

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 różnicowanie 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 przyczynić 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 skutkująca 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 samicy. 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 przeznaczają 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 kopolacyjne, 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 odstraszenia, 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 rywali 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 doбором 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 międzypłciowy 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 przeważa 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 płeć 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 odchylenia 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:

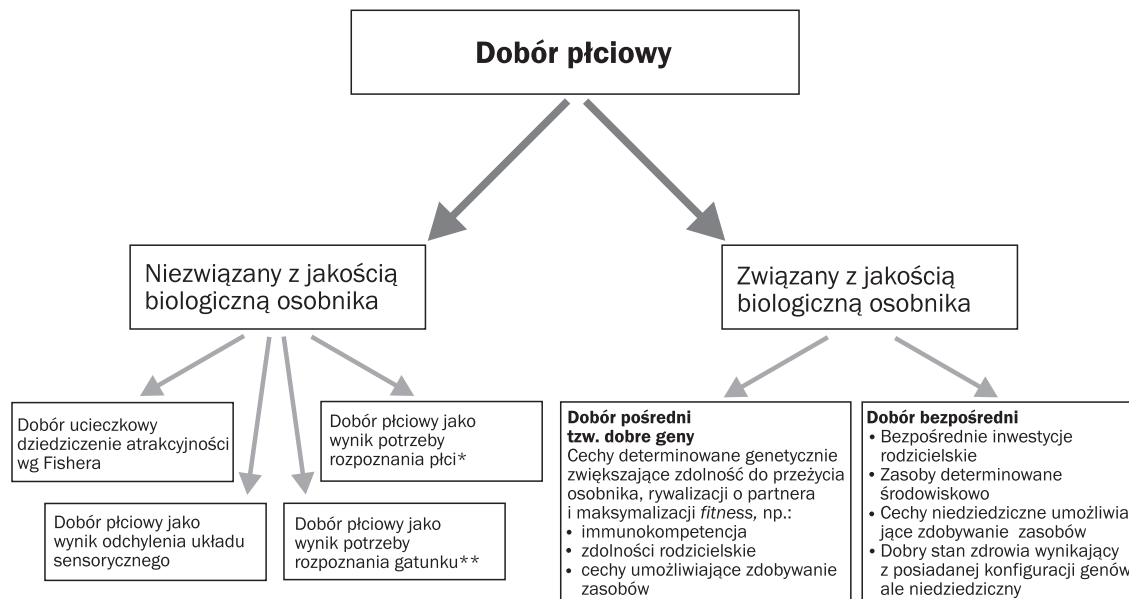
- zysków genetycznych (pośrednich),
- zysków pozagenetycznych (bezpośrednich).

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 osiągniętych 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 katagoryczne oddzielenie 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.

immunologicznego, s. 28). Rzetelnym potwierdzeniem jakości samca, utożsamianej ze zdolnością unikania drapieżników, jest również sam fakt radzenia sobie w codziennym życiu z „upośledzeniem” związanym z posiadanymi cechami, które mogą znacznie obniżyć jego szanse przeżycia. Ponoszone łączne koszty powodują więc, że tylko osobniki o wybitnej jakości genów są w stanie przeżyć i jednocześnie kosztownie reklamować się za pomocą swojego ekstrawaganckiego ornamentu płciowego. Stąd też samica, która wybiera partnera na podstawie konkretnej cechy (lub zestawu cech) o takim stopniu rozwoju, że staje się ona swoistym „upośledzeniem”, może mieć pewność jego wysokiej jakości genetycznej, która zostanie przekazana potomstwu (Zahavi 1975, 1977).

Koncepcję Zahaviego (1975, 1977) może zobrazować sytuacja dwóch biegaczy, którzy jednocześnie zakończyli maraton, przy czym jeden z nich jest w typowym stroju maratończyka, a drugi ma na sobie plecak wypełniony kamieniami. Zwycięstwo zawodnika dźwigającego w trakcie całego biegu dodatkowy ciężar niewątpliwie będzie imponujące i potwierdzi jego znaczną przewagę nad rywalem (Cartwright 2000).

Zahavi nie sformułował jednak żadnego formalnego modelu, który dowodziłby słuszności hipotezy upośledzenia (Andersson 1994, Gangestad i Scheyd 2005). W pierwotnej wersji hipotezy upośledzenie było traktowane jako cecha stała, która działa na zasadach filtru informującego o zdolnościach przeżycia. Jeśli osobnik żyje z wyolbrzymionym ornamentem, znaczy to, że ma wrodzoną dużą zdolność przeżycia. Jakość osobników bez upośledzenia nie może natomiast zostać oszacowana w kontekście doboru płciowego i dlatego są oni ignorowani (Zahavi 1975; zob. również Ryan 1997). Zahavi (1977) zwrócił następnie uwagę na możliwość występowania dodatkowej korelacji między wyrazistością sygnału (ornamentu płciowego) a jakością osobnika. Ponadto postulowano, że upośledzenia ujawniają aktualną kondycję biologiczną osobnika (ang. *revealing handicap*) – na przykład ornament płciowy sygnalizuje aktualne zdrowie i odporność na pasożyty (Hamilton i Zuk 1982; zob. również: Grafen 1990a, Andersson 1994, Ryan 1997, Krebs i Davies 2001).

Brak matematycznych modeli wspierających hipotezę upośledzenia w pierwszym jej okresie spowodował, że spotkała się ona z ostrą krytyką. W kolejnych pracach teoretycznych (np. Davis i O’Donald 1976, Smith 1976) starano się dowieść, że dobór płciowy oparty na preferencjach samic względem samców o cechach upośledzających ich żywotność nie jest w stanie utrzymać się w populacji i w kolejnych pokoleniach będzie eliminowany (Andersson 1994). Jednakże Siller (1998) wykazał, że oryginalny model Zahaviego teoretycznie może funkcjonować. Dyskusje dotyczyły również zasadności założeń przyjmowanych w modelowaniu kolejnych odmian hipotezy upośledzenia (Grafen 1990a, Andersson 1994). Swoistym przełomem były publikacje Grafena, który odrzucając nieuzasadnione założenia wcześniejszych modeli, udowodnił matematycznie, że zgodna z hipotezą upośledzenia ewolucja szczerego sygnału jakości osobnika (ornamentu płciowego) oraz preferencji względem niego może nie tylko istnieć, ale i utrzymywać się przez kolejne pokolenia (jest to proces stabilny ewolucyjnie) (Grafen 1990a, 1990b). Jego zdaniem najbliższa oryginalnej koncepcji Zahaviego jest koncepcja upośledzenia na zasadzie strategicznego wyboru (ang. *strategic choice handicap*). Zgodnie z nią osobnik sam „decyduje”, na jakie upośledzenie, w odniesieniu do swojej jakości, może sobie pozwolić w kon-

kretnych warunkach. Samica na podstawie analizy określonego poziomu upośledzenia wnioskuje o jakości samca, który w optymalny sposób reklamuje ją w danej „strategicznej” sytuacji. Model Grafena potwierdził, że zgodnie z sugestiami Zahaviego koszty rozwoju upośledzenia gwarantują jego uczciwość i powodują, że samcom nie opłaca się oszukiwać, a samicom opłaca się ufać reklamie jakości samców. Grafen wykazał również, że koszty ponoszone na reklamę jakości są większe dla samców o niższej jakości. W przeciwieństwie do założeń koncepcji warunkowego upośledzenia, samce o słabszej jakości również mogą wykształcać ornament płciowy, będzie to jednak dla nich bardziej ryzykowne oraz nieopłacalne (Grafen 1990a; zob. również Dawkins 2003).

Kolejne prace nad teorią uczciwych sygnałów pozwoliły ją rozwinąć i doprecyzować. Na przykład Getty (2002) wykazał, że w odpowiednich warunkach koszty „autoreklamy” ponoszone przez osobnika wysokiej jakości mogą być takie same lub nawet wyższe niż osobników niższej jakości. Autor zwrócił uwagę, że zyski lub straty związane z wytworzeniem szczerých sygnałów świadczących o jakości samca nie powinny być podstawowym kryterium oceny jakości osobnika. Osobnikiem wysokiej jakości jest ten, który wraz ze wzrostem o określony stopień intensywności nadawanego sygnału (ornamentu płciowego) jest w stanie najbardziej efektywnie zmaksymalizować swój *fitness* (Getty 2002, 2006). Podobny pogląd prezentuje Ryan (1997), który zwraca uwagę, że faktu posiadania przez samców kosztownego ornamentu nie należy uważać za dowód żeńskich preferencji w stosunku do dobrych genów. Aby tak było, wybór samca o wysokim stopniu wykształcenia ornamentu płciowego musi mieć korzystny wpływ na przeżywalność potomków czy też, bardziej ogólnie, na maksymalizację *fitness*.

Weryfikacja hipotezy upośledzenia jest bardzo często głównym celem badań nad biologicznym znaczeniem atrakcyjności człowieka. Badania te są opisane w kolejnych rozdziałach poświęconych konkretnym cechom składającym się na kobiecy i męski ornament płciowy. Poniżej zaprezentowano przykłady badań przeprowadzonych na zwierzętach, których wyniki w istotny sposób przyczyniły się do rozwoju badań nad doborem płciowym u ludzi.

Za klasyczny dowód słuszności hipotezy upośledzenia często uznaje się wyniki uzyskane przez Petrie (1994). Autorka prowadziła badania na samcach i samicach pawia (*Pavo cristatus*). Samce pawia mają ogromny ogon. Jest on dla nich niewątpliwym upośledzeniem, gdyż na przykład tygrysy często zabijają samce, łapiąc je za długi ogon. Wcześniejsze badania (Petrie i in. 1991) dowiodły również, że ogon ma duży wpływ na kojarzenie się pawia. Wśród samców istnieje znaczna zmienność pod względem sukcesu godowego, a ponad 50% stwierdzonego zróżnicowania związana jest z liczbą tzw. „pawich ok” znajdujących się na końcach piór ogona. Liczba „pawich ok” u samca jest dodatnio skorelowana z liczbą samic, z którymi on się parzy (Petrie i in. 1991). W badaniach, w których atrakcyjność samca została określona na podstawie średniej powierzchni „pawich ok”, Petrie (1994) wykazała, że potomstwo atrakcyjnych samców charakteryzowało się lepszym rozwojem i większą przeżywalnością. Badania te dostarczyły zatem mocnych dowodów na to, że preferując samce z upośledzającym je ornamentem płciowym, samice mogą uzyskiwać genetyczne korzyści adaptacyjne dla swojego potomstwa.

Innym klasycznym potwierdzeniem możliwości kształtowania się doboru płciowego na zasadzie preferencji fenotypowych sygnałów „dobrych genów” są badania Hamiltona i Zuka (1982). Autorzy powiązali stopień wykształcenia ornamentu płciowego z odpornością na pasożyty i zauważyli, że dobór płciowy faworyzuje te samce, które mają ponadprzeciętne cechy epigamiczne i jednocześnie niski stopień zainfekowania organizmu (Hamilton i Zuk 1982). Powyższy proces jest zgodny z założeniami hipotezy dobrych genów, jeśli spełnionych jest kilka warunków. Po pierwsze, odporność samca na pasożyty musi być w pewnym stopniu dziedziczna. Po drugie, *fitness* samca musi być ujemnie skorelowany ze stopniem zainfekowania go przez pasożyty (zapasożyceniem). Po trzecie, również poziom rozwoju ornamentu płciowego musi być ujemnie skorelowany z zapasożyceniem. W takich warunkach preferencje samic względem samców cechujących się najwyższym stopniem rozwoju cech płciowych są tak naprawdę zakamuflowanymi preferencjami względem dobrych genów samca, które zagwarantują potomstwu odporność na pasożyty (Hamilton i Zuk 1982). Co więcej, w tym przypadku dobór partnera może zachodzić również zgodnie z założeniami hipotezy upośledzenia. Mechanizm upośledzającego wpływu ornamentu płciowego na jakość zdrowotną osobnika wyjaśnia hipoteza upośledzenia immunologicznego (ang. *immunocompetence-handicap*) (Folstad i Karter 1992). Autorzy zainteresowali się endokrynologicznymi podstawami sterującymi rozwojem ornamentu płciowego. Szczególną uwagę zwrócili na dwójaki oddziaływanie androgenów, z czym związany jest specyficzny kompromis fizjologiczny. Testosteron bowiem wpływa stymulująco na rozbudowę ornamentu płciowego, a przez to na sukces rozrodczy samca, lecz jednocześnie wywiera niekorzystny wpływ na układ odpornościowy. Wynikające z tej immunosupresji koszty zdrowotne powodują, że jedynie osobniki o wyśmienitej jakości biologicznej są w stanie je zbilansować i uczciwie reklamować się płci przeciwnej za pomocą zależnego od testosteronu stopnia ornamentu płciowego (Folstad i Karter 1992). Podobny mechanizm nie musi dotyczyć jedynie testosteronu, lecz może mieć zastosowanie w każdej sytuacji, w której inne substancje chemiczne wywołują podobny dwójaki efekt (Folstad i Karter 1992). Koncepcja upośledzenia immunologicznego może być również dobrą ilustracją wspomnianej już reguły alokacji. Ograniczona pula energii, jaką dysponuje organizm, wykorzystywana jest z jednej strony na ornament płciowy, a z drugiej na utrzymanie w dobrej kondycji układu immunologicznego. W tej dystrybucji energii hormony, jako biochemiczne przekaźniki informacji, mogą odgrywać kluczową rolę (Wedekind i Folstad 1994).

Wyniki badań testujących założenia teorii doboru płciowego zależnego od pasożytów (ang. *parasite-mediated sexual selection*) są jednak niejednoznaczne. Podczas gdy część badań potwierdza ujemną korelację stopnia rozwoju ornamentu płciowego ze stopniem zainfekowania przez pasożyty, inne relacji takiej nie potwierdzają lub nawet wskazują na jej odwrotny kierunek (Møller 1990, Folstad i Karter 1992, Andersson 1994, Møller i in. 1999). Stan taki może wynikać z różnych powodów. Getty (2002) wykazał, że teoretycznie możliwa jest sytuacja, w której samce wysokiej jakości będą miały więcej pasożytów. Może to nastąpić na przykład wtedy, gdy wysoka jakość samców pozwoli zniwelować szkodliwy wpływ większej liczby pasożytów. Jednocześnie u samców niższej jakości podobny lub silniejszy negatywny efekt

zdrowotny może zostać wywołany przez mniejszą liczbę patogenów (Getty 2002). Inny czynnik, który może wpływać na otrzymywanie niejednoznacznych wyników, ma naturę metodologiczną. Zarówno Getty (2002), jak i Møller i in. (1999) sądzą, że określanie jakości samców jedynie na podstawie liczby pasożytów jest nadmiernym uproszczeniem. Lepszym odzwierciedleniem dziedzicznej kondycji zdrowotnej może być badany bezpośrednio stan układu immunologicznego danego osobnika. Potwierdzają to badania przeglądowe, które wykazały silniejszą ujemną korelację stopnia rozwoju ornamentu płciowego z takimi wyznacznikami kondycji immunologicznej osobnika, jak poziom leukocytów czy immunoglobulin, niż tylko ze stopniem zapasożycenia (Møller i in. 1999). Autorzy zwrócili również uwagę na fakt, że w badaniach nad wpływem pasożytów na stopień ornamentu płciowego analizuje się często jedynie wybrane, pojedyncze gatunki patogenów. W rzeczywistości jednak żywiciela mogą być zainfekowani jednocześnie przez wiele gatunków pasożytów, a wtedy wyniki badań skupiających się na jednym z nich będą znacznie niedoszacowane (Møller i in. 1999). W zgodzie z takim poglądem pozostają wyniki badań nad genami głównego układu zgodności tkankowej (MHC) mającego zasadnicze znaczenie dla obrony immunologicznej osobnika (zob. podrozdz. 1.3.3.2.). Eksperymenty przeprowadzone na myszach wykazały, że efektywność reakcji immunologicznej osobników homozygotycznych i heterozygotycznych może mieć związek z liczbą rodzajów atakujących je pasożytów. Heterozygotyczność wydaje się korzystniejsza szczególnie w przypadku zakażeń wieloma rodzajami patogenów (Penn i in. 2002, McClelland i in. 2003). Wyniki takie są tym bardziej interesujące, że badania nad zmiennością funkcjonalnie analogicznego rejonu genomu u człowieka prowadzone są również w kontekście ludzkich preferencji płciowych (np. rozdz. 5 i 7). Niezależnie jednak od rozmaitych zastrzeżeń, metaanaliza wyników przeprowadzonych dotychczas badań potwierdziła występowanie względnie słabej, lecz istotnej statystycznej dodatniej zależności między odpornością na pasożyty a stopniem rozwoju ornamentu płciowego (Møller i in. 1999).

1.3.3.1. Atrakcyjność w perspektywie doboru na „dobre geny”

Termin „dobre geny” odnosi się do genów, które zapewniają lepszą dziedziczną jakość biologiczną osobnika i przyczyniają się do zwiększenia jego sukcesu reprodukcyjnego czy ogólnie – maksymalizacji *fitness*. Samica dokonująca wyboru samca pod kątem jakości jego materiału genetycznego będzie maksymalizowała również swój *fitness* poprzez wspólne z nim potomstwo (Andersson 1994, Maynard Smith i Harper 2003, Searcy i Nowicki 2005).

Opis mechanizmu doboru na „dobre geny” staje się jednak bardziej skomplikowany w sytuacji, gdy podejmuje się próbę bezpośredniego określenia optymalnej konfiguracji genetycznej, jaką powinien odznaczać się samiec, aby przyszłe potomstwo charakteryzowało się jak najwyższym *fitness* (Mays i Hill 2004, Kempenaers 2007). Sugeruje się, że przedmiotem selekcji mogą być geny dwojakiemu rodzajowi. Z jednej strony mogą to być tzw. „dobre” allele, natomiast z drugiej – allele kompatybilne (Mays i Hill 2004, Piálek i Albrecht 2005, Kempenaers 2007).

Dobrymi allelami nazywa się takie wersje genów, które mogą przyczynić się do zwiększenia *fitness* osobnika bez względu na skład pozostałej części jego genomu

(Kempnaers 2007). Natomiast termin **allele kompatybilne** dotyczy tych genów, które umożliwiają zwiększenie *fitness* w specyficznym kontekście genetycznym, wspólnie z innymi genami, które potomstwo dziedziczy od drugiego z rodziców. Maksymalizujące *fitness* współdziałanie genów dotyczy zarówno alleli znajdujących się w tym samym *locus*, jak też alleli innych genów zlokalizowanych w innych *loci* (Kempnaers 2007). Żadna z definicji nie precyzuje, poprzez jaki rodzaj cech, determinowanych przez określone geny, ma następować wzrost *fitness*. W proces ten zaangażowane mogą być zarówno cechy zwiększające poziom atrakcyjności, jak i szanse przeżycia osobnika czy też skuteczność w rywalizacji o partnera. W takim ujęciu jakość genetyczna osobnika będzie więc określona przez wkład wszystkich alleli, które przyczyniają się do maksymalizacji *fitness* osobnika i jego potomstwa, bez względu na rodzaj cechy, która jest przez nie determinowana¹⁴ (Kempnaers 2007).

Z perspektywy doboru płciowego trudno więc z góry jednoznacznie określić, jakie konkretne geny powinien posiadać przyszły partner. Wybór partnera może dotyczyć selekcji bezpośrednio na (Mays i Hill 2004):

- dobre geny (allele),
- kompatybilność genetyczną,
- heterozygotyczność partnera.

W pierwszym przypadku zyski będą osiągnięte poprzez związek z partnerem mającym określony „dobry” gen, który przekazany potomstwu przyczyni się do zwiększenia jego *fitness*. W takim modelu doboru płciowego należy spodziewać się konsensusu w preferencjach partnerskich, które będą skierowane w stronę osobników cechujących się homozygotycznością względem „dobrych genów”. Innych preferencji należy spodziewać się w przypadku, kiedy wybór partnera będzie związany z doбором na kompatybilność genetyczną. Zakładając, że większe zróżnicowanie genetyczne osobnika, objawiające się w postaci heterozygotyczności, jest bardziej korzystne w ujęciu ogólnego *fitness* niż homozygotyczność (Brown 1997; przegląd badań: Kempnaers 2007), należy przyjąć, że wybór partnera powinien być przeprowadzany pod kątem genów zapewniających heterozygotyczność przyszłego potomka. Jako że obiektem poszukiwań będą potencjalni partnerzy posiadający geny kompatybilne (Piálek i Albrecht 2005 proponują, ich zdaniem bardziej odpowiedni, termin: „geny komplementarne”), trudno w takim przypadku spodziewać się uniwersalnych preferencji płciowych. W trzecim z wymienionych modeli selekcji partnerskiej obiektem preferencji mogą być osobniki, które cechują się heterozygotycznością *per se*. W modelu tym jest jednak charakterystyczne, że korzyści związane z heterozygotycznością partnera (np. jego większa odporność na choroby) nie zostaną przekazane potomstwu¹⁵. Preferencje będą charakteryzowały się uniwersalnością, jednak zyski

¹⁴ Warto również zauważyć, że podejście takie potwierdza przedstawioną wcześniej sugestię niestosowania ostrego podziału na zyski genetyczne i pozagenetyczne, jakie możliwe są do osiągnięcia poprzez związek z danym partnerem. Zgodnie z przedstawioną definicją jakiegokolwiek cecha mająca komponentę genetyczną i zwiększająca *fitness* w sposób bezpośredni (np. inwestycje rodzicielskie) czy pośredni (np. dziedziczna odporność immunologiczna) będzie wskazywać na ogólną jakość genetyczną.

¹⁵ Zgodnie z pierwszym prawem Mendla (prawem czystości gamet) spośród pary alleli określonego genu do gamety przechodzi tylko jeden allel.

wynikające z doboru heterozygotycznego partnera należy rozpatrywać w kategorii zysków bezpośrednich, na przykład unikania zakażenia pasożytami w trakcie kopulacji (Mays i Hill 2004).

Charakterystyczną cechą wymienionych trzech modeli preferencji płciowych jest ich plastyczność, wynikająca ze zróżnicowanej efektywności poszczególnych strategii wyboru partnera dla maksymalizacji *fitness* w określonych warunkach ekologicznych, genetycznych i socjalnych (Qvarnström 2001). Jako że geny „dobre” dla określonych warunków środowiska wcale nie muszą być najlepsze w innym, odmiennym habitacie, preferencje samicy wybierającej partnera do rozrodu powinny skupiać się na samcach odznaczających się takimi wskaźnikami fenotypowymi, które świadczą o najlepszym przystosowaniu do konkretnego środowiska (szczególnie tego, w którym będzie rozwijało się potomstwo). W takim przypadku zmienność środowiskowa będzie czynnikiem zapewniającym plastyczność wyborów partnerskich. Możliwe są jednak i inne mechanizmy, które będą warunkowały dynamikę preferencji względem partnera. Kiedy na przykład stwierdzana na poziomie populacji zmienność genetyczna dostępnych partnerów jest mała, również zmienność genetyczna potomstwa wynikająca z doboru na kompatybilność genetyczną nie będzie duża (Mays i Hill 2004). Jeśli jednak określona konfiguracja genetyczna może zapewniać konkretne korzyści biologiczne, pojawienie się osobnika z odpowiednim zestawem genów może skutkować powstaniem silnej selekcji na kompatybilność genetyczną. Realizacja tych preferencji może również zwiększać częstość kopulacji pozapartnerskich (Qvarnström 2001).

Dzięki rozwojowi technik badawczych wiemy coraz więcej na temat roli w doborze płciowym zarówno „dobrych”, jak i kompatybilnych genów. Badania prowadzono na różnych gatunkach zwierząt, w tym również na ludziach. W pracach tych często szczególną uwagę poświęca się genom głównego układu zgodności tkankowej (ang. *Major Histocompatibility Complex*; MHC). Układ ten jest zaangażowany w obronę immunologiczną organizmu i cechuje się bardzo dużym polimorfizmem genetycznym u kręgowców (Zembala i Górski 2001, Mungall i in. 2003, Piertney i Oliver 2006). Wykonywane na różnych gatunkach badania dotyczące preferencji partnerskich opartych na sygnałach zapachowych wykazują, że mechanizmy prowadzące do zwiększenia heterozygotyczności u przyszłego potomstwa mogą odgrywać istotną rolę w doborze płciowym (Piertney i Oliver 2006, Kempnaers 2007, Roberts i Little 2008). Potwierdzona została również selekcja skierowana bezpośrednio na heterozygotyczność partnera (Roberts i Gosling 2003, Thornhill i in. 2003, Kempnaers 2007, Roberts i Little 2008). Na szczególną uwagę zasługują przeprowadzone na ludziach badania dotyczące roli zmienności genetycznej w kształtowaniu preferencji estetycznych opartych na bodźcach zapachowych, a także morfologicznych markerach atrakcyjności twarzy oraz skóry (przegląd: Roberts i Little 2008). Uzyskane wyniki są jednak niejednoznaczne i nie pozwalają dokładnie ustalić, w jakim stopniu dobór płciowy u człowieka kształtowany jest przez selekcję ze względu na „dobre”, a w jakim na „kompatybilne” allele. Oba te mechanizmy mogą mieć duże znaczenie. Wyniki badań dotyczących problemów kształtowania się preferencji estetycznych w stosunku do markerów wyposażenia genetycznego partnera zostaną szerzej omówione w kolejnych rozdziałach tej książki.

1.3.3.2. Problem zaniku doboru płciowego

Zaproponowany przez Hamiltona i Zuk (1982) model doboru płciowego opartego na zyskach genetycznych wynikających z przekazywania potomstwu dziedzicznej odporności samca na pasożyty ma jeszcze jedną niezwykle istotną implikację. Dokonywana przez samice nieustanna selekcja samców ze względu na ich określone cechy (np. składające się na ornament płciowy) powinna przyczyniać się do stopniowego wyczerpywania się zmienności genetycznej tej cechy. W rezultacie proces taki doprowadzi do stanu, w którym u wszystkich samców preferowane cechy wykształcą się w stopniu maksymalnym. W takich warunkach dalszy dobór płciowy oparty na określonej cesze samca zostanie pozbawiony selekcyjnego sensu (Kirkpatrick i Ryan 1991, Andersson 1994, Rowe i Houle 1996, Cartwright 2000, Kotiaho i in. 2001, Tomkins i in. 2004). Jeśli preferencje estetyczne kobiet skierowane są na przykład na zdrowo wyglądającą skórę twarzy mężczyzny, której wygląd determinowany jest przez określony zestaw genów (więcej w rozdz. 5), to stopniowe działanie doboru płciowego doprowadzi do eliminacji zestawów genów warunkujących mniej zdrowy wygląd skóry. W rezultacie trwającego wiele pokoleń doboru płciowego mężczyźni staliby się identyczni zarówno pod względem wyglądu skóry, jak i determinujących go genów. Jednocześnie cecha ta przestałaby spełniać rolę markera atrakcyjności mężczyzny. Tymczasem ciągle obserwuje się zmienność genetyczną cech, które podlegają doborowi płciowemu. Zjawisko utrzymywania się zmienności genetycznej cech będących obiektem doboru płciowego nazwano „paradoksem tokowiska” (ang. *lek paradox*).

Problem zachowania zmienności genetycznej jest szczególnie interesujący w przypadku tych gatunków, u których samce po zalotach i zapłodnieniu samicy nie angażują się w dalszą opiekę rodzicielską, tj. gdy bezpośrednio zyski samicy są małe. Okazuje się, że u tych gatunków, mimo stosunkowo silnej selekcji, dobór płciowy w kolejnych pokoleniach wcale nie zmniejsza swojej siły, a zmienność genetyczna samców jest w jakiś sposób utrzymywana. Wyróżnia się kilka mechanizmów, które zapobiegają zanikowi zmienności genetycznej (Radwan 2008). Znaczenie może mieć na przykład niestabilność środowiska. Labilność warunków środowiskowych sprawia, że dany genotyp jest optymalny jedynie w określonym miejscu i czasie. Gorsze przystosowanie do określonego ekosystemu może powodować osłabienie preferencji w stosunku do tego genotypu, czego konsekwencją będzie obniżenie jego *fitness*. Zależności te są zgodne z koncepcją doboru płciowego zaproponowaną przez Hamiltona i Zuka (1982), w której koewolucja żywiciela i pasożyta wymaga ciągłego doskonalenia się układu odpornościowego żywiciela tak, aby był w stanie zwalczać nowe patogeny. W takim przypadku faworyzowane będą przez dobór płciowy coraz to nowe genotypy umożliwiające bardziej efektywne funkcjonowanie układu immunologicznego. Sytuacja taka uniemożliwia osiągnięcie genetycznego *status quo*, co sprawia, że zmienność genetyczna determinująca jakość samca zostaje utrzymana (zob. Cartwright 2000, Krebs i Davies 2001, Tomkins i in. 2004). Innym czynnikiem, zapobiegającym zanikaniu zmienności genetycznej w wyniku działania doboru płciowego, są mutacje. W koncepcji opisującej ten mechanizm wychodzi się z bardzo prawdopodobnego założenia, że ornament płciowy jest efektem ekspresji nie jednego genu, lecz wielu współdziałających ze sobą genów. Prawdopodobieństwo wystą-

pienia mutacji w jednym z wielu genów jest zaś odpowiednio większe niż w pojedynczym genie, co może w istotny sposób przyczyniać się do utrzymywania się zmienności genetycznej (Lande 1981, Tomkins i in. 2004). Istotny może być również związek stopnia rozwoju cech płciowych z kondycją osobnika (Rowe i Houle 1996), dającą się zdefiniować jako ilość energii, którą może on przeznaczyć na wykształcenie cech zwiększających *fitness* (Tomkins i in. 2004). W takiej sytuacji należy się spodziewać, że w gospodarce dostępnymi zasobami oraz w wykształcenie kosztownych energetycznie cech płciowych zaangażowana jest duża część genotypu, co dodatkowo wzmacnia rolę wszechobecných mutacji w utrzymaniu zmienności genetycznej u samców (Tomkins i in. 2004).

Oprócz wymienionych, istnieją jeszcze inne mechanizmy odpowiedzialne za utrzymanie zmienności genetycznej samców mimo trwającego doboru płciowego (przegląd: Radwan 2008). Warto jednak zaznaczyć, że aby wyjaśnić paradoks tokowiska, konieczne jest jednoczesne wykazanie, że obserwowana zmienność genetyczna ma odzwierciedlenie w zmienności ostatecznego *fitness* osobnika (Radwan 2008).

1.3.4. Atrakcyjność jako wynik interakcji ewolucji ucieczkowej i doboru na dobre geny

Hipotezę doboru ucieczkowego Fishera i hipotezę upośledzenia przedstawia się czasami jako dwa przeciwstawne mechanizmy sterujące doбором płciowym. Wyniki badań przeprowadzanych na naturalnych (niemodelowanych komputerowo) populacjach nie pozwalają jednak jednoznacznie wykluczyć żadnej hipotezy. Problemy wynikają między innymi z kwestii metodologicznych. Aby jednoznacznie potwierdzić hipotezę Fishera, należy wykazać, że istnieje zmienność genetyczna zarówno w preferencjach samic, jak i w ornamentach samców, oraz że obie te grupy genów cechują się kowariancją. Ponadto należy również wykluczyć, że preferowana cecha przyczynia się do wzrostu *fitness* w sposób inny niż jedynie poprzez swoją atrakcyjność (Kirkpatrick i Ryan 1991, Krebs i Davies 2001). Warunki te są trudne do spełnienia w badaniach na realnych, występujących w naturze populacjach. Przeprowadzane eksperymenty potwierdzają hipotezę Fishera jedynie częściowo i nie wykluczają wpływu innych mechanizmów na otrzymywane wyniki (Kirkpatrick i Ryan 1991, Andersson 1994). W różnych populacjach gupików (*Poecilia reticulata*) potwierdzono preferencje samic względem samców z atrakcyjnym intensywnym ubarwieniem (Houde 1988, Houde i Endler 1990). Ponieważ jednak ekspresja ubarwienia zależy też od obecności drapieżników, trudno wykluczyć związek ubarwienia na przykład z żywotnością samców (Breden i Stoner 1987, Stoner i Breden 1988).

Podobny problem pojawia się również przy testowaniu hipotezy upośledzenia. W tym przypadku także trudno jednoznacznie udowodnić, że preferencje w stosunku do ekstremalnie rozbudowanych ornamentów odzwierciedlają preferencje w stosunku do samców o dobrej kondycji, która jest dziedziczna. Analizując na przykład wyniki badań, które potwierdzają, że preferencje samic względem ekstremalnych cech płciowych samca są związane z selekcją partnerów cechujących się mniejszym obciążeniem ze strony pasożytów (hipoteza Hamiltona-Zuk), należy zauważyć, iż nie musi to wcale oznaczać, że samice wybierają partnerów jedynie ze względu na

możliwe zyski genetyczne (Kirkpatrick i Ryan 1991). Istotną rolę mogą odgrywać inne mechanizmy, na przykład takie, które pozwalają samicy, poprzez wybór odpowiedniego, niezarażonego samca, uniknąć zarażenia pasożytami (hipoteza unikania pasożytów; ang. *parasite avoidance hypothesis*: Freeland 1976, Borgia 1986, Borgia i Collis 1989). Zgodnie z inną hipotezą wybór partnera mającego wyolbrzymione cechy płciowe świadczące o niskim stopniu zainfekowania organizmu przez patogeny, może odzwierciedlać preferencje samic względem samca jako dobrego rodzica (Hamilton 1990). Brak obciążenia pasożytami umożliwiłby samcowi efektywniejsze i większe inwestycje rodzicielskie. Kształtowanie się preferencji samic jedynie w wyniku takiego mechanizmu wydaje się jednak mało prawdopodobne (Hamilton 1990, Møller 1990), gdyż, jak uważają autorzy, po pierwsze, mogą istnieć inne, lepsze sposoby, by oszacować kondycję przyszłego ojca (np. poprzez długotrwałą obserwację osobnika pod kątem zdolności radzenia sobie w ciężkich warunkach) oraz, po drugie, wybująy ornament płciowy opiekuńczego ojca może skupiać uwagę drapieżników.

Mechanizmy doboru płciowego zgodne z hipotezą ewolucji ucieczkowej lub z hipotezą upośledzenia nie muszą się jednak wykluczać. Możliwe, że oba mechanizmy wzajemnie się uzupełniają (Iwasa i in. 1991). Kokko (2001) oraz Kokko i in. (2002) zwracają uwagę, że obie hipotezy powinno się rozpatrywać w ramach teorii historii życia i na wyższym stopniu ogólności, odnosząc zyski genetyczne osiągane poprzez dobór płciowy do ostatecznego *fitness* osobnika. Ich zdaniem w ogólnym ujęciu maksymalizacja *fitness* zależy od wielu różnych procesów, które odpowiadają zarówno za zwiększenie szans na przeżycie osobnika, jak i za maksymalizację reprodukcji. W związku z tym teorii dobrych genów wcale nie muszą podważać wyniki wskazujące na ujemną korelację atrakcyjności z przeżywalnością. Jeśli inwestycje samca w ornament płciowy obniżają jego przeżywalność, ale jednocześnie jego atrakcyjność zapewnia mu wysoki sukces rozrodczy, to w ujęciu ostatecznego *fitness*, na który będzie składał się również sukces reprodukcyjny potomstwa, korzystny dla samicy może być wybór partnera nawet o obniżonej przeżywalności. Dodatkowo modele matematyczne wykazują również, że na kierunek zależności między stopniem rozwoju ornamentu płciowego a żywotnością mogą wpływać pomijane przez wielu autorów koszty, jakie ponosi samica podczas wyboru samca (Kokko i in. 2002). Mogą one wynikać z różnych przyczyn, takich jak strata czasu i energii na wybór optymalnego samca czy choćby większe narażenie na ataki drapieżników w trakcie godów. Gdy koszty wyboru partnera są małe, przesadne preferencje płciowe samic mogą powodować nadmierną inwestycję samców w zwiększenie swojej atrakcyjności za cenę zmniejszonej przeżywalności. Obniżoną kondycję biologiczną najbardziej atrakcyjne samce będą jednak rekompensować wysokim sukcesem rozrodczym. Kiedy jednak preferencje samic będą silnie obciążone kosztem środowiskowym, staną się one mniej wybredne. W takim przypadku należy oczekiwać, że związek atrakcyjności samca i jego jakości biologicznej będzie skorelowany dodatnio. Atrakcyjność będzie więc rzetelnym wskaźnikiem kondycji biologicznej osobnika („dobrych genów”), a dobór płciowy będzie miał znaczenie adaptacyjne. Warte zauważenia jest również to, że pomiędzy opisanymi skrajnymi stanami rola poszczególnych komponentów zmienia się w sposób ciągły (Kokko i in. 2002). Konstruowane modele wskazują zatem, że

bez względu na to, czy rozbudowany ornament płciowy samca jest preferowany ze względu na przekazywaną kolejnym pokoleniom wysoką jakość genetyczną (hipoteza dobrych genów), czy też wyłącznie ze względu na dziedziczną wysoką atrakcyjność (hipoteza Fishera), samica poprzez uzyskane z różnych „źródeł” korzyści genetyczne może maksymalizować sukces rozrodczy swój i potomstwa. W takim ujęciu proces doboru płciowego Fishera nie tylko nie jest sprzeczny z teorią dobrych genów, ale staje się jej elementem (Eshel i in. 2000, Kokko i in. 2002, Kokko i in. 2003).

Opierając się na ogólnym założeniu, że wybór partnera mający na celu maksymalizację *fitness* osobnika stanowi podłoże zarówno hipotezy Fishera, jak i hipotezy dobrych genów, oraz, że oba modele doboru płciowego w swej istocie odwołują się do zjawiska przekazywania genów rodziców potomstwu, Cornwell i Perrett (2008) przeprowadzili badania, w których analizowano odziedziczalność atrakcyjności twarzy kobiet i mężczyzn oraz jednego z jej markerów – stopnia dymorfizmu płciowego¹⁶ (zob. rozdz. 5). W badaniach, które oparto na ocenach fotografii twarzy rodziców oraz ich dorosłego potomstwa, postawiono w związku z tym hipotezę, że zarówno ogólna atrakcyjność twarzy rodziców, jak i takie związane z atrakcyjnością cechy, jak np. zróżnicowany poziom dymorfizmu płciowego, są dziedziczone przez potomstwo. Autorzy wykazali, że w przypadku córek ich atrakcyjność oraz wysoki stopień feminizacji twarzy (kobiecego twarzowego ornamentu płciowego) jest skorelowany dodatnio z atrakcyjnością i feminizacją twarzy matek oraz z atrakcyjnością twarzy ojców. W przypadku mężczyzn natomiast wyniki wskazywały na związek maskulinizacji twarzy (męskiego ornamentu płciowego) ojca z maskulinizacją twarzy jego dorosłego syna. Brak związku atrakcyjności rodziców z atrakcyjnością twarzy syna tłumaczono m.in. stwierdzaną w wielu badaniach (zob. rozdz. 5) niejednoznacznością związku postrzeganej atrakcyjności z maskulinizacją twarzy mężczyzn oraz kwestiami metodologicznymi – badaniami objęto głównie małżeństwa (związki długoterminowe), co mogło wykluczyć z analizy mężczyzn silnie zmaskulinizowanych, częściej nieskorych do angażowania się w związki długoterminowe. Nie analizując bezpośrednio kwestii, czy atrakcyjność i jej składowe mają wartość ekologicznie adaptacyjną (hipoteza dobrych genów) czy też nie (hipoteza Fishera), autorzy wykazali, że szczególnie w przypadku kobiet istnieją dowody na to, że ewolucja ornamentu płciowego może zachodzić zgodnie z zasadami zarówno mechanizmów doboru ucieczkowego, jak i doboru na „dobre geny”. Uzyskane wyniki wskazują bowiem, że atrakcyjność rodziców w przypadku kobiet lub cechy rodziców związane z ornamentem płciowym, takie jak feminizacja twarzy matki w przypadku kobiet i maskulinizacja twarzy ojca w przypadku mężczyzn, są (w pewnym stopniu) dziedziczone przez potomstwo (Cornwell i Perrett 2008).

¹⁶ W uproszczeniu: przyjmuje się, że twarz o morfologii wykształconej w sposób typowo kobiecy jest sfeminizowana, natomiast typowo męska morfologia twarzy świadczy o jej maskulinizacji. Postuluje się, że – zgodnie z koncepcją upośledzenia immunologicznego (Folstad i Karter 1992) – zarówno feminizacja twarzy kobiet, jak i maskulinizacja twarzy mężczyzn wskazują na wyższą odporność immunologiczną osobnika, jako że cechy te zależne są od wysokich stężeń, odpowiednio, estrogenów i androgenów. Szczegółowy opis związku feminizacji i maskulinizacji twarzy mężczyzn i kobiet z atrakcyjnością oraz omówienie biologicznego znaczenia stwierdzanych zależności można znaleźć w rozdziale 5.

1.3.5. Zyski bezpośrednie jako determinant atrakcyjności płciowej

Proces doboru partnera w drodze selekcji bezpośredniej zachodzi wtedy, kiedy wybory samców dokonywane przez samice przyczyniają się bezpośrednio do wzrostu sukcesu reprodukcyjnego samicy (Kirkpatrick i Ryan 1991, Kokko i in. 2003). Na przykład samice mogą preferować samce o ponadprzeciętnych zasobach oraz rozległym terytorium i mogące dzięki temu zapewnić potomstwu lepszą opiekę rodzicielską i dostateczną ilość pożywienia (zob. Reynolds i Gross 1990, Andersson 1994). Inny mechanizm umożliwiający osiąganie dodatkowych zysków bezpośrednich polega na obniżeniu kosztów, jakie ponosi samica podczas doboru partnera. Istotna może być bowiem ilość czasu i energii, jakie przeznacza się na poszukiwanie i ocenę atrakcyjności samca, rywalizację z innymi samicami, a także ryzyko związane z zagrożeniem ze strony drapieżników czy też unikanie zakażeń patogenami przenoszonymi drogą płciową (Borgia 1986, Borgia i Collis 1989, Reynolds i Gross 1990).

Model ewolucji doboru płciowego oparty na zyskach bezpośrednich, nazywanych również zyskami materialnymi lub niegenetycznymi, jest historycznie najmniej kontrowersyjny (Kokko i in. 2003). Fakt osiągania wymiernych, bezpośrednich zysków jest zgodny z intuicyjnym pojmowaniem doboru płciowego i nie podważa jego logiki (w przeciwieństwie np. do hipotezy upośledzenia). Łatwo również wykazać, że spełnione są warunki gwarantujące efektywność takiego doboru, czyli utrzymanie różnicowania samców ze względu na cechy preferowane przez samice. Wystarczającym czynnikiem gwarantującym taką zmienność mogą być losowo zróżnicowane warunki środowiska, w jakich żyją samce. Przykładem są nieprzewidywalne różnice w dostępności do pokarmu, które mają istotny wpływ na rozmiar inwestycji rodzicielskich (Kokko i in. 2003).

Warto podkreślić także, że znaczenie zysków bezpośrednich w doborze partnera zauważalne jest również u człowieka. Potwierdzają to wyniki wielu badań wskazujących na dużą rolę, jaką w preferencjach partnerskich kobiet odgrywa wysoka pozycja społeczna i dobra sytuacja materialna mężczyzn (przegląd: Barrett i in. 2002, Buss 2003).

Teoretycznie dobór bezpośredni może nawet prowadzić do powstania cech epigamicznych informujących o niedziedzicznej jakości (np. rodzicielskiej) danego samca, a zatem kształtować dymorfizm płciowy (Heywood 1989, Hoelzer 1989). Rola, jaką w wyborze partnera odgrywają zyski bezpośrednie, wydaje się jednak zbyt mała, by tłumaczyć zjawisko silnych preferencji samic w stosunku do ekstremalnie rozwiniętych ornamentów płciowych widocznych szczególnie u gatunków poligamicznych, u których inwestycje rodzicielskie samca są bardzo małe (Andersson 1994).

Zdaniem Reynoldsa i Grossa (1990) uwzględnienie w rozważaniach dotyczących doboru płciowego szeroko pojętych zysków bezpośrednich (czas, energia, zasoby itd.), może przyczynić się do wyjaśnienia paradoksu tokowiska. Autorzy zauważają, że dla efektywności doboru płciowego niezmiernie ważna jest zmienność ostatecznej, całkowitej jakości samców. W systemach, w których samce oferują zyski bezpośrednie, oprócz jakości genetycznej istotną składową ostatecznej jakości samca są również czynniki pozagenetyczne. W takich systemach pojawia się większe zróżnicowanie jakości samców, co daje podstawy do bardziej wydajnego doboru partnerskiego. Powinien on działać tu efektywniej niż w systemach, w których samce oferują samicy jedynie zyski genetyczne. W tym przypadku, zgodnie z paradoksem tokowiska, zmienność genetyczna po-

winna stopniowo zanikać, a dobór płciowy stawać się coraz mniej efektywny. Reynolds i Gross (1990) podważają jednak zasadność założenia, że „dobre geny” są jedynym zyskiem osiąganym przez samice gatunków, u których samce nie zapewniają inwestycji rodzicielskich i partnerskich. Nie mniej istotne są również inne, pozagenetyczne powody wyboru partnera, związane na przykład ze wspomnianą już wcześniej redukcją nakładów energetycznych na poszukiwanie i ocenę samca czy choćby minimalizowanie narażenia na drapieżniki lub pasożyty. Profity takie mogą przeważać nad osiąganymi w sposób bezpośredni korzyściami materialnymi czy też zyskami czerpanymi z opieki rodzicielskiej zapewnianej przez samce u innych gatunków. Autorzy wnioskują więc, że w wyniku działania całego spektrum rozmaitych czynników genetycznych i pozagenetycznych, mającym pewne znaczenie w doborze płciowym, sumaryczna zmienność jakości samców będzie wystarczająco duża, aby dobór płciowy stale się utrzymywał.

1.4. Mechanizmy ewolucji męskich preferencji płciowych

Zgodnie ze sformułowaną przez Triversa (1972) teorią inwestycji rodzicielskich, płęć, która inwestuje więcej czasu i energii w urodzenie i wychowanie potomstwa, staje się obiektem rywalizacji płci przeciwnej. Trivers (1972) określa inwestycję rodzicielską jako każdą czynność osobnika, która podwyższa zdolność przeżycia potomka kosztem możliwości inwestycji rodzica w kolejne potomstwo. Należy zaznaczyć, że definicja ta jest bardzo szeroka i nie klasyfikuje inwestycji ze względu na płęć rodzica. Terminem tym można na przykład nazwać zarówno nakłady energetyczne ponoszone przez samice w czasie ciąży, jak i koszty ponoszone przez samca podczas zdobywania pokarmu czy obrony potomstwa przed drapieżnikami. Jako że w większości przypadków to samica ponosi większe koszty związane z reprodukcją, które wpływają ograniczająco na jej tempo rozrodu, opisywany dotychczas model doboru płciowego przedstawiony został z perspektywy, w której samice charakteryzują się selektywnością, a samce rywalizacją o partnerkę. W odpowiednich warunkach jednak również samce będą charakteryzowały się wybiórczością, poddając efektywnej selekcji określone cechy samic. Czynnikiemami wpływającymi na rozwój mechanizmów selektywności samców mogą być między innymi:

- różnice w płodności sygnalizowane przez różne cechy samicy, na przykład związane z wiekiem czy z profilem hormonalnym;
- odchylenia w operacyjnym stosunku płci, czyli gdy samce są w mniejszości lub gdy prawdopodobieństwo spotkania samca przez samice jest niskie;
- międzypłciowe zróżnicowanie tempa reprodukcji związane z tym, że rywalizacja skupia się na płci reprodukującej się wolniej, na przykład wysokie inwestycje rodzicielskie samca mogą ograniczać możliwość spłodzenia kolejnego potomka (Clutton-Brock i Vincent 1991, Clutton-Brock i Parker 1992, Andersson 1994, Johnstone i in. 1996, Kokko i Johnstone 2002, Geary i in. 2004)¹⁷.

¹⁷ Warto również zauważyć, że poruszana tematyka jest bezpośrednio związana z ewolucją układów rozrodczych. W takim ujęciu problemy monopolizacji i kontroli dostępności do przedstawicieli płci będącej w liczebnej mniejszości czy też do zasobów niezbędnych do skutecznego rozmnażania się i wychowywania potomstwa będą oddziaływały zarówno na siłę, jak i kierunek doboru płciowego (Emlen i Oring 1977).

Modele matematyczne (Kokko i Johnstone 2002) potwierdzają rolę opieki rodzicielskiej w kształtowaniu się zjawiska wybiórczości płciowej u obu płci, a zatem wskazują na istnienie wzajemnego doboru płciowego (ang. *mutual mate choice*). Dobór ten jest premiowany, gdy wysoki *fitness* potomstwa zależy od synergistycznej opieki rodzicielskiej samca i samicy. U gatunków, u których nie występuje opieka rodzicielska lub zapotrzebowanie na nią może być zaspokojone przez jednego z rodziców, pojawienie się wzajemnego doboru płciowego jest mało prawdopodobne (Kokko i Johnstone 2002).

Możliwość pojawienia się wybiórczości samców, nawet w systemach poliginicznych, potwierdziły również inne modele matematyczne (Servedio i Lande 2006). Jednakże jednym z warunków jest, aby preferencje samców dotyczyły tych cech samicy, które mogą zwiększać *fitness* samca. Przy takim założeniu szczególnie atrakcyjne dla samców są te samice, które mają cechy świadczące o wysokiej żywotności oraz płodności (Servedio i Lande 2006). Warto również zauważyć, że z teoretycznego punktu widzenia takie preferencje nie różnią się zasadniczo od mechanizmu doboru na „dobre geny” opisanego w kontekście selektywności partnerskiej samic.

Konsekwencje regulacyjnego oddziaływania wymienionych czynników na charakter doboru płciowego występują również u człowieka, u którego obie płcie ponoszą istotne koszty inwestycji rodzicielskich (Geary 2000, Marlowe 2000, Geary i in. 2004). Jednym z powodów, dla którego mężczyźni dokonują selekcji partnerki, jest ryzyko strat, na jakie mogą się narazić, inwestując zasoby w wychowanie cudzego dziecka. Podobnie biologicznie niekorzystny dla mężczyzny może być związek z kobietą, która z różnych powodów ma ograniczoną płodność (np. jest w ciąży lub w okresie laktacji albo zakończyła już okres rozrodowy). Czynniki te, mimo niewątpliwie większej u mężczyzn tendencji do krótkotrwałych związków seksualnych (Buss i Schmitt 1993), determinują pojawienie się również u mężczyzn rozmaitych adaptacji umożliwiających aktywną selekcję partnerki. Szczególną uwagę będą oni zwracać na takie cechy kobiety, które mogą sygnalizować płodność, młody wiek wskazujący na wysoki potencjał rozrodowy czy też wierność seksualną. Ponadto istotny wpływ zarówno na siłę męskiej selektywności, jak i parametry uwzględniane w atrakcyjności partnerki będzie miał zakładany typ związku. Na przykład związki krótkoterminowe wiążą się z relatywnie niskimi inwestycjami rodzicielskimi mężczyzny, mniejsze znaczenie będą więc miały dla niego wskaźniki wierności kobiety. Jednakże i w tym, i w długoterminowym typie związku wskaźniki świadczące o płodności kobiety mają znaczenie priorytetowe (Geary i in. 2004).

Ostateczny cel biologiczny, czyli maksymalizacja sukcesu reprodukcyjnego, jest więc taki sam zarówno dla mężczyzny, jak i dla kobiety. Jednak cechy, które obie płcie będą ceniły i których będą poszukiwały u swoich partnerów płciowych, oraz strategie doboru partnera mogą być i często są inne (Buss i Barnes 1986, Buss i Schmitt 1993). Szczegółowe przykłady obrazujące różnice międzypłciowe w mechanizmach doboru płciowego oraz w roli poszczególnych cech w ocenie atrakcyjności płciowej potencjalnego partnera lub partnerki przedstawiono w kolejnych rozdziałach tej książki.

1.5. Implikacje teorii doboru płciowego

Przedstawione koncepcje ewolucyjne dotyczące doboru płciowego opierają się w większości na wynikach badań różnych gatunków zwierząt. Nie oznacza to jednak, że budowane na ich podstawie modele ekologiczne nie mają zastosowania w przypadku *Homo sapiens*. Badania zasad rządzących rywalizacją o partnera u ludzi oraz mechanizmów sterujących wyborem partnera były przez wiele lat z różnych powodów zaniedbywane. Charakterystyczne jest jednak, że począwszy od 1979 roku, kiedy ukazała się książka *The Evolution of Human Sexuality* (Ewolucja ludzkiej seksualności) Donalda Symonsa, obserwuje się gwałtowny wzrost zainteresowania seksualnością człowieka. Badacze (Buss i Barnes 1986, Buss 1989, Barber 1995, Thornhill i Gangestad 1996, Gangestad i Simpson 2000, Geary i in. 2004, Danel 2008) poszukują odpowiedzi między innymi na następujące pytania implikowane teorią doboru płciowego:

1. Jakie cechy morfologiczne, fizjologiczne i behawioralne determinują wysoką atrakcyjność kobiet i mężczyzn?
2. Czy posiadanie cech atrakcyjnych wiąże się z energetycznymi kosztami i obniżoną przeżywalnością posiadacza tych cech?
3. Czy istnieje związek atrakcyjności mężczyzn i kobiet ze stopniem wykształcenia dymorficznego ornamentu płciowego?
4. Czy cechy preferowane w doborze płciowym są jednocześnie wskaźnikami dobrego zdrowia, płodności, jakości genetycznej, stabilności rozwojowej i innych wskaźników *fitness* osobnika?
5. Jaka jest odziedziczalność atrakcyjności?
6. Czy istnieje międzypopulacyjna zgodność preferencji estetycznych?
7. Jakie znaczenie dla kobiecych preferencji płciowych mają cechy mężczyzny świadczące o jego zasobach oraz skłonności do poważnych inwestycji rodzicielskich i partnerskich, czyli jakie jest znaczenie selekcji bezpośredniej?
8. Jak zmieniają się preferencje płciowe w zależności od realizowanej strategii seksualnej (długo- bądź krótkoterminowej) kobiet i mężczyzn?
9. Czy dobór płciowy u człowieka kształtuje się na zasadzie biologicznego bilansu genetycznych i pozagenetycznych zysków i strat, jakie mogą wynikać ze związku z danym partnerem?
10. W jaki sposób inne czynniki, na przykład zmieniająca się w czasie płodność kobiety lub wysoka, w porównaniu z innymi, atrakcyjność osobnika, mogą modyfikować kryteria wyboru partnera i mechanizmy rywalizacji o niego?

Problematyka ujęta w powyższych pytaniach bezpośrednio nawiązuje do teorii doboru ucieczkowego, hipotezy (ekologicznie) adaptacyjnego znaczenia atrakcyjności (hipotezy upośledzenia, „dobrych genów”) oraz teorii inwestycji rodzicielskich (zysków bezpośrednich). Ewolucyjne zasady wyboru partnera opisywane przez te koncepcje wspólnie kształtują charakter doboru płciowego mężczyzn i kobiet. W tabeli 1.1. w poszczególnych kategoriach przedstawiono schematycznie najważniejsze cechy osobnika, które mogą być związane z doбором płciowym u człowieka. W rzeczywistości mechanizmy doboru płciowego u obu płci są o wiele bardziej złożone i zależne od wielu uwarunkowań. Ich omówieniu poświęcone są kolejne rozdziały tej książki.

TABELA 1.1. Uwarunkowania doboru płciowego u człowieka w kontekście strategii seksualnej z zaznaczeniem różnic międzypłciowych

	Kobiety		Mężczyźni	
Czynniki determinujące charakter doboru płciowego	<ul style="list-style-type: none"> • Ograniczony okres reprodukcyjny • Wysokie koszty reprodukcji (ciąża, laktacja) • Wysokie koszty złego wyboru partnera 		<ul style="list-style-type: none"> • Praktycznie nieograniczony okres reprodukcji • Niskie koszty reprodukcji • Względnie niskie koszty złego wyboru partnera 	
Strategia seksualna	Związek krótkoterminowy	Związek długoterminowy	Związek krótkoterminowy	Związek długoterminowy
Siła doboru	WYSOKA	WYSOKA	NISKA	WYSOKA
Przykładowe najistotniejsze cechy przy ocenie jakości potencjalnego partnera	<p>Markery „dobrych genów”, np.:</p> <p>a. maskulinizacja</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ twarzy ■ głosu ■ zapachu ■ budowy ciała <p>b. symetria</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ ciała ■ twarzy <p>Atrakcyjność per se: (geny atrakcyjności w ujęciu doboru ucieczkowego)</p>	<p>Markery wysokich inwestycji rodzicielskich, np.:</p> <ul style="list-style-type: none"> • status społeczno-ekonomiczny • skłonność do inwestycji rodzicielskich <p>Markery wierności</p> <p>Dopasowanie partnera pod względem cech osobowości</p>	<p>Markery płodności, np.:</p> <p>a. feminizacja</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ twarzy ■ zapachu ■ budowy ciała <p>b. wskaźniki płodnej fazy cyklu</p> <p>Markery dobrych genów:</p> <ul style="list-style-type: none"> • symetria ■ ciała ■ twarzy <p>Duża skłonność do zachowań seksualnych</p>	<p>Markery płodności oraz wysokiego potencjału reprodukcyjnego:</p> <p>a. feminizacja</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ twarzy ■ zapachu ■ budowy ciała <p>b. wskaźniki płodnej fazy cyklu</p> <p>c. markery neotenu</p> <p>Markery zdolności macierzyńskich</p> <p>Markery wierności</p> <p>Dopasowanie partnera pod względem cech osobowości</p>
Dominujący rodzaj doboru	<i>Dobór pośredni</i>	<i>Dobór bezpośredni</i>	<i>Dobór pośredni</i>	<i>Dobór bezpośredni</i>
Modyfikatory preferencji płciowych	<ol style="list-style-type: none"> 1. Koszty czasowe i energetyczne w zdobyciu partnera: <ol style="list-style-type: none"> a) siła doboru międzypłciowego b) dostępność do „idealnego” partnera 2. Własna jakość biologiczna 3. Strategia seksualna 4. Zróżnicowanie puli potencjalnych partnerów pod względem jakości biologicznej (im mniejsze zróżnicowanie, tym mniejsza rola doboru płciowego) 			

Warto również zaznaczyć, że zastosowanie terminologii używanej w biologii ewolucyjnej czy ekologii behawioralnej może przyczynić się do lepszego zdefiniowania pojęcia „atrakcyjność” w odniesieniu do ludzkich preferencji estetycznych. Zgodnie z teorią doboru płciowego atrakcyjne powinny być te cechy, które sygnalizują możliwość maksymalizacji sukcesu reprodukcyjnego zarówno w wyniku doboru bezpośredniego, jak i pośredniego. Natomiast preferencje partnerskie powinny być adaptacjami pozwalającymi na poprawne odczytanie tego sygnału i wybór optymalnego partnera płciowego. Wiele współczesnych badań potwierdza przypuszczenie, że podobnie jak w przypadku innych zwierząt, również u ludzi wybór partnera w istotnym stopniu uzależniony jest od sygnalizacji biologicznej atrakcyjności i od zdolności prawidłowej percepcji i wykorzystania informacji związanej z obecnością ornamentów płciowych.

PODZIĘKOWANIA

Autorzy składają serdecznie podziękowania prof. dr. hab. Jackowi Radwanowi za konsultację i cenne uwagi dotyczące tego rozdziału.

1.6. Bibliografia

- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Andrews, P. A., S. W. Gangestad and D. Matthews. 2002. Adaptationism – how to carry out an exaptationist program. *Behavioral and Brain Sciences* 25: 489–504.
- Barber, N. 1995. The evolutionary psychology of physical attractiveness: Sexual selection and human morphology. *Ethology and Sociobiology* 16(5): 395–424.
- Barrett, L., R. Dunbar and J. E. Lycett. 2002. *Human Evolutionary Psychology* (1st edition). Palgrave Macmillan, New York.
- Basolo, A. L. 1990. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* 250(4982): 808.
- Basolo, A. L. 1995a. A further examination of a pre-existing bias favouring a sword in the genus *Xiphophorus*. *Animal Behaviour* 50(2): 365–375.
- Basolo, A. L. 1995b. Phylogenetic Evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection. *Proc. R. Soc. B* 259(1356): 307–311.
- Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2(3): 349–368.
- Birkhead, T. R. and F.M. Hunter. 1990. Mechanisms of sperm competition. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 48–52.
- Birkhead, T. R. & G. A. Parker. 1997. *Sperm competition and mating systems*. In: *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (Krebs JR. Davies. NB. eds). Oxford: Blackwell; 121–145.
- Borgia, G. 1986. Satin bowerbird parasites: a test of the bright male hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19(5): 355–358.
- Borgia, G. and K. Collis. 1989. Female choice for parasite-free male satin bowerbirds and the evolution of bright male plumage. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25(6): 445–453.
- Breden, F. and G. Stoner. 1987. Male predation risk determines female preference in the Trinidad guppy. *Nature* 329(6142): 831–833.
- Brown, J. L. 1997. A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behav. Ecol.* 8(1): 60–65.
- Buss, D. M. 1989. Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral and Brain Sciences* 12: 1–49.
- Buss, D. M. 2003. *Psychologia ewolucyjna* (1st edition). Gdańskie Wydawnictwo Psychologiczne, Gdańsk.
- Buss, D. M. and M. Barnes. 1986. Preferences in human mate selection. *Journal of Personality and Social Psychology* 50(3): 559–570.
- Buss, D. M. and D. P. Schmitt. 1993. Sexual strategies theory: an evolutionary perspective on human mating. *Psychological Review* 100(2): 204–232.
- Cartwright, J. 2000. *Evolution and Human Behaviour. Darwinian Perspectives on Human Nature*. (1st edition). Palgrave, New York.
- Chamorro-Premuzic, T. 2007. *Personality and Individual Differences* (1st edition). Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton.
- Clutton-Brock, T. H. and G. A. Parker. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *The Quarterly Review of Biology* 67(4): 437–456.
- Clutton-Brock, T. H. and A. C. J. Vincent. 1991. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature* 351(6321): 58–60.
- Cornwell, R. E. and D. I. Perrett. 2008. Sexy sons and sexy daughters: the influence of parents' facial characteristics on offspring. *Animal Behaviour* 76: 1843–1853.
- Cronin, H. 1991. *The Ant and The Peacock* (1st edition). Cambridge University Press, New York.
- Danchin, E., L.-A. Giraldeau and F. Cezilly. 2008. *Behavioural Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Danel, D. 2008. Stopień maskulinizacji twarzy męskich jako wskaźnik atrakcyjności w kontekście wybranych parametrów jakości partnera w ocenie kobiet. *Praca doktorska*. Uniwersytet Wrocławski, Wrocław.
- Darwin, K. 1960. *Dobór płciowy*. PWRiL, Warszawa.
- Davis, J. W. F. and P. O'Donald. 1976. Sexual selection for a handicap: A critical analysis of Zahavi's model. *Journal of Theoretical Biology* 57(2): 345–354.
- Dawkins, R. 2003. *Samolubny gen*. Wyd. II. Prószyński i S-ka S.A., Warszawa.
- Dunbar, R. I. M. 1982. Adaptation, fitness, and the evolutionary tautology. W: *Current Problems in Sociobiology* (pp. 9–28). Cambridge University Press, Cambridge.
- Emlen, S. T. and L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197(4300): 215–223.

- Endler, J. A. and A. L. Basolo. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection *Trends in Ecology & Evolution* 13: 415–420.
- Enquist, M. and A. Arak. 1993. Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses. *Nature* 361(6411): 446–448.
- Eshel, I., I. Volvik and E. Sansone. 2000. On Fisher-Zahavi's handicapped sexy son. *Evolutionary Ecology Research* 2: 509–523.
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Folstad, I. and A. J. Karter. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist* 139(3): 603–622.
- Freeland, W. J. 1976. Pathogens and the evolution of primate sociality. *Biotropica* 8(1): 12–24.
- Futuyma, D. 2008. *Ewolucja*. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- Gangestad, S. W. and G. J. Scheyd. 2005. The evolution of human physical attractiveness. *Annual Review of Anthropology* 34(1): 523–548.
- Gangestad, S. W. and J. A. Simpson. 2000. The evolution of human mating: Trade-offs and strategic pluralism. *Behavioral and Brain Sciences* 23(04): 573–587.
- Geary, D. C. 2000. Evolution and proximate expression of human paternal investment. *Psychol. Bull.* 126(1): 55–77.
- Geary, D. C., J. Vigil and J. Byrd-Craven. 2004. Evolution of human mate choice. *Journal of Sex Research* 41(1): 27–42.
- Getty, T. 2002. Signaling health versus parasites. *The American Naturalist* 159(4): 361–371.
- Getty, T. 2006. Sexually selected signals are not similar to sports handicaps. *Trends in Ecology and Evolution* 21(2): 83–88.
- Grafen, A. 1990a. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144(4): 517–546.
- Grafen, A. 1990b. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *Journal of Theoretical Biology* 144(4): 471–516.
- Hamilton, W. D. 1990. Mate choice near or far. *Amer. Zool.* 30(2): 341–352.
- Hamilton, W. D. and M. Zuk. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218(4570): 384–387.
- Herrnstein, R. J. and C. Murray. 1994. *The Bell Curve* (1st edition). Free Press, New York.
- Heywood, J. S. 1989. Sexual selection by the handicap mechanism. *Evolution* 43(1): 1387–1397.
- Hill, K. 1993. Life History Theory and evolutionary anthropology. *Evolutionary Anthropology* 2: 78–88.
- Hoelzer, G. A. 1989. The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour* 38(6): 1067–1078.
- Houde, A. E. 1988. Genetic difference in female choice between two guppy populations. *Animal Behaviour* 36(2): 510–516.
- Houde, A. E. and J. A. Endler. 1990. Correlated evolution of female mating preferences and male color patterns in the guppy *Poecilia reticulata*. *Science* 248(4961): 1405–1408.
- Iwasa, Y., A. Pomiankowski and S. Nee. 1991. The evolution of costly mate preferences. II. The „handicap” principle. *Evolution* 45(6): 1431–1442.
- Johnstone, R. A., J. D. Reynolds and J. C. Deutsch. 1996. Mutual mate choice and sex differences in choosiness. *Evolution* 50(4): 1382–1391.
- Kempenaers, B. 2007. Mate choice and genetic quality: A review of the heterozygosity theory. *Advances in the Study of Behavior* 37: 189–278.
- Kirkpatrick, M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36(1): 1–12.
- Kirkpatrick, M. and M. J. Ryan. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350(6313): 33–38.
- Kokko, H. 2001. Fisherian and “good genes” benefits of mate choice: how (not) to distinguish between them. *Ecology Letters* 4(4): 322–326.
- Kokko, H., R. Brooks, M. D. Jennions and J. Morley. 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proc. R. Soc. B* 270(1515): 653–664.
- Kokko, H., R. Brooks, J. M. McNamara and A. I. Houston. 2002. The sexual selection continuum. *Proc. R. Soc. B* 269(1498): 1331–1340.
- Kokko, H. and R. A. Johnstone. 2002. Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 357(1419): 319–330.
- Kotiaho, J. S., L. W. Simmons and J. L. Tomkins. 2001. Towards a resolution of the lek paradox. *Nature* 410(6829): 684.

- Krebs, J. R. and N. B. Davies. 2001. *Wprowadzenie do ekologii behawioralnej*. PWN, Warszawa.
- Krzyszowska, H., A. Łomnicki, J. Rafiński, H. Szarski and J. M. Szymura. 1997. *Zarys mechanizmów ewolucji*. PWN, Warszawa.
- Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78(6): 3721–3725.
- Marlowe, F. 2000. Paternal investment and the human mating system. *Behavioural Processes* 51(1-3): 45–61.
- Maynard Smith, J. and D. Harper. 2003. *Animal Signals*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Mays, J. H. L. and G. E. Hill. 2004. Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *Trends in Ecology and Evolution* 19(10): 554–559.
- McClelland, E. E., D. J. Penn and W. K. Potts. 2003. Major Histocompatibility Complex heterozygote superiority during coinfection. *Infect. Immun.* 71(4): 2079–2086.
- Miller, G. F. 2001. *The Mating Mind*. Vintage, London.
- Møller, A. P. 1990. Parasites and sexual selection: Current status of the Hamilton and Zuk hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 3(5-6): 319–328.
- Møller, A. P., P. Christe and E. Lux. 1999. Parasitism, host immune function, and sexual selection. *The Quarterly Review of Biology* 74(1): 3–20.
- Mungall, A. J., S. A. Palmer, S. K. Sims, C. A. Edwards, J. L. Ashurst, L. Wilming, i in. 2003. The DNA sequence and analysis of human chromosome 6. *Nature* 425(6960): 805.
- O'Donald, P. 1962. The theory of sexual selection. *Heredity* 17(4): 541–552.
- O'Donald, P. 1980. Genetic model of sexual selection. Cambridge University Press, Cambridge.
- Penn, D. J., K. Damjanovich and W. K. Potts. 2002. MHC heterozygosity confers a selective advantage against multiple-strain infections. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99(17): 11260–11264.
- Petrie, M. 1994. Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature* 371(6498): 598–599.
- Petrie, M., T. Halliday and C. Sanders. 1991. Peahens prefer peacocks with elaborate trains. *Animal Behaviour* 41(2): 323–331.
- Piálek, J. and T. Albrecht. 2005. Choosing mates: complementary versus compatible genes. *Trends in Ecology and Evolution* 20(2): 63–63.
- Piertney, S. B. and M. K. Oliver. 2006. The evolutionary ecology of the major histocompatibility complex. *Heredity* 96(1): 7–21.
- Proctor, H. C. 1991. Courtship in the water mite *Neumania papillator*: males capitalize on female adaptations for predation. *Animal Behaviour* 42(4): 589–598.
- Proctor, H. C. 1992. Sensory exploitation and the evolution of male mating behaviour: a cladistic test using water mites (Acari: Parasitengona). *Animal Behaviour* 44(4): 745–752.
- Qvarnström, A. 2001. Context-dependent genetic benefits from mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* 16(1): 5–7.
- Radwan, J. 2008. Maintenance of genetic variation in sexual ornaments: a review of the mechanisms. *Genetica* 134(1): 113–127.
- Reynolds, J. D. and M. R. Gross. 1990. Costs and benefits of female mate choice: Is there a lek paradox? *The American Naturalist* 136(2): 230.
- Roberts, S. C. and L. M. Gosling. 2003. Genetic similarity and quality interact in mate choice decisions by female mice. *Nature Genetics* 35(1): 103.
- Roberts, S. C. and A. Little. 2008. Good genes, complementary genes and human mate preferences. *Genetica* 132(3): 309–321.
- Rodd, F. H., A. H. Kimberly, F. G. Gregory and T. B. Colette. 2002. A possible non-sexual origin of mate preference: are male guppies mimicking fruit? *Proc. R. Soc. B* 269(1490): 475–481.
- Rowe, L. and D. Houle. 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proc. R. Soc. B* 263(1375): 1415–1421.
- Ryan, M. J. 1997. Sexual selection and mate choice. W: Krebs, J. R. and N. B. Davies (Eds.), *Behavioural Ecology* (4th ed.). Blackwell Science, Oxford.
- Ryan, M. J., J. H. Fox, W. Wilczynski and A. S. Rand. 1990. Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus*. *Nature* 343(6253): 66–67.
- Ryan, M. J. and A. Keddy-Hector. 1992. Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. *The American Naturalist* 139: S4–S35.
- Ryan, M. J. and S. A. Rand. 1990. The sensory basis of sexual selection for complex calls in the túngara frog, *Physalaemus pustulosus* (sexual selection for sensory exploitation). *Evolution* 44(2): 305–314.

- Searcy, W. A. and S. Nowicki. 2005. *The Evolution of Animal Communication. Reliability and Deception in Signaling Systems*. Princeton University Press, Princeton, Oxford.
- Seger, J. 1985. Unifying genetic models for the evolution of female choice. *Evolution* 39(6): 1185–1193.
- Servedio, M. R. and R. Lande. 2006. Population genetic models of male and mutual mate choice. *Evolution* 60(4): 674–685.
- Siller, S. 1998. The epistatic handicap principle does work. *Journal of Theoretical Biology* 191(2): 141–161.
- Simmons, L. W. 2005. The evolution of polyandry: sperm competition, sperm selection and offspring viability. *Annual Review of Ecology & Systematics* 36: 125–146.
- Smith, J. M. 1976. Sexual selection and the handicap principle. *Journal of Theoretical Biology* 57(1): 239–242.
- Snyder, B. F. and P. A. Gowaty. 2007. A reappraisal of Bateman's classic study of intrasexual selection. *Evolution* 61(11): 2457–2468.
- Sperlich, D. 1977. *Genetyka populacji*. PWN, Warszawa.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories* (1st edition). Oxford University Press, Oxford.
- Stoner, G. and F. Breden. 1988. Phenotypic differentiation in female preference related to geographic variation in male predation risk in the Trinidad guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22(4): 285–291.
- Symons, D. 1979. *The Evolution of Human Sexuality* (1st edition). Oxford University Press, New York.
- Thornhill, R. and S. W. Gangestad. 1996. The evolution of human sexuality. *Trends in Ecology and Evolution* 11(2): 98–102.
- Thornhill, R., S. W. Gangestad, R. Miller, G. Scheyd, J. K. McCollough and M. Franklin. 2003. Major histocompatibility complex genes, symmetry, and body scent attractiveness in men and women. *Behav. Ecol.* 14(5): 668–678.
- Tomkins, J. L., J. Radwan, J. S. Kotiaho and T. Tregenza. 2004. Genic capture and resolving the lek paradox. *Trends in Ecology and Evolution* 19(6): 323–328.
- Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. W: Campbell, B. (Red.), *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine Publishing Company, Chicago.
- Wedekind, C. and I. Folstad. 1994. Adaptive or nonadaptive immunosuppression by sex-hormones. *American Naturalist* 143(5): 936–938.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection – A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53(1): 205–214.
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty. *Journal of Theoretical Biology* 67: 603–605.
- Zahavi, A. and A. Zahavi. 1997. *The Handicap Principle. A Missing Piece of Darwin's Puzzle*. Oxford University Press, New York, Oxford.
- Zembala, M. i A. Górski. 2001. *Zarys immunologii klinicznej*. PZWL, Wrocław.