) pojawił się aż w 1599 streszczeniach artykułów (lub w tytułach i słowach kluczowych) opublikowanych w prestiżowych czasopismach naukowych. Pierwszy duży wzrost liczby artykułów o atrakcyjności człowieka wystąpił w połowie lat 70. (po ukazaniu się *Sociobiology: The New Synthesis* (Socjobiologia. Nowa synteza) Edwarda O. Wilsona [1975]), a następny na początku lat 90., po publikacjach Davida Bussa z końca lat 80. i dzięki rozkwitowi stowarzyszenia naukowego Human Behavior & Evolution Society (HBES), skupiającego psychologów ewolucyjnych i ekologów behawioralnych człowieka. Bardzo ważną publikacją, która przyczyniła się do integracji kilku dziedzin nauki (antropologii fizycznej, psychologii, biologii ewolucyjnej) w badaniach nad seksualnością i atrakcyjnością człowieka w ujęciu adaptacjonistycznym, była również książka Donalda Symonsa z 1979 roku *Evolution of Human Sexuality* (Ewolucja ludzkiej seksualności).

Chociaż autorzy poszczególnych rozdziałów tej książki odwołują się czasami do różnych społeczeństw i wskazują zarówno na powszechność różnych preferencji, jak i na specyficzne, często uwarunkowane ekologicznie kanony piękna, należy podkreślić, że większość dotychczas przeprowadzonych badań dotyczy społeczeństw zachodnich. Brak równowagi, jeśli chodzi o ilość danych z różnych kultur, jest niewątpliwie pewną słabością ograniczającą możliwości uogólniania niektórych kanonów estetycznych ludzkiego ciała. Ciągłe jednak przybywa danych z różnych, w tym nawet zbieracko-łowickich społeczeństw, które uzupełniają naszą wiedzę na temat biologii atrakcyjności i które z reguły nie podważają dotychczasowych wyjaśnień preferencji estetycznych związanych z ludzkim ciałem. Biologia atrakcyjności związana jest przede wszystkim z teorią uczciwej sygnalizacji, którą zajmujemy się szerzej w następnym rozdziale. Gdyby to, co postrzegamy jako atrakcyjne w związku z morfologią ciała, nie było cenne dla odbiorcy z punktu widzenia jakiegoś aspektu biologicznego, można by oczekiwać ogromnej zmienności kanonów urody na całym świecie, braku zgodności w ocenie atrakcyjności danego osobnika w obrębie populacji i braku standardów piękna ludzkiego ciała. Moglibyśmy też zapomnieć o wyborach Miss (w tym w szczególności Miss World). Tymczasem wiele badań wskazuje na wysoką zgodność ocen atrakcyjności osobniczej (Feingold 1992, Langlois i in. 2000). Co ciekawe, zgodność ta dotyczy ocen atrakcyjności (np. twarzy) dokonywanych zarówno przez dorosłych, jak i przez dzieci. Co więcej, podobny konsensus w kwestii ocen atrakcyjności twarzy obserwuje się zarówno w obrębie określonej grupy etnicznej, jak i w ocenach międzykulturowych czy międzyetnicznych (Langlois i in. 2000). W tabeli W.1 przedstawione są wybrane wyniki metaanalizy uzyskane przez cytowanych badaczy. Autorzy podają dwie miary jakości efektu, gdzie r „średni” oznacza zgodność ocen atrakcyjności dla konkretnej osoby między dowolnymi oceniającymi, natomiast r „efektywny” to miara jakości efektu dająca informację o tym, jaka jest ogólna zgodność ocen (im większa zgodność, tym r jest bliższy 1,0). Langlois i in. (2000) uważają, że bardziej miarodajnym wskaźnikiem zgodności oceny atrakcyjności jest właśnie „ r ” efektywny. Wyniki te wskazują na dużą zgodność w ocenie atrakcyjności twarzy we wszystkich zbadanych układach. Oznacza to, że atrakcyjność twarzy, zarówno osobników

TABELA W.1. Wyniki metaanalizy dla zgodności ocen atrakcyjności w obrębie określonej kultury oraz w badaniach międzykulturowych (na podstawie Langlois i in. 2000)

Ocena	Liczba badań/liczba osobników	Typ oszacowania	<i>R</i>	95% CI (przedział ufności)
Dorośli w obrębie jednej kultury	67/1684	efektywny	0,90	0,89/0,91
		średni	0,47	0,43/0,51
Dzieci w obrębie jednej kultury	20/1182	efektywny	0,85	0,83/0,86
		średni	0,21	0,16/0,26
Dzieci, badania międzykulturowe	9/12146	efektywny	0,94	0,93/0,95
		średni	0,71	0,70/0,72
Dzieci, badania międzyetniczne	6/659	efektywny	0,88	0,87/0,90
		średni	0,54	0,48/0,59

dorosłych, jak i dzieci, nie jest zależna od jakichś bardzo specyficznych osobistych preferencji, od kultury czy nawet od przynależności etnicznej. Ma zatem charakter uniwersalny, niedający się wyjaśnić lokalnymi kanonami piękna czy narzuconymi, na przykład przez media, trendami mody. Świadczy o tym również fakt, że nawet małe dzieci preferują te same twarze (np. dłużej się w nie wpatrują), które pod względem urody preferowane są też przez dorosłych i to bez względu na to, czy twarze te należą do Europejczyków, Azjatów czy Afrykanów (Langlois i in. 1987, Langlois i in. 1991). Postrzeganie atrakcyjności wydaje się więc w podobnym stopniu uniwersalne, jak uniwersalne są ludzkie uczucia czy emocje (Ekman i Friesen 1969). Gdyby kanony atrakcyjności miały arbitralne, kulturowe podłoże, można by zapytać, dlaczego nie zwraca się uwagi raczej na takie cechy jak łokieć czy łopatka. Z powodów ewolucyjnych preferujemy raczej słodkie niż potrawy o gorzkim smaku i z tych samych powodów zachwycamy się raczej piersiami, pośladkami czy nogami kobiety, a nie jej nadgarstkami czy łokciami.

Powszechność znaczenia atrakcyjności fizycznej dla doboru partnera seksualnego pokazał Buss (1989) w badaniach przeprowadzonych w 37 społeczeństwach (kultu-
rach). Również Lipa (2007) wykazał, że najbardziej stałą cechą w rankingu najważniejszych cech u potencjalnego partnera w 53 badanych krajach (internetowe badania na próbie około 200 tysięcy osób) była właśnie atrakcyjność fizyczna. Na tej podstawie autor uznał, że o ile czynniki kulturowe czy społeczne mają większy wpływ na znaczenie różnych cech charakteru (np. uczciwość, poczucie humoru, zdolności komunikacji werbalnej etc.) u idealnego partnera, o tyle czynniki biologiczne mają pierwszorzędne znaczenie dla oceny atrakcyjności fizycznej.

Uniwersalny charakter preferencji estetycznych związanych z ludzkim ciałem nie znaczy, że w ocenach atrakcyjności nie istnieje zróżnicowanie międzyosobnicze. Chociaż w wielu przypadkach trudno jest jednoznacznie ustalić, dlaczego dana osoba ma takie a nie inne preferencje, wiele dotychczasowych badań umożliwiło odkrycie pewnych czynników, które wpływają na ocenę atrakcyjności różnych cech fizycznych

u potencjalnego partnera seksualnego. Odkrycie, że preferencje mają charakter warunkowy, jest bardzo ważne, bo pozwala do pewnego stopnia przewidywać często subtelne różnice w postrzeganiu atrakcyjności, nie tylko między różnymi grupami ludzi czy osobnikami z jednego społeczeństwa, ale też zależne od wieku danego osobnika, fazy cyklu menstruacyjnego czy okoliczności.

Czynniki wpływające na postrzeganie atrakcyjności można podzielić najbardziej ogólnie na **środowiskowe** i **osobnicze**. Do czynników środowiskowych należeć będą warunki ekologiczne, w których żyją dane osobniki. Wiąza się one na przykład z dostępnością zasobów pokarmowych (ich miernikiem może być np. status społeczno-ekonomiczny osobnika) czy z ilością pasożytów, na które narażona jest dana populacja. Do czynników środowiskowych zalicza się również pewne aspekty życia społecznego związane z częstością występowania jakiejś cechy uważanej za atrakcyjną w danej grupie. Przykładem może być tzw. „efekt kontrastu” (ang. *contrast effect*) (Kenrick i in. 1993, Kenrick i in. 1994, Gutierrez i in. 1999) oraz „efekt kopiowania” (ang. *copying effect*) preferencji pewnego typu atrakcyjności od innego osobnika (Waynforth 2007). W pierwszym przypadku mamy do czynienia z wpływem oglądania osób o określonej atrakcyjności na to, w jaki sposób oceniamy atrakcyjność własną czy atrakcyjność innej osoby, w tym na przykład swojego obecnego partnera. W drugim natomiast to kwestia tego, w jakim stopniu na atrakcyjność danej osoby wpływa fakt, że podoba się (lub może się podobać) ona innym osobom.

Mimo ogólnej zgodności co do ocen atrakcyjności określonych cech morfologicznych, oczywiście płeć osoby oceniającej w naturalny sposób determinuje specyficzne płciowo różnice preferencji estetycznych w stosunku do ciała ludzkiego. Inne znane już cechy osobnicze, które mogą wpływać na ocenę atrakcyjności innych osób, w tym potencjalnego partnera seksualnego, to:

- a) wiek osoby oceniającej,
- b) różne parametry budowy ciała, jak na przykład wysokość czy masa ciała,
- c) stosowanie terapii lub antykoncepcji hormonalnej,
- d) faza cyklu menstruacyjnego u kobiety i /lub poziom hormonów płciowych,
- e) subiektywna ocena atrakcyjności własnej,
- f) strategia seksualna, którą dany osobnik stosuje (np. częste związki krótkoterminowe lub też związek długoterminowy),
- g) wcześniejsze doświadczenia życiowe (w tym związane z silnymi przeżyciami czy inicjacją seksualną),
- h) pewne warunkowania preferencji we wczesnym dzieciństwie (forma imprintingu),
- i) posiadanie lub nieposiadanie partnera, jak również długość czasu bez kontaktu z płcią przeciwną,
- j) stan odżywienia czy wpływ różnych czynników ekologicznych lub ekonomicznych (dotyczyć może na przykład preferencji co do ilości podskórnej tkanki tłuszczowej u potencjalnego partnera).

Są to zatem, oprócz psychologicznych, czynniki zarówno anatomiczno-fizjologiczne (b–d), behawioralne (f–h), jak i ekologiczne (j). To, w jaki sposób wymienione powyżej czynniki mogą wpływać na postrzeganie atrakcyjności różnych cech fizycznych

u potencjalnego partnera, omówione zostanie w dalszych rozdziałach. Na przykład, hipoteza bezpiecznego środowiska (ang. *The Environmental Security Hypothesis*) zaproponowana przez Pettijohna i Tessera (1999) wydaje się wyjaśniać wpływ czynników ekologicznych (ekonomicznych) na fluktuacje preferencji w stosunku zarówno do pewnych cech twarzy kobiety, jak i wielkości czy kształtu jej ciała. W trudniejszych czy bardziej niepewnych ekonomicznych latach preferowane są twarze kobiet o mniej dziecięcych cechach (mniejsze oczy, duża broda, węższe twarze) niż w latach ekonomicznie bezpiecznych (Pettijohn i Tesser 1999). W latach „chudych” preferowane też są kobiety wyższe, o większej masie ciała i o większym obwodzie w talii, a w latach ekonomicznej prosperity – odwrotnie (Pettijohn i Jungeberg 2004). Chociaż badania te prowadzone były tylko w populacji amerykańskiej na aktorkach (1932–1995) lub dziewczynach z rozkładówek „Playboya” (1960–2000), dobrze pasują do różnic preferencji opisywanych przez ekologów behawioralnych człowieka prowadzących badania w różnych społeczeństwach żyjących w bardzo odmiennych warunkach ekologicznych (zob. rozdz. 4).

Wymienione powyżej czynniki najpewniej nie są jedynymi, które modyfikują ludzkie oceny atrakcyjności fizycznej innych osobników. Z pewnością przyszłe badania ujawnią jeszcze inne uwarunkowania postrzegania atrakcyjności, a w tym również specyficzne geny determinujące do pewnego stopnia osobnicze preferencje estetyczne. Warto jednak podkreślić, że niestety w literaturze psychologicznej nadal rzadko uwzględnia się ekologiczne aspekty ludzkich preferencji i strategii zachowań. Tymczasem biologowie marzyłoby się, aby teoretyczną platformą do badania strategii ludzkich zachowań i preferencji estetycznych stało się podejście ewolucyjne. Niewątpliwie w badaniach nad podłożem ludzkich zachowań i preferencji podejście takie pomogłoby zintegrować takie nauki jak antropologia, biologia reprodukcyjna człowieka, psychologia, etnografia czy socjologia. Wydaje się, że dyscyplinami, które najlepiej odzwierciedlają te oczekiwania, są psychologia ewolucyjna i ekologia behawioralna człowieka.

Monografia ta dotyczy postrzegania atrakcyjności osobnika (morfologii, głosu czy zapachu) tylko w kontekście relacji heteroseksualnych. Co więcej, zagadnienia poruszane w tym opracowaniu dotyczą elementów ludzkiego ciała będących w trakcie badania w stanie statycznym. Poza elementami motoryki dziecięcej i głosu, którego analiza ma inny charakter niż badania morfologii, rzadko będzie poruszany problem atrakcyjności w odniesieniu do dynamicznych zmian ciała, na przykład związanych z mimiką twarzy, sposobem poruszania się czy typem uśmiechu. Aspekty te dopiero zaczyna się badać dokładniej. Pozwalają na to, opracowane stosunkowo niedawno, techniki filmowej symulacji wykorzystujące metody schematyzacji budowy ciała ludzkiego za pomocą punktów świetlnych i odpowiednich programów komputerowych (np. badania Browna i in. 2005 nad atrakcyjnością sposobu poruszania się w trakcie indywidualnego tańca). Również prace na temat postrzegania atrakcyjności twarzy w zależności od dynamiki jej mimiki są ciągle na wstępnym etapie (np. Morrison i in. 2007).

Niewątpliwie atrakcyjność różnych cech morfologicznych, zapachowych czy wokalnych prezentowanych w tej monografii ma też związek z genami i wysokim współczynnikiem odziedziczalności. Gdyby tak nie było, wiele koncepcji prezentowanych

w tej książce, na przykład hipoteza „ewolucji ucieczkowej” (ang. *runaway hypothesis*) Fishera (1930), czy akcentująca najistotniejszy aspekt tej hipotezy i bardzo obrazowo nazwana hipoteza „seksownego syna” zaproponowana przez Weatherheada i Robertsona (1979) lub hipoteza „dobrych genów” (zob. rozdz. 1), nie miałyby sensu, a analiza biologicznego znaczenia atrakcyjności byłaby dużo uboższa, jeśli w ogóle możliwa. Jednak z drobnymi wyjątkami (należą do nich badania nad genami odpowiedzialnymi za białka zgodności tkankowej, czyli MHC), szczegółowe genetyczne aspekty atrakcyjności i współczynników odziedziczalności różnych cech stanowiących biologiczne sygnały, którym przypisuje się określone wartości estetyczne, nie będą w tej książce omawiane. Nie będą również poruszane zagadnienia związane z wieloma czynnikami środowiskowymi, które mogą w zasadniczy sposób wpłynąć na atrakcyjność danego osobnika, jak na przykład czynniki prenatalne (spożywanie alkoholu przez matkę w ciąży może drastycznie wpływać na wygląd i tym samym atrakcyjność dziecka), pasożyty czy też czynniki paragenetyczne. Nie będziemy też zajmować się kwestią różnych deformacji twarzy i innych części ciała, które niewątpliwie silnie wpływają na oceny atrakcyjności dotkniętych nimi osób.

Zakres tematyczny niniejszej książki nie obejmuje również badań dotyczących bezpośredniej korelacji atrakcyjności i różnych cech behawioralnych związanych na przykład z osobowością, inteligencją czy posiadanymi zasobami materialnymi. Opis roli, jaką odgrywają one w kształtowaniu się preferencji estetycznych, będzie jednak pojawiał się w tym opracowaniu przy okazji rozważania konkretnych hipotez, w których postuluje się związek wspomnianych cech z markerami atrakcyjności fizycznej. Jak już wspomniano, atrakcyjność fizyczna ma również ogromne znaczenie w pozaseksualnych relacjach społecznych, na których często skupiają się psycholodzy społeczni. W tej książce, kładącej nacisk na biologiczny wymiar atrakcyjności, zagadnienia te będą poruszane stosunkowo rzadko. Nie będzie również mowy o zawikłanych mechanizmach neurobiologicznych czy też neuropsychologicznych aspektach percepcji i związanych z nimi próbach ustalenia, z czego wynikają i jak, na poziomie neuronów, kształtują się procesy postrzegania atrakcyjności poszczególnych cech czy osób. W ograniczonym stopniu zostanie także poruszone zagadnienie samoatrakcyjności, które ma również ogromny wpływ na zachowania osobnika czy jego relacje społeczne i może być związane z różnymi zaburzeniami (dysmorfiami), mogącymi prowadzić do tak poważnych problemów natury medycznej, jak bulimia czy anoreksja.

Poza rozdziałem dotyczącym atrakcyjności niemowląt, która nie wiąże się z doborem płciowym, wszystkie pozostałe odnoszą się do atrakcyjności seksualnej silnie związanej z wyborem partnera i reprodukcją. Z wyjątkiem wstępu, zakończenia i rozdziału 1, pozostałe rozdziały mają dosyć podobną strukturę. Po wprowadzeniu i ewentualnie zdefiniowaniu najważniejszych pojęć czy zagadnień, które będą w rozdziale poruszane, omówiona jest metodologia badań oceny atrakcyjności danej cechy, a następnie przedstawione są wyniki badań nad atrakcyjnością określonych wartości danej cechy (np. wysokości ciała, symetrii twarzy czy koloru skóry). Kolejnym, być może najważniejszym i najbardziej kontrowersyjnym zagadnieniem poruszonym w tej monografii, są biologiczne przyczyny określonych preferencji estetycznych, czyli sygnalizacyjne znaczenie atrakcyjności danej cechy. Następnie omawiane są różne czynniki, które mogą wpływać na zróżnicowanie ocen atrakcyjności. Dotyczy to tak

zwanych warunkowych preferencji, które związane są z międzyosobniczymi różnicami oceny stopnia atrakcyjności określonych fizycznych cech człowieka.

Pomimo że metodyka badań atrakcyjności różnych cech jest dosyć podobna, opisywana jest jednak w każdym rozdziale. Wynika to nie tylko z pewnych subtelnych różnic między niektórymi metodami, ale głównie z intencji, aby każdy rozdział tej monografii mógł stanowić odrębną, niezależną od innych całość, w której poruszany jest specyficzny aspekt atrakcyjności. Chciałbym zwrócić uwagę, że bardzo ważny dla zrozumienia biologicznego znaczenia atrakcyjności jest rozdział 1. Przedstawiono w nim teoretyczne, ewolucyjne podłoże zagadnień rozpatrywanych we wszystkich następnych rozdziałach oraz opisano najważniejsze biologiczne koncepcje i hipotezy dotyczące doboru płciowego.

Długość poszczególnych rozdziałów odzwierciedla do pewnego stopnia intensywność badań nad poszczególnymi aspektami atrakcyjności człowieka. Najbardziej chyba eksplorowanymi zagadnieniami są atrakcyjność względnej masy, kształtu i wysokości ciała oraz atrakcyjność twarzy. Zasadniczo mniej badań dotyczy atrakcyjności dzieci, rzadsze też, bo trudniejsze metodologicznie, są badania nad atrakcyjnością zapachu czy głosu człowieka. Niestety ograniczona objętość tej monografii nie pozwoliła autorom na wyczerpujące przedstawienie poszczególnych zagadnień. Każdy bowiem rozdział poświęcony określonym cechom fizycznym człowieka w aspekcie atrakcyjności i jej znaczenia mógłby właściwie stanowić odrębną monografię.

Książka ta dotyczy zatem znaczenia cech człowieka, które są istotne w ocenie jego atrakcyjności i które są konkretnymi sygnałami biologicznymi, wobec czego mogą być rozpatrywane w kontekście biologii ewolucyjnej. Wszystkie jej rozdziały łączy wspólna myśl: atrakcyjność to nie jedynie „okładka” (po której nie należy oceniać „książki”). To coś znacznie ważniejszego i mam nadzieję, że zarówno wyniki badań naukowych, jak i oparte na teoriach biologicznych argumenty przekonają o tym większość czytelników.

Bibliografia

- Brown, W. M., L. Cronk, K. Grochow, A. Jacobson, C. K. Liu, Z. Popovic and R. Trivers. 2005. Dance reveals symmetry especially in young men. *Nature* 438: 1148–1150.
- Buss, D. 1989. Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral and Brain Sciences* 12: 1–49.
- Ekman, P. and W. V. Friesen. 1969. The repertoire of nonverbal behavior: Categories, origins, usage, and encoding. *Semiotica* 1: 49–98.
- Feingold, A. 1992. Gender differences in mate selection preferences: A test of the parental investment model. *Psychol. Bull.* 112: 125–139.
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press: Oxford.
- Gutierrez, S. E., D. T. Kenrick and J. J. Partch. 1999. Beauty, dominance, and the mating game: Contrast effects in self-assessment reflect gender differences in mate selection. *Personality and Social Psychology Bulletin* 25: 1126–1134.
- Kenrick, D. T., D. R. Montello, S. E. Gutierrez and M. R. Trost. 1993. Effects of physical attractiveness on affect and perceptual judgments: when social comparison overrides social reinforcement. *Personality and Social Psychology Bulletin* 19: 195–199.
- Kenrick, D. T., S. L. Neuberg, K. L. Zierk and J. M. Krones. 1994. Evolution and social cognition: Contrast effects as a function of sex, dominance, and physical attractiveness. *Personality and Social Psychology Bulletin* 20: 210–217.
- Langlois, J. H., J. M. Ritter, L. A. Roggman, and L. S. Vaughn. 1991. Facial diversity and infant preferences for attractive faces. *Developmental Psychology*, 21(1): 79–84.
- Langlois, J. H., L. A. Roggman, R. J. Casey, J. M. Ritter, L. A. Rieser-Danner and V. Y. Jenkins. 1987. Infant preferences for attractive faces: Rudiments of a stereotype? *Developmental Psychology* 23: 363–369.
- Langlois, J. H., L. Kalakanis, A. J. Rubenstein, A. Larson, M. Hallam and M. Smoot. 2000. Maxims or myths of beauty? A meta-analytic and theoretical review. *Psychology Bulletin* 126: 390–423.
- Lippa, R. A. 2007. The preferred traits of mates in a cross-national study of heterosexual and homosexual men and women: An examination of biological and cultural influences. *Archive Sexual Behavior* 36: 193–208.
- Lynn, M. and B. A. Shurgot. 1984. Responses to lonely hearts advertisements: Effects of reported physical attractiveness, physique, and coloration. *Personality & Social Psychology Bulletin* 10: 349–357.
- Morrison, E. R., L. Gralewski, N. Campbell and I. S. Penton-Voak. 2007. Facial movement varies by sex and is related to attractiveness. *Evolution and Human Behavior* 28: 186–192.
- Mazzella, R. and A. Feingold. 1994. The effects of physical attractiveness, race, socioeconomic status, and gender of defendants and victims on judgments of mock jurors: A meta-analysis. *Journal of Applied Social Psychology* 24: 1315–1344.
- Pettijohn II, T. F., and A. Tesser. 1999. Popularity in environmental context: Facial feature assessment of American movie actresses. *Media Psychology* 1: 229–247.
- Pettijohn, T. F., and B. J. Jungeberg. 2004. Playboy playmate curves: Changes in facial and body feature preferences across social and economic conditions. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 30: 1186–1197.
- Symons, D. 1979. *Evolution of Human Sexuality*. Oxford University Press, Oxford.
- Tinbergen, N. 1963. On aims and methods in ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20: 410–433.
- Walster, E., V. Aronson, D. Abrahams and L. Rottman. 1966. Importance of physical attractiveness in dating behavior. *Journal of Personality and Social Psychology* 4: 508–516.
- Waynforth, D. 2007. Mate choice copying in humans. *Human Nature* 18: 264–271.
- Weatherhead, P. J and R. J. Robertson. 1979. Offspring quality and the polygyny threshold. The sexy son hypothesis. *American Naturalist* 113: 201–208.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology. The New Synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press: Cambridge, Mass.
- White, G. 1980. Physical attractiveness and courtship progress. *Journal of Personality and Social Psychology* 39: 660–668.



1.1.Wielkość inwestycji rodzicielskich jako czynnik warunkujący międzypłciowe zróżnicowanie mechanizmów doboru partnera	14
1.2.Mechanizmy doboru płciowego a alokacja energii	17
1.3.Ewolucja preferencji i atrakcyjnego ornamentu płciowego	18
■ 1.3.1. Hipoteza ewolucji ucieczkowej – arbitralne preferencje estetyczne	
■ 1.3.2. Inne koncepcje nieadaptacyjnych preferencji estetycznych	
■ 1.3.3. Atrakcyjność jako wskaźnik jakości biologicznej osobnika	
● 1.3.3.1. Atrakcyjność w perspektywie doboru na „dobre geny”	
● 1.3.3.2. Problem zaniku doboru płciowego	
■ 1.3.4. Atrakcyjność jako wynik interakcji ewolucji ucieczkowej i doboru na dobre geny	
■ 1.3.5. Zyski bezpośrednie jako determinant atrakcyjności płciowej	
1.4.Mechanizmy ewolucji męskich preferencji płciowych	37
1.5.Implikacje teorii doboru płciowego	39
1.6.Bibliografia	42

Atrakcyjność a mechanizmy doboru płciowego i teoria sygnalizacji biologicznej

Teoria ewolucji organizmów w drodze doboru naturalnego kładzie nacisk przede wszystkim na takie własności cech morfologicznych, behawioralnych czy fizjologicznych, które umożliwiają przetrwanie osobnika w środowisku i wydanie potomstwa. W takim ujęciu należy się spodziewać, że większość cech organizmów żywych będzie miała wartość adaptacyjną, a natura w tym względzie powinna postępować według zasad parsymonii (maksymalnej oszczędności) i nie tolerować marnotrawstwa i rozrzutności energetycznej. Organizmy żywe mają jednak wiele cech i charakteryzują się różnymi formami zachowań, które nie tylko nie zwiększają szans na przetrwanie, ale wręcz je redukują. Przykładów takich cech, zazwyczaj występujących u płci męskiej, można odnaleźć wiele, zarówno u licznych gatunków bezkręgowców, jak i kręgowców (Andersson 1994). Takie atrybuty, jak na przykład skomplikowane struktury pancerza niektórych chrząszczy, jaskrawe, ponadprzeciętnej długości pióra, wybujałe i ciężkie poroża czy głośnie i wyrafinowane popisy wokalne różnych kręgowców, stały się przedmiotem szczególnego zainteresowania Darwina. Na podstawie swych obserwacji opisał proces warunkujący ewolucję takich cech, który określił mianem doboru płciowego (Darwin 1960). Darwin zwrócił uwagę na fakt, że dobór płciowy można z pewnym uproszczeniem analizować z dwóch punktów widzenia. Pierwszy z nich oznacza procesy **rywalizacji** o partnera seksualnego, drugi natomiast dotyczy procesów **wyboru** jak najlepszego partnera do rozrodu (zob. również Andersson 1994, Krzanowska i in. 1997). Oba procesy wiążą się z powstaniem specyficznych cech (adaptacji¹), których „celem” jest ostateczne zwiększenie

¹ Termin „adaptacja” w biologii ewolucyjnej ma dwojakie znaczenie. Po pierwsze, odnosi się do procesu modyfikacji określonego fenotypu pod wpływem doboru naturalnego. Prowadzi to do pojawienia się takich cech, które ułatwiają silniejszą propagację genów osobnika mającego daną cechę w stosunku do osobnika, który jej nie posiada. Drugie znaczenie związane jest z końcowym produktem procesu adaptacji, tj. z określoną cechą powstałą w wyniku modyfikacji fenotypu, która przyczynia się do większego rozprzestrzeniania się genów danego osobnika (Andrews i in. 2002). Mimo że cytowana definicja wiąże

szenie sukcesu reprodukcyjnego² osobnika. Cel ten jest uniwersalny dla wszystkich zwierząt, a adaptacje umożliwiające jego osiągnięcie są obiektem wielu badań nad doбором płciowym również u *Homo sapiens*. U człowieka dobór ten może być oparty zarówno na świadomej, jak i podświadomej analizie różnych sygnałów płciowych świadczących o rozmaitych aspektach jakości potencjalnego partnera seksualnego. Te sygnały, które najsilniej oddziałują na wybory partnerskie, powinny stać się najbardziej atrakcyjne i poszukiwane.

1.1. Wielkość inwestycji rodzicielskich jako czynnik warunkujący międzypłciowe różnicowanie mechanizmów doboru partnera

Maksymalizacja sukcesu reprodukcyjnego jest celem wspólnym dla obu płci. Zarówno samiec, jak i samica dążą do rozmnożenia się i pozostawienia po sobie jak największej liczby potomstwa. Proces wyboru partnera do rozrodu powinien być zatem rozpatrywany w kategoriach specyficznego przymierza, w ramach którego przedstawiciele obu płci współpracują ze sobą w związku z faktem posiadania wspólnego potomstwa, dziedziczącego zarówno geny ojca, jak i matki. Jednakże, mimo wspólnego dla obu płci celu, doboru płciowego nie można traktować jako wspólnoty interesów samca i samicy (Krebs i Davies 2001, Dawkins 2003). Zarówno bowiem w trakcie zalotów, jak i pod względem inwestycji w potomstwo występuje między płciami swoisty konflikt interesów rozrodczych. W perspektywie biologicznej konflikt ten będzie związany z wykształceniem się u obu płci określonych mechanizmów doboru płciowego. Polegają one na realizacji przez daną płć zróżnicowanych strategii mających na celu jak największe „wykorzystanie” drugiej płci do rozpropagowania swoich własnych genów (Krebs i Davies 2001, Dawkins 2003).

Konflikt płci można dostrzec już na poziomie gamet, które u rozmnażających się płciowo zwierząt znacznie różnią się wielkością i liczbą. Płć żeńska wytwarza duże, lecz stosunkowo nieruchome i nieliczne makrogamety (komórki jajowe), których cechą charakterystyczną jest obecność względnie dużych zapasów energetycznych (substancji odżywczych) i struktur niezbędnych w procesach biosyntezy. Płć męska wytwarza natomiast bardzo liczne, ruchliwe, lecz o wiele mniejsze i jednostkowo mało kosztowne mikrogamety – plemniki. Bez względu na przyczyny, które doprowadziły do dymorfizmu płciowego w morfologii gamet (tzw. anizogamii), uważa się, że obserwowane między płciami zróżnicowanie pod względem nakładów energetycznych na produkcję komórek jajowych i plemników mogło już na takim poziomie warunkować powstanie konkurencji płciowej. Zakładając, że w danych warunkach samiec i samica dysponują **taką samą ilością energii** na wytworzenie gamet, liczba plemników wyprodukowanych przez samca znacznie przewyższy liczbę komórek jajowych wytworzonych przez samicę. W konsekwencji plemniki jednego

„adaptację” z procesem doboru naturalnego, jest ona ważna również w kontekście doboru płciowego, który jest *de facto* specyficzną formą doboru naturalnego.

² W polskiej literaturze przedmiotu funkcjonują wymiennie terminy „reprodukcyjny” i „rozrodczy”. W tej publikacji używany jest najczęściej termin „reprodukcyjny”.

samca będą miały szanse zapłodnić dużą liczbę komórek jajowych różnych samic. Reprodukacja samców będzie więc ograniczona liczbą możliwych do zapłodnienia komórek jajowych. W takiej sytuacji i przy braku innych czynników modyfikujących (np. gdy inwestycje samca w reprodukcję nie ograniczają się jedynie do wytwarzania nasienia), płć żeńska staje się „rzadkim bogactwem”, o którą płć męska będzie zmuszona konkurować. Jednocześnie u samic należy spodziewać się występowania dużej wybiórczości względem samców (Andersson 1994, Krzanowska i in. 1997, Krebs i Davies 2001).

Obserwowane różnice pod względem liczby gamet męskich i żeńskich, jaka może zostać wyprodukowana z określonej jednostki energetycznej, przyczyniły się do sformułowania tzw. reguły Batemana dotyczącej odmiennego zróżnicowania sukcesu reprodukcyjnego wśród samców i wśród samic (Bateman 1948). W przypadku płci żeńskiej powodem ograniczenia płodności nie są jedynie koszty i liczba komórek jajowych. Na przykład u ssaków dodatkowe ograniczenia mogą wynikać z kosztów czasowych i energetycznych związanych z trwającą często wiele miesięcy ciążą, supresją owulacji podczas laktacji czy ściśle określonym czasowo okresem płodności. W sumie wszystkie te czynniki prowadzą do ograniczenia ilościowego sukcesu reprodukcyjnego samic. W przypadku samców natomiast płodność z reguły nie jest ograniczona przez produkcję spermy, a problemem jest jedynie dostępność receptywnych samic. Na podstawie badań nad *Drosophila melanogaster* Bateman stwierdził, że wraz z kolejnymi kopulacjami z różnymi samicami sukces rozrodczy samca wzrastał, natomiast zależności tej nie odnotowano w przypadku samic. Większa skuteczność rywalizacji samca z innymi samcami prowadzi do tego, że będzie miał on jednocześnie więcej okazji do zapłodnienia samic, przez co zwiększy swój sukces reprodukcyjny względem innych samców. Efektem będzie większe zróżnicowanie sukcesu reprodukcyjnego wśród samców niż wśród samic (Bateman 1948)³.

W szerokiej perspektywie rywalizacja o partnera zależy od dwóch czynników, które wpływając na tempo rozrodu, decydują o tym, która płć konkuruje, a która staje się obiektem konkurencji płci przeciwnej. Z jednej strony ważnym czynnikiem sterującym rywalizacją o partnera są międzypłciowe różnice w dystrybucji dostępnej energii na określone inwestycje związane z rozrodem. Wszystkie inwestycje w proces rozmnażania można określić jako całkowity wysiłek reprodukcyjny (ang. *reproductive effort*). Dzieli się on na wysiłek rodzicielski (ang. *parental effort*), związany na

³ Nowsze badania wskazują jednak, że również sukces rozrodczy samic może być do pewnego stopnia związany z liczbą kopulujących z nimi samców. Dla istnienia takiej zależności istotne mogą być m.in. mechanizmy pokopulacyjnej selekcji plemników. Na przykład nagromadzenie spermy od wielu samców może sprzyjać wyselekcjonowaniu (przez rywalizację spermy lub specyficzne mechanizmy selekcji nasienia przez samice) takich plemników, które zapewnią maksymalizację sukcesu reprodukcyjnego samicy. Ponadto istotną rolę w zwiększeniu sukcesu reprodukcyjnego samicy wraz z kolejnymi kopulacjami mogą odgrywać również korzyści materialne (zyski bezpośrednie; zob. niżej), jakie samica, a pośrednio jej potomstwo, mogą uzyskiwać od różnych partnerów (Simmons 2005). Synder i Gowaty (2007) zwracają również uwagę na błędy metodologiczne, którymi obarczone są oryginalne badania Batemana. Autorzy podkreślają, że zastosowanie nowych metod badawczych i obliczeniowych niedostępnych w czasach publikacji pracy Batemana pozwala na weryfikację otrzymanych przez niego wyników.

przykład z inwestycją w gamety czy w opiekę rodzicielską, oraz na wysiłek godowy (ang. *mating effort*) związany z inwestycjami w zaloty (Krebs i Davies 2001). W sytuacji, gdy jedna z płci będzie obciążona większymi inwestycjami na urodzenie i wychowanie potomka, ograniczającymi możliwość dalszej reprodukcji, osobniki płci przeciwnej będą konkurowały o dostęp do niej i o możliwość kopulacji (Trivers 1972). Choć zróżnicowane płciowo nakłady energetyczne na reprodukcję mogą przyczyniać się do wykształcenia charakterystycznych dla danej płci mechanizmów doboru płciowego, nie są jedynym warunkiem decydującym o zaistnieniu rywalizacji o partnera. Niezwykle istotna jest również proporcja płci. Należy jednak zaznaczyć, że w ujęciu doboru płciowego znaczenie ma tzw. **operacyjny stosunek płci**. W odróżnieniu od względnej równowagi między ogólną liczbą samic i samców w danej populacji (Krebs i Davies 2001), operacyjny stosunek płci odzwierciedla stosunek liczby samców do samic, zdolnych w danej chwili do rozrodu⁴ (Danchin i in. 2008). Płeć pozostająca w mniejszości będzie bardziej cenna, a przez to stanie się automatycznie obiektem konkurencji.

Dzięki powyższym różnicom międzypłciowym można doprecyzować tezę Darwina o możliwości wyodrębnienia dwóch domen, w ramach których działa dobór płciowy. W obu powstały specyficzne dla danej płci adaptacje umożliwiające, z jednej strony, skuteczną rywalizację o partnera, a z drugiej – wybiórczość skutkującą efektywnym doбором partnerskim. Pierwsza domena określana jest jako **dobór wewnątrzpłciowy** (ang. *intra-sexual selection*), który działa wtedy, gdy rywalizacja o dostęp do partnera zachodzi między przedstawicielami tej samej płci. Efektem takiej konkurencji, zazwyczaj silniej zaznaczonej u samców, jest ewolucja takich cech, które zwiększają zdolność pokonania rywali w bezpośrednich starciach i uzyskania pierwszeństwa w dostępie do samic. Płeć, w obrębie której występuje intensywna rywalizacja, charakteryzuje się więc wysokimi nakładami związanymi z wysiłkiem godowym. Druga domena zwana jest **doborem międzypłciowym** (ang. *inter-sexual selection*) często utożsamianym z preferencjami płciowymi samic⁵. Samce, które są chętniej wybierane przez samice na partnerów do rozrodu, wygrywają pośrednio konkurencję z innymi samcami. Według niektórych hipotez proces ewaluacji potencjalnych partnerów przez samice będzie związany z tymi atrybutami samca, które umożliwią samicy odniesienie jak największego sukcesu reprodukcyjnego. Preferencje samic oparte na tej zasadzie będą zatem dotyczyły rozmaitych cech potencjalnego partnera zwiększających prawdopodobieństwo urodzenia oraz wychowania większej liczby potomków o wyższej wartości biologicznej, czyli na przykład lepiej

⁴ Na przykład w populacji jest 10 samców i 10 samic. Stosunek płci wynosi 1:1. Jeśli jednak w populacji 2 samice są w ciąży, a 3 są w wieku zbyt młodym, aby przystąpić do rozrodu, to operacyjny stosunek płci wyniesie 2:1.

⁵ W rozważaniach dotyczących zasad działania doboru płciowego warto również wspomnieć, że u niektórych gatunków obserwowane jest zjawisko „odwrócenia ról płciowych”. W ogólnym ujęciu występuje ono wtedy, gdy tempo rozrodu samców jest wolniejsze niż samic, co sprawia, że liczba dostępnych do rozrodu samców jest mniejsza niż liczba receptywnych samic. W takiej sytuacji to samce stają się obiektem konkurencji i zalotów samic (Andersson 1994, Krzanowska i in. 1997). Zagadnienie wybiórczości płciowej samców, które do pewnego stopnia jest również charakterystyczne dla naszego gatunku, zostanie szerzej omówione w podrozdz. 1.4)

odżywionych, zdrowszych czy też posiadających korzystniejsze w określonym środowisku geny (Krzanowska i in. 1997, Cartwright 2000, Krebs i Davies 2001, Danchin i in. 2008).

1.2. Mechanizmy doboru płciowego a alokacja energii

Jak twierdził Darwin (1960), efektem zarówno doboru wewnątrzpłciowego, jak i międzypłciowego może być wytworzenie specyficznych adaptacji umożliwiających osiągnięcie maksymalnego sukcesu reprodukcyjnego. W perspektywie doboru płciowego należy je traktować dwupłaszczyznowo. Z jednej strony, adaptacją są takie cechy morfologiczne i behawioralne, dzięki którym posiadający je osobnik będzie postrzegany jako atrakcyjny dla płci przeciwnej i przez to będzie częściej wybierany do rozrodu. Z drugiej strony, adaptacją będzie także zestaw cech umożliwiających wykrycie i oszacowanie atrakcyjności osobnika oraz dokonanie na tej podstawie wyboru partnera (Gangestad i Scheyd 2005). Czynnikiem ograniczającym powstawanie obu rodzajów adaptacji mogą być jednak uwarunkowania energetyczne. Aby lepiej dostrzec te ograniczenia, należy uświadomić sobie, że każdy organizm można traktować jako jednostkę energetyczną, która gromadzi energię ze środowiska i przeznacza ją na różne procesy życiowe (czyli dokonuje jej alokacji) (Gangestad i Scheyd 2005). Zasoby energetyczne, którymi dysponuje organizm, nie są jednak nieograniczone. Stan taki wymusza odpowiednią dystrybucję energii, jaką dysponuje osobnik, co zostało opisane przez teorię historii życia (ang. *the life history theory*) (Stearns 1992). Główne założenia tej teorii wynikają z praw termodynamiki oraz z tzw. zasady alokacji, zgodnie z którymi określona porcja energii zużyta na jeden cel nie może być przeznaczona na inny (Hill 1993). Organizmy żywe wykorzystują dostępną energię akumulowaną w trakcie życia w różnych funkcjach życiowych, takich jak wzrost, obrona przed patogenami, mechanizmy umożliwiające przeżycie oraz rozmnożenie się. Procesy te często konkurują o te same ograniczone zasoby energetyczne organizmu, dlatego nie do uniknięcia są rozmaite fizjologiczno-morfologiczne ustępstwa i kompromisy (ang. *trade-off*) (Hill 1993). Ograniczenie zasobów dostępnej energii oraz konieczność podtrzymywania różnych funkcji życiowych sprawiają, że dobór naturalny nie będzie „tolerował” nieograniczonego rozwoju określonych adaptacji osobnika (np. pozwalających na rodzenie zbyt dużej liczby potomstwa). Należy się więc spodziewać, że najkorzystniejsze dla osobnika będzie posiadanie takich adaptacji, które pozwolą mu na optymalne lokowanie energii w rozmaite procesy związane z przeżyciem i reprodukcją w taki sposób, który jednocześnie będzie maksymalizował jego *fitness*⁶.

⁶ Termin *fitness* (ang.) w ujęciu uproszczonym, odnoszącym się bezpośrednio do osobnika, można rozumieć jako wskaźnik sukcesu reprodukcyjnego wyrażony w odniesieniu do innych osobników (tzw. względny sukces reprodukcyjny) (Dunbar 1982) lub, jeszcze prościej, jako zdolność do możliwie wysokiej reprodukcji (Sperlich 1977). Dotychczas nie zaproponowano jego dobrego odpowiednika w języku polskim, choć zwykło się używać terminu „dostosowanie” lub – rzadziej – „dopasowanie” bądź „wartość przystosowawcza” (Krzanowska i in. 1997). Terminy te jednak nie oddają w pełni znaczenia *fitness* i często budzą kontrowersje wśród naukowców.

Korzystne może być na przykład posiadanie mniejszej liczby potomstwa, ale o lepszych parametrach zdrowotnych (Gangestad i Scheyd 2005).

Przedstawione zasady umożliwiają rozpatrywanie mechanizmów doboru płciowego w kategoriach modelu zysków i strat. Określone fenotypy można więc traktować jako jednostki realizujące określone strategie życiowe pozwalające im, po pierwsze, przetrwać w środowisku, po wtóre, zdobyć partnera i po trzecie, urodzić i wychować płodne potomstwo. Realizacja poszczególnych elementów tych strategii będzie wiązała się z szeregiem kompromisów w alokacji energii mających swoje odzwierciedlenie zarówno w morfologii, jak i w behawiorze samców i samic. Stan taki narzuca specyficzną nomenklaturę, bliższą raczej naukom ekonomicznym niż biologicznym (np. definiowanie modeli „zysków i kosztów” w wyborze partnera: Gangestad i Simpson 2000, Gangestad i in. 2005). Chociaż posługiwanie się w odniesieniu do organizmów żywych, a szczególnie do człowieka terminami typu: wartość osobnika, jakość partnerska, jakość biologiczna, inwestycje rodzicielskie lub zyski i straty wynikające ze związku z partnerem, może wywoływać sprzeciw natury etycznej, to zalety metod badawczych opartych w dużej mierze na modelowaniu matematycznym oraz precyzja i czytelność stosowanej terminologii powodują, że ich zastosowanie w przypadku rozpatrywania zagadnień ewolucyjnych należy uznać za uzasadnione.

1.3. Ewolucja preferencji i atrakcyjnego ornamentu płciowego

Gdy rozpatruje się problem wyboru partnera seksualnego przez samice, istotne staje się rozpoznanie, które cechy morfologiczne, fizjologiczne i behawioralne mogą być obiektem ich zainteresowań. Darwin (1960) wyróżnił trzy klasy cech dymorficznych różniących samca i samicę (zob. również Andersson 1994). Pierwsza z nich, nazywana „**pierwszorzędowymi cechami płciowymi**”, obejmowała gonady i narządy kopulacyjne, które są bezpośrednio związane z aktem płciowym i reprodukcją. Cechy drugiego rodzaju, określane jako „**drugorzędowe cechy płciowe**” nie odgrywają bezpośredniej, mechanicznej roli w procesie zapłodnienia. Ich znaczenie ujawnia się podczas rywalizacji o partnera – posiadanie takiego rodzaju cech może znacząco przyczynić się do uzyskania przewagi nad rywalami i zdobycia dostępu do samicy. Przykładami tych cech są struktury służące do walki z rywalami lub ich odstraszania, jaskrawe ubarwienie, głośny repertuar wokalny, większe rozmiary ciała. Według Darwina cechy te wyewoluowały jako efekt doboru płciowego, który często działał w kierunku przeciwnym niż dobór naturalny. W skrajnej postaci mógł więc obniżać szanse na przeżycie osobnika⁷. Trzeci rodzaj cech to „**ekologiczne cechy płciowe**”. Są one stosunkowo mniej powszechne i co najwyżej pośrednio związane z funkcjami rozrodczymi. W świecie zwierzęcym z reguły odzwierciedlają one różne dla obu

⁷ Należy jednak zaznaczyć, że często rozgraniczenie między cechami pierwszo- i drugorzędowymi bywa słabo zaznaczone. Zdarza się bowiem, że ta sama cecha pełni zarówno mechaniczną rolę w procesie zapłodnienia i jednocześnie ma znaczenie podczas rywalizacji wewnątrzpłciowej – na przykład budowa penisa u niektórych zwierząt umożliwia usuwanie nasienia rywala z dróg rodnych samicy (więcej o rywalizacji plemników: Birkhead i Hunter 1990, Birkhead i Parker 1997).

płci adaptacje do zdobywania pożywienia. Przykładem mogą być komary, u których dymorfizm płciowy dotyczący aparatu gębowego związany jest z przystosowaniem samca do żerowania na kwiatach, a u samic do odżywiania się krwią. Powstaniu ekologicznych cech płciowych początkowo może, lecz nie musi towarzyszyć dobór płciowy. Samice mogą na przykład wybierać do rozrodu samce, które nie uszczuplają zasobów pokarmowych samicy, natomiast niezwiązany z doborem płciowym będzie dymorfizm płciowy wynikający na przykład z nieidentycznej ekspresji tych samych genów u samca i samicy. Niewielkie różnice płciowe mogą jednak z czasem zwiększyć się w drodze doboru naturalnego (Andersson 1994).

Zaproponowana przez Darwina i rozwijana później koncepcja doboru płciowego dotyczyła szczególnie drugorzędowych cech płciowych. Rozwikłanie zagadki związanej z sensem istnienia u samców wyolbrzymionego ornamentu płciowego, często szkodliwego z punktu widzenia doboru naturalnego, oraz powstania u samic preferencji w stosunku do takiego ornamentu, jest jednym z najtrudniejszych problemów teorii doboru płciowego (Andersson 1994, Krzanowska i in., 1997, Kokko 2001, Kokko i in. 2003). Już od czasów Darwina próbowano rozwiązać go na dwa sposoby. Pionierem pierwszego z nich był sam Darwin (1960), który twierdził, że dobór międzyplciowy jest wyłącznie odzwierciedleniem preferencji w stosunku do cech atrakcyjnych i jako taki nie prowadzi do adaptacji ekologicznych (czyli lepszego przystosowania do środowiska). Innymi słowy, jest obojętny lub nawet niekorzystny dla przeżywalności potomstwa. Odmienne stanowisko prezentował Alfred Russel Wallace, który twierdził, że dobór płciowy jest ekologicznie adaptacyjny i oparty na „rozsądnych” wyborach partnera, przynoszących korzyści w perspektywie przyszłych pokoleń i doboru naturalnego. Poglądy prezentowane przez obu autorów inspirowały kolejne pokolenia ewolucjonistów. Mimo że od ich sformułowania upłynęło już sporo czasu, część postulatów nie straciła na ważności, a wiele problemów pozostało nierozwiązanych. Poniżej przedstawione zostaną główne współczesne koncepcje próbujące wyjaśnić preferencje „estetyczne” samic i powstanie wybujałego ornamentu płciowego u samców.

1.3.1. Hipoteza ewolucji ucieczkowej – arbitralne preferencje estetyczne

Sugerowany przez Darwina wybór określonego samca przez samicę tylko z powodu jego atrakcyjności budził wiele kontrowersji zarówno wśród jemu współczesnych, jak i późniejszych badaczy (Cronin 1991, Andersson 1994). Rzeczywiście, z punktu widzenia zdrowego rozsądku, bezsensowne wydaje się preferowanie samców obdarzonych ekstremalnie wykształconymi cechami płciowymi (np. samca pawia o ogromnym ogonie), które nierzadko wiążą się zarówno z ogromnymi kosztami, jakie ponosi samiec na wykształcenie i utrzymanie tej cechy, jak i ze zwiększonym ryzykiem, że stanie się on ofiarą drapieżnika. Przeciwnie, to samce pozbawione cech, które przekazane potomstwu mogą istotnie obniżyć jego przeżywalność, powinny być preferowane przez samice, a przez to utrwalane przez dobór płciowy. Problem powstania preferencji samic w stosunku do, wydawałoby się, cech silnie nieadaptacyjnych, oraz nieuwzględniania kosztów posiadania ekstrawaganckich cech płciowych był znaczną słabością teorii doboru płciowego w formie zaproponowanej przez Darwina (Andersson 1994, Cartwright 2000).

Krytyka doboru płciowego opartego wyłącznie na preferencjach w stosunku do atrakcyjności samej w sobie znacznie jednak osłabła, gdy w 1930 roku Fisher sformułował koncepcję mechanizmu ewolucyjnego, który mógłby odpowiadać za powstanie cech postrzeganych jako atrakcyjne. Podstawą koncepcji Fishera jest kowariancja⁸ między genami na wykształcenie określonej cechy oraz na preferencje płci przeciwnej w stosunku do niej. Skutkiem tego procesu jest pojawienie się samonapędzającego się mechanizmu, działającego na zasadzie dodatniego sprzężenia zwrotnego. Według Fishera (1930) proces ten, nazywany po angielsku *runaway process*, a po polsku zwykle procesem niekontrolowanym⁹, prowadzi do wytworzenia skrajnie rozbudowanego, atrakcyjnego ornamentu płciowego u samców oraz silnych preferencji samic w stosunku do niego. Ciągły rozwój cech epigamicznych¹⁰, prowadzący do osiągnięcia przez nie dużych rozmiarów, będzie stopniowo obniżał przeżywalność samca. Na przykład nadmiernie rozwinięty ogon stanie się przeszkodą w unikaniu drapieżników. Wyhamowanie tempa dalszego wzrostu ornamentu i zatrzymanie całego procesu nastąpi dopiero wtedy, kiedy znacznie zredukowana przeżywalność samca przeważy nad zyskami związanymi z jego wysoką atrakcyjnością lub, niezależnie od związku z przeżywalnością, gdy zmienność genetyczna dla preferowanej cechy zostanie wyczerpana i dalsze jej modyfikacje nie będą już możliwe¹¹ (Fisher 1958; zob. również Kokko 2001).

Aby wykazać, że nie jest tautologią twierdzenie, iż dobór płciowy, działający poprzez preferencje estetyczne samic, utrwała te cechy, które czynią samca atrakcyjnym, należy poczynić odpowiednie założenia. Po pierwsze, należy przyjąć, że samce charakteryzują się zmiennością określonej cechy (np. długość ogona), która jest dziedziczna. Po drugie, samice dokonujące wyborów samców cechują się również dziedziczną zmiennością preferencji względem pożądanej cechy samca (w tym wypadku ogona). Po trzecie, dzięki temu, że potomstwo dziedziczy geny zarówno po ojcu, jak i po matce, oprócz allelu genu warunkującego rozwój określonej cechy u samca rozpropagowany zostanie również odpowiedni allel genu, odpowiadający za kodowanie preferencji tej cechy u samic. Tak więc potomstwo będzie posiadało geny determinujące zarówno rozwój określonej cechy, jak i powstanie preferencji w stosunku do niej. Ekspresja określonych genów będzie jednak występowała jedynie u odpowiedniej płci.

W sytuacji, kiedy rozkład zmienności preferencji samic odpowiada rozkładowi zmienności prezentowanych przez samca cech warunkujących wybory samic, dobór płciowy charakteryzuje się stabilnością, która nie prowadzi do rozwoju wybujałego ornamentu płciowego. Stan równowagi zacznie się jednak zmieniać, kiedy samice, z różnych powodów, choćby losowych, zaczną wykazywać preferencje w kierunku

⁸ „Kowariancja” oznacza współzależność dwóch zmiennych.

⁹ Trudno zaproponować dobry polski odpowiednik dla tego terminu. W dalszej części tego rozdziału używane będą również nieco bardziej obrazowe określenia, takie jak: proces lawinowy, proces łańcuchowy lub proces/dobór ucieczkowy.

¹⁰ Wyolbrzymione cechy płciowe powstałe jako wynik procesów doboru wewnątrz- i międzypłciowego (Krzanowska i in. 1997). W uproszczeniu można je utożsamiać z drugorzędowymi cechami płciowymi.

¹¹ Problem ten, zwany paradoksem tokowiska (ang. *lek paradox*), zostanie omówiony w dalszej części tego rozdziału.

określonego wariantu cechy samca, na przykład, ogona o długości nieznacznie przekraczającej średnią w populacji. Wtedy zwiększy się względna liczebność potomstwa, które będzie miało zarówno:

- geny determinujące ekspresję „nowego” stopnia rozwoju cechy u płci męskiej,
- geny kodujące „nowe” preferencje określonego wariantu cechy samca u płci żeńskiej.

Okoliczności takie spowodują, że samce posiadające pożądane cechy będą miały zwiększone szanse na osiągnięcie wyższego sukcesu reprodukcyjnego i pozostawienie po sobie liczniejszego potomstwa (Fisher 1930; zob. również Cartwright 2000, Krebs i in. 2001).

U ludzi cechami, których stopień wykształcenia mógłby stanowić podstawę owego samonapędzającego się mechanizmu działającego na zasadzie dodatniego sprzężenia zwrotnego, są posiadanie silnie rozwiniętego mózgu oraz inteligencji. Według Millera (2001) niektóre zdolności kognitywne (jak poczucie humoru czy uzdolnienia artystyczne) podlegają działaniu doboru płciowego, choć same w sobie nie przynoszą żadnych korzyści adaptacyjnych. Silne preferencje kobiet w stosunku do artystycznie uzdolnionych mężczyzn mogłyby zatem znacznie przyspieszać rozrost niezwykle kosztownego energetycznie mózgu do dużych rozmiarów w porównaniu z masą ciała. Jak jednak zaznacza Miller, koncepcję taką podważają dwa kontrargumenty. Po pierwsze, hipoteza Fishera nie zakłada kierunku ewolucji preferowanej cechy, a faktem jest, że u kolejnych kopalnych gatunków rodzaju *Homo* następowało sukcesywne zwiększanie wielkości mózgowia. Po drugie, ewolucja w wyniku działania doboru ucieczkowego powinna prowadzić do silnego dymorfizmu płciowego wielkości mózgu. Brak różnic może wynikać z faktu, że dobór płciowy u ludzi ma charakter wzajemny szczególnie w przypadku związków długoterminowych (zob. podrozdz. 1.4). Problemem jest jednak to, że wzajemny dobór płciowy nie jest zgodny z oryginalną koncepcją doboru ucieczkowego, która zakłada, że to jedna płć cechuje się silnymi preferencjami w stosunku do atrakcyjnej cechy u płci przeciwnej. Dlatego też bezpośrednie łączenie ewolucji mózgu i inteligencji z teorią doboru ucieczkowego może być nieuzasadnione (Miller 2001).

1.3.2. Inne koncepcje nieadaptacyjnych preferencji estetycznych

Hipoteza doboru ucieczkowego Fishera (1930) w autorskiej wersji nie została formalnie zweryfikowana. W późniejszych latach jednak szereg prac opartych na technikach modelowania matematycznego potwierdził możliwość istnienia doboru płciowego na zasadach opisanych przez Fishera (np.: O'Donald 1962, 1980, Lande 1981, Kirkpatrick 1982, Seger 1985). Pewna niejasność Fisherowskiej koncepcji doboru płciowego dotyczyła jednak arbitralności w pojawianiu się preferencji samic względem określonych cech samca (Cartwright 2000). Choć faktem jest, że sam autor zaproponował, iż powstanie preferencji w kierunku określonej wartości cechy może być początkowo związane z choćby minimalną, dziedziczną korzyścią adaptacyjną wynikającą z posiadania takiej cechy (Fisher 1930), to możliwe są również inne, nieadaptacyjne przyczyny powstania takich preferencji. Na przykład Enquist i Arak (1993) zwrócili uwagę na problem rozpoznawania przez samice sam-

ców swojego gatunku. Autorzy wyszli z założenia, że w układzie percepcyjnym występują specyficzne odchylenia powodujące wzmocnienia reakcji osobnika na określone bodźce mające istotne znaczenie w procesach klasyfikacji obiektów. Jako że liczba form przyjmowanych przez dany sygnał może być praktycznie nieskończona (np. obraz może zostać w różny sposób zmodyfikowany, zanim ostatecznie trafi na siatkówkę), jest prawdopodobne, że pewne warianty bodźców będą zawsze wywoływały silniejszą odpowiedź układu percepcyjnego. Autorzy, badając za pomocą sztucznych sieci neuronowych rolę mechanizmów rozpoznawania w ewolucji sygnałów, wykazali, że u samców może następować ewolucja silnych sygnałów w postaci wyolbrzymionych cech płciowych, które służą samicom do rozpoznawania ich jako osobników tego samego gatunku. Czynnikiem ograniczającym rozwój określonej cechy jest zmniejszająca się zdolność przeżycia samca. Modele zbudowane przez autorów potwierdziły jednocześnie, że preferencje samic względem ekstremalnych cech samca mogły wyewoluować jako prosta konsekwencja potrzeby rozpoznawania samców swojego gatunku (Enquist i Arak 1993). Również niektóre badania przeprowadzane w warunkach naturalnych (przegląd: Andersson 1994) potwierdzają możliwość działania opisanych mechanizmów. Jest jednak mało prawdopodobne, by mechanizmy te były jedynym czynnikiem odpowiedzialnym za powstanie silnych preferencji oraz ornamentów płciowych rozwiniętych w stopniu znacznie przekraczających ten, który wystarczyłby do prawidłowego rozpoznania przedstawicieli własnego gatunku¹² (Andersson 1994).

Nieco inne wytłumaczenie przedstawili Ryan i Rand (1990) oraz Ryan i in. (1990). Autorzy analizowali mechanizm silniejszej reakcji samic na sygnały godowe samców żaby *Physalaemus pustulosus*, które odbiegały od średniej charakterystycznej dla populacji. W badaniach wykazali, że zjawisko takie może być efektem doboru płciowego opartego na odchyleniu reakcji układu sensorycznego (ang. *sensory bias*; *sensory exploitation*). Zgodnie z takim modelem samce mogą wykorzystywać istniejącą już wcześniej skłonność do silniejszego reagowania samic na określone bodźce (Ryan i in. 1990, Ryan i Rand 1990, Ryan i Keddy-Hector 1992). Powody pojawienia się odchyłeń w preferencjach samic mogą być różne i niezależne od czynników związanych z procesem rozmnażania się (Endler i Basolo 1998, Searcy i Nowicki 2005). Mogą one na przykład wynikać z preferencji samic względem pokarmu o określonym zabarwieniu (Rodd i in. 2002), z posiadanych przystosowań do rozpoznawania gatunku (Enquist i Arak 1993) lub z lokalizowania ofiary podczas polowań (Proctor 1991, 1992). Niezależnie jednak od przyczyny, cechą charakterystyczną opisywanego procesu jest istnienie określonego „odchylenia sensorycznego” u samic, zanim pojawi się odpowiednia cecha u samca (Searcy i Nowicki 2005). Potwierdzenie hipotezy odchylenia reakcji układu sensorycznego w ewolucji ornamentu płciowego wymaga więc przeprowadzania filogenetycznych analiz spokrewnionych gatunków w celu ustalenia, na jakim etapie ewolucji powstawało określone odchylenie preferencji samic i czy

¹² Analogiczna koncepcja zakłada, że cechy dymorficzne mogą służyć do właściwego rozpoznania płci w danym gatunku. Również w tym przypadku jest jednak mało prawdopodobne, by wyłącznie ten mechanizm sterował rozwojem silnych preferencji względem nadmiernie (w stosunku do konieczności rozpoznania płci) wyolbrzymionego ornamentu płciowego (Andersson 1994).

poprzedzało ono powstanie określonych cech płciowych u samca (Maynard Smith i Harper 2003). Przeprowadzone dotychczas nieliczne badania testujące opisywany mechanizm ewolucji ornamentu płciowego wydają się potwierdzać jego działanie. Przykładem są prace badające zasady doboru płciowego u ryb z rodzaju *Xiphophorus* (Basolo 1990, 1995a). Rodzaj ten obejmuje gatunki, u których samce mają wydłużoną płetwę ogonową (mieczyki) oraz gatunki, u których samce nie posiadają podobnej struktury (płatki). Mimo że wspólny przodek obu gatunków ryb nie posiadał charakterystycznie wydłużonej płetwy, badania wykazały, że samce platek, którym chirurgicznie wydłużono ogon, były silniej preferowane przez samice swojego gatunku. Podobne pojawienie się preferencji względem sztucznie zmodyfikowanego ogona zauważono również u blisko spokrewnionego rodzaju *Priapella* (Basolo 1995b). Wyniki takie potwierdzają, że samice gatunków, w których samce nie posiadają miecza, mają wcześniej ukształtowane preferencje w stosunku do tej cechy. Ewolucja męskiego ornamentu mogła więc przebiegać z wykorzystaniem odchyłeń układu sensorycznego u płci przeciwnej.

Z powodów braku możliwości przeprowadzenia analizy filogenetycznej preferencji płciowych, a zatem z powodów metodologicznych, w przypadku człowieka trudno jednoznacznie wykazać istnienie doboru płciowego opartego na odchyleniu reakcji układu sensorycznego. Ewentualnym przykładem są stwierdzone u mężczyzn preferencje w stosunku do neotenicznych (dziecięcych) cech twarzy kobiet. Preferencje te mogą odzwierciedlać wzmocnioną reakcję na ukształtowany w procesie ewolucji mechanizm selekcji cech twarzy świadczących o młodości i wysokiej płodności kobiet (Jones 1995; zob. również Thornhill i Grammer 1999 oraz rozdz. 5).

Przedstawione teorie nieadaptacyjnego doboru płciowego nie pozwalają jednoznacznie określić przyczyn pojawienia się wyolbrzymionego ornamentu płciowego oraz preferencji estetycznych w stosunku do niego. Proponowane wyjaśnienia mogą opisywać pewne stadium początkowe, które stanowiło podstawę i nadawało kierunek ewolucji ekstrawaganckich cech płciowych samców i preferencji tych cech u samic. W późniejszych stadiach jednak proces ten mógł zachodzić już zgodnie z modelem ewolucji ucieczkowej, zaproponowanym przez Fishera, lub innym, opartym na założeniu adaptacyjnych wyborów partnerskich (Ryan i Keddy-Hector 1992, Krzanowska i in. 1997, Maynard Smith i Harper 2003).

1.3.3. Atrakcyjność jako wskaźnik jakości biologicznej osobnika

Koncepcja „doboru ucieczkowego” Fishera zakładała możliwość występowania ekologicznie nieadaptacyjnych wyborów partnerskich. Dobór płciowy w takim przypadku oparty byłby jedynie na arbitralnych preferencjach samic w stosunku do atrakcyjności samców, a atrakcyjność sama w sobie pozbawiona byłaby wymiernego znaczenia biologicznego. W takim świetle skrajnie odmienna jest koncepcja zakładająca, że dobór płciowy jest procesem precyzyjnej oceny partnera przez pryzmat zysków, jakie można osiągnąć ze skojarzenia się z osobnikiem o wysokiej jakości biologicznej.

Potencjalne korzyści można rozpatrywać w dwóch kategoriach:

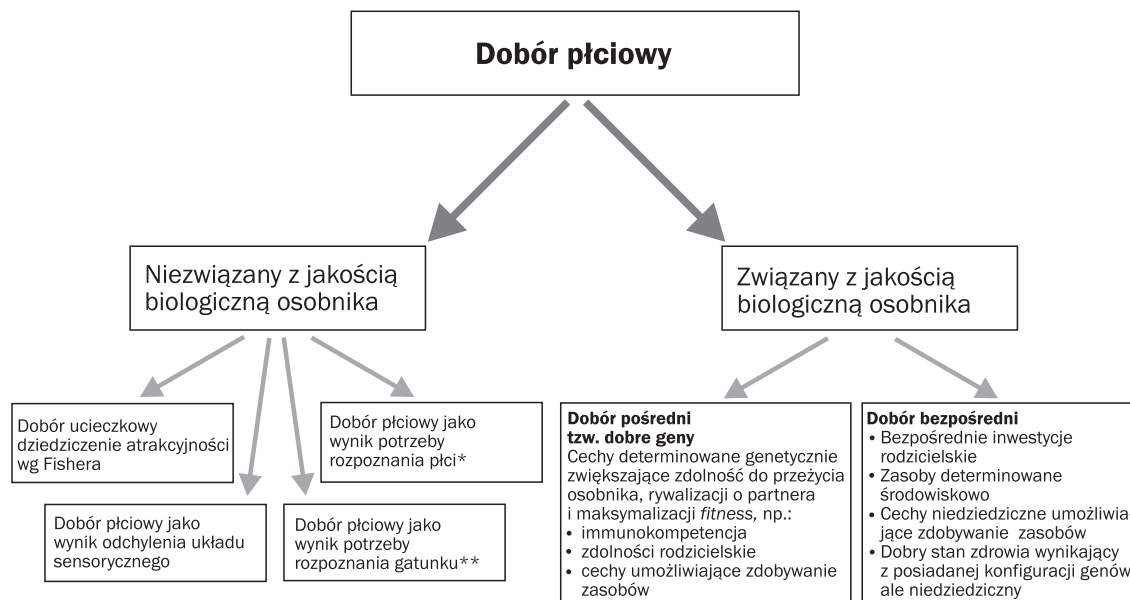
- zysków genetycznych (pośrednich),
- zysków pozagenetycznych (bezpośrednich).

Zyski genetyczne (pośrednie) czerpie samica wtedy, kiedy dobór płciowy utrwała takie cechy samca, które zapewniają sukces reprodukcyjny potomstwa dzięki dziedziczeniu jego cech, zwiększających zdolność przeżycia i skuteczność rywalizacji o partnera seksualnego. Geny kodujące te cechy w uproszczeniu nazywa się „dobrymi genami” (Cartwright 2000, Krebs i Davies 2001, Gangestad i Scheyd 2005; zob. jednak podrozdz. 1.3.3.2). W tym przypadku wybór partnera określany jest terminem *doboru pośredniego*. Jej istotą jest genetyczna korelacja (np. z powodu plejotropii) między cechą fenotypową preferowaną przez samice a cechami samca (niejako ukrytymi), które przyczyniają się do lepszej jakości biologicznej potomstwa. Samice będą więc dokonywały biologicznie uzasadnionego wyboru, maksymalizującego ich *fitness* (Kokko i in. 2003).

Zyski pozagenetyczne (bezpośrednie) osiąga samica w sytuacji, kiedy dobór płciowy opiera się na tych cechach samca, które w sposób bezpośredni przyczyniają się do maksymalizacji *fitness* samicy. Cechami tymi mogą być na przykład zdolności rodzicielskie samca i/lub jego zasoby (np. bogate w pokarm terytorium) zabezpieczające byt potomstwu i samicy. Proces doboru partnerskiego opartego na cechach bezpośrednio zwiększających jej życiowy sukces reprodukcyjny określany jest terminem *doboru bezpośredniego* (Kokko i in. 2003).

Podział zysków na „genetyczne” i „pozagenetyczne”, jakie może osiągnąć samica wybierając odpowiedniego partnera, choć stosunkowo przejrzysty, jest jedynie pewnym uproszczeniem. Utożsamia ono „dobre geny” z wysoką kondycją genotypową i fenotypową osobnika, które zapewniają przeżycie i reprodukcję. Atrybutom tym niejako przeciwstawiane są cechy świadczące o dużych zasobach osobnika wpływających na inwestycje rodzicielskie i partnerskie. Zapewniają one korzyści określane mianem „pozagenetycznych”. Sugeruje to brak związku osiąganych zysków z wyposażeniem genetycznym partnera, co bardzo często nie jest prawdą. Niewątpliwą zaletą omawianego podziału jest jego prostota. Należy jednak zaznaczyć, że również cechy umożliwiające na przykład nagromadzenie odpowiednio dużych zasobów pokarmowych mogą mieć znaczącą komponentę genetyczną. Na przykład wykazano, że preferowany przez kobiety wysoki status społeczno-ekonomiczny mężczyzny jest dodatnio skorelowany z inteligencją (Herrnstein i Murray 1994, Chamorro-Premuzic 2007), a cecha ta jest silnie uwarunkowana genetycznie (Chamorro-Premuzic 2007). Podobnie nieuzasadnione może być kategoryczne oddzielanie koncepcji doboru ucieczkowego Fishera od teorii wskaźników jakości biologicznej osobnika. W rzeczywistości obie koncepcje mogą oddziaływać na procesy doboru płciowego poprzez specyficzne interakcje pojawiające się w określonych warunkach (podrozdz. 1.3.3.). Porównanie działania proponowanych mechanizmów doboru płciowego przedstawiono na rycinie 1.1.

Aby wybór samca z dobrymi genami był trafny i zwiększał *fitness* samicy, powinien być oparty na określonych rzetelnych sygnałach, informujących o wysokiej jakości biologicznej samca. Zgodnie z założeniami hipotezy dobrych genów, markerem wartości samca może być ornament płciowy (Cartwright 2000). Pojawia się jednak pytanie, dlaczego miarodajnym wskaźnikiem jakości osobnika ma być drugorzędowa cecha płciowa, rozwinięta tak bardzo, że w ekstremalnych przypadkach upośledza żywotność samca. Próba odpowiedzi na to pytanie jest **hipoteza upośledzenia**



RYCINA 1.1. Uproszczony schemat mechanizmów doboru płciowego. Gwiazdkami oznaczono mechanizmy, których rola adaptacyjna może zaznaczać się w kontekście redukcji ryzyka urodzenia niepełnych mieszańców międzygatunkowych (*) lub zwiększenia szansy znalezienia partnera płci przeciwnej (**). Szczegółowy opis w tekście.

(ang. *handicap principle*)¹³ zaproponowana przez Zahaviego (1975, 1977), zgodnie z którą sygnały informujące o jakości biologicznej osobnika charakteryzują się szczerością i rzetelnością właśnie dlatego, że cechy te w specyficzny sposób upośledzają osobnika. Gwarancją uczciwości sygnału jest koszt, jaki ponosi osobnik wysyłający informacje o swojej jakości. Dodatkowo, koszt ten musi być większym obciążeniem dla osobnika nieuczciwie informującego o swojej jakości niż dla osobnika „uczciwego”. Kolejnym warunkiem rzetelności sygnału jest występowanie logicznej zależności między specyficznym rodzajem kosztu a informacją przekazywaną przez dany sygnał (Zahavi 1997). W przypadku męskiego ornamentu płciowego koszty mogą dotyczyć nakładów energetycznych na wytworzenie i utrzymanie rozbudowanych drugorzędowych cech płciowych. W takim przypadku ornament płciowy informowałby na przykład o zdolności zdobywania pokarmu (zob. również hipoteza upośledzenia

¹³ W piśmiennictwie polskojęzycznym (np. Krebs, Davies, 2001; Futuyma, 2008) jako odpowiednika ang. *handicap principle* używa się najczęściej pojęcia „hipoteza (zasada) upośledzenia”, chociaż poprawniejszy byłby termin „hipoteza obciążenia” (lub: „utrudnienia”). Słowo „upośledzenie” sugeruje niższą jakość biologiczną osobnika, podczas gdy hipoteza zaproponowana przez Zahaviego sugeruje coś zupełnie innego. Termin „obciążenie” wskazuje na to, że osobnik ma niejako dodatkowy (np. morfologiczny) „balast”, którym jest obciążony, a pomimo to, gdy jego biologiczna jakość jest wysoka, świetnie sobie radzi. (Za powyższą terminologiczną sugestią co do lepszego polskiego terminu dla zasady Zahaviego dziękujemy profesorowi Tomaszowi Wesołowskiemu). Ze względu jednak na przyjęty już dość powszechnie termin „hipoteza upośledzenia”, nim właśnie będziemy się posługiwać w tej książce.