



POHLAVNÍ VÝBĚR U ČLOVĚKA

EVOLUČNÍ POHLED NA LIDSKOU SEXUALITU

Miroslav Králík

OBSAH

Rozmnožování a evoluce	76
Výběr partnera u člověka	95
Závěr	142
Literatura	146

Rozmnožování a evoluce

Přírodní výběr

Ve své revoluční knize *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (1859) přišel Charles Robert Darwin (*1809 – †1882) s několika významnými teoriemi, mezi nimi i s myšlenkou evoluce *přirozeným (přírodním) výběrem* (detaily terminologie cf. Flegr 2005, s. 101). Evoluční teorie, která vychází z jeho myšlenek a rozvíjí je, se stala paradigmatem dnešní biologie. *Rozmnožování* hraje v mechanismu přirozeného výběru klíčovou roli, a proto ani *lidská sexualita* nemůže být komplexně posuzována bez evolučního rozměru.

Základem evoluce živých organismů přirozeným výběrem je propojení rozmanitosti (variability) potomstva s jeho selektivním přežíváním. Tuto Darwinovu myšlenku se v době neodarwinistické „evoluční syntézy“ podařilo spojit s principy mendelovské genetiky. Každý proces, který nějak ovlivňuje život, reprodukci a smrt organismů, je potenciálním selekčním tlakem. Pro uplatnění přirozeného výběru na určitý znak organismu (např. délku končetiny) je třeba splnění tří hlavních předpokladů: (1) jedinci se mezi sebou v tomto znaku musí lišit, (2) alespoň část této *variability* musí mít *genetický podklad* (musí existovat různé formy genů – *alely* – odpovídající za část této variability) a (3) jedinci si musí nějakým způsobem konkurovat (Mayr 1983).

Primárním zdrojem genetické variability jsou náhodně vzniklé odchylky v DNA – *mutace*. U pohlavně se rozmnožujících organismů přibývá další zdroj genetické variability – spojení gene-

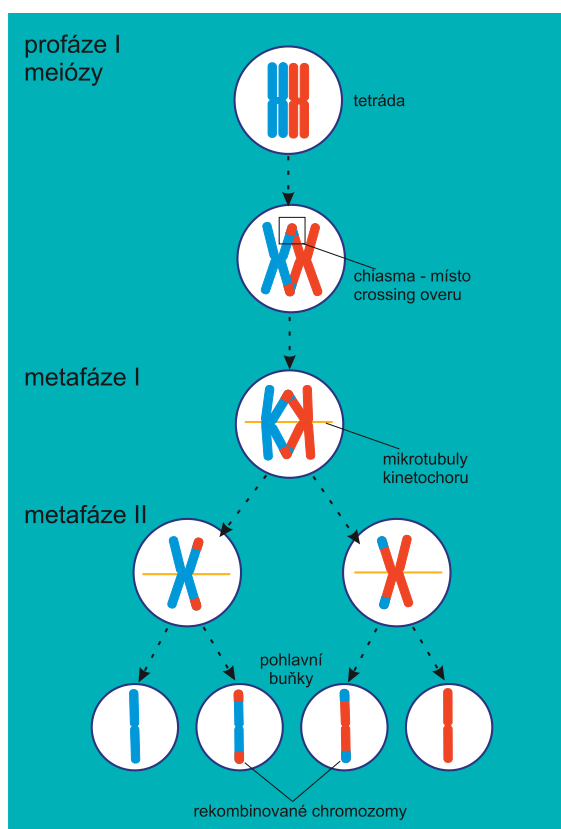
tické *rekombinace* a *segregace* (obr. 1). Potomstvo pak vykazuje kombinace vlastností svých rodičů, ale i vlastnosti, které se u žádného z rodičů nevykytují (Flegr 2005, s. 247). Vzhledem k řadě limitů přírodního i sociálního prostředí si jedinci konkurují v mnoha ohledech, které se tak stávají selekčními faktory: prostor, zdroje potravy, predátoři, paraziti aj. Pokud jsou uvedené podmínky splněny, může se uplatnit přirozený výběr, lhostejno, zda jde o znak tělesný nebo třeba vzorec chování. V důsledku odlišné schopnosti odolávat selekčním tlakům předají někteří jedinci do dalších generací více svých genů, jiní méně nebo žádné. Vzhledem k dědičné podmíněnosti znaků se v populaci postupně zvětšuje zastoupení jedinců se znaky, které představují přizpůsobení – *adaptaci* – na příslušné selekční faktory.

Důležitým pojmem evoluční biologie je *fitness* – biologická zdatnost (obr. 2). Představuje soubor vlastností jedince ovlivňující jeho šance předat geny do genofondu následující generace. Pojem *fitness* je do jisté míry redundantní, ale velmi usnadňuje komunikaci v evoluční biologii. Zdatnost jedince nelze přímo měřit např. pomocí tělesných parametrů, nýbrž pouze zpětně odhadnout podle počtu jeho potomků, které po „dostatečně“ dlouhé řadě generací v populaci zanechá. Zdatnost totiž nezávisí jen na vlastnostech příslušného jedince, ale i na vlastnostech ostatních (konkurentů) a také na podmínkách prostředí (selekčních faktorech). Složkami zdatnosti je plodnost (*fertilita*), životaschopnost (*viabilita*) a sexuální zdatnost (*schopnost obstát v pohlavním výběru*). Společ-

ným jmenovatelem vlastností, které všechny složky zdatnosti podmiňují, je v průběhu času zvyšovat svou frekvenci v genofondu populace (Flegr 2005, s. 50). Úplný nedostatek kterékoliv z těchto složek snižuje celkovou fitness, bez ohledu na jakkoliv velký nadbytek složek zbývajících. V evoluci pohlavně se rozmnožujících živočichů je úspěch u sexuálního partnera *conditio sine qua non*.

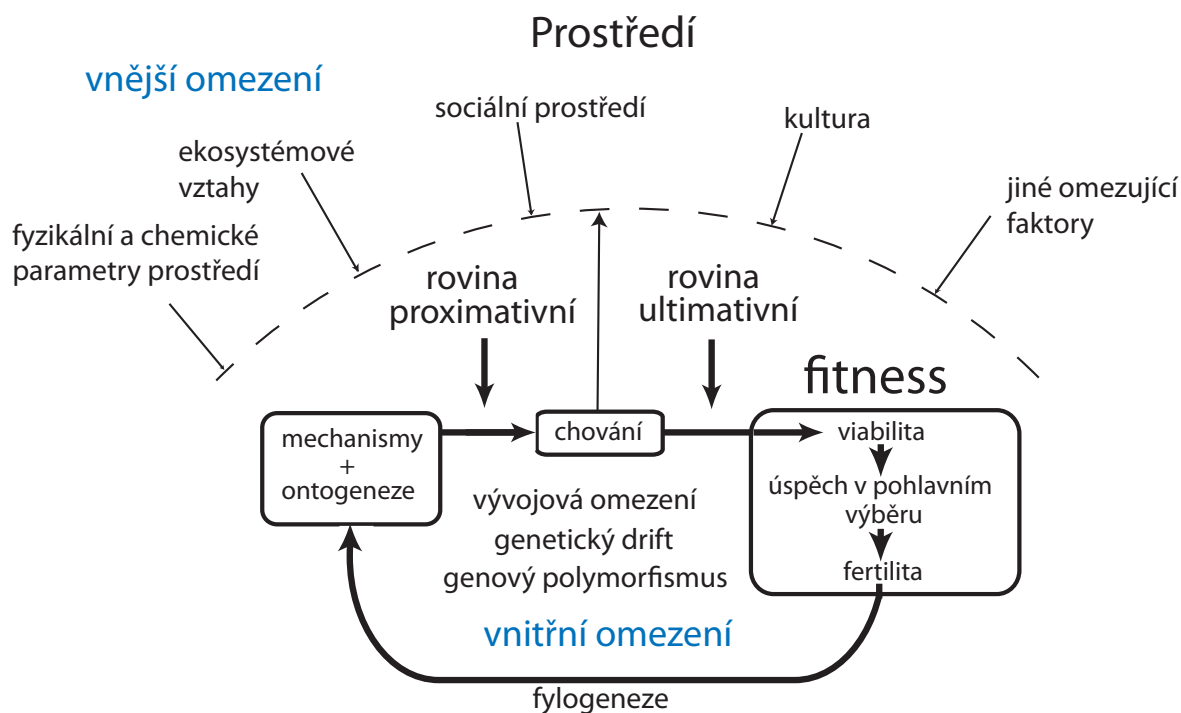
Selekční tlaky mohou redukovat vrozenou variabilitu (tzv. stabilizující selekce). Mnohé znaky byly v minulosti pod tak silným selekčním tlakem, že nyní již neprojevují žádnou vrozenou variabilitu (všichni lidé mají dvě dolní končetiny, selekční tlak je silný, ale variabilita v počtu dolních končetin prakticky žádná). Jiné znaky jsou dlouhodobě pod stejným jednostranně působícím selekčním tlakem a tomu se postupně přizpůsobují (tzv. usměrňující selekce). Některé znaky mají dědičnou variabilitu, ale nebyly předmětem selekčních tlaků nebo byly předmětem selekčních tlaků jen za určitých podmínek. Selekcční tlaky se mohou lišit z jedné generace do druhé a také od jedné geografické oblasti ke druhé. V dobách, kdy je dostatek potravy a paraziti jsou slabí, jsou selekční tlaky malé a většina jedinců přežívá a rozmnoží se – individuální rozdíly ve znacích pod selekčním tlakem nejsou v těchto podmínkách příliš důležité (Geary 1998, s. 5). To se však může změnit, když se změní prostředí, objeví se nedostatek potravy nebo zesílí vliv parazitů či predátorů.

V Darwinově pojetí byl jednotkou přirozeného výběru jedinec. S rozvojem evoluční biologie se pohled přesunul z jedinců na geny, a to v koncepci, se kterou přišli Georges C. Williams a William D. Hamilton (cf. Buss 1999, s. 12–14). Hamilton rozpoznal, že klasická (exkluzivní) fitness je příliš úzké měřítko pro popis reprodukční úspěšnosti a zavedl pojem *inclusive fitness* – inkluzivní zdatnost (Hamilton 1964a,b). Fitness každého jedince totiž nezahrnuje pouze jeho vlastní potomky, ale i potomky jeho pokrevních příbuzných, přičemž příspěvek zdatnosti odpovídá míře jejich genetické příbuznosti. Jedinec, který má jednoho vlastního potomka (předal mu 50% svých genů), má přibližně stejnou inkluzivní zdatnost jako jiný jedinec, který nemá žádného vlastního potomka (tj. má nulovou exkluzivní zdatnost), ale má dva synovce (s každým sdílí 25% genů). Přestože to není smysluplné z hlediska viability našeho vlastního



1 Rekombinace – buněčný proces, při němž vzniká dceřiná DNA obsahující segmenty dvou rodičovských DNA. K rekombinaci pomocí překřížení a výměny části chromatid dochází při meióze – zrání pohlavních buněk. Spojením rekombinovaných samčích a samičích pohlavních buněk vznikají potomci, kteří jsou geneticky odlišní jak od rodičů, tak od sebe navzájem.

těla, podporujeme svého synovce a záleží nám na něm více než na cizím člověku, protože tak vlastně podporujeme čtvrtinu svých vlastních genů (obr. 3). Evoluční biologie se začala na svět dívat „očima genu“ (*gene's eye thinking*) a Richard Dawkins v práci *Sobecký gen* (Dawkins 1976) tento přístup zpopularizoval. Mnohobuněčný organismus (jedinec, člověk) je z tohoto pohledu (!) pouze prostředek, který příslušné alely formují a jehož vlastnosti pak odolávají selekčním faktorům. Není důležité to, čím daný znak zvýhodňuje jedince, ale výhradně to, čím daný znak zvýhodňuje formu genu (alelu), která za tento znak odpovídá. Objekt selekce musí být vždy pouze konkrétní alela (forma genu) a kritériem její evoluční úspěšnosti nárůst její frekvence ve srovnání s ostatními alelami téhož genu (Flegr 2005, s. 512). Tento pohled umožňuje studovat evoluci jevů (např. altruismu),



2 Proximativní a ultimativní rovina biologického jevu v kontextu evoluce (upraveno podle Grim 2000).

kteří nelze jednoduše vysvětlit na základě darwinistického modelu. Přesun důrazu z jedinců na geny otevřel nové možnosti studia evoluce sociálního chování přirozeným výběrem. V této chvíli mohl evoluční přístup rozšířit svůj záběr z tělesných znaků na jevy, jako je altruismus, agresivita, formování sociálních skupin, a Edward O. Wilson mohl přijít se svojí sociobiologií (Wilson 1975).

Přirozený výběr jistě není jediným procesem, který se v evoluci živých organismů uplatňuje. Mezi další mechanismy patří jak populačně genetické procesy, jako je genetický drift, meiotický tah a genetický draft (cf. Flegr 2005), tak i řada *vývojových omezení*, v jejichž důsledku nemůže evoluce probíhat libovolným směrem. Přírodní výběr je však jediným procesem, kterým mohou v evoluci vznikat účelné vlastnosti.

Výsledkem evolučního procesu jsou tři různé typy produktů. První z nich je *adaptace*, druhově specifický znak, který řeší vždy nějaký konkrétní problém a zvyšuje tím fitness příslušného jedince (např. obsah vápenatých iontů v kostní tkáni). Díky komplexní provázanosti různých částí organismu mezi sebou je druhým produktem evolučního procesu *spandrel*, představující neadaptiv-

ní vedlejší produkt nějaké adaptace, který se dědí spolu s adaptivním znakem (např. barva kosti, daná obsahem vápenatých iontů). Třetím produktem evoluce je *šum*, vyplývající z náhodné variability genů, prostředí a jejich interakce v průběhu vývoje jedince (nehomogenity v koncentraci vápenatých iontů podél kosti). Jedním z úkolů evoluční biologie je rozeznat od sebe jednotlivé typy produktů evoluce.

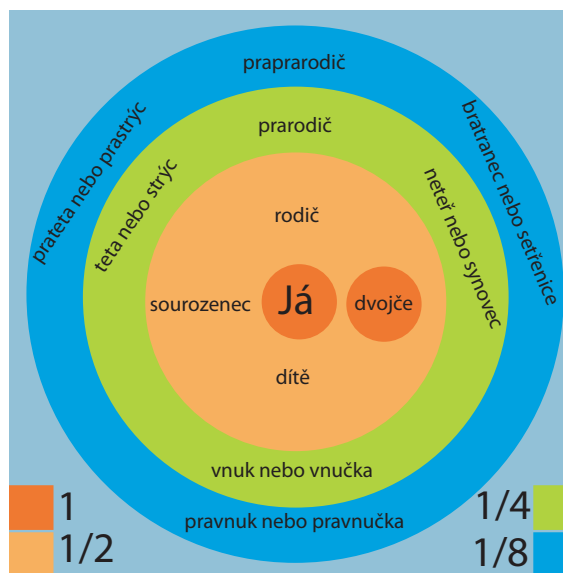
Proximativní a ultimativní vysvětlení

Z vyprávění o evoluci někdy nabýváme dojmu, že živým organismům jde o evoluci, že se organismy chovají *tak, aby zvyšovaly svoji fitness, protože chtějí mít více potomků*. Reprodukční úspěch ale není cíl, kterého se organismy snaží dosáhnout, nýbrž důsledek, k němuž došlo u těch z nich, kteří k tomu měli nejlepší vlastnosti – vhodnou tělesnou stavbu, správné hormonální hladiny a vhodné chování v příhodném čase.

Při „evolučních úvahách“ nad lidskou sexualitou je proto třeba rozlišovat několik *úrovní vysvět-*

lení každého biologického jevu či znaku (cf. Mayr 1961; Tinbergen 1963). Rozlišujeme čtyři způsoby, jak lze v biologii odpovídat na otázku „Proč“? Například na otázku: „Proč se ženy usmívají více a častěji než muži?“ můžeme odpovědět v rovině *fyziologicko-morfologické* tak, že ve srovnání s muži mají ženy jiné parametry a odlišné neuronální řízení příslušných mimických svalů. V rovině *ontogenetické* můžeme na stejnou otázku odpovědět, že děvčátkům se v průběhu jejich prenatálního vývoje díky nízkým hladinám testosteronu vytvoří pohlavně specifický neuronální substrát, který se pak od svých matek naučí dokonale používat „typicky ženským“ způsobem. Naopak působení testosteronu na vyvíjející se mozek (tzv. Jostova hypotéza) tento „substrát“ modifikuje tak, že jeho uživatel (muž) bude mít méně přátelské mimické výrazivo. V rovině *fylogenetické* pak můžeme na tutéž otázku odpovědět, že jsme pohlavně dimorfni úsměv zdědili od svých předků (máme pro to geny) a případně sledovat fylogenetickou historii tohoto znaku chování u primátů a savců. Konečně v rovině *behaviorálně ekologické* můžeme říci, že častý a adresný sociální úsměv pomáhá v komunikaci, čímž zvyšuje fitness ženy, která se usmívá. Odhalením krásných a zdravých zubů s malými špičáky žena avizuje svoje genetické kvality a svoji ženskost a zvyšuje tak ochotu muže ke spolupráci při péči o potomstvo. Jiným vysvětlením v téže rovině může být, že naopak muži se usmívají méně, protože omezení této formy sociálního signálu jim umožňuje efektivnější kompetici s rivaly o zdroje, díky nimž jim pak ženy dávají přednost (Ellis 2006), a tudíž zanechávají více potomků.

Všechny čtyři způsoby odpovědi jsou v biologii legitimní. První tři odpovědi jsou popisem mechanismů a individuální či fylogenetické historie, týkají se *jevu samotného*; proto je označujeme jako *proximativní*. Na proximativní rovině tedy vlastně odpovídáme, *jak* se daný biologický znak uskutečňuje na neuronální, hormonální a biochemické úrovni, *jak* se formuje, zapojuje do celku organismu v průběhu ontogeneze, a ze střípků skládáme, *jak* mohla probíhat jeho evoluce. Teprve čtvrté vysvětlení se týká *vnější* funkce daného znaku, tj. *jak nakonec* tento znak ovlivňuje zdatnost jedince; proto se tato rovina označuje jako *ultimativní*. V rovině ultimativní odpovídáme adap-



3 Schéma znázorňující míru genetické příbuznosti mezi blízkými příbuznými. Teorie inkluzivní zdatnosti předpovídá, že míra altruismu vůči příbuzným odpovídá našemu potenciálnímu genetickému zisku, vyplývajícímu z takové pomoci.

tivním významem daného znaku a zajímáme se o to, jak v rámci ekosystémových či sociálních vztahů příslušný znak zvyšuje reprodukční úspěšnost svého nositele, tj. *proč* vlastně přispívá ke svému vlastnímu rozšíření (Grim 2000, s. 92; Zrzavý *et al.* 2004, s. 21–24). Sexuální styk přináší souložícím samci příjemné pocity a on se snaží jich znovu dosáhnout (proximativní mechanismy), aniž by potřeboval vědět, že tím zanechá více potomků (ultimativní mechanismy), kteří zdědí jeho chuť na sex.

Nerozlišení jednotlivých rovin vysvětlení vede k neplodné, ale stále přetrvávající snaze zkoumat, zda je nějaká lidská vlastnost dána „geny“ nebo „prostředím“ (*genes vs. environment*), zda za určité naše chování může „příroda“ nebo „kultura“ (*nature vs. culture*), resp. dědičnost nebo výchova (*heredity vs. nurture*). Jakékoliv komplexní lidské chování (např. výběr sexuálního partnera) bude jen stěží produktem nějakého jednotlivého genu nebo naopak pouze nějakého jednotlivého vlivu prostředí (třeba nějaké kulturní normy). Ve skutečnosti má *každý znak* nějakou evoluční historii, *každý* nějak vzniká v průběhu individuálního vývoje jedince z oplozeného vajíčka konfrontací jeho genů s aktuálními nároky prostředí, *každý* má nějakou svoji aktuální morfologii (s jejími bio-

mechanickými, biochemickými aj. aspekty, u znaků chování to znamená příslušná nervová centra v mozku s příslušnými vzorci pohybové aktivity a nervy, které příkazy k chování „sdělí“ svalům), a *každý* také nějak (kladně, záporně, neutrálně, více či méně) aktuálně přispívá ke zdatnosti svého nositele. Jde o paralelní způsoby vysvětlení (cf. Grim 2000), které se nemohou stavět proti sobě. Vysvětlením vzniku ženského úsměvu prostřednictvím pohlavně odlišné ontogeneze nemůžeme potvrdit nebo popřít vysvětlení funkce úsměvu při výběru sexuálního partnera. Důkaz, že je určitý biologický znak geneticky podmíněn, ještě neřeší otázku, jakými vývojovými procesy se v průběhu ontogeneze vytvořil, např. kolik učení je třeba k jeho správnému rozvoji a které období v nitroděložním vývoji nebo v dětství je pro to klíčové, a tudíž není radno vývoj v té době omezovat nebo toto období promeškat. Jednotlivé úrovně vysvětlení jsou si však vzájemně *substrátem*, kterým se „plní“, nebo *horizontem*, ke kterému se vztahují, ve kterém teprve nabývají smyslu. Ideální je, když zkoumaný jev či znak nalezneme konzistentní vysvětlení na všech čtyřech rovinách.

Při studiu živočichů většinou lze udržet *proximativní* a *ultimativní* rovinu odděleně, při studiu člověka (a dnes už i některých jiných primátů) je to mnohem obtížnější. Zčásti jde o důsledek toho, že s člověkem nelze experimentovat a laboratorně měnit podmínky jeho růstu, fyziologických procesů nebo reprodukce; také generační čas je u našeho druhu velmi dlouhý. Zčásti je to však i důsledek lidského vědomí, inteligence, morálky a kultury. Člověk je mezi zvířaty specifický především tím, že *v určitém rozsahu chápe* ekologické a sociální souvislosti a *v určité míře si uvědomuje* ultimativní důsledky svých tělesných znaků i chování. Máme-li použít příklad s ženským úsměvem, ženy se sice více usmívají, protože to zdědily po předcích, od dětství úsměv rozvíjely ve zpětné vazbě s reakcemi okolí, podvědomě odkoukávaly využití úsměvu od svých matek, tet, babiček a filmových hvězd; mnohé si však jsou sociální funkce svého úsměvu plně vědomy a zcela záměrně ho někdy ku svému prospěchu využívají, nebo i zneužívají, tj. zajišťují si výhody, za které nehodlají „zaplatit“ tím, co příjemce tohoto signálu očekává (ať už v závislosti na okolnostech očekává cokoliv). Záměrně tedy manipulují proximativní-

mi mechanismy ve smyslu dosažení určitých cílů, čímž mění výsledek selekce tohoto znaku. To však neznamená, že přestává selekce fungovat, jen se jeho součástí stávají vědomé strategie – mechanismus přirozeného výběru (přírodního a pohlavního) se propojuje s přenosem informace prostřednictvím kultury; provádíme *kulturní výběr* a sami jsme jeho hlavními produkty. Efektivita tohoto přenosu se pak může zpětně odrazit ve znacích biologických.

Budeme-li dále v tomto textu číst, že např. „*muži se snaží zanechat potomky...*“ nebo „*žena volí strategii výběru partnera ...*“ bez dalšího rozlišování, skrývá se v tom vždy nějaká kombinace „starého“ darwinistického mechanismu (nesnaží se zvyšovat svoji fitness, ale prostě *jen* prodělávají proximativní proces – např. touží po příjemném sexu) s vědomou reflexí (či strategií) svého místa v tomto procesu, podmíněnou kulturní tradicí, inteligencí, ekonomickými tlaky atd. Naše schopnost rozpoznat dlouhodobé konsekvence určitého tělesného znaku nebo chování ovšem neznamená, že o něm na proximativní i ultimativní rovině víme vše podstatné, a už vůbec ne, že s ním vědomě manipulujeme ve prospěch zvyšování naší zdatnosti. Neměli bychom podléhat mylnému přesvědčení, že když jsme si vědomi *některých* motivací svého chování, uvědomujeme si *všechny* rozhodovací procesy, které k němu vedou.

Pohlavní výběr

Stručná historie teorie pohlavního výběru

Charles Robert Darwin je oslavován jako autor *teorie přírodního výběru* (Darwin 1859), méně již jako autor *teorie pohlavního výběru* (Darwin 1871, překlad do češtiny 1970/2006 a 2005). Přitom v teorii přírodního výběru myšlenkově navazoval na řadu předchůdců, jako byli Jean-Baptiste de Lamarck, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, Frederic Cuvier, Thomas Malthus a Robert Chambers. Dá se proto říci, že v teorii přírodního výběru Darwin vystihl „myšlenkovou atmosféru své doby“, zatímco teorie pohlavního výběru pravděpodobně žádný (jmenovitý) precedens či zdroj nemá, teprve v ní je Darwin skutečně původní (Miller 1998).

Darwin si uvědomoval, že jeho teorie přírod-

ního výběru prostřednictvím selektivního přežívání různě přizpůsobených není schopna vysvětlit existenci extravagantních, zdánlivě zbytečných nebo i jednoznačně nevýhodných znaků, jako je např. velký a pestrý paví ocas. Tyto znaky jsou vysvětleny až teorií pohlavního výběru. Podle Darwina jsou samci zpravidla modifikováni více, zatímco samice jsou většinou podobny mláďatům svého druhu. Darwin rozpoznal příčinu ve větší náruživosti samců téměř všech živočišných druhů. „Proto právě samci mezi sebou bojují a vytrvale před samicemi předvádějí své půvaby a vítězové pak předávají své přednosti samčím potomkům“ (Darwin 1871/2005, s. 33). „Zákon souboje o získání samice je nejspíše obecně platný v celé velké třídě savců. ... Tento výběr nespočívá v nějaké převaze v každodenním boji o přežití, ale v tomto případě rozhoduje skutečnost, zda jsou jedinci jednoho pohlaví, obvykle samci, v souboji se svými rivaly úspěšnější, neboť pak zanechávají větší množství potomků, kteří dědí jejich zvýhodňující znaky. ... Existuje ještě další a mírumilovnější způsob soupeření, při kterém se samci pomocí různých půvabů snaží samice vzrušit a přilákat“ (Darwin 1871/2005, s. 402). Darwin detailně pojednává, jak právě pohlavní výběr samců samicemi je původem řady sexuálně dimorfních znaků (mezipohlavních rozdílů) a dokáže zvrátit i vliv přírodního výběru, který naopak favorizuje znaky nenápadnosti a energetické efektivity. Darwin měl za to, že také u člověka je mnoho sexuálně dimorfních znaků výsledkem silného pohlavního výběru a také že pohlavní výběr na základě standardů krásy může vysvětlit řadu rozdílů mezi lidskými skupinami. Není náhodou, že své největší pojednání o pohlavním výběru nazval *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (Darwin 1871).

Nová a revoluční myšlenka, totiž že nejen přirozený výběr, ale i boj samců o samice, a dokonce i samičí volba hraje v evoluci zásadní roli, však byla pro viktoriánské biology stěží přijatelná. Také Alfred Russell Wallace, spoluobjevitel teorie přirozeného výběru, byl krajně skeptický k možnosti, že by samice mohly být příčinou „pestrých samčích ornamentů“ (Miller 1998). Pohlavnímu výběru se v Darwinově době dostalo tak chladného přijetí, že byl po jeho smrti prakticky zapomenut.

Moderní syntéza mendelovské genetiky a darwinismu ve třicátých letech 20. století považovala kompetici mezi samci za podskupinu přirozeného výběru, ale stále odmítala samičí výběr. Naddimenzované samčí znaky byly považovány za prostředek zastrašení jiných samců nebo za druhově specifické ukazatele bránící páření s jedinci jiného druhu. Pohlavní výběr zůstával po mnoho desetiletí zapomenut (až na několik výjimek, z nichž jednou je R. A. Fisher a jeho *runaway sexual selection*, viz dále). Zpětně nahlíženo z perspektivy metody empirického výzkumu je důvod jasný: pohlavní výběr má příliš mnoho „figur ve hře“, špatně se studuje matematicky. *Behavioristická psychologie* pomíjela evoluci, odmítala instinkty a nevěšovala si ekologického rozměru psychologických experimentů, neměla tedy sklon experimentovat s pohlavním výběrem. Pro zastávce skupinového výběru byly nákladné ozdoby samců „špatné pro druh“, a tedy nevěrohodné. Sigmund Freud (i přes svůj biologizující pohled) obešel Darwina bez skutečného pochopení pohlavního výběru, a tak *psychoanalýza*, ve 20. století vůdčí přístup k lidské sexualitě, zůstala evoluční biologií prakticky netknuta. Sexismus v biologii upíral sílu samičímu výběru až do sedmdesátých let dvacátého století (Miller 1998). Teprve v posledních třiceti letech, díky konfrontaci poznatků teoretické populační genetiky, behaviorální ekologie, primatologie, evoluční antropologie a evoluční psychologie, se pohlavní výběr dostal do popředí zájmu a v současné době tvoří teorie pohlavního výběru základní myšlenkové prostředí mnoha oborů, včetně antropologie (Miller 1998).

Darwin rozpoznal v pohlavním výběru důležitý hybatel evoluce a zaznamenal řadu případů pohlavního výběru a znaků, které mohou být jeho produktem. U člověka za takové vlastnosti považoval absenci ochlupení těla, vousy, vlasy, lidský nos, barvu pleti, příjemnější hlas a krásu u žen (Darwin 1871/2006, s. 282–295). V některých případech je dnešní pohled na tyto znaky odlišný, ve většině případů měl Darwin pravdu. Nepoložil si však otázku, jak pohlavní preference vznikají a kde je příčina odlišností pohlavních preferencí u samců a samic. Samu příčinu pohlavního výběru tedy neodhalil (Miller 1998).

Pohlavní a nepohlavní rozmnožování

Rozmnožováním je zajištěna kontinuita života; geny každého z nás si tak zajišťují svoji další existenci i při smrtelnosti našeho těla. Rozmnožování je také nezbytným článkem mechanismu přírodního výběru, vzniká tak totiž jeho „substrát“ – potomstvo.

U savců souvisí rozmnožování se sexualitou, kterou lze v tomto případě definovat jako současnou přítomnost čtyř jevů v životním cyklu organismů: *meiozy* (proces, při kterém se počet chromozomů redukuje na haploidní pro pohlavní buňky), *rekombinace* (výměna části DNA mezi homologickými vlákny DNA, kterou vznikají nové kombinace genů), *anizogamie* (odlišné samčí a samičí pohlavní buňky) a *dioecie* (oddělení pohlaví do oddělených jedinců). Sexualita a rozmnožování spolu však nesouvisí nezbytně, řada organismů se reprodukuje nepohlavně (např. dělením). Také není výjimkou, že se u jednoho biologického druhu pohlavní a nepohlavní rozmnožování kombinuje, buď pravidelně nebo v závislosti na podmínkách prostředí. (Dokonce i u člověka najdeme reliktní nepohlavního rozmnožování: jednovaječná dvojčata lze považovat za tzv. *polyembryonii* – nepohlavní dělení časného embryonálního stádia člověka.) Sama sexualita je také dosti různorodým jevem a nemusí vždy splňovat všechna kritéria výše uvedené definice – *meiozu* najdeme pouze u eukaryot, *anizogamii* pouze u mnohobuněčných eukaryot, u mnoha organismů nejsou oddělení samci a samice (*monoecie* a *hermafroditismus*). Jediným společným jmenovatelem veškerých forem sexuality je rekombinace (obr. 1).

V živočišné říši existuje celá řada rozličných způsobů rozmnožování, přesto je pohlavní rozmnožování, jak je známe u savců (*amfimizis gonochoristická*), naprosto převažujícím způsobem rozmnožování mnohobuněčných živočichů. Převažování sexuality nad nepohlavním rozmnožováním je velkou otázkou biologie. Nepohlavní rozmnožování (asexuální reprodukce) má totiž oproti pohlavnímu minimálně tři výrazné výhody, které by teoreticky měly favorizovat nepohlavně se rozmnožující organismy. Při stejné rychlosti reprodukce předá nepohlavně se rozmnožující živočich potomstvu dvakrát více genů než živočich pohlavně se rozmnožující. Nepohlavně se rozmnožující

živočich nepotřebuje hledat sexuálního partnera, žádné druhé pohlaví tedy nijak nelimituje jeho reprodukci, není třeba udržovat nákladný pohlavní aparát. Po několika generacích by proto měly nepohlavně se rozmnožující organismy zcela převládnout. Sexualita navíc vystavuje organismy riziku parazitace, zvláště pokud je pro oplození nutný přímý fyzický kontakt samce a samice.

Navzdory všem těmto evidentním výhodám nepohlavního rozmnožování převládá mezi mnohobuněčnými živočichy v přírodě rozmnožování pohlavní. Je možné, že sexualita byla vnucena organismům parazity, pro které bylo setkávání hostitelů při sexu výhodné z hlediska jejich přenosu. Uvažuje se i o tom, že by sexualita mohla být typem evoluční pasti, ze které není cesty zpět k asexualitě (Flegr 2005, s. 260), pro řadu organismů však taková změna překážku neznamenal. Pohlavní rozmnožování je tedy pravděpodobně procesem nesmírně evolučně výhodným. Sexualita se označuje jako *evolučně stabilní strategie*. Hypotézy vysvětlující příčiny přetrvání sexuality a její výraznou převahu nad nepohlavním rozmnožováním z hlediska jejich možných evolučních výhod můžeme shrnout do tří hlavních skupin.

Jedním z vysvětlení jsou modely založené na mutacích – pohlavní rozmnožování může představovat efektivní způsob odstraňování škodlivých mutací. Skutečnost, že se samci mezi sebou liší v reprodukční úspěšnosti mnohem více než samice, může výrazně snižovat mutační zátěž populací sexuálně se rozmnožujících živočichů (Agrawal 2001). Genetické mutace jsou důsledkem chyb při replikaci DNA a při opravách DNA (Crow 1997). Už malé množství mutací, či dokonce jediná mutace v důležitém místě DNA může podstatně ovlivnit funkce organismu, většinou k horšímu. Většina těchto mutací se však projeví pouze v nepatrném zhoršení životních funkcí. Ovšem kumulace velkého počtu takových mutací může znamenat výrazné zhoršení funkcí organismu. Asexuální rozmnožování má za následek rychlou a jednosměrnou kumulaci mutací z jedné generace do druhé (tzv. Mullerova rohatka). Pohlavní rozmnožování, při kterém dochází k rekombinaci genetického materiálu rodičů, má za následek, že někteří potomci mají více škodlivých mutací než rodiče, ale jiní jich mají naopak méně. Nevýhodné mutace jsou pak (spolu s jedin-

ci, v nichž se jich sešlo příliš) odstraňovány z populace. Dvě verze genů (jedna od otce a jedna od matky) pravděpodobně také usnadňují opravy DNA – v případě, že je jeden gen z páru poškozen, může být opraven podle druhého, nepoškozeného (Bernstein et al. 1989). Pro tuto skupinu vysvětlí však dosud není dost všeobecně akceptovaných důkazů (Jaffe 2004).

Druhou skupinu hypotéz představují ekologické modely, které vycházejí z přizpůsobivosti organismů jejich prostředí. Všichni potomci příslušníka asexuálního druhu mají stejných 100% genů (liší se jen v mutacích, které postihly každého z nich zvláště), zatímco potomci jedince sexuálně se rozmnožujícího druhu sdílejí jen 50% svých genů. Proto jsou ve svých tělesných znacích i chování mnohem různorodější. To jim umožňuje přizpůsobit se různým prostředím a také zvyšuje šanci, že alespoň některý přežije i v prostředí velmi proměnlivém. Nepohlavní rozmnožování je se svou extenzivní produkcí stejných potomků ve výhodě ve stálém prostředí. George C. Williams (1975) popsal tento rozdíl analogií *loterie*. Sexuální rozmnožování představuje 50 tiketů, z nichž každý má jinou kombinaci čísel. Nepohlavní rozmnožování představuje 100 tiketů, ale všechny mají kombinaci stejnou. Pokud se bude losovat stále stejná vyhrávající kombinace čísel (stabilní prostředí), vydělá více živočichů asexuální. Pokud však pokaždé padne kombinace jiná (proměnlivé prostředí), *v průměru* vydělají více živočichové sexuální, i když mají jen polovinu tiketů. Nepohlavní rozmnožování se skutečně objevuje pouze v dlouhodobě velmi stabilním prostředí. Jinou výhodou variabilního potomstva vysvětluje hypotéza vlastního pokoje – odlišní potomci si vzájemně méně konkurují, než kdyby byli všichni stejní (Bulmer 1994). V poslední době je nejvíce zdůrazňovaným faktorem vliv parazitů (Hamilton 1980). Paraziti většinou negativně ovlivňují životaschopnost hostitele a vedou k silným protiparazitickým opatřením (imunitní systém). Díky kratší generační době jsou však paraziti schopni rychle se adaptovat na tato opatření hostitelů. U nepohlavně se rozmnožujícího živočišného druhu jsou adaptace rodiče a potomka takřka identické. U sexuálně se rozmnožujících druhů jsou však potomci vždy odlišní od rodičů a také mezi sebou. Pokud se tedy parazit adaptuje na rodičovskou generaci,

není mu to nic platné, protože se musí opět adaptovat na změněnou konfiguraci imunitní soustavy u potomků. Tak se ustavuje koevoluce hostitele a parazita, která vede k potenciálně nikdy nekončícímu procesu. Van Valen (1973) popsal tuto situaci s využitím příběhu Lewise Carrolla (1871) o Alence a Červené královně.

Třetí skupina hypotéz, které vysvětlují výhody sexuálního rozmnožování oproti asexuálnímu, se zaměřuje na skutečnost, že sexualita umožňuje zcela nové typy selekce: selekce pohlavních buněk v průběhu jejich zrání (Hastings 1989), výběr partnera (Jaffe 2002) a selekce pohlavních buněk při oplození (Baker, Bellis 1988). Zvláště výběr sexuálních partnerů mezi geneticky podobnými jedinci (*assortative mating*) je velmi úspěšný ve zvyšování fitness u sexuálně se rozmnožujících druhů. Nenáhodné párování urychluje adaptaci – tlumí totiž rušivý vliv velké genetické rozmanitosti v populaci prostřednictvím změn v sexuální reprodukci ve smyslu optimalizace variance (Jaffe 2004; cf. Flegr 2006).

Není jisté, který ze zmíněných faktorů je důležitější při udržení sexuality jako nejrozšířenějšího způsobu rozmnožování. Počítačové simulace však ukazují, že produkce velkého počtu gamet, vyvolávající jejich selekci, společně s nenáhodným výběrem sexuálního partnera, se vzrůstem rozdílu v reprodukční úspěšnosti mezi samci a s nižší mutační zátěží umožnily počítačovým sexuálně se rozmnožujícím „jedincům“ početně přecíslit asexuální konkurenty, navzdory výše uvedeným nevýhodám sexuality. Podle těchto simulací jsou *pohlavní výběr a selekce gamet* mnohem efektivnějším selekčním mechanismem (z hlediska využití biomasy, energie a času) než přírodní (enviromentální) výběr (Jaffe 2004). *Pohlavní výběr* je pravděpodobně procesem, který podstatným způsobem přispívá k fenomenálnímu evolučnímu úspěchu sexuální reprodukce. Proč tomu tak je, není ovšem zdaleka jasné.

Rodičovské investice a pohlavní výběr

Každý sexuální tvor má kontrolu pouze nad polovinou genů svých potomků. Musí proto zajistit, aby se jeho polovina spojila s druhou polovinou genů jeho sexuálního protějšku, k čemuž slouží pohlavní buňky. Vzhledem k velké konku-



4 Lidské vajíčko a spermie, příklad morfologické anizogamie.

renci musí živočich vyprodukovat co nejvíce pohlavních buněk. U mnohobuněčných živočichů je však další přežití potomka vzniklého splynutím dvou pohlavních buněk závislé na dostatku buněčných struktur a živin „do začátku“. V evoluci pravděpodobně došlo k tomu, že pokud živočich produkoval velké, živinami bohaté pohlavní buňky, nemohl jich při limitovaných zdrojích vyprodukovat mnoho. V soutěži o sexuální partnery ho pak početně přecísly pohlavní buňky těch, kteří vytvářeli velké množství malých pohlavních buněk. Přecíslení konkurence a zajištění živin pro budoucího potomka jsou úkoly, které se vylučují, protože pro první z funkcí je výhodnější velká buňka a pro druhou buňka malá (obr. 4). Na velikost pohlavních buněk začala působit *disruptivní selekce* a organismy se specializovaly na jednu či druhou funkci (Parker *et al.* 1972). Důsledkem byl vznik *anizogamie* – výskytu pohlavních buněk dvou různých vlastností v rámci jednoho druhu. Jedincům, kteří se specializují na produkci velkých, živinami bohatých a složitě strukturovaných *vajíček*, říkáme *samice*. Jedincům, kteří jsou specializováni na produkci malých a pohyblivých *spermií*, říkáme *samci*. Vznik anizogamie byl pravděpodobně také jedním z důvodů, proč většinou existují právě dvě pohlaví.

Anizogamie byla zdánlivě nevýznamnou změnou, její důsledky však byly dalekosáhlé. Při svých pokusech na octomilkách (*Drosophila melanogaster*) si J. A. Bateman povšiml, že rozdíl v počtu potomků v rámci jednoho pohlaví je mnohem větší u samečků než u samic. Někteří samečci se vů-







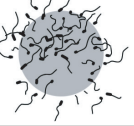

bec nerozmnoží, jiní mají naopak mnohonásobně více potomků (což lze chápat jako odhad fitness) než kterákoliv samička (Bateman 1948). Samičky se mezi sebou v počtu potomků liší mnohem méně, protože hlavním limitem reprodukce každé samičky je její vlastní rychlost tvorby nákladných vajíček. Limitem reprodukce samců, disponujících obrovským množstvím spermií, nejsou oni sami, ale opět nedostatková vajíčka. Obdobná situace byla od té doby zaznamenána u mnoha jiných živočišných druhů. Robert L. Trivers vysvětlil ve své *teorii rodičovské investice a pohlavního výběru* vztah rodičovských investic a sexuálních strategií samců a samic (Trivers 1972). Rodičovská investice je „*jakákoliv investice rodiče do určitého potomka, která zvyšuje šanci tohoto potomka na přežití (a tudíž i na rozmnožení se) na úkor schopnosti rodiče investovat do jiného potomka*“ (Trivers 1972, s. 139). Nezbytná rodičovská investice samice do každého potomka je u většiny druhů relativně mnohem větší než rodičovská investice samce. Samice se pro samce stávají nedostatkovým reprodukčním zdrojem, o který pohlaví s menší rodičovskou investicí a větším reprodukčním potenciálem soutěží.

Každý samec produkuje velké množství spermií, může proto oplodnit velké množství samic. Teoreticky by mohl jediný samec oplodnit všechny samice v populaci, ostatní samci jsou zdánlivě nadbyteční. Poměr samců a samic (poměr pohlaví) v populaci se však z různých důvodů u většiny živočišných druhů blíží poměru 1:1. V takové situaci vzniká obrovský převis poptávky samců nad nabídkou samic. Reprodukční úspěch každého samce, vystaveného silné konkurenci miliard spermií ostatních samců, je přímo závislý na počtu vajíček, které oplodní, a tedy na počtu samic, které se mu podaří přimět k pohlavnímu styku. Nevyhnutelným důsledkem je silné, naléhavé puzení k pohlavnímu styku a snaha oplodnit tolik samic, kolik je jen možné. Přitom se každý samec dostává do konfliktu s ostatními samci a s preferencemi samic. Na rozdíl od samců, reprodukč-

>

Tab. 1 Hypotetický model evoluce sexuality v linii vedoucí k člověku pod zorným úhlem mezigametické kompetice. Zdůrazněny jsou některé aspekty lidské sexuality, rozvedené v práci Robina R. Bakera a Marka A. Bellise (upraveno podle Baker, Bellis 1995, s. 4–5).

ROZMNOŽOVÁNÍ A EVOLUCE

anatomie SAMCI	chování	Evoluční události	chování SAMICE	anatomie	Datace (milióny let)
		moderní antikoncepce			1
velký penis mizí <i>baculum</i>		 encefalizace		permanentně zvětšené prsy široká pochva	3
třetí nárůst polymorfismu spermií	mužská antikoncepce plánování potomstva vzrůst rodičovské péče	povrchní monandrie bipedie  lovecko-sběračská ekonomie jednosamcový systém	kopulace během těhotenství	skrytí pohlaví	50
pístovitý penis	kopulační přiřazení	mnohosamcový systém		viditelná menstruace variabilní folikulární fáze mírné projevy ovulace	
<i>baculum</i>	nevěra rodičovská péče	 úchopu schopné ruce	jednočetné vrhy zvýšená receptivita nevěra	malý klitoris jednoduchá děloha	100
druhý vzrůst polymorfismu spermií	ejakulace ve vlnách			složité placenta krček děložní rozdvojená děloha	
prsni bradavky		 endotermie	živorodost masturbace plánování potomstva	prsni bradavky klitoris laktace	200
topořivý penis			rodičovská péče		
vnější varlata					
průnikový orgán	homosexualita znásilnění	kopulace zátky cudnosti 	homosexualita kopulační orgasmus	orgány pro skladování spermií	300
složený ejakulát		pohlavně přenosné choroby vnitřní oplození	antikoncepce ejekce spermatu		
přidavné pohlavní žlázy	spontánní emise		spontánní orgasmus		
první vzrůst polymorfismu spermií					
orgány pro skladování spermií	hlídání samice		prostituce		800
	naléhavost	poměr pohlaví 1:1 kompetice spermií 	upejpavost polyandrie	vajíčka	1000
		izogamety pohlavní rozmnožování počátek života 			4000
		vznik Země			5000



5 Soutěž samců o samice u různých živočišných druhů.

ní úspěch samice nezávisí na častém pohlavním styku se samci. Nejúspěšnější samice jsou ty, které optimalizují využití času a energie k produkci potomků takového počtu a kvality, aby svoje omezené reprodukční možnosti maximalizovaly. Samice mnoha druhů vyžadují k oplození pouze jediný kontakt se samcem a jakékoliv další zabývání se samci je jen mrhání času a energie (navíc rizikovým z hlediska parazitace, tj. pohlavních i jiných chorob), využitelné mnohem lépe pro potomstvo. Samice některých druhů si proto dokonce vytvářejí specializované orgány pro skladování a dlouhodobé mnohonásobné využívání spermií z jediného pohlavního styku, např. motýl *Papilio glaucus* (Levin 1973).

Další významnou evoluční inovací po vzniku anizogamie bylo vnitřní oplození. Zvýšilo šanci na přežití embryí v nebezpečném světě tím, že je ukrylo do těla samice, ovšem za cenu dalšího snížení celkového počtu potomků a zvýšení rodičovské investice samic. Ty však současně získaly kontrolu nad paternitou potomstva. Samice může kopulovat s více samci a vlastní oplození va-

jíček se odehrává skrytě (Baker Bellis, 1995, s. 12–22). Samci tak definitivně *ztratili jistotu paternity*. Tato situace vedla k novým reprodukčním strategiím samců, zvyšujícím pravděpodobnost jejich paternity. Mezi ně patří například rozvíjení vlastností spermií a ejakulátu vhodných pro kompetici se spermatem jiných samců, vytváření postkopulačních zátek, bránících ostatním samcům v přístupu do pohlavního ústrojí samice, ale také žárlivost a fyzické hlídání samice před ostatními samci. Prapůvodní soutěž samců o vajíčka se tak definitivně ztotožnila se soutěží o samice (tab. 1).

Samice živočichů jsou obecně uzpůsobeny nejenom k tomu, aby minimalizovaly kontakt se samci, ale také aby se zdráhaly přijmout spermie libovolného samce, tj. aby si samce *vybíraly*. I když samec také ztrácí čas i energii, pokud se snaží oplodnit nevhodnou samici – neplodivou, nemocnou, nebo dokonce samici jiného biologického druhu –, vliv takové události na jeho reprodukční úspěch je nesrovnatelně menší, než když takovou chybu udělá samice. Pokud se totiž nechá oplodnit nevhodným samcem (nemocným



6 Obrácení pohlavních rolí. I když to není časté, najdeme u hmyzu, ryb, obojživelníků, ptáků a dalších živočišných skupin (nikoliv však savců) případy převrácení rolí pohlaví (Clutton-Brock 1991), kdy větší rodičovská investice je na straně samce. Například u řady druhů mořské jehly (na snímku mořská jehla druhu *Syngnathus typhle*) a mořského koníka samec ochraňuje zárodky ve svém útrobním vaku. U takových druhů je samec vybíravější a samice mezi sebou soupeří o možnost umístit svoje vajíčka do jeho spermatoforu. Obrácení typických pohlavních rolí potvrzuje Triversovu teorii rodičovské investice a pohlavního výběru, zároveň však naznačuje, že změny ve vztahu mezi pohlavími jsou v evoluci možné (obrázek podle Berglung 2006).

samcem či příslušníkem jiného, třeba příbuzného druhu), ztratí mnohem větší část svého celkového reprodukčního potenciálu.

Výsledkem odlišných reprodukčních možností vyplývajících z odlišné velikosti pohlavních buněk a nepochybně z odlišné velikosti rodičovských investic je, že samci a samice mají odlišné reprodukční strategie. Samci věnují více ze svých reprodukčních snah získávání sexuálních partnerů a páření (Hawkers *et al.* 1995), zatímco samice věnují více svých reprodukčních snah zajištění kvalitních zdrojů a podmínek pro svoje omezené potomstvo, tj. *rodičovskému úsilí* (Queller 1997). Energetická náročnost reprodukce je pro samce a samice přibližně vyrovnaná, odlišné limity reprodukce však vedou k odlišnému rozdělování času a energie do jednotlivých

vých dílčích oblastí reprodukce. Tento trend byl prokázán u mnoha druhů hmyzu, ryb, plazů, ptáků i savců (cf. Andersson 1994). Pravděpodobně už od vzniku pohyblivých mnohobuněčných živočichů, tedy již alespoň 600 milionů let, nacházíme základní a všudypřítomný rys sexuálních interakcí: *naléhající samce a upejpací samice* (Baker, Bellis 1995, s. 13). Protože jsou u většiny živočišných druhů investice samic do jednoho potomka mnohem vyšší než investice samce a protože samice může stykem s nesprávným samcem hodně ztratit, jsou samice v sexu nejen mnohem *upejpací*, ale také mnohem *vybíravější*.

Pohlavní výběr tak zahrnuje *vnitropohlavní výběr* (intrasexuální selekci), tj. soutěž mezi jedinci stejného pohlaví o sexuální partnery (obr. 5), a *mezipohlavní výběr* (intersexuální selekci) – vzájemný výběr sexuálních partnerů (Darwin 1871). V důsledku nepochybně reprodukčních vkladů lze pohlavní výběr u většiny živočišných druhů charakterizovat převážně jako kombinaci *samičích soutěží* a *samičích volby*.

Výjimky, kdy do potomstva investuje více samec a dochází k převrácení obvyklých vlastností pohlaví a pohlavních rolí (samec je např. vybíravější než samice), ve svých důsledcích potvrzují platnost *teorie rodičovské investice* (obr. 6). Tuto zdánlivou výjimku bychom však neměli chápat jako nesourodou odchylku, ale jako krajní polohu v plynulém kontinuu možných poměrů samičích a samičích rodičovských investic.

Soutěž samců a samičí volba

Samci mezi sebou soupeří o oplození vajíček, konečným arbitrem jejich úspěchu však není jejich úspěch mezi ostatními samci, nýbrž samičí volba. Téměř u všech živočišných druhů mohou samice efektivně vzdorovat snahám „nežádoucího“ samce o kopulaci, skutečné znásilnění je omezeno pouze na několik živočišných druhů a i tam je jeho interpretace sporná. Jsou to samice, které mají „... *poslední slovo v tom kdy, jak často a s kým se budou pářit* ...“ (Hrdy 1981).

Samičí volba se může řídit řadou kritérií (tab. 2). Jeden z typů samičího výběru je dán preferencemi pro ochranu a materiální zdroje (teritorium a potravu). U mnoha druhů hmyzu, ptáků a sav-

-
- I. U všech druhů, zvláště ale u těch, kde je malá nebo žádná samčí rodičovská investice
 - A. Schopnost oplodnit vajíčka
 - 1) správný biologický druh
 - 2) správné pohlaví
 - 3) pohlavně dospělý
 - 4) sexuálně schopný
 - B. Kvalita genů
 - 1) schopnost genů přežít
 - 2) schopnost genů se rozmnožovat
 - 3) komplementarita genů se samičími
 - II. Pouze u druhů se samčí rodičovskou investicí
 - C. Kvalita rodičovské péče
 - 1) ochota samce investovat
 - 2) schopnost samce investovat
 - 3) komplementarita rodičovských vlastností
-

Tab. 2 Teoretická kritéria samičí volby samce (upraveno podle Trivers 1972, s. 168).

ců se samice zcela vyhýbají samcům bez materiálních zdrojů (darované kořisti, teritoria atd.). Zajištění těchto „služeb“ je pro samici užitečné, protože tak snadněji nahradí ztráty energie a živin spojené s produkcí vajíček, gestací a péčí o potomstvo. Ovšem dlouhodobé zajištění potomstva po narození je celkově vzácné, s výjimkou monogamních ptáků (Clutton-Brock 1991) a několika dalších druhů, včetně člověka. Mnohem častější je ovšem selekce samců s dostatečným teritoriem. Samičky mají tendenci přesouvat se do prostředí s dostatkem potravy a dobrou ochranou proti predátorům. Samci mezi sebou pak soutěží o nejlepší území (intrasexuální selekce) a vítězové si zajistí přístup k samicím, které dávají nejlepšímu území z pochopitelných důvodů přednost. U řady živočichů (ale i rostlin) je například známo, že samci migrují nebo se na stanovišti objevují dříve než samice. Tento jev se označuje jako *protandrie* (Morbey, Ydenberg 2001). Například u řady druhů tažných ptáků samci při tazích do vzdálených hnízdišť časově předcházejí samice (Otahal 1994, Rubolini 2004), aby mohli zabrat nejkvalitnější, potravně nejbohatší či nejbezpečnější místo a přilákat na ně samice.

Samice si ovšem nemusí vybírat jen samce s nejlepším teritoriem, ale také nejsilnějšího či nejschopnějšího samce, který ji a mláďata doká-

že ochránit před sexuální dotěrností jiných samců až do odstavení a osamostatnění mláďat. Pokud by toho totiž samec schopen nebyl, mohlo by to pro samici znamenat ztrátu mláďat v důsledku vlivu jiného samce (potrat, infanticida) a samice by ztratila část své, už tak omezené reprodukční kapacity. Samičí výběr proto také výrazně preferuje samce s rozvinutými indikátory *viability* a *fertility*, tj. samce s dobrými geny. Jako přímé indikátory mohou sloužit nejrůznější tělesné znaky i chování – zdraví, věk, ukazatele dobré výživy, velikost, síla, průbojnost a dominance, sociální postavení, odolnost proti onemocněním nebo třeba „celkový životní elán“, tedy znaky víceméně korespondující s úspěšností samce v intrasexuální soutěži.

Tyto indikátory mohou být ovšem také předmětem *handicapového principu* (Zahavi 1975, 1991) – jsou nákladné, takže je nelze lehce fingovat, a současně jsou pro svého nositele jistým handicapem, buď už vzhledem k jejich nákladnosti nebo proto, že *snižují* *viabilitu* nositele, nebo obojí. Klasickým příkladem je velký a pestrý paví ocas, který znesnadňuje samci let, a tím i únik před predátory. Jejich nositel pak musí mít nutně dobré geny, když i s takovým handicapem přežil do reprodukčního věku. Handicapový princip byl v minulosti vystaven kritice, protože výhody vyplývající z upřednostnění handicapovaných samců byly vyváženy handicapem, který potomci zdědí. Matematické modely však ukazují, že v řadě případů může handicapový princip skutečně fungovat, dědivost handicapu musí ale být menší než dědivost ostatních znaků, určujících celkovou vitalitu (Flegr 2005, s. 291).

Handicapový princip do určité míry souvisí i s *imunokompetencí*, tj. se schopností samce odolávat parazitům v lokálním ekosystému (Hamilton, Zuk 1982). Pokud samec investoval velké množství energie do nadměrného rozvoje nějakého jinak nepotřebného orgánu či ornamentu a přitom v prostředí plném parazitů dokázal vytvořit efektivní imunitní soustavu (tj. přežil až do této chvíle), musí mít kvalitní geny. Pokud samec nemá tyto znaky ve srovnání s ostatními samci vytvořeny dostatečně, investuje hodně energie do imunitní soustavy a na ostatní mu nezbyvá. Čím nákladnější zbytečnost, tím větší je samcova „vitalní rezerva“. Samčí ornamenty jsou proto silně ovlivněny fyzickou kondicí samce a příslušný in-

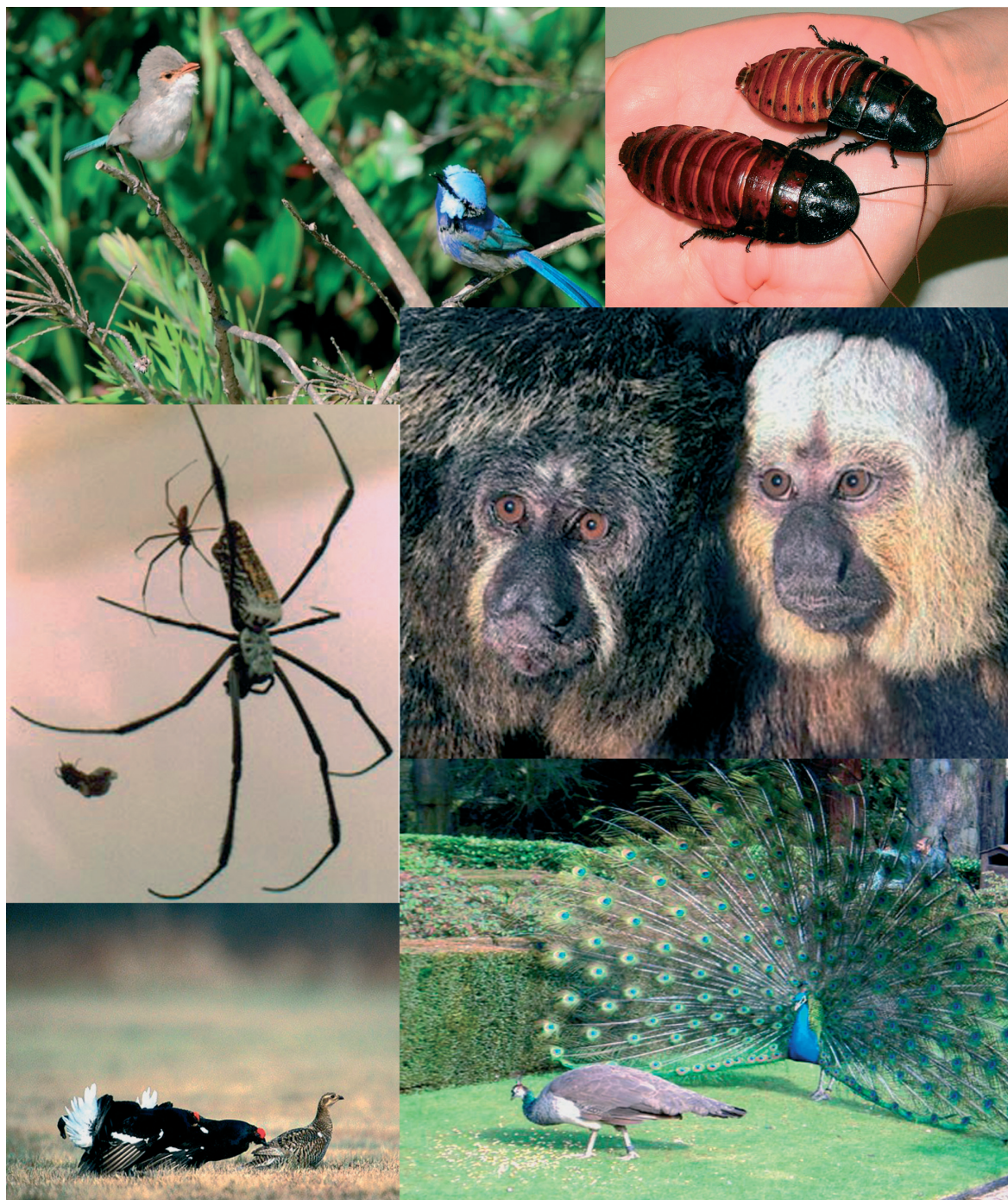
dikátor odráží evoluci schopnosti samic takový ukazatel rozpoznávat a hodnotit. Prostřednictvím samičího výběru se samci postupně stali „otevřenou knihou“ svých kvalit a samice jejich efektivními „čtenářkami“.

Někdy si samice mohou vybírat samce kvůli *estetickým kvalitám*. Estetické projevy ovlivňují percepční (smyslové) preference příjemce, přitahují pozornost, vyvolávají vzrušení a zvyšují ochotu k páření. Tento druh manipulace příjemcem může vzniknout tak, že už předem existují skryté preference, dané fyzikálně-neurologicko-psychickým mechanismem percepce, které se označují jako *smyslový tah* (Enquist, Arak 1993; Endler *et al.* 2005). Živočiškové obecně preferují signály, které jsou barevnější, hlasitější, větší, častější, rozmanitější a novější, než je norma (Miller 1998). Tyto tendence jsou u různých druhů různé. Senzorický tah může souviset s ekologickými specializacemi, například samičky ptáků, kteří se živí především *modrými* plody, si vyvinou preferenci pro výrazně *modré* ornamenty samců (resp. samci využijí předpřipraveného sensorického systému samic a jejich citlivosti na modrou barvu).

Ronald A. Fisher (1930, 1958) navrhl jiný model možného vzniku výrazných pohlavně dimorfních znaků: tzv. model *ubíhající selekce* (*runaway sexual selection*). V důsledku skrytých sensorických preferencí nebo sledováním dobrých genů samice někdy preferují samce s *nejvyvinutější* formou určitého pohlavního znaku. V důsledku toho pak velikost tohoto znaku v průběhu generací neustále roste, často až za hranici únosnosti z hlediska viability nositele (cf. Flegr 2006, s. 316). Tím ovšem celý proces nemusí skončit. Mezi preferencí samic a preferovaným znakem se může uzavřít *pozitivní zpětná vazba* a obojí se může dále rozvíjet mechanismem *koevolučního výtahu*, pro který Jaroslav Flegr navrhl označení *autoelexe* (Flegr 2005, s. 406). Jestliže se objeví nějaký nový znak samců a současně existuje u některých samiček preference pro tento znak (např. díky mutaci v genu pro preferenci), pak tyto samičky upřednostní samce s daným znakem a ve svých potomcích budou šířit současně otcovy geny pro daný znak i svoje geny pro jeho preferenci. Postupně bude každý jedinec nesoucí geny pro daný znak s velkou pravděpodobností také nositelem genů pro odpovídající preferenci (Kirkpatrick 1987, s. 74–

75). Když si samice vybere samce, na kterého „letí“ i ostatní samice, budou mít pravděpodobně dostatečně „sexy syny“, s nimiž budou mít ostatní samice zájem se pářit. Úspěšnost takové strategie ovšem závisí na tom, jaká je její frekvence v populaci – čím bude její zastoupení proporcionálně vyšší, tím bude výhodnější se k ní přidat. Samici proto musí zajímat, jaká je estetická norma ostatních samic. Žádná pávice si nedovolí této mašinérii vzdorovat, protože by tak odsoudila všechny svoje syny k nucenému celibátu. Fisherův model nachází postupně empirické důkazy, mezi něž patří i fakt, že u řady živočichů napodobují někteří jedinci výběr partnera ostatních, jako když následují rozmarnou módu, a nikoliv hodnověrné biologické indikátory (Andersson 1994, Pruett-Jones 1992). Čím větší zastoupení znaku i preference bude v populaci, tím rychleji bude proces probíhat, až nakonec budou všichni samci nositeli daného znaku a všechny samice nositelkami této preference. Poté se může preference z populace vytratit, samice už nemusí samce podle znaku rozlišovat, mají ho pak totiž všichni samci. Zato samci si znak spíše uchovají, protože bude výhodný, dokud se v populaci najdou alespoň nějaké samice s příslušnou preferencí. U druhů, kde probíhá pohlavní výběr mechanismem soutěže samců a samičí volby, lze u samců předpokládat hromadění a fixaci genů pro výrazné sexuálně dimorfní znaky, zatímco u samic se budou geny pro preference spíše periodicky střídát a v populaci se budou hromadit nanejvýš ve formě selekčně neutrálního polymorfismu (Flegr 2005, s. 407). Právě prostřednictvím *autoelexe* se mohou v populaci zafixovat *sebeprezentační jevy*, jakými jsou nejruznější nápadné barvy, ornamenty a struktury. Je možné, že tyto struktury ve skutečnosti nijak nezvýhodňují svoje nositele, ale pouze geny, které je kódují, a geny, které příslušníkům opačného pohlaví dovolují tyto znaky rozpoznávat (Flegr 2005, s. 407; cf. Komárek 2000, s. 56).

Rozměr pohlavního výběru je tedy velmi široký; jeho kritéria mohou povstat z různých zdrojů: buď jsou zaměřena na adaptace (výsledek přírodního výběru) nebo mohou být vedlejším efektem či prohloubením jiných adaptací či parametrů sensorického systému (senzorický tah). Pokud selektovaný znak koreluje s *viabilitou* (jako handicap), Zahaviho handicapový princip může rozvíjet ten-



7 Sexuální dimorfismus u různých živočišných druhů.

to znak až za hranici únosnosti z hlediska přirozeného výběru. A dokonce i když selektovaný znak vůbec nesouvisí s *viabilitou* ani sensorickým tahem, může znak i preferenci rozvíjet *autoelexe*. Často zřejmě působí všechny principy v součinnosti, resp. následnosti. Velký a pestrý paví ocas

může být současně dokladem prvotní sensorické preference pro „okaté“ znaky, produktem despotické módy pávic a nakonec i handicapem, dokládajícím nositelovy dobré geny (Ridley 1993, s. 161–162). Tyto procesy mohou probíhat dokonce i v podmínkách silného přirozeného výběru

a rozvíjet velmi nákladné samčí znaky a nákladné samičí preference.

Pohlavní výběr nastavený podle poměrů rodičovských investic vedl k různým strategiím chování samců a samic vůči pohlavním partnerům a konkurentům. Jak samci, tak i samice mají vlastní reprodukční strategie, které jsou často ve vzájemném konfliktu, což pak vede k evoluci protistrategií opačného pohlaví a k rozvoji strategií alternativních. Samec má pro samici dvojitý význam. Je „dárcem“ druhé poloviny genů, ale u mnoha druhů se navíc stává i faktorem prostředí, ve kterém samice pečuje o mláďata. Samec tak vlastně fitness samice ovlivňuje dvojnásobně. V závislosti na podmínkách prostředí samice nastavují parametry soutěže samců a také určují jejího vítěze podle toho, který z příspěvků samců je podstatnější. Vlastnosti samců se pak přizpůsobují samičí volbě, samice naopak rozvíjejí svoje schopnosti rozpoznat a vybrat toho „správného“ samce. Vzhledem k tomu, že genom druhu je jeden (kromě genů na pohlavních chromozomech jsou ostatní geny stejně často součástí organismu samčího i samičího), samice dalekosáhle ovlivňují tělesné vlastnosti i chování svého živočišného druhu.

Výsledkem pohlavního výběru je vznik *sexuálního dimorfismu* ve vzhledu a chování – samci a samice se liší nejenom v charakteru pohlavních buněk a pohlavního ústrojí, ale v řadě dalších morfoloických, fyziologických a behaviorálních vlastností (obr. 7, 8). Tyto se označují jako *druhotné pohlavní znaky* (*epigamní znaky*). Příroda vděčí za svoji pestrost, barevnost a různorodost z velké části především pohlavnímu výběru a nejvíce pravděpodobně mechanismu autoelexe.

Nigel Barber (1995) shrnul kritéria, na jejichž základě se dá usoudit, zda je nějaký znak sledovaného biologického druhu ovlivněn pohlavním výběrem a také zda se na jeho vzniku podílel spíše fisherovský mechanismus autoelexe, nebo byly kritériem výběru dobré geny.

Pro vznik znaku pohlavním výběrem svědčí, (1) když je znak sexuálně dimorfní, (2) když to současně není znak přímo se uplatňující v reprodukci, (3) když je nejvýrazněji vytvořen v období páření, (4) když je to znak atraktivní pro opačné pohlaví nebo funguje při zastrašování rivalů, (5) když míra fenotypového projevu znaku ovlivňuje

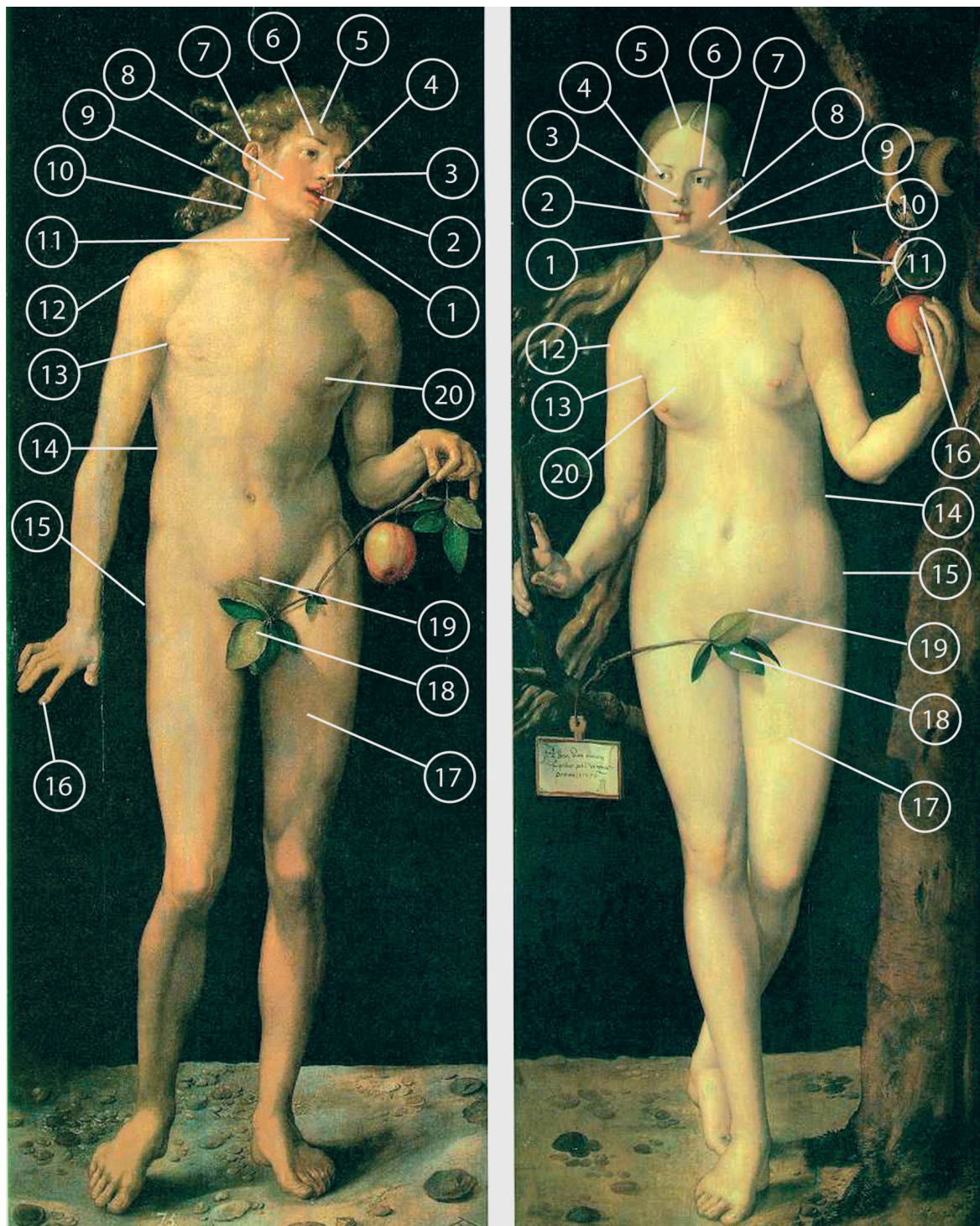
reprodukční úspěšnost nositele, (6) když se znak mění v průběhu života a je variabilní mezi jedinci stejného pohlaví a (7) když projev znaku je závislý na hladinách pohlavních hormonů.

Pokud znak splňuje tato obecná kritéria pohlavně selektovaného znaku, pak jeho vznik fisherovskou autoelexí dokládají následující skutečnosti: (1) znak stojí nositele hodně energie a snižuje jeho životaschopnost, (2) exprese znaku nekoreluje s ukazateli zdravotního stavu, (3) rozdíly v příslušném znaku lze v podstatné míře přisoudit genotypu, (4) protože se jedná o arbitrární znaky, rozdíly mezi populacemi by neměly korelovat s ekologickými tlaky a (5) extrémní projev znaku bude atraktivnější než populační průměr.

Pokud znak splňuje obecná kritéria pohlavně selektovaného znaku, pro jeho vznik mechanismem výběru dobrých genů svědčí následující: (1) znak bude korelovat se zdravotním stavem a dalšími indikátory, jako je imunokompetence, heterozygotita, vysoká rychlost růstu, časná sexuální dospělost, fertilita, dlouhověkost a metabolická efektivita, (2) podle míry rozvoje znaku bude možné odhadnout zdravotní stav a fyzickou atraktivitu, (3) anatomická oblast nesoucí tento znak bude vyjadřovat informace o obecném zdravotním stavu nositele, (4) velikost znaku bude pozitivně korelovat s jeho symetrií, (5) symetričtější forma znaku bude u pohlavních partnerů preferovanější než forma méně symetrická a (6) potomci jedinců s výraznějším rozvojem těchto znaků budou mít vyšší viabilitu (Barber 1995).

Pohlavní výběr a zamrzlá evoluce

Evoluční biologii na počátku 21. století nelze bezrozporně ztotožňovat s darwinismem a neodarwinismem. Mezi různými proudy evoluční biologie panují značné teoretické i empirické neshody ohledně významu různých „úrovní selekce“, rychlosti a plynulosti evolučních změn, ohledně možnosti či nemožnosti předem daných trendů (zvyšování komplexity) a zejména ohledně vztahu mezi mikroevolucí a makroevolucí, tj. mezi procesy, které popisuje v krátkých časových úsecích populační genetika, a vznikem nových druhů (specií). Evoluce živých organismů je v biologii všeobecně přijímána, evoluční biologie je ale spíše proud různých přístupů, z nichž každý postihuje



8 Vybrané aspekty sexuálního dimorfismu lidského těla: mohutnější brada u mužů (1), plnější rty ženské (2), menší nos u žen (3), větší oči vůči obličejí u žen (4), mužská vlasová hranice vytvářející „koutky“ (5), hustší obočí u mužů (6), větší uši u mužů (7), zaoblenější obličej u žen (8), hranatější mužská čelist (9), útlý ženský krk (10), prominence štítné chrupavky mužů (11), široká mužská ramena (12), hustší a neomezené ochlupení podpažní jamky u mužů (13), nižší poměr obvodu pasu a boků u žen (14, 15), útlá ženská ruka a ženský poměr délky prstů (16), delší končetiny vůči trupu u mužů (17), vnější pohlavní ústrojí (18), pubické ochlupení je u mužů nahoře neohraničené (19), ženské prsy (20). Jako podklad slouží obraz Adam a Eva (autor Albrecht Dürer, 1507).

jen určitý okruh otázek. Pokud zatoužíme po ucelenějším obrazu evoluce živého, začnou se ukazovat nesrovnalosti a evoluční biologie přestává tvořit konzistentní celek.

Hlavní potíží představují právě pohlavně se rozmnožující druhy. Fenotyp, který je z darwinistického hlediska souborem účelných vlastností jedince, se u pohlavně se rozmnožujících druhů jako celek *nedědí*. Genetický podklad fenotypu (tj. genotyp) vzniká u každého potomka znovu namixováním jiných alel původem z poloviny od otce a z poloviny od matky. V první generaci má potomek šanci zdědit alespoň podobné kombinace některých alel, které se vyskytovaly u jeho rodičů. V dalších generacích se vlohy dále a dále „ředí“. To ovšem znamená, že nefunguje dědičnost účelných vlastností fenotypu a nemůže (!) fungovat hlavní „motor“ darwinistické evoluce – přirozený výběr (Flegr 2006, s. 149–151).

Jistým řešením byla teorie sobeckého genu (teorie mezialeické selekce). Kritériem zdatnosti jedince nemusí být jen jeho exkluzivní (individuální) zdatnost, ale jeho zdatnost inkluzivní, vyjadřující počet potomků, které zanechá nositel a jeho příbuzní (kteří s ním sdílí příslušnou alelu). Většího výskytu v populaci může alela dosáhnout tím, že svého nositele „naprogramuje“ k tomu, aby likvidoval nositele odlišných alel, nebo k tomu, aby se choval altruisticky k nositelům stejné alely. V tomto typu přirozeného výběru spolu soupeří pouze odlišné alely stejného genu (i když skrze znaky fenotypu, za které jsou zodpovědné). Alely se potomkům předávají v nezměněné podobě, takže přírodní výběr u pohlavně se rozmnožujících druhů může probíhat. Ani teorie sobeckého genu ovšem potíží s „ředěním“ vlastností nevyřešila. Většina podstatných fenotypových znaků organismu (vystavených přírodnímu výběru) má totiž polygenní dědičnost, což znamená, že na jejich formu mají vliv alely mnoha různých genů. (Dokonce i v řídkých případech monogenních znaků je znak ovlivňován dvěma alelami, každá na jiném chromozomu příslušného páru.) Alely se sice z rodičů na potomky nemění, ale vždy se ocitají v *kontextu úplně jiných alel* ostatních genů. Tatáž alela může mít ale v závislosti na odlišném genetickém kontextu (pozadí) jiných genů jednou pozitivní a podruhé negativní vliv na určitý tělesný znak nebo chování, a co víc, stejný znak může mít jed-

nou pozitivní a jindy negativní vliv na biologickou zdatnost nositele (Flegr 2006, s. 166). U pohlavně se rozmnožujících organismů nemůže tedy probíhat ani dawkinsovský výběr mezi alelami!

Konečně je tu také paleontologický záznam, ze kterého vyplývá, že makroevoluce (vznik druhů) neprobíhá pomalými postupnými změnami, jak předpovídá Darwinova teorie přírodního výběru, ale po relativně velmi rychlých změnách vždy následují dlouhá období *stáze*, kdy se v paleontologickém záznamu druh nijak zásadně nemění. Steven Jay Gould a Nielse Eldredge rozpracovali tyto námitky ve své alternativě k postupné (gradualistické) evoluci a vytvořili *teorii přerušovaných rovnováh* (Eldredge, Gould 1972). Podle autorů teorie mají významné místo ve vysvětlení tohoto stavu malé populace na hranicích areálu rozšíření příslušného druhu. V každé takové populaci probíhají evoluční procesy mnohem rychleji a každá z nich vlastně představuje samostatný „evoluční pokus“. V paleontologickém záznamu však tyto rychlé a málo početné populace nevidíme. Teprve když se v některé okrajové populaci vytvoří nový druh s výhodnějšími vlastnostmi pro dané podmínky, bleskově *ekologicky nahradí* druh původní na celém jeho areálu. Tento mechanismus ekologického nahrazení by měl platit bez ohledu na způsob rozmnožování. Tendenci k „přerušovanosti“ mají však především organismy mnohobuněčné (tj. většinou druhy pohlavně se množící), zatímco organismy jednobuněčné (většinou nepohlavně se množící) projevují v paleontologických vrstvách spíše postupnou, gradualistickou evoluci (Flegr 2006, s. 209–210).

Teorie zmrzlé plasticity (Flegr 1998; 2005 s. 123–124; 2006) organicky vysvětluje všechny uvedené problémy v jednom konzistentním evolučním modelu, který umožňuje skloubit teoretickou nemožnost evoluce účelných znaků přírodním výběrem u pohlavně se množících druhů se skutečností, že u nich k evoluci účelných znaků nepochybně dochází. Sexuálně se rozmnožující druh projde během své evoluce dvěma obdobími: krátkým obdobím *evoluční plasticity*, kdy je schopen se měnit vlivem přírodního výběru a genetického driftu, a dlouhým obdobím *zmrzlé plasticity*, kdy se nic neděje a případné změny (vyvolané např. dočasnými změnami podmínek, umělým výběrem aj.) jsou vratné. Na počátku evoluce sexuálního dru-

hu je přírodní výběr ještě možný, protože variabilita genomu je zatím malá a každá nová (mutací vzniklá) alela se ocitá v kontextu stále stejných alel jiných genů, takže může probíhat její výběr. Variabilita genofondu se ale začne postupně zvyšovat, a tím poroste i pravděpodobnost, že se alela v další generaci ocitne v kontextu jiného genofondu. Nemůže se tedy v populaci nikdy fixovat (tj. zůstat jedinou alelou příslušného genu), ale ani se neztratí. O úspěšnosti alely tedy nerozhoduje, zda sama o sobě přináší svému nositeli větší zdatnost, ale zda je spojena s nějakou *evolučně stabilní strategií*, tj. strategií, která nemůže být nikdy z populace vytlačena, pokud jednou v populaci převládne. Každá nová alela se tedy jen připojí k některé z již fungujících stabilních strategií a mírně modifikuje poměr mezi strategiemi. Postupně se tak vytvoří velmi složitá síť vazeb vzájemně propojených a vzájemně se podmiňujících evolučně stabilních strategií (a za nimi stojící variabilitou alel) a populace dojde do stavu takzvané *genetické homeostáze*. Po takovém nahromadění polymorfismu alel ve velké populaci biologický druh evolučně „zamrzne“ a potom je prakticky nemožné vychýlit ho z rovnováhy sebevětším selekčním tlakem. Takový druh pak už jen čeká na své vymření (Flegr 2006, s. 190–191). Podle tohoto pohledu spočívá hlavní výhoda pohlavního rozmnožování v omezení evoluce druhů, takže nemohou oportunisticky reagovat na každou krátkodobou změnu podmínek a zachovávají si přizpůsobení obvyklým podmínkám příslušného prostředí (Flegr 2006, s. 195).

Pokud je ovšem populace zredukována na populaci malou (nebo se z ní odštěpí malá část) se sníženou genetickou variabilitou, dojde v ní ke *genetické revoluci*, stává se opět evolučně plasticou a mohou se v ní opět uplatnit darwinistické či dawkinsovské mechanismy přírodního výběru. (V této publikaci nechme stranou, že darwinistický a dawkinsovský mechanismus selekce v někte-

rých situacích poskytují odlišné předpovědi, takže nemohou platit oba současně, cf. Flegr 2006, s. 169–171.)

U nepohlavních druhů je se šířením nové výhodné mutace spojen zánik ostatních linií. U pohlavně se množících druhů se v důsledku rekombinace šíří výhodná mutace v populaci i do potomků konkurentů. Pohlavní rozmnožování je tedy tím, co drží druhy pohromadě. Pohlavní výběr a zejména autoelexe může být ale také mechanismem, díky kterému se naopak v rámci populace může oddělit skupina jedinců křížících se výhradně mezi sebou (provázáním určitého znaku samců a preferencí samic pro tento znak). To může být příčinou rychlého vzniku reprodukčně izolované skupiny, která je z genetického hlediska dostatečně malá (není tolik polymorfní) na to, aby se v ní uplatnil přirozený výběr, aby se mohly vyvíjet účelné vlastnosti a aby mohla dát základ novému biologickému druhu. Díky pohlavnímu rozmnožování se tedy mohou v populaci šířit výhodné mutace a díky pohlavnímu výběru se může druh znovu a znovu vymaňovat ze „zamrzlého“ stavu. Jinými slovy, pohlavní rozmnožování zvyšuje pravděpodobnost genetických revolucí, což umožňuje přizpůsobení se novým a změněným podmínkám i pohlavně se rozmnožujícím druhům.

Jak již bylo uvedeno v souvislosti s teorií Červené královny, za jednu z výhod sexuality se považuje skutečnost, že se fenotyp jako celek nedědí. Potomci jsou odlišní od rodičů, což jim v prostředí naplněném parazity poskytuje značnou výhodu. Jaroslav Flegr však přináší ještě jiné vysvětlení převahy sexuálních druhů. Pohlavní rozmnožování může ve skutečnosti *snižovat* zdatnost svých nositelů v různých typech selekce. Převaha pohlavního rozmnožování nad nepohlavním by však mohla být produktem druhové selekce, adaptací na co nejčastější speciaci (vznik nového druhu) (cf. Flegr 2006, s. 268).

Výběr partnera u člověka

Evoluční přístupy k lidskému chování

Antropologické přístupy studující morfologii, chování a myšlení člověka z evolučního hlediska jsou v současné době spojeny s *behaviorální ekologií člověka*, *evoluční psychologií* a *teorií podvojně dědičnosti*. U každého z těchto tří přístupů je však pohled na adaptace poněkud odlišný (tab. 3). Všechny mají blízko k etologii, kulturní ekologii, teorii her, archeologii, paleontologii, sociální psychologii, demografii a dalším přístupům, jejichž poznatky využívají.

Behaviorální ekologie člověka aplikuje principy evoluční teorie (především adaptacionismu) při studiu lidského chování a kulturní rozmanitosti. Vychází především z biologických disciplín, jako je etologie a behaviorální ekologie. V antropologii je určitou anomálií, protože využívá hypoteticko-deduktivní výzkumný přístup a vytváří testovatelné hypotézy na základě matematických a grafických modelů, zakotvených v základních principech evoluce přirozeným výběrem (Winterhalder, Smith 2000). Studuje charakter tělesných znaků, chování a životní historie dnešního člověka v nějakém aktuálním ekologickém (sociálním a ekonomickém) kontextu a sleduje, do jaké míry příslušný znak v daných podmínkách přispívá reprodukčnímu úspěchu svých nositelů. Přitom se větší pozornost věnuje samotné souvislosti mezi příslušným znakem, např. strategií chování, a limitem prostředí (selekčním faktorem) nežli detailním proximativním mechanismům, kterými jedinec příslušného cíle dosáhne. Někdy se tento přístup označuje jako „metoda počítání dětí“

(*counting babies approach*), nejčastějším způsobem hodnocení reprodukčního úspěchu je totiž právě počet přímých potomků. Jindy může být jako hrubého ukazatele použito např. počtu sexuálních partnerů, pohlavních styků, biologických potomků nebo jiného znaku. Sleduje se například vztah mezi sociálním postavením muže a počtem jeho sexuálních partnerek za určité období. Zdrojem dat mohou být přímá pozorování, rozhovory, dotazníková šetření, matriky, demografické údaje nebo anamnestické údaje z nemocnic.

Evoluční psychologie představuje teoretický přístup, který se snaží vysvětlit rozumové a psychické procesy jako evoluční adaptace. Uplatňuje v psychologii funkční myšlení a studuje psychické jevy jako biologické mechanismy. Jejím cílem je zjistit, jak evoluce formovala náš mozek a vnímání světa, a odkrývat selekční tlaky, které v naší evoluční minulosti formovaly psychologické podklady našeho chování. Kompletní studium funkcí našich behaviorálních adaptací tak zahrnuje modelování ancestrálních selekčních tlaků, kulturní komparace, experimentální studium mentálních procesů a chování i studium tělesných korelací evolučně psychologických adaptací (Crawford 2000). Evoluční psychologie *nesleduje* skutečný reprodukční úspěch a fitness; metodologicky vychází z kognitivní psychologie a prostřednictvím laboratorních studií a dotazníkových šetření zkoumá uplatnění našich psychologických adaptací v podmínkách dnešních kultur, zejména v podmínkách naší civilizace. Například se skupině dobrovolnic předložil

	Behaviorální ekologie člověka	Evoluční psychologie	Teorie podvojně dědičnosti
Explanační zaměření	strategie chování	psychologické mechanismy	kulturní evoluce
Klíčová omezení	ekologické, materiální	kognitivní, genetické	strukturální, informace
Časová škála adaptivní změny	krátkodobá	dlouhodobá (genetická)	střednědobá
Předpokládaná aktuální adaptivita	vysoká	nízká	střední
Vytváření hypotéz	optimálnost, evolučně stabilní strategie	neformální dedukce	modely na úrovni populace
Primární metody testování hypotéz	kvantitativní etnografická pozorování	ankety, laboratorní experimenty	matematické modelování a simulace
Preferovaná témata	subsystenční aktivity reprodukční strategie	výběr partnera, pohlavní rozdíly	spolupráce, maladaptace

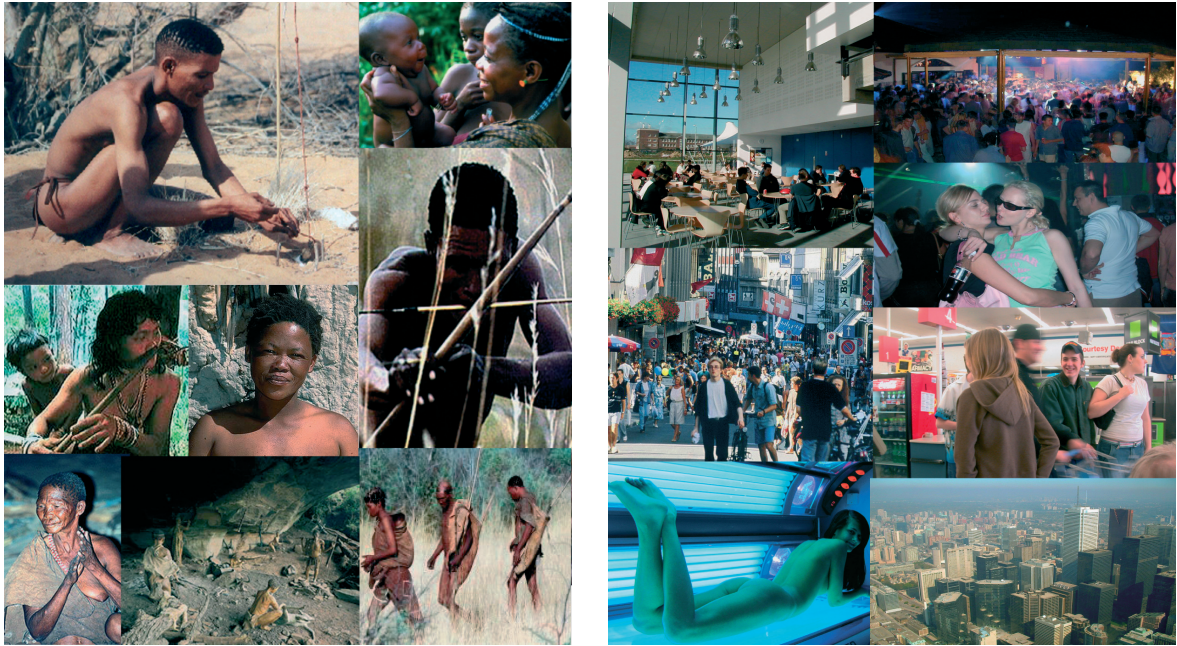
Tab. 3 Srovnání příbuzných evolučních přístupů k lidskému tělu, psychice a chování: behaviorální ekologie člověka, evoluční psychologie a teorie podvojně dědičnosti (upraveno podle Winterhalder, Smith 2000, s. 53).

fotografie obličejů mužů a zjišťuje se, jak preference pro jisté rysy mužského obličeje souvisí s fázemi reprodukčního cyklu ženy a s užíváním nebo neužíváním hormonální antikoncepce.

Základem evoluční psychologie je *hypotéza velké modularity (Massive Modularity Hypothesis)*, podle které náš mozek obsahuje řadu specializovaných modulů, tzv. *psychologické adaptace* nebo *evoluční psychologické mechanismy*, které vznikly přirozeným výběrem a které se vyvinuly jako odpověď na specifické adaptivní problémy v prostředí, v němž probíhala evoluce člověka. Příkladem všeobecně přijímaného modulu může být modul barevného stereoskopického vidění nebo modul pro paměť, kontroverznější už je třeba modul pro rozpoznání lháře, modul pro reprodukční strategie nebo modul pro pohlavně specifický výběr partnera. Protože se většina našich psychologických adaptací vyvinula během pleistocénu (období asi 1,8 milionů let až cca 11 550 let před dneškem), jsou naše evoluční adaptace uzpůsobeny právě na takové prostředí (obr. 9). V prostředí, kde se vyvinuly kachny, byla prvním hýbajícím se tvorem, kterého po vyklubání z vajec uvidě-

la malá kačenka, vždy její matka. Proto se u kachen vyvinul psychologický mechanismus „slepeho“ následování prvního hýbajícího se objektu, který v životě uvidí. Tento mechanismus v původním prostředí plně dostačoval, objekt nebylo potřeba blíže specifikovat. V jiném prostředí si proto dnes mohou kačenky vytvořit stejnou vazbu na domácího psa, člověka nebo neživou pohyblivou hračku (pokud ji uvidí jako první ve svém životě), jak ve svých klasických experimentech ukázal Konrad Lorenz (1957). Přesná znalost vlastností svého druhu tedy není u kachny vrozená, kačenky se ale líhnou s predispozicí či předpřipravenou tendencí získat tuto znalost v kritickém období života (cf. De Waal 2006, s. 47).

Pokud se člověk se svými adaptacemi ocitne v odlišném prostředí (v jiné kultuře, v civilizaci, ve vesmíru ...), reaguje stejně neadekvátními zkraty jako malé kačenky. V dětství se velmi lehce naučíme bát hadů a pavouků, i když mnoho dětí tyto živočichy spatří živé až později v zoologické zahradě, zatímco s objekty mnohem nebezpečnějšími (jedoucí automobily, střelné zbraně) si ve formě modelů děti běžně hrají. Vytvořit u dě-



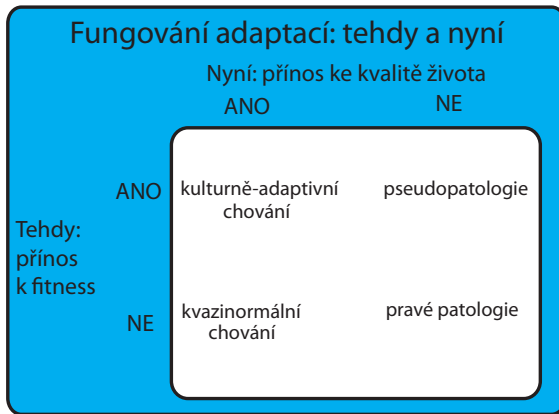
9 Člověk a dvě odlišná prostředí. Téměř po celou dobu existence našeho druhu jsme žili v podmínkách lovecko-sběračských skupin, v prostředí podobném znázorněnému na koláži vlevo. To je pravděpodobně prostředí, na které jsme evolučně přizpůsobeni nejlépe. Život v civilizaci představuje z hlediska evoluce jen nepatrný úsek historie našeho druhu (koláž vpravo).

tí k těmto předmětům respekt a odstup dá později mnoho práce. Protože se ancestrální a současné prostředí (ať už je jakékoliv) liší, musíme se naučit naše evoluční adaptace v našem současném chování odhalovat. Teprve pak můžeme zodpovědně dělit lidské chování (včetně jeho morfologicko-fyziologického podkladu) na kulturně-adaptivní chování, pseudopatologie, kvazinormální chování a skutečné patologie (obr. 10).

U člověka, který je přece jen složitější tvor než kachna, mohou (podle některých evolučních psychologů) evoluční psychologické mechanismy fungovat dvěma různými způsoby. První z nich je *funkční mód*, ve kterém tyto adaptace plní funkci, pro niž se vyvinuly, např. zrakový systém užitečně analyzuje pozorované scény nebo jazykový systém generuje řeč při komunikaci s jiným člověkem. Druhým způsobem je *organizační mód*, který slouží ke konstruování a dotváření příslušné adaptace a dodává jí v aktuálních podmínkách podobu a váhu (například dětské blábolení pro efektivnější rozvinutí jazykového systému). Organizační mód každé adaptace má pravděpodobně svou estetickou složku. Tyto motivační systémy jsou vitální součástí vývojových (ontogenetických) adaptací, které pomáhají při vytváření

adaptivního mozkového systému a „osazují“ ho informacemi, postupy a reprezentacemi, které potřebuje, aby se choval adaptivně, když je o to požádán (Tooby, Cosmides 2001). U velkých živočichů s dlouhou ontogenezí a K-strategií je právě organizační mód evolučních psychologických mechanismů velmi významný.

Teorie podvojně dědičnosti (Dual inheritance theory) nahlíží na kulturu a geny jako na oddělené (ale provázané) systémy dědičnosti, variability, a tudíž evoluční změny (Boyd, Richerson 1985; Durham 1992). Zastánci této teorie tvrdí, že šíření kulturní informace je ovlivněno mnoha faktory, včetně přirozeného výběru (odlišná fitness v závislosti na kulturně předávané informaci), rozhodování (založeného na geneticky nebo kulturně vytvořených preferencích a omezeních) a přenašečova společenského vlivu a významu. Různí autoři se liší v důrazu na jednotlivé faktory. Na rozdíl od klasických forem kulturního evolucionismu a evoluční archeologie souhlasí zastánci této teorie s tím, že evoluce kultury nějakým způsobem vyvěrá z dědičných evolučních psychologických mechanismů a je jimi omezoována. Protože se ale biologická dědičnost a kulturní dědičnost (nerodičovský přenos informace, mnohonásobný pře-



10 Klasifikace lidského chování z hlediska evoluční psychologie v závislosti na adaptivnosti chování v původním prostředí a přínosu tohoto chování ke kvalitě lidského života dnes. Otázkou zůstává, co je „kvalita života“ a kdo o tom rozhoduje (upraveno podle Crawford 2000).

nos informace v průběhu života) liší v zásadních aspektech, je možná biologicky neadaptivní kulturní evoluce. Stejně tak je ale možné vzájemně synergické působení obou přenosů informace – kultura často vylepší adaptivní znaky daleko nad míru, jaké lze dosáhnout darwinistickým mechanismem evoluce.

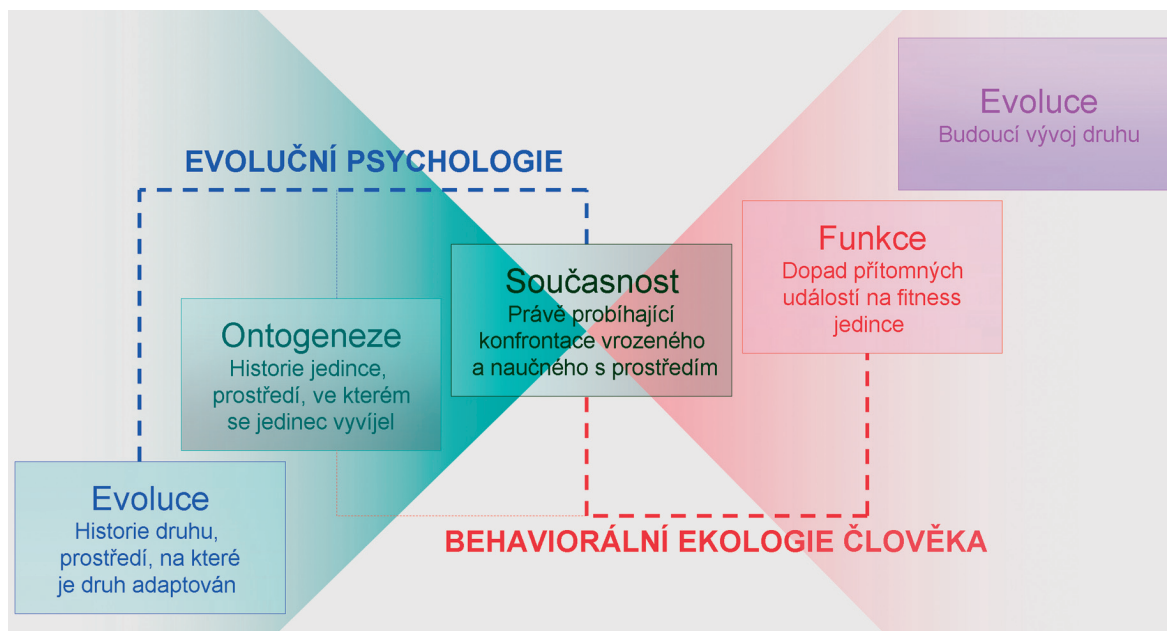
Rozpoznávání a výzkum adaptací je těžištěm všech tří přístupů. Mají ovšem odlišnou historii a metodologické zázemí, přistupují k problému rozdílným způsobem a vybírají si z adaptacionismu jiné aspekty (obr. 11). Z toho pak vyplývají vzájemné spory nad dílčími tématy a směřováním výzkumu, ale i odlišný pohled na možnosti praktického využití výsledků. Všechny tři přístupy jsou proto někdy vnímány jako soupeřící varianty. Například někteří evoluční psychologové se domnívají, že naše specifické adaptivní psychologické moduly nemusí být v moderní společnosti adaptivní, a kritizují behaviorální ekology za to, že vůbec studují adaptivní vzorce, míru adaptivnosti znaků a odhadují fitness u současných moderních (tj. u jiných než čistě lovecko-sběračských) populací (cf. Symons 1987; Winterhalder, Smith 2000). Z hlediska *teorie zmrzlé plasticity* argumentuje evoluční psychologie správně, protože možnost vzniku adaptace přírodním výběrem u pohlavně se rozmnožujících druhů s velkou populací a polymorfním genomem je velmi omezená. Na druhou stranu je pak zbytečné, aby evoluční psychologie neustále zdůrazňovala rozdíl mezi délkou

existence našeho druhu v podmínkách pleistocénu a v podmínkách civilizace. Naše adaptace totiž musely vzniknout velmi dávno (záhy po vzniku našeho druhu) a v jiných podmínkách (lhostejno zda v pleistocénu či holocénu, ve vysokých horách, za polárním kruhem nebo v civilizaci) už mohly být jen více či méně maladaptivní. Tím by diskuse mohla skončit, kdyby ovšem do hry nevstoupil pohlavní výběr se svou efektivitou, s rozdíly v rozptylu reprodukční úspěšnosti samců a samic, s možností efektivního zeslabování nebo zesilování adaptivních znaků a se svými tendencemi k autotoxii a výběru vzájemně podobných partnerů. V důsledku těchto procesů se v rozsáhlé a geneticky polymorfní populaci bezpochyby vytvářejí homogennější „jádra“. A je také otázkou, jak se zmíněné procesy uplatňovaly v průběhu několika vln kolonizace světa, spojených jak s migracemi malých lidských skupin/subpopulací (z Afriky), tak i s interakcemi nově příchozích s místními obyvateli z předchozích kolonizačních vln.

Pohlavní výběr u primátů

Předobraz složitého pohlavního výběru u člověka lze do jisté míry hledat u dnešních primátů. Rodičovská investice samců primátů je u různých druhů různá, od intenzivní péče po všeobecnou lhostejnost samců vůči mláďatům (Whitten 1987). U některých monogamních druhů opic Nového světa, například u tamarína sedlového (*Saguinus fuscicollis*) (Goldizen 1987), najdeme intenzivní samčí péči o mláďata, včetně nošení, krmení, groomingu a ochrany. U většiny ostatních druhů primátů sice samci o mláďata intenzivně nepečují, ale připojují se k mláďatům a pohybují se v jejich blízkosti v době sběru potravy a odpočinku. Samci mláďata ochraňují a někdy jim poskytují potravu. Pokud se vyvinul dlouhodobější přátelský vztah mezi samcem a matkou mláďat, samci se také mohou o mláďata přímo starat a hrát si s nimi, ale míra takové péče mezi druhy i v rámci jednotlivých druhů velmi kolísá.

Kritéria samičího výběru u primátů jsou pestrá a zdaleka ne tak jednoznačná jako u ptáků nebo některých jiných savců. Vzhledem k tomu, že se u primátů staly sociální interakce důležitou součástí přežití, patří sociální vlastnosti k důležitým výběrovým kritériím. Typ sociálního systé-



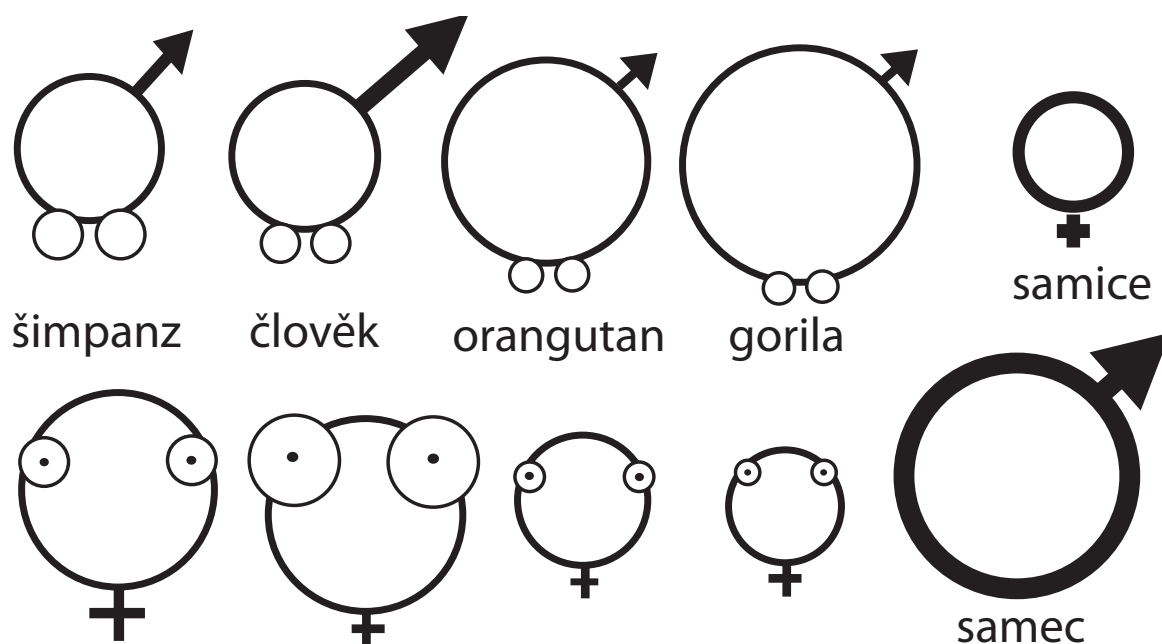
11 Explanační oblasti evoluční psychologie a behaviorální ekologie člověka.

mu a samičí výběr lze do určité míry interpretovat s ohledem na parametry prostředí a ekologické vztahy příslušného druhu.

Pokud musí samice sbírat potravu samy, situace je nakloněna *monogamii*, u primátů však velmi vzácné (někteří lemuři, některé opice a gibboni). Pokud si samice mohou dovolit vytvářet malé skupiny na ochranu proti predátorům a infantidě cizích samců, jediný schopný samec může zahnat ostatní samce ze samičí skupiny a zajistit si otcovství potomstva všech samic. V tom případě lze očekávat „harémový“ systém jednoho samce (pavián pláštík, guerézy, někteří languri a gorily). Toto sociální uspořádání většinou podporuje selekci samců na základě síly, tělesné velikosti a agresivity, ze které pak vyplývá velký sexuální dimorfismus ve velikosti těla a chování. Když samice mohou exploatovat krajinu ve velkých skupinách (více než 10 samic), samci musí vytvářet koalice, aby vyloučili jiné samce ze samičí skupiny. To většinou ústí ve složitý sociální systém mnohosamcosamicové polygynie (řada druhů primátů, včetně šimpanzů). Samice se mohou chovat promiskuitně, čímž rozmazávají paternitu, takže mohou mít prospěch z více samců současně. Za této situace samci soupeří na několika „frontách“. Samičí preference dominantních samců, sledující ochranu samice a mláďat před ostatními samci, vede k agresivitě samců, soutěži samců o sociální

postavení a vytváření koalic samců. Důsledkem je vznik systémů *hierarchické dominance* mezi samci, přičemž vysoce postavení samci mohou zabránit níže postaveným samcům v přístupu k samicím (Silk 1987). Samci primátů o samice soupeří nejčastěji, když jsou ve skupině přítomny plodné samice (v estru). Samičí promiskuita vede ke kompetici spermií v pohlavním ústrojí samice. Objem varlat, hustota semenotvorných kanálek a velikost semenných váčků je proto větší u druhů s mnohosamcosamicovými skupinami, kde se samice páří s více než jedním samcem (*Brachyteles*, *Pan*) (obr. 12).

U těch druhů primátů, kde se vyvinuly dlouhodobé sexuální vztahy, samice obecně preferují dominantní samce. Ve srovnání s jinými samci poskytují totiž dominantní samci lepší ochranu samice a mláďat před ostatními členy druhu a často také přístup k lepší a kvalitnější potravě (Smuts 1985). Vzhledem k obecně nízké specializaci primátů a složitému sociálnímu systému u většiny druhů je pohlavní výběr (zvláště v mnohosamcosamicových skupinách) komplexním a plastickým jevem. Samci mění svoje strategie s věkem, jak jim přibývá a posléze naopak zase ubývá fyzických sil a sociálního „kapitálu“. Níže postavení samci mají řadu alternativních strategií, protože samice často preferují nové samce, se kterými se dosud nepářily, dlouhodobé „přátele“ a také starší



12 Velikost varlat a penisu u samců a prsů u samic ve vztahu k velikosti těla u lidoopů a člověka. Sexuální dimorfismus ve velikosti těla je u každého druhu patrný ze srovnání s jedincem opačného pohlaví vpravo.

samce, kteří po čase na výsluní přestali mít v sociální hierarchii dominantní postavení. Proximativním mechanismem takových samičích preferencí může být sexuální uspokojení, zvyk či naopak touha po změně. Samicí preference pro hodné a mírné (mláďata neohrožující) samce vedly také k rozvoji *groomingu* samic samci (cf. de Waal 1989), v němž samec probíráním srsti samice dává najevo svoji emoční stabilitu a ochotu do samice a potomků investovat. Už zde můžeme vidět základ ambivalentního ženského postoje k mužským vlastnostem: ženám imponují silní a dominantní muži, po kterých současně vyžadují mírnost a emocionální vztah.

Samicím primátů jde tedy při výběru samce především o ochranu a hlídání potomků před ostatními samci (a také před predátory) a preferenci určitých samců, od kterých přijímají potravu (Miller 1998). Samice některých primátů dokázaly využít obecné samčí náruživosti a převisu samčí poptávky po sexu nad samicí nabídkou (reálnými možnostmi reprodukce). Rozšířily svoji sexuální přístupnost (receptivitu) i mimo svoje plodné období, takže umožňují samcům „užít si“, aniž by sex s nimi znamenal plození potomků. Vlastně tak (zne)užily samčího proximativního mechanismu ke svým ultimativním cílům. Mohou čerpat potravu a bezpečí z aliancí vyplý-

vajících z poskytování sexuálních „služeb“ samcům a současně mít stále kontrolu nad paternitou svých potomků. Samci si v závislosti na podmínkách přírodního a sociálního prostředí zajišťují svoji paternitu fyzickou a sociální (politickou) převahou nad ostatními samci, chováním zvyšujícím jejich šance v kompetici spermií a galantním chováním (např. *grooming* samice samcem), zvyšujícím jejich atraktivitu z hlediska samic.

Podmínky pohlavního výběru u člověka

Obecné rysy rodičovské investice a pohlavního výběru u primátů nacházíme také u člověka (Geary 1998, s. 105–106). Z transkulturních studií vyplývá, že se rodičovské investice muže a ženy v různých kulturách, v různých sociálních systémech i ekologických podmínkách liší, ale přímá každodenní péče matky o děti je vždy v průměru častější a intenzivnější než péče otcovská (cf. Geary 1998, 98–104). Platí to především v prvních několika letech věku dítěte, poměr přímé péče matky a otce se však příliš nemění, ani když děti odrostou batolecímu věku a celková investice obou rodičů se sníží. Na druhou stranu muž investuje do matky a jejího potomstva velké množství času i prostředků, a dokonce je ochoten se za tímto účelem

na dlouhou dobu (formálně až „na celý život“) spojit s jednou jedinou ženou. U člověka najdeme silnou reciproční *párovou vazbu* mezi mužem a ženou, jejíž proximativní psychické a sociální mechanismy se projevují jako *láska*, resp. dlouhodobý *emocionální vztah*. Současně u člověka najdeme dlouhodobou *vazbu otce a dítěte*.

Charakter vazby mezi samcem a mláďaty u člověka je někdy srovnáván se situací u *paviána anubi* (*Papio anubis*). U tohoto druhu si obvykle samice dávají na samce pozor; samci jsou větší a využívají své převahy ve velikosti těla a špičáků k zastrašení menších členů skupiny. Samice ale s *určitým* samcem vytváří přednostní *přátelský vztah*. Samec je se svou přítelkyní méně napjatý a zdá se, že je právě této samici oddanější a citlivější k jejímu chování (Smuts 1985, s. 61). Tento přítel pak dlouhý čas tráví se svou přítelkyní a chrání její mláďata. Sexuální vztah mezi nimi není vylučný, ale přesto přítel se svou přítelkyní kopuluje dvakrát častěji, než by vyplývalo z celkové četnosti sexuálních styků ve skupině a předpokladu náhodné kopulace samců a samic (Smuts 1985). Omezením svých sexuálních styků a přednostním vztahem s jedním samcem získá samice efektivního ochránce mláďat. Samec sice investuje čas a energii a riskuje také fyzické střety s ostatními samci, na oplátku má ale větší šanci, že bude otcem mláďat své přítelkyně, a že tedy bude ochraňovat právě svoje biologické potomky. Tato situace je člověku bližší než situace u známých monogamních druhů primátů s intenzivní přímou otcovskou péčí. Těm se otcové lidští podobají zejména v míře poskytování potravy (resp. dalších materiálních investic). Muži však svoje zdroje poskytují nejčastěji matce, a nikoliv přímo dětem, takže mužova rodičovská investice se neoddělitelně prolíná s jeho zájmy sexuálními. Sdílení potravy je u šimpanzů a bonobů, nám fylogeneticky nejbližších lidoopů, velmi rozvinuté a sociálně selektivní. Člověk se však od nich v poměru a charakteru rodičovských investic liší.

Systematické a dlouhodobé sdílení zdrojů muže se ženou v párové vazbě rozhodně není možné odvodit od žádného z příbuzných lidoopů. Immerman a Mackey vidí vhodnou analogii u psovitých šelem. U kojotů, lišek a psů se dospělí samci vracejí z lovu nebo hledání mršin a sdílejí potravu se svojí samicí, potažmo s jejími mláďaty.

Samci psovitých šelem si také systematicky *hrají* se svými mláďaty, což u jiných šelem nenajdeme. Kromě dalších podobností jsou právě psovitě šelmy člověku velmi blízké i mírou sexuálního dimorfismu ve velikosti těla, což rovněž nelze říci o dnešních lidoopech. Proto lze uvažovat o možnosti konvergentní evoluce psovitých šelem a člověka pod vlivem obdobných ekologických podmínek (Immerman, Mackey 2003). Vezmeme-li v úvahu fyzickou blízkost člověka a psovitých šelem v savanách, je otázkou, zda za podobností obou vzorců rodičovské investice není něco více než jen nezávislá ekologicky podmíněná konvergence.

Při vzniku této situace mohlo v evoluci člověka hrát roli několik podstatných okolností, mezi které můžeme zařadit vzpřímení postavy, dostupnost potravy v průběhu těhotenství, obtížný porod a dlouhé období péče o děti.

V průběhu evoluce došlo u hominidů a člověka ke vzpřímení postavy (*vertikalizace*) a přechodu k chůzi po dvou končetinách (*habituální bipedie*). Zásadní změnou související s úplnou vertikalizací bylo ukrytí vnějšího pohlavního ústrojí ženy mezi nohy. Ústí pochvy se u ženy nachází snad na nejneprístupnějším místě na těle. Je možné, že právě tato změna pak druhotně poskytla ženám efektivní nástroj pro psychosexuální manipulaci muži. Vnější pohlavní orgány ženy nejsou zevně patrné, a pokud žena prostě stojí či kráčí, sedí nebo třeba i natažená leží, je velmi obtížné s ní kopulovat bez jejího svolení. Samotný pohlavní styk vyžaduje značnou dávku oboustranné souhry mezi partnery. Žena mohla naplno rozvinout rys vyskytující se u samic některých druhů primátů, jímž je využívání sexu k sociálním účelům. Podle některých interpretací právě ženské *okolky* (děláni se vzácnou a nedostupnou), anatomicky podpořené neprístupností pohlavního ústrojí, nezbytnost vědomého souhlasu ženy s pohlavním stykem a potřeba muže ženu ke kopulaci svést, byly důležitými faktory rozvoje lidské emocionality a inteligence (Tosevski, Tosevski 2006).

Celkově se lidská sexualita stala věcí soukromější a intimnější, než je u ostatních lidoopů. Celý proces výběru partnera, navazování a rozvíjení partnerského vztahu u člověka vyžaduje vysoce rozvinutá kognitivní, emoční a paměťová mozková centra.

Za důležitý prvek lidské sexuality je považován fakt, že se navenek neprojevuje také okamžik ženské ovulace. Žena je ochotná k pohlavnímu styku po celý reprodukční cyklus, tedy i mimo plodné období, dokonce i v období těhotenství a kojení (přehled teorií vysvětlujících permanentní receptivitu žen, tj. schopnost a ochotu k sexu v průběhu celého reprodukčního období, viz Pawlovski 1999). Nechá tedy muže souložit i v období, kdy není oplození možné. Namísto přímé signalizace plodného období prostřednictvím zduření vnějších genitálií se u žen vytvořila pro savce velmi neobvyklá *signalizace permanentního estru* pomocí rozložení podkožního tuku v oblastech okolo prsních bradavek (žadra) a boků, hýždí a stehen. Rozmazání jasných projevů plodného období zvěšuje nejistotu muže o reprodukčním stavu ženy, což ženám umožnilo manipulovat třeba i s více muži ve prospěch svých potomků. Žádný z mužů si nemůže být svojí paternitou jistý a současně ji nemůže vyloučit, což redukuje riziko infanticidy.

Vzpřímení postavy ovšem vyvolalo ještě další změny. Došlo k přestavbě kostěné pánve a porodního kanálu – prostoru, kterým se v průběhu porodu dostává dítě na svět. Pánevní kosti se relativně zkrátily a porodní kanál se tak zmenšil (Novotný 1986). U prvních hominidů to zřejmě neznamenalo žádný problém. Když se ale začala v evoluční linii směrem k současnému člověku zvětšovat mozkovna, hlavička lidského plodu se v jisté době příliš zvětšila, než aby mohla porodním kanálem projít bez obtíží. Následovaly změny funkční anatomie ženské pánve i hlavičky novorozence, které byly reakcí na tento *cefalopelvický nepoměr*. Kromě toho došlo ke změnám v časování lidské ontogeneze. Na rozdíl od většiny primátů se lidské mládě rodí nezralé (*sekundárně altriciální*) a vyžaduje téměř nepřetržitou intenzivní péči po několik let. Porod je u člověka nebezpečnou záležitostí pro matku i dítě (v naší vlastní kultuře se odbývá v nemocnici). Skrytí plodného období dokonce i pro ženu samu mohlo podle některých interpretací vzniknout kvůli překonání strachu ženy z těžkého porodu (Burley 1979). Narození dítěte je dodnes zdrojem snad nejsilnějších emocí v lidském životě. Představme si situaci těhotné ženy, ženy při porodu, šestinedělky a matky s kojencem bez vymožeností moderní medicíny a antiseptiky. Pokud muž pomohl matce svého budoucího dítěte

v době okolo porodu a v nejkritičtějších obdobích několika měsíců po porodu zajistit vhodné podmínky, mohl zásadně ovlivnit přežití dítěte, a tedy i fitness obou rodičů. I když se u žen mírně zvedá energetická potřeba v souvislosti s některými procesy menstruačního cyklu, největší potřeba energie navíc se týká těhotenství a laktace. Dostatečná výživa a (zdravotní) péče o matku v době těhotenství je nezbytná pro správný vývoj nového jedince, o čemž svědčí dnešní lékařské studie. Špatná výživa matek v časném těhotenství mění u vyvíjejícího se zárodku a plodu endokrinní, metabolické a kardiovaskulární funkce tak, aby i v těchto podmínkách přežil (Barker 2000). Tyto změny, jako jsou redistribuce krevního toku a změny v produkci fetálních a placentárních hormonů řídicích růst a metabolismus, vedou k trvalým změnám ve funkcích a struktuře těla. Hladovění matek v době těhotenství je faktorem zvýšené novorozenecké úmrtnosti (Brown, Susser 1997) a také je spojeno se zvýšeným výskytem srdečních onemocnění, vysokého krevního tlaku, obezity a na inzulínu nezávislé cukrovky u potomků vzešlých z těchto podmínek (Roseboom *et al.* 2000). Bylo by nesprávné se domnívat, že hominidé, resp. lidé v pleistocénu, permanentně hladověli. Přístup k dostatečnému množství kvalitní potravy však nemusel být vždy rovnoměrný a mohla se střídát vyloženě bohatá období s obdobími, kdy bylo k dispozici jen omezené množství energeticky chudé a nekvalitní potravy. Tato rozkolísanost mohla nejvíce postihovat právě těhotné ženy. Ženy si proto v přípravě na těhotenství začaly vytvářet dostatečné množství specificky rozložených podkožních tukových zásob a vyvinuly mechanismus útlumu reprodukčního cyklu při jejich nedostatku. Je otázkou, zda mohlo nastávající matce v těhotenství pomáhat její pokrevní příbuzenstvo. Původní situací u hominidů (na rozdíl od opic Starého světa) je pravděpodobně *samčí filopatrie* a *samičí exogamie*. To znamená, že se při vytváření párů mezi skupinami vyměňovaly samice. V době těhotenství a po porodu byla samice závislá na samcově příbuzenstvu, protože svoji skupinu opustila. Potravinový příspěvek ze strany nastávajícího otce a jeho příbuzenstva mohl být v nejhorších obdobích rozhodující, zvláště v případě masité potravy.

Jiné možné uplatnění otcovské investice může souviset s uplatněním sociálního vlivu na akti-

vity skupiny, ve které pár žije. Nemuselo zdaleka jít pouze o vytvoření fyzického prostředí (přístřeší, ochrana před predátory), ještě významnější mohl být sociální klid nebo dočasné usazení jinak pohyblivé skupiny, kterého muž dosáhl pomocí svého sociálního postavení. Svou roli mohla hrát i pomoc otce s výchovou dětí, ať už šlo o učení kulturním znalostem a dovednostem nebo mírnění sourozenecké revnivosti mezi potomky. Přítomnost otce a jeho ekonomický a sociální vliv má dodnes v mnoha tradičních i moderních kulturách zcela zásadní vliv na přežití dětí (*viz* následující podkapitola).

V důsledku dlouhého těhotenství, nebezpečného porodu a dlouhé péče o dítě vzrostla v průběhu evoluce člověka rodičovská investice ženy. Z biologického hlediska je její *nezbytný* vklad do společného potomka mnohem vyšší než *nezbytný* vklad muže. Podobně jako většina ostatních samic v přírodě, jsou ženy oproti mužům v sexualitě zdrženlivější (upejpvější, dělají větší okolky) a také mnohem vybíravější ke svým sexuálním i dlouhodobým partnerům než muži ke svým partnerkám (Buss 1994). Skrytí ženského pohlaví, obtížný porod a celkově velká rodičovská investice ženy stála pravděpodobně na počátku intenzifikaci mužského rodičovského chování a vzniku lidské formy monogamie. Někdy v průběhu evoluce člověka došlo k tomu, že ženy začaly vyměňovat (relativní) sexuální exkluzivitu za (relativní) exkluzivitu ochrany a zaopatřování potravou od jednoho muže. Tato strategie se stala základem rodící se párové vazby, která se ukázala velmi úspěšná v následující lidské bio-kulturní evoluci. Díky párové vazbě a monogamii může mít (při přibližně vyrovnaném poměru obou pohlaví) téměř každý muž alespoň jednu ženu, která je trvale svolná k sexu, a každá žena alespoň jednoho investujícího muže. Tato inovace současně mírní nejhorší důsledky kompetice mezi muži a umožňuje rozvoj kooperace ve skupině, což je podmínkou vzniku složitějších sociálních celků. Vyrovnaný poměr pohlaví může mít i jiné výhody (*cf.* Flegr 2005, s. 269–273), pokud však dojde ke změně tohoto poměru, dochází i k posunu od monogamie.

Člověk je s největší pravděpodobností adaptován na podmínky života v malých skupinách s lovecko-sběračskou ekonomikou. Na takové podmínky je nastavena i naše reprodukční biologie

a sexualita. V populacích s „přirozenou fertilitou“, jako jsou dodnes například Dogoni v Mali, ženy brzy po dosažení pohlavní zralosti otěhotní (i když i zde najdeme jistou fázi adolescentní subfertility), každá má asi 8 živě narozených dětí, které vždy nejméně 3 až 4 roky kojí (Strassman 1997). V každé chvíli je tedy poměr mezi plození schopnými muži a oplození schopnými ženami asi 5:1 až 10:1 (Einion 1998). Jen asi 2% žen je oplození schopných a ještě neměly žádné děti. V takové situaci plně „žen s bříškem“ a kojících matek a vždy jen s několika oplození schopnými ženami se pravděpodobně vyvinula lidská sexualita, strategie intrasexuální kompetice i preference výběru sexuálního partnera, které jsou součástí našich evolučních adaptací.

Stejně jako ostatní samci savců, také muži soutěží o přístup k ženám a možnost mnohočetných sexuálních příležitostí a kladou větší důraz na extenzi, tj. počet sexuálních styků. Stejně jako u jiných druhů, je mužská náruživost na místě. Podobně jako samci a samice u Batemanových (1948) octomilek, také muži a ženy se liší v *rozptylu* počtu potomků. Někteří muži nemají děti žádné, zatímco jiní mohou mít více dětí než kterákoliv žena. Podle Guinnessovy knihy rekordů měl největší počet potomků marocký sultán Marakkos Mulay Ismail (1672–1727), údajně 888 dětí. Rozsáhlý harém je ovšem velkou výjimkou, a navíc je tato hodnota značně nadsazená – podle střízlivějších a podložených odhadů to mohlo být mezi 78 a 368 potomky (Einion 1998), pokud ovšem všechny jeho ženy byly v době styku oplození schopné, nedocházelo k potratům a žádná žena nebyla sultánovi nevěrná ... Největší počet dětí udávaný pro ženu je 69 potomků, které porodila jedna ruská venkovanka při 27 většinou vícečetných porodech. Průměrné hodnoty počtu potomků jsou ovšem u většiny mužů i žen podstatně menší, než by vyplývalo z uvedených dvou extrémů, a také rozdíl mezi *rozptyly* v počtu potomků mužů a žen bude mnohem menší, než by vyplývalo z rozdílu čísel 888 a 69. *Smysl* rozdílu v průměrných hodnotách *rozptylu* potomků žen a mužů ale zůstane i u člověka stejný jako u většiny ostatních savců (Einion 1998).

Muže, stejně jako ostatní samce v přírodě, zajímá rozmanitost sexuálních partnerek čistě pro rozmanitost samu a také náhodné styky bez emo-

cionálního vkladu. Rozdíl mezi muži a ženami se ještě zvýší, pokud jako kritérium nevezmeme skutečné chování (omezované opačným pohlavím a kulturními normami), nýbrž sexuální touhy a fantazie (Ellis, Symons 1990). Muž by uvítal sex v průměru asi dvakrát častěji než žena. I ve spánku sní muži o sexu častěji, přičemž nezřídka jde o cizí ženu, neznámou ženu nebo více žen. Množství a novost, hlavní znaky mužských sexuálních fantazií, jsou odrazem mužské tendence k plnějšímu využití reprodukčního potenciálu. Muži jsou také mnohem méně vybíraví (mají mnohem nižší standardy) ke svým krátkodobým sexuálním partnerkám. Kopulace, zejména kopulace mimo dlouhodobý sexuální vztah, je všude na světě chápána primárně jako ženská služba. Kdekoliv se objevuje prostituce, jsou klienty převážně muži. Ve stejném smyslu lze interpretovat i pornografii (cf. Hald 2006). Muže na celém světě velmi sexuálně vzrušuje *pohled na odhalené ženské genitálie* a pohlavní styk, mnohem více než ženy vzrušuje pohled na pohlavní styk a odhalené genitálie mužské. V západní společnosti je trh s pornografií pro muže obrovský, zatímco pro ženy prakticky neexistuje. Odhalení (jinak běžně skrytého) ženského pohlaví působí na muže jako přímý sexuální signál, a dokonce vůbec nemusí jít o živou ženu, stačí pouhý obraz, taková je síla skrytého ženského pohlaví.

Rozsáhlá studie, zahrnující 52 národů šesti kontinentů a 13 ostrovů, prokázala, že pohlavní rozdíly v touze po sexuální rozmanitosti a střídání partnerů jsou transkulturně univerzálním vzorcem a projevují se bez ohledu na použité ukazatele tohoto rozdílu (Schmitt 2003, 2005). Na straně mužského pohlaví je v sexualitě velký a trvalý „převis poptávky nad ženskou nabídkou“. Ženy ovšem sledují svoje vlastní sexuální/reprodukční zájmy a nutí muže k výrazným investicím času a prostředků do potomstva, na úkor možných investic do dalších styků s jinými ženami. Ve svých nárocích jsou muži nuceni přizpůsobit se ženám, omezit svoji reprodukci i sexualitu a jsou k tomu odmalička vedeni. Protože muži a ženy mohou svoji fitness vylepšit odlišným způsobem, nejsou reprodukční zájmy muže a ženy totožné a konflikt jejich zájmů je přirozenou a neodstranitelnou součástí výběru partnera i následného života v páru.

Muži a ženy se také liší v míře, s jakou si činí *majetnické nároky* a s jakou se snaží ovládat sexualitu svého stálého partnera. Daly a Wilson (1988) tvrdí, že mužské sexuální majetnictví je *evoluční psychologický mechanismus*. Pokud se totiž muž nechá omezit a investuje značnou část své reprodukční kapacity do jediné ženy, chce mít jistotu, že budou její děti jeho biologickými potomky. Snaha zajistit si kontrolu nad sexualitou partnerky je hlavním pramenem mužské sexuální žárlivosti a také násilí páchaného jak muži na ženách, tak i násilí mezi muži. Mužské sexuální majetnictví je také hlavním zdrojem manželství. „*Manželství je instituce, která poskytuje mužům (společensky potvrzená) práva na ženy ... Ostatní muži mohou k nějaké ženě získat přístup tajně nebo se souhlasem, ale jedině manžel má institucionalizované, společensky podložené právo ovládat její sexualitu*“ (Bell 1997, s. 238). Muži při své celoživotní investici do několika potomků požadují od ženy jistotu, že jsou děti jeho. To se odráží například v přísnějších nárocích kladených na ženy ohledně sexuální „čistoty“ a věrnosti. Zdrojem mužské žárlivosti je mnohem více sexuální styk ženy s jiným mužem než nějaký emocionální vztah, zatímco u ženské žárlivosti je tomu naopak. Se vznikem tohoto nastavení mohla být velikost a síla stálého partnera důležitá a je podvědomě důležitá i pro dnešní ženy. Důvodem byla patrně ochrana ženy před těmi muži, kteří by ji jen oplodnili, ale neinvestovali by do potomstva. Pokud je totiž pro ženu otcovská pomoc výhodou, či dokonce nezbytností, je taková ochrana před násilníky vítaná. Zdá se, že právě proto je postoj žen k znásilnění extrémně negativní, ženy někdy hodnotí znásilnění hůře než smrt. Násilník narušil její „samičí“ právo rozhodovat o paternitě potomstva, které mají samice minimálně od vzniku vnitřního oplození. Rozporná reakce muže na znásilnění jeho partnerky je fylogeneticky mladší motiv – násilník ukradl, resp. žena neuchránila to, do čeho muž investoval celý svůj reprodukční potenciál. Toto psychické evoluční dědictví nám zůstává i přesto, že znásilněná žena díky lékům neotěhotní. Lidské kultury tíhnou k prevenci i řešení důsledků podobných situací: normy partnerského soužití obsahují pojistky pro udržení vztahu i při nepříznivých okolnostech („...v dobrém i zlém, dokud nás smrt nerozdělí...“) a tresty za znásilnění se blíží trestům za vraždu.

Preference při výběru partnera

Člověk při narození *není* nepopsaným listem papíru, libovolně formovatelným kterýmkoliv směrem (cf. Buss 2001). Naše mysl se rodí jako soustava míst připravených přijmout určitý typ informace (de Waal 2006, s. 48). Tyto vrozené tendence smyslového vnímání, psychiky a chování lze v případě diskutovaného tématu souhrnně označit jako *evoluční preference výběru sexuálního partnera*. Jde o percepční a neuronální mechanismy, které nám usnadňují partnery rozpoznávat a posuzovat. Vzhledem k odlišným rodičovským investicím se však muži a ženy liší nejen v míře své sexuální nálehavosti a míře vybíravosti, ale také v charakteru kritérií, na základě kterých si partnery vybírají, a ve strategiích, kterými svých sexuálních/reprodukčních cílů dosahují. Předpokládá se, že i u člověka pohlavní výběr favorizoval preference a vzorce chování, které maximalizují reprodukční úspěch svého nositele. Mužskou rodičovskou investicí se u člověka komplikuje dynamika pohlavního výběru, což velmi komplikuje interpretaci mechanismu vzniku mužských i ženských znaků pohlavním výběrem. Kromě samičí volby a soutěže mezi samci dochází u člověka také k *soutěži mezi ženami a k mužské volbě*.

Hodnota potenciálního sexuálního partnera závisí především na jeho *plodivosti* (pravděpodobnost, že sexuální styk povede k oplození, těhotenství a narození potomka), *množství rodičovské péče*, kterou je schopen a ochoten poskytnout, a na *kvalitě jeho genetického vkladu* potomkům – dobrých genech. Pokud má investice otce vliv na přežití potomků, zanechají *ženy*, které si vybírají *investující muže*, více dětí. Mezi těmito muži však více potomků zanechají ti, kteří z nějakých důvodů tíhnou k *investicím do plodivých žen*. Výsledkem jsou naše současné preference výběru partnera (tab. 4).

Při výběru partnera u dnešního člověka je vhodné rozeznávat několik rovin, které každý konkrétní výběr partnera obsahuje a na kterých lze také tento selekční proces sledovat. První rovinou je *individuální specifčnost ideálu*. V rámci příslušného pohlaví (u některých znaků i bez ohledu na pohlaví) může být ideální forma vybíraného znaku pro všechny lidi totožná (zpravidla nedosažitelná). Jindy může být ideální forma individuálně

specifická, odvíjející se od vlastností vybírajícího. Předpokladem výběru podle individuálně specifického ideálu je sebezpoznaní, tj. uplatnění parametrů vlastních, od nichž se teprve odvíjí hodnocení parametrů potenciálního partnera.

Druhou rovinou je *vědomost výběru*. Některá kritéria výběru sexuálního partnera dokážeme vědomě usměrňovat a plánovat, dokonce existují specializované technologie a sociální instituce, které se výběrem nejvhodnějšího partnera pro člověka daných vlastností zabývají (dohazovači, seznamovací inzeráty a agentury). Jiná kritéria jsou někde na hranici mezi vědomým a podvědomým výběrem, tedy přibližně tam, kde se snažíme vyznat se ve vlastních emocích a rozumem pak posoudit, proč nás partner přitahuje. Konečně některá kritéria výběru sexuálního partnera nám zůstávají skryta, i když o nich třeba víme.

Třetí rovinou je *předpokládaná délka a charakter vztahu*. Můžeme usilovat o *výběr dlouhodobého sociálního partnera*, třeba až „na celý život“. Bude s námi tvořit oficiální pár, který budeme veřejně prezentovat a který bude (v případě heterosexuálního páru) faktickou nebo oficiální základnou plošou a výchovu potomků. Může nám ale také jít o *krátkodobého partnera*, pouze o sexuální vzrušení na jednu noc (jen na „sex“), což v biologické mluvě znamená hledat vhodné geny pro své budoucí potomky. Partner zvolený „na celý život“ a „na jednu noc“ může, ale také nemusí být tentýž člověk.

V případě některých kritérií můžeme sledovat snahu po maximalizaci nějakého znaku – zpravidla platí „čím více, tím lépe“ (vzal si *nejkrásnější* dívku z okolí). U individuálně specifického ideálu to může znamenat výběr jedinice s hodnotou znaku *co nejpodobnější* naší vlastní hodnotě (homogamie, *assortative mating*) nebo naopak s hodnotou znaku *co nejnepodobnější* (*dissortative mating*). Některá kritéria však už i u jednotlivých znaků odráží optimalizaci; vybíráme si partnery v určitém znaku *optimální*. Protože ale evoluce žádné znaky neoptimalizuje, je optimalizace většinou důsledkem kompromisu (něco za něco) mezi dvěma protichůdnými kritérii, která se sešla na jediné tělesné struktuře nebo znaku chování.

Kterékoli dále uvedené kritérium výběru sexuálního partnera má svoji polohu (hodnotu) na každé ze zmíněných rovin.

krátkodobý		dlouhodobý	
vybíravost	parametry	vybíravost	parametry
ŽENY			
vysoká	indikátory dobrých genů biologická kompatibilita	vysoká	sociální status ekonomické zdroje biologická kompatibilita indikátory dobrých genů orientace rodiny sociální kompatibilita
MUŽI			
nízká	znaky plodivosti biologická kompatibilita	vysoká	znaky plodivosti biologická kompatibilita rodičovské schopnosti sociální kompatibilita

Tab. 4 Předpokládaná míra a parametry vybíravosti mužů a žen v dlouhodobých a krátkodobých sexuálních vztazích (upraveno podle Geary *et al.* 2004).

Kulturní úspěšnost, sociální postavení a ekonomické zdroje

Kulturní úspěšnost muže je důležitým kritériem ženské volby dlouhodobého partnera (Buss 1994). I když se konkrétní ukazatele úspěšnosti mohou mezi kulturami dosti lišit, základní vztah zůstává nezměněn – kulturně úspěšní muži jsou preferováni jako sexuální partneři i dlouhodobí partneři (manželé). Kulturně úspěšní muži mají větší reprodukční potenciál než ostatní muži a ženské preference naznačují, že právě získání tohoto potenciálu pro vlastní reprodukční cíle je hlavní motivací ženského výběru. Není se čemu divit – ve všech dosud studovaných kulturách vykazují děti kulturně úspěšných mužů nižší úmrtnost než děti ostatních (*cf.* Geary *et al.* 2004). Pokud je dětská úmrtnost celkově nízká, těžší děti úspěšných mužů z předaných předpokladů fyzického a psychického zdraví (Adler *et al.* 1994). U žen se v evoluci vyvinuly preference pro takové muže.

Asi nejvýrazněji se tento typ ženských preferencí projevuje výběrem partnera s dostatečnými *ekonomickými zdroji*. V tradičních společnostech, jako jsou dosud pastevecké skupiny v Keni, je volba ženy výrazně ovlivněna množstvím půdy, kterou je manžel s to poskytnout. Výběr partnera často technicky provádí příbuzenstvo ženy, ale ve většině případů je ovlivněn jejími preferencemi.

Přístup k půdě v těchto podmínkách silně koreluje s reprodukčním úspěchem ženy. V 67,4% z 860 známých lidských společností musí ženich nebo jeho rodina za nevěstu zaplatit (tzv. cena za nevěstu) nebo ženich musí rodině nevěsty sloužit, zatímco pouze ve dvaadvaceti společnostech na světě (2,6%) existuje věno – platba ze strany nevěsty straně ženicha (Buss 1994). Zdá se ale, že i dnes ženy preferují muže s vysokým společenským postavením nejen proto, že jsou tak „evolučně nastaveny“, ale protože to skutečně znamená lepší kontrolu zdrojů, tj. teritorium, potravu a lepší zdravotní péči. Ve 186 společnostech od Eskymáků po Pygmeje mají muži s vyšším postavením v sociální hierarchii větší majetek, více žen a poskytují současně lepší zajištění svým dětem (Betzig 1986). Muži s vysokým statusem mohou svým potomkům přispět jak svým aktuálním sociálním „know how“, tak i vrozenými dispozicemi k vlastnostem, které k získání vysokého společenského postavení přispívají.

Longitudinální studie 17 let sňatků zemědělsko-pastevecké skupiny Kipsigis (Keňa) ukazuje, že šance muže získat partnerku souvisí s množstvím majetku, který je schopen poskytnout nové manželce *po oddělení příslušné části majetku stávajícím ženám*, nikoliv s celkovým majetkem muže. Bezprostředním mechanismem *udržování polygynie* v dnešních polygynních společnostech je pro-

to spíše *ženský výběr mužů* podle jejich prostředků než přímá kompetice mezi muži ve snaze zaopatřovat co nejvíce žen (Betzig 1986). Tento model by mohl platit i v případě skryté polygynie ve fakultativně monogamních společnostech, jako je ta naše. Z padesáti kultur z celého světa, které uznávají ekonomické důvody k rozvodu, se v 49 z nich manželka může rozvést s manželem, v jedné se mohou dát rozvést oba partneři. V žádné z nich se však nemůže nechat rozvést manžel kvůli manželčině ekonomické nedostatečnosti (Betzig 1989).

Protože v naší evoluční minulosti nemusel být majetek tak významný, mohla se preference žen pro ekonomické zdroje postupně vyvinout z preference pro *vysoký sociální status*. Ten mohl být v dávných dobách odvozován přímo z fyzické velikosti a síly muže a odpovídá plně situaci výše popsané u recentních primátů. U indiánů *Yanomamö* (Brazílie, Venezuela), kde se vyskytují časté výpady do sousedních vesnic, mají muži zdatní v politice nebo válečnictví vyšší společenský status než ostatní, i když se mezi sebou neliší v množství majetku (Chagnon 1988). Tito muži mají více manželek, ale také dostávají tribut v podobě potravin od ostatních rodin (Hames 1996). Ženy a děti těchto mužů jsou tak lépe zaopatřeny potravinami než ženy jiných mužů, i když se přitom musí dělit i s několika jinými manželkami. Že i v egalitářských společnostech žijících v podmínkách lovců-sběračů může být pomoc muže pro ženu důležitá, je dnes patrné například u etnika *Ache* (Acéové, Paraguay) a *Sharanahua* (Peru), ve kterých nejlepší lovci přitahují sexuálně nejatraktivnější partnerky (Kaplan, Hill 1985a,b). U kmene *Ache* mají ženy až do puberty vyšší mortalitu než muži a pak se poměr obrací. Částečně je to proto, že od té doby ženy začínají čerpat potravu od dvořících se mužů nebo manželů.

V moderních lidských populacích, jako je ta naše, se někdy zdá, že díky demografickým změnám a dostupnosti efektivní antikoncepce jako by souvislost sociálního postavení muže s jeho reprodukčním úspěchem neplatila. Kritika aplikace evoluční biologie ve společenských vědách si vzala tento „ústřední problém sociobiologie“ za hlavní oporu názoru, že evoluční biologie *nemůže* vysvětlit chování dnešních lidí, protože reprodukční chování člověka je dnes výlučně výsledkem sociálního učení (Vining 1986). Nejnovější

studie ovšem potvrzují, že vztah mezi sociálním postavením a reprodukční úspěšností muže platí nejen v tradičních společnostech, ale i v dnešní západní společnosti. Podle rozsáhlého šetření v USA mají muži s vysokým příjmem větší počet dětí než muži s nižším příjmem (Hopcroft 2006). Jiná studie prokázala v rámci jednotlivých věkových skupin jasnou pozitivní souvislost mezi pozicí na institucionální hierarchii a počtem potomků u mužských zaměstnanců univerzit (Fieder *et al.* 2005). Ve studii 1800 maďarských mužů a žen ve věku 35 let a více (takže většina z nich již pravděpodobně nebude mít další děti, což by mohlo situaci zkreslit) bylo zjištěno, že ženy, které si vzaly starší a vzdělanější muže, měly v průměru více dětí, méně často se rozváděly a vyjadřovaly vyšší míru uspokojení se svým manželstvím než ženy, které si vzaly mladší a méně vzdělané muže.

Některé kultury poskytují přirozené testy „hypotézy o ženské preferenci zdrojů“ u budoucího dlouhodobého partnera. Např. u kmene *Bakweriů* (Kamerun, Západní Afrika) jsou ženy majitelkami plantáží, na kterých také pracují. Do oblasti proudí muži, kteří se nechávají na práci najímat, najdeme zde průměrně až 236 mužů na 100 žen. Ženy tedy mají velký výběr a současně je nic bezprostředně nenutí muže s vyššími ekonomickými zdroji preferovat. Přesto zde najdeme stejné ženské preference jako jinde a např. i ekonomické důvody k rozvodu (Ardener *et al.* 1960, cit. Buss 1999, s. 124). Totéž platí pro ekonomicky úspěšné, emancipované ženy v naší kultuře – čím více žena sama vydělává, tím větší jsou její nároky na muže, přestože to ekonomicky naprosto nemá zapotřebí (Buss 1999, s. 124-125). Oba případy jsou dokladem toho, že ženské preference nejsou diktovány pouze logikou proměnlivých ekonomických okolností, ale mají svůj evoluční podklad, který se promítá v ženské psychologii do určité míry nezávisle na podmínkách prostředí.

Preferovaný a skutečný partner ovšem nemusí být vždycky totožný, protože ženské preference v reálném životě narážejí na konkurenci sokyň a preference mužů. Sociálně-psychologické studie explicitních preferencí tak představují podstatné doplnění poznatků, vyplývajících ze skutečného partnerského výběru, tj. sňatků, počtu dětí, hlavních partnerů a jiných odhadů fitness. Dosud nejrozsáhlejší šetření, které zahrnuje asi deset ti-

síc lidí z 37 kultur prokázalo, že ženské preference zdrojů jsou stabilním vzorcem chování napříč kulturami, politickými a ekonomickými systémy, typy rodiny, typy manželství atd. (Buss 1989).

Ženy nemusí preferovat pouze aktuální zdroje. Zvláště u mladých mužů stačí často dobré společenské, resp. finanční *vyhlídky*. Z dotazníkových šetření je známo, že pro ženu jsou dobré finanční vyhlídky potenciálního partnera dvakrát důležitější než pro muže u jeho potenciální partnerky. Na tomto rozdílu nic nezměnila ani sexuální revoluce v 60. letech ani následující trend stírání řady tradičních rozdílů mezi mužem a ženou. Podle amerických vysokoškolsky vzdělaných žen (sic!) by měl jejich budoucí manžel výdělkem převyšovat 70% ostatních mužů (Kenrick *et al.* 1990).

Ženské preference kulturně úspěšných mužů byly potvrzeny také při studiu ženských seznamovacích inzerátů a populárních románů. Britské ženy v seznamovacích inzerátech mnohem více než muži hledají u potenciálního partnera finanční zajištění (Greenlees, McGrew 1994). Japonky hledají u potenciálního dlouhodobého partnera finanční jistotu a společenské postavení 31krát častěji než Japonci u své potenciální dlouhodobé partnerky (Oda 2001). Obdobné závěry vyplývají ze studia milostných románů, které jsou tradičně oblíbenější u žen než u mužů. Šlo o 25 současných a 6 klasických milostných románů, včetně dvou příběhů ze Starého zákona. V těchto románech je téměř vždy hlavním hrdinou starší, sociálně dominantní a bohatý muž, za kterého se hlavní hrdinka nakonec vdá (Whissell 1996, Gottshall *et al.* 2004).

V sociálně stratifikovaných společnostech vyústily ženské preference ve stabilní vzorec ženské *hypergamie*, kdy se ženy sňatkem posunou v sociální hierarchii výše mnohem častěji, než se to podaří mužům.

Pracovní a psychický stres negativně ovlivňuje fertilitu žen. Negativní emoce (úzkosti a deprese) jsou spojeny s dlouhými menstruačními cykly a sníženou schopností oplození u jinak zdravých žen, které se snaží otěhotnět. Nejnovější výzkum prokazuje, že je tato tendence vysvětlitelná i z hlediska proximativních mechanismů fyziologie reprodukce a jejich interakcí se sociálním prostředím. Mladé ženy jsou psychickým a fyzickým stresem ovlivněny ve své fertilitě čtyřikrát více než

ženy ve vyšším (ale stále plodném) věku – ty mají totiž již mnohem méně reprodukčních let před sebou, a tak bez ohledu na stresující podmínky nemají na co čekat. Současně se ale ukázalo, že stresový útlum reprodukce je mnohem pravděpodobnější u žen, které pracují v nekvalifikovaných a manuálních zaměstnáních, než u žen ve středních pozicích, které pracují v kancelářích (Boivin *et al.* 2006). Sociální vlivy mohou tedy mít na potlačení ženské reprodukce podobný vliv, jako mají silné environmentální tlaky, a pokud se ženě v důsledku sociálního postavení dlouhodobého partnera podaří vliv tohoto stresu omezit, přímo tak zvýší pravděpodobnost otěhotnění a množství svých potomků.

Krása, mládí a zdraví

Každodenní zkušenost ukazuje, že fyzická přitažlivost je důležitým faktorem mezilidských a především sexuálních vztahů. Vysvětlení, proč lidem tolik záleží na fyzické přitažlivosti a proč některé znaky považují za krásné a jiné nikoliv, bylo však dosud velmi obtížné. Na první pohled totiž nepřináší žádnou praktickou výhodu. Teprve moderní teorie pohlavního výběru úspěšně a konzistentně vysvětluje i znaky, které u živočichů nemají žádnou evidentní ekologickou výhodu. Obdobně lze vysvětlit krásu a fyzickou přitažlivost u člověka, proto dnes hovoříme o tzv. *evoluční* nebo *darwinistické estetice*.

Sexuálně atraktivní partnery preferují jak muži, tak i ženy, tyto preference jsou u mužů podstatně silnější (tab. 5). Přestože by to asi žádný muž nepřiznal a málokterý tak jedná vědomě, muže zajímá na dlouhodobé sexuální partnerce především její fekundita čili *plodivost* (schopnost plodit; je třeba odlišovat ji od fertility – plodnosti, udávající počet potomků, které už žena nebo populace žen má). Pro mužskou volbu plodivých žen svědčí řada důkazů.

Plodivost ženy silně závisí na věku, výrazně klesá po 35. roce věku a zaniká úplně mezi 45 a 50 lety. Rozptyl v plodivosti v závislosti na věku je u ženy v průměru téměř desetkrát větší než u muže. Současně ale značná část žen žije dále i po úplné ztrátě plodivosti (a chuť na sex zcela neztrácí), a to dokonce i v předmoderních demografických režimech (Howell 1979; Hill, Hurtado 1996).

Adaptivní problém	Odpovídající fyzické podněty	Možné evoluční důsledky
Zajištění plodivosti potenciálního partnera (U člověka je to problém zvláště mužů, protože mezi dospělými ženami je velká variabilita v plodivosti v závislosti na věku.)	Poměr pasu a boků (WHR)	Rozložení podkožního tuku na ženských bocích, hýždích a stehnech, zvyšující WHR
	Proporce obličeje	Neotenie obličeje (zvláště u žen a zvláště v populacích, kde velká většina žen žije dále po menopauze)
	Barva kůže	Redukovaná pigmentace kůže (zvláště u žen a v klimatických podmínkách, kde je biologická "daň" za snížení pigmentace malá)
Zajištění zdraví a nízkého postižení parazity u potenciálního partnera (zdravotní stav a míra postižení parazity může ovlivňovat jak plodivost, tak schopnost postarat se o partnera a může také souviset s dobrými geny)	Flukuační asymetrie	Struktury specializované na prokazování symetrie
	Anémie	Struktury specializované na prokazování absence anémie
Zajištění hodnoty partnera navzdory variabilitě mezi populacemi v morfologii, oblékání, zdobení, selekčních tlacích a ukazatelích hodnoty partnera	Průměrné znaky	Stabilizující selekce uchováující místní a regionální varianty znaků
	Znaky upřednostňované ostatními	Divergentní selekce přehánějící místní a regionální varianty znaků

Tab. 5 Adaptivní problémy při hodnocení potenciálního partnera u člověka, fyzické znaky využitelné při řešení těchto problémů a možné evoluční důsledky takového výběru (upraveno podle Jones 1996, s. 98).

Muži jsou tedy selekcí mnohem více tlačeni k výběru stále partnerky na základě jejího věku, a tak se u mužů vyvinuly preference pro znaky spojené s mládím ženy. Dvacet jedna let je průměrně věk, kdy je žena nejplodivější, a muži na celém světě preferují právě ženy mezi 19 a 25 lety. V jazycích lovců-sběračů existuje speciální termín pro sexuálně plně dospělou ženu, která však ještě neměla děti. Amazonští indiáni Yanomamö za tímto účelem používají výraz *moko dude*, přičemž výraz *moko* ve spojení s ovocem znamená, že je perfektně zralé a nejlepší k utržení (Symons 1989, s. 34–35). My sice podobné speciální spojení nemáme, víme však také, že: „...když má dívka dvacet ročkov, treba ju vydat...“. Různé viditelné znaky dovolují hodnotit věk ženy. Navíc řada těchto znaků je také ovlivněna přímo hladinami pohlavních hormonů a dovoluje posuzovat i ženskou plodivost na věku nezávislou.

Jedním z těchto znaků může být poměr mezi obvodem pasu v nejužším místě trupu a obvodem boků v nejširším místě (waist-to-hip ratio, WHR). Standardy v různých kulturách se liší v tom, jaké celkové množství tuku považují u ženy za krásné. Souvisí to s dostupností potravy v příslušné společnosti, obézní ženy jsou často považovány za

krásné, protože jejich postava svědčí o dobrém nutričním standardu a schopnosti vytvářet si zásoby tuku pro „hubená“ období. V západní společnosti je tomu dnes spíše naopak – bohatí si mohou dovolit být štíhlí. Různé kultury se však shodují v preferencích *distribuce tělesného tuku*, konkrétně univerzální preference pro bikonický tvar postavy – vosí pas, charakteristický svým nízkým WHR (Singh 1993). Ženy s viditelně užším pasem vůči bokům jsou považovány za fyzicky přitažlivější (obr. 13). Z výsledků analýzy *Playmate* časopisu *Playboy* (od roku 1955 do roku 1990) a amerických „královen krásy“ (U.S. Miss v letech 1923 až 1987) vyplývá, že v uvedených letech neustále klesalo BMI (body mass index, ukazatel celkového množství tělesného tuku), ale že poměr obvodu pasu a boků se u nejkrásnějších žen pohyboval stále na dolní hranici ženského rozmezí (90 – 60 – 90; WHR je cca 0,7). Tyto preference platí pro různé etnické skupiny a kultury (Singh, Luis 1995).

Poměr pasu a boků závisí na hladinách ženských pohlavních hormonů – estrogenů –, které jsou do značné míry také ukazatelem plodivosti. Před pubertou kolísá poměr obvodu pasu a boků (WHR) u obou pohlaví mezi 0,85 a 0,95. V průběhu puberty díky růstu pánevních kostí (pánev

se přestavuje a přizpůsobuje porodu) a ukládání tuku v bocích, na hýždích a na stehnech se WHR žen snižuje. Dospělá, zdravá a reprodukce schopná žena by měla mít tento poměr mezi 0,67 a 0,80 (okolo 20 let věku), zdravý muž setrvává na prepubertálních hodnotách. Nízké WHR je pro muže především znakem, že žena již není těhotná s jiným mužem a vyplatí se do ní investovat rodičovský vklad. Rozložení tuku je také citlivé na hladiny androgenů a estrogenů. Ženy s vyšším WHR obtížněji otěhotní, a když, tak později než ženy s nižším WHR. Poměr pasu a boků u ženy se zvyšuje s věkem a v menopauze opět dosahuje prepubertálních hodnot. Kromě toho je WHR vyšší u chorob jako cukrovka, vysoký krevní tlak a nemoci žlučníku. WHR je tedy celkově dobrým ukazatelem plodnosti a současně i hrubým ukazatelem zdraví ženy, které ovlivňuje nejen její plodnost (Singh 1993).

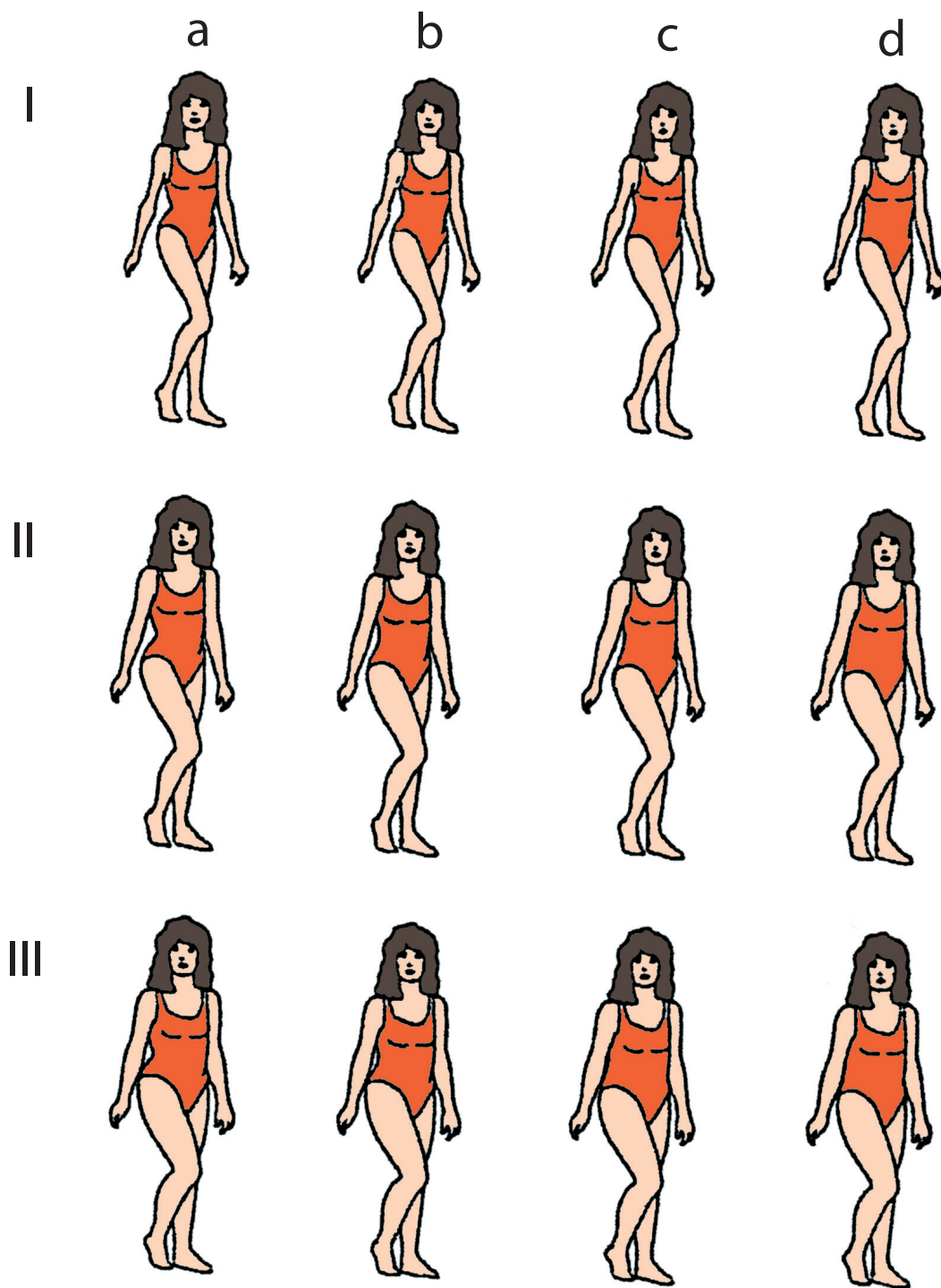
V poslední době se ukazuje, že typické ukládání tuku u ženy okolo hýždí a boků je komplexním jevem a mohlo být v evoluci ovlivněno i biomechanickými faktory (Pawłowski 2001; Pawłowski, Grabarczyk 2003). Toto rozložení totiž snižuje celkové těžiště těla a vzadu vyrovnává hmotnost, která vepředu ženám (jediným trvale vzpřímeným samičím primátů) přibývá v těhotenství a při kojení. Žena s tímto rozložením tuku měla výhodu při chůzi, sbírání potravy i úniku před predátory (obr. 14). Proto lze pochopit, proč mají muži slabost pro pěkně tvarované a výrazně dozadu vystupující ženské hýždě, a mužský výběr mohl tento znak ještě zesílit. Stejný biomechanický význam může mít i *steatopygie*, která se vyskytuje u některých populací v Africe a která je běžně vysvětlována podle Allenova pravidla (rovnováha mezi potřebou štíhlého těla v horkém prostředí a zachováním dostatečných tukových zásob).

Dalším znakem mládí ženy může být *neotenie* obličeje. Stárnutí obvykle vede u člověka k relativnímu zvětšování nosu a uší oproti celému obličejí. V důsledku kontinuálního růstu dolní části obličeje se s věkem horní půlka obličeje relativně poněkud zmenšuje a kvůli úbytku tkáně v očnici se oči zanořují do hloubky, což se projevuje jako jejich „zmenšení“. V důsledku atrofie a řidnutí pojivových tkání dochází s věkem k redukci plnosti rtů (Enlow 1990). Doug Jones ve své multikulturní studii sledoval vzorce atraktivitu u několika po-

pulací (Jones 1995). Na základě fotografií adolescentů a dospělých různého věku z kmene Ache vytvořil škálu věkových změn očí, rtů a nosů od adolescentů ke starším dospělým lidem a vypočítal *index neotenie* jako rozdíl mezi skutečným věkem a věkem predikovaným na základě proporcí obličeje. Čím větší měly ženy tento index, tím atraktivnější se hodnotícím mužům zdály. Jinak řečeno, obličej ženy je tím atraktivnější, čím přehnanější má znaky, které jinak odlišují mladou ženu od staré. Ve svém hodnocení se přitom shodli muži pěti různých populací (USA, Ruska, Brazílie, indiáni Ache z Paraguaje a indiáni Hiwi z Venezuely). Když hodnotily ženy muže, nic podobného Jones nezaznamenal. Rovněž bylo zjištěno, že modelky prestižních magazínů, jako je *Glamour* nebo *Cosmopolitan*, mají výrazněji neotenní obličeje (relativně velké oči, plné rty a malé nosy) než americké studentky z běžné populace. Mezi mužskými modely těchto časopisů a americkými studenty takový vztah nalezen nebyl (Jones 1996) (obr. 15). Není divu, že např. velké oči s výrazným leskem a viditelným bělmem jsou efektivním prostředkem neverbální komunikace při výběru partnera (obr. 16). Jako další znak, považovaný za efektivní ukazatel mládí a plodnosti ženy, se uvádí světlejší odstín kůže (cf. Jones 1996).

Jiným znakem ženského mládí i zdraví mohou být zuby. Rovné, symetrické a zářivé zuby bez nepravidelností a kazů jsou známkou bezproblémové ontogeneze (potíže při tvorbě skloviny zanechávají hypoplazie) a kvalitní stravy. Současně se ale výška zubů snižuje s věkem obrusem (což je mimochodem přímo užíváno v antropologii pro odhad dožitého věku podle kosterních pozůstatků) a představuje tak současně ukazatel věku. Výraznější prognatismus zubů u ženy může být mechanismem, který společně s neustálým úsměvem umožňuje ženám odhalovat svůj chrup.

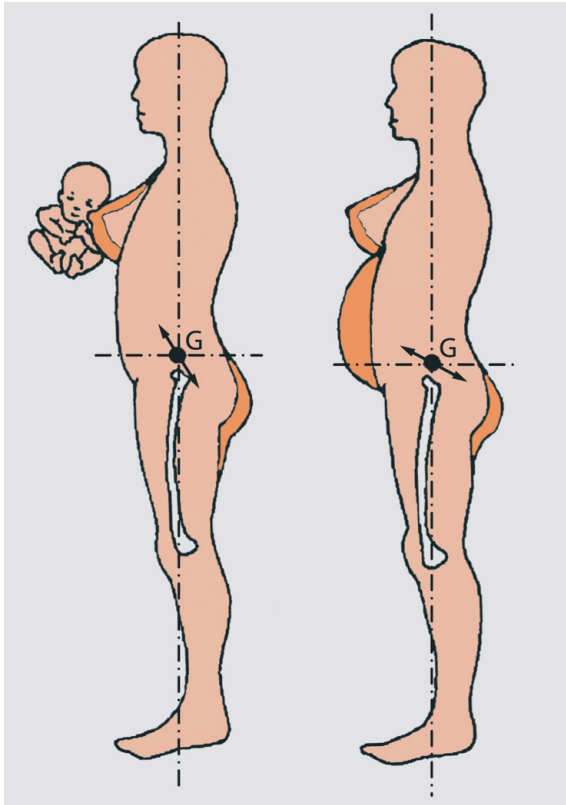
Rovněž při ženském výběru mužů hrají fyzické parametry podstatnou roli. Za atraktivní rysy mužského obličeje jsou považovány velké oči, široký úsměv a výrazné lícní kosti a brada (Geary 1998). Výrazné lícní kosti a brada jsou ovlivněny hladinami mužských pohlavních hormonů (testosteronu) v období puberty. Vysvětlení atraktivitu těchto znaků spočívá v tom, že pouze muži se silným imunitním systémem mohou přestát *imunosupresivní* účinek vysokých hladin *testosteronu*



13 Poměr obvodu pasu a boků u žen (WHR). Schéma použité pro testování fyzické atraktivity ženských siluet. Bez ohledu na celkové množství tělesného tuku, jsou za nejatraktivnější považovány ženy s nejnižším WHR (sloupec „a“) (upraveno podle Singh 1993).

(Folstad, Karter 1992). Chronická nemoc v tomto období může sekreci těchto hormonů potlačit (Geary 1998, s. 132). Může se tedy jednat o vari-

antu *Zahaviho handicapového principu* v pohlavním výběru u člověka. Totéž lze říci o mužském hlasu – ženy nejčastěji preferují muže s hlub-



14 Vysvětlení ženského rozložení tuku okolo boků a hýždí z hlediska biomechanických nároků těhotné a kojící ženy při vzpřímené dvounohé chůzi (podle Pawłowski 2001).

ším, mužnějším hlasem. V jednom z experimentů autoři nahrávali mužské a ženské hlasy a uměle změnili jejich frekvence, takže je maskulinizovali a feminizovali. Ženy preferovaly uměle zmužnělejší mužské hlasy, ovšem muži také preferovali uměle zženštělejší ženské hlasy (Feinberg et al. 2006). Hlubší hlas u mužů se mohl vyvinout proto, že dvěma vzájemně se nevylučujícími cestami pomáhá zvyšovat reprodukční úspěšnost: zvyšuje dominanci muže v kompetici o zdroje a současně svědčí o dobrém zdraví a zvyšuje přitažlivost muže pro ženy (Puts et al. 2006). Účinek hloubky hlasu na hodnocení atraktivity muže je ovšem až patnáctkrát slabší než na hodnocení mužovy dominance, což je velmi podobné výsledkům hodnocení maskulinních znaků na obličeji. Přitom má změna výšky tónu hlasu vyšší vliv na posuzovanou dominanci fyzickou než na dominanci sociální (cf. Puts et al. 2006).

Určitou roli při ženském výběru hraje i mužská postava. V dotaznících hodnotí ženy vysokou známku mužskou vlastnost „fyzicky sil-

ný“ (průměrná známka 1,5 na škále od -3 do +3; muži hodnotí u žen stejnou vlastnost jen průměrnou známkou 0,87 (Buss, Schmidt 1993). Za fyzicky atraktivního muže ženy obecně považují toho, který je vyšší než průměr, má atletickou postavu, ramena mírně širší než boky a WHR kolem 0,9. Výzkumem ženských preferencí na mužských siluetách v pohledu zepředu, připravených podle fotografií Sheldona (obr. 17), bylo zjištěno, že ženy nepreferují muže extrémně svalnatých postav (kulturisty), ale spíše muže se středně vyvinutou muskulaturou a relativně štíhlé, ektomorfní muže (Strzałko 2003). Pokud by sexuální dimorfismus byl výsledkem jen ženské volby, měli by právě takoví muži dnes převládat. Jenomže populační variabilita zahrnuje také muže mezomorfní a endomorfní. Ženy však v dotaznících preferovaly svalnatější (mezomorfní) typy mnohem méně. Z toho lze vyvodit, že sexuální dimorfismus v charakteru postavy není na mužské straně důsledkem ženské volby (přinejmenším ne autoelexe), ale spíše důsledkem intrasexuální kompetice mezi muži. Jinými slovy, mužům se jejich svaly líbí více než se svaly na mužích líbí ženám. Mužskou postavu mohly ovšem výrazně formovat potřeby lovu. Za ideální je považována atletická postava někde mezi statným, akcelerace schopným sprinterem a sporým, vytrvalým maratóncem. Je ovšem také možné, že štíhlejší tvar postavy z dotazníkových stimulů (bez jasného velikostního měřítka vůči ženě) evokuje v ženách dojem muže *vyšší postavy*. Právě tělesná výška může být podvědomý ukazatel velikosti a fyzické síly muže (tzv. *proxy*) – lhostejno, že je muž vetřelý jak stéblo, stačí, že je vysoký. Ženy ve všech známých kulturách preferují muže, kteří jsou vyšší než ony samy. Vyšší muži jsou žádaní více na „chození“ i jako manželé a mají větší okruh potenciálních partnerek (Ellis 1992). Výška muže ovšem souvisí také s mužovým sociálním postavením, což může být jedním z důvodů ženských preferencí vyšších mužů. Výška postavy souvisí s inteligencí muže, a to i když se porovnávají lidé jen v rámci stejné socioekonomické vrstvy. Zatímco porodní hmotnost nemá s inteligencí v pozdějším věku žádnou souvislost, vyšší děti ve věku 9 a 13 let měly vyšší inteligenci než jejich vrstevníci nižší postavy. To naznačuje, že postnatální růst, ovlivněný nutričními, sociálními a kognitivními faktory v dětském věku, může být z hlediska



15 Sexuální dimorfismus lidského obličeje. Fantomové obličeje byly vytvořeny pomocí metod geometrické morfometrie ze 40 recentních (barevných) a 20 archivních (černobílých) snímků obličejů mužů a žen. Obličeje uprostřed představují průměrný mužský (b, f) a průměrný ženský obličej (c, g), obličeje po stranách artifiálně maskulinizované (a, e) a feminizované obličeje (d, h). Při vytváření fantomových obličejů byl využit software tpsDig, tpsRegr a tpsSuper (Rohlf 2003, 2005a,b).

inteligence v dospělosti důležitější než růst prenatální (Wilson *et al.* 1985, Walker *et al.* 2000, Pearce *et al.* 2005). Z tohoto pohledu je pak pochopitelná nejen ženská preference vyšších mužů a důležitost

rodičovské investice otce u člověka, ale i význam, který se běžně v rodinách přikládá tomu, jak děti „pěkně rostou“ a kam dorostou.

Jedním z výrazných sexuálně dimorfních zna-



16 V porovnání s lidoopy má lidské oko rozsáhlejší a viditelnější bělmo. Směr pohledu se tak pro pozorovatele stává zřejmý, což napomáhá při vizuální neverbální komunikaci, mimo jiné při namlouvání a výběru partnera.

ků je mužský vous. Objevuje se v pubertě se zvyšujícími se hladinami testosteronu a nezdá se, že by měl být pro muže nějakou výraznou ekologickou výhodou. Přitom se muži pocházející z různých populací v množství i charakteru vousů výrazně liší, u mnoha mimoevropských populací se vousy vyskytují jen velmi omezeně nebo zcela chybí. V dnešní západní populaci většina žen vousy za

atraktivní u muže nepovažují, neplatí to však zdaleka absolutně. V minulosti mohl být dobře vytvořený vous znakem zralosti muže, a tudíž i vysokého sociálního postavení. Mužské vousy jsou jedním ze znaků, které by mohly vzniknout mechanismem *autoelexe* (Barber 1995). Otázka role vousů v mužské atraktivitě je ovšem komplikovanější, protože podstatnou roli hrají kulturní nor-

my a móda, a kromě toho plnovous zakrývá dolní čelist, která také hraje roli v hodnocení atraktivitu mužského obličeje.

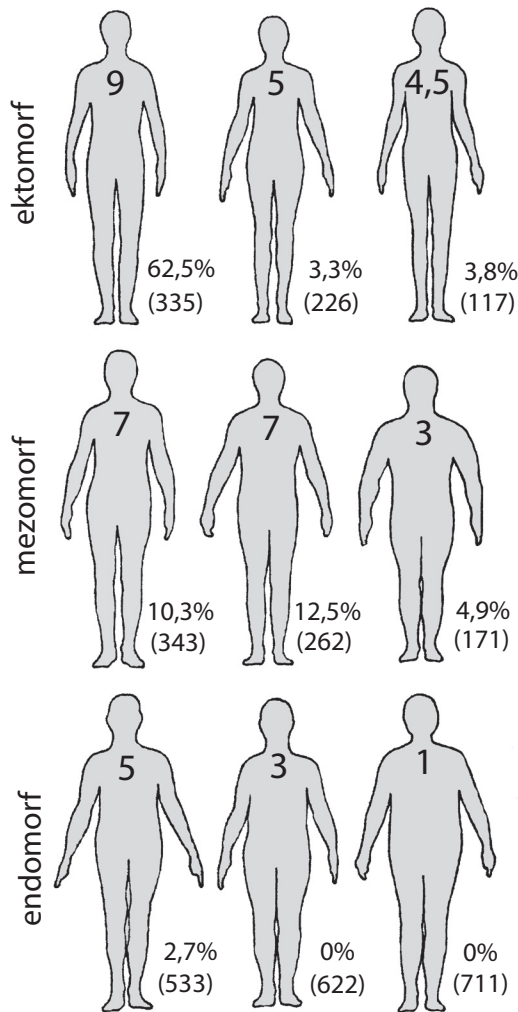
Muži i ženy téměř ve stejné míře preferují zdravé partnery. Dlouhodobé partnerství s někým nemocným neposkytuje dobré vyhlídky potomkům ani z hlediska péče ani z hlediska dobrých genů, a není divu, že dotaz po obeznámenosti se zdravím nastávajícího je běžnou součástí svatebního obřadu. Zdravá žena je plodná, zdravý muž bude pravděpodobněji dobrým ochráncem a živitelem rodiny a jeho zdraví má pravděpodobně i vrozený základ, který zdědí jeho potomci. Je však otázkou, na základě jakých ukazatelů člověk pozná, že je partner v dobré kondici. Takový signál nesmí být lehce falšovatelný podvodníky, což může být zajištěno tím, že je nákladný, nebo je jeho nedostatek přirozeným důsledkem nedobrého zdraví.

Jedním z takových signálů je u člověka pravděpodobně míra *fluktuální asymetrie*. Náhodné odchylky od symetrie u bilaterálních znaků, které jsou „normálně“ symetrické, vznikají pravděpodobně důsledkem poruch individuálního vývoje (ontogeneze), způsobených genetickými nedostatky nebo škodlivými faktory prostředí (mikrobiální patogeny, toxiny atd.) (Grammer, Thornhill 1994). Tělesná asymetrie může souviset s bolestmi hlavy, zažívacími problémy a poruchami spánku. Muži s vyšší mírou fluktuální asymetrie mají rychlejší základní metabolismus, nižší inteligenci kvocient (IQ) a častěji se u nich vyskytuje deprese a úzkostlivost (cf. Geary 1998, s. 132). Pokud má jedinec dobrý genetický základ, je schopen v průběhu nitroděložního vývoje odolávat těmto vlivům a má nižší míru fluktuální asymetrie; měl by být proto preferován jako sexuální partner. To bylo potvrzeno u řady živočišných druhů; mnohé z případů přehnaných „ornamentů“ slouží právě k projevení symetrie, resp. malé úrovně fluktuální asymetrie. Také u člověka bylo na základě fotografií obličeje zjištěno, že tělesná symetrie pozitivně koreluje s hodnocením fyzické přitažlivosti (Gangestad *et al.* 1994). Lidé se symetričtějšími obličejí jsou hodnoceni jako fyzicky a emocionálně zdravější (Shackelford, Larsen 1997). Platí to nejen pro obličej, ale i pro zbytek těla. Muži se symetričtějším tělem začínají sexuálně žít dříve, mají za život více sexuálních partnerů, ale také své stálé partnerky více podvádějí

(Thornhill, Gangestad 1994). Současně ale vychází najevo, že obličeje symetričtější, než je běžné, atraktivnější nejsou – atraktivita obličeje kromě nízké míry fluktuální asymetrie předpokládá i určitou přirozenou míru stranové asymetrie (cf. Jones 1995). U člověka tedy existuje jisté spojení mezi fluktuální asymetrií a pohlavním výběrem, ale ucelený obraz dosud není k dispozici. Je možné, že se toto kritérium uplatňuje více na zbytku těla než na obličejí (Jones 1995). Je také možné, že některé prvky obličeje jsou pro hodnocení fluktuální asymetrie důležitější než jiné. U polských žen bylo například zjištěno, že symetričtější ženy (měřeno na základě rozdílů v délce prstů pravé a levé ruky) mají v průběhu celého menstruačního cyklu vyšší hladiny estrogenů než ženy méně symetrické. Protože jsou vysoké hladiny estrogenů spojené s vyšší pravděpodobností oplození, fluktuální asymetrie může být u ženy přímo ukazatelem plodivosti (Jasienska *et al.* 2006).

Odišným ukazatelem zdraví potenciálního pohlavního partnera může být *anémie*. Organismus se obvykle brání infekci tak, že odstraní z krevního oběhu pro mikroorganismy nezbytné ionty železa – sníží hladinu krevního hemoglobinu. Častou známkou infekce je proto anemická bledost. Samci a samice mnoha druhů primátů si vyvinuli nápadně prokrvené orgány, které mohou sloužit jako výzva sexuálním partnerům, která prokazuje nositelovu vysokou hladinu hemoglobinu a nepřítomnost parazitů. Protože lidé obvykle považují výrazné, evertované a červené rty za přitažlivé, je možné, že právě rty plní u člověka funkci takového ukazatele (Jones 1996). Rty ženy mohou reagovat na hladiny pohlavních hormonů – mohou být nejplnější a nejčervenější v plodném období menstruačního cyklu ženy (Roberts *et al.* 2004).

Výrazným prvkem fyzické přitažlivosti ženského i mužského obličeje je také jeho *průměrnost* (obr. 18). Toho si povšiml již Francis Galton, když se snažil překrýváním obličejů zločinců vytvořit obličej typického zločince pro určitý trestný čin (Galton 1907, s. 224). To se mu sice nepodařilo, ale zaznamenal, že průměrné obličeje jsou zbaveny nepravidelností vyskytujících se u jednotlivců a obličeje blízko populačnímu průměru jsou nejatraktivnější. Obliba průměrných znaků se označuje jako koinofilie. To bylo potvrzeno pomocí moderní počítačové manipulace a průměro-



17 Hodnocení fyzické atraktivity mužské postavy pomocí kategorizace ektomorfie, mezomorfie a endomorfie dle Sheldona. Čísla na hrudi udávají celkové skóre fyzické přitažlivosti příslušné siluety, procenta udávají proporcí případů, kdy byla silueta vybrána jako vůbec nejatraktivnější, a čísla v závorkách představují kód klasifikace příslušné postavy dle Sheldona (upraveno podle Strzałko 2003).

vání obličejů (Langlois, Roggman 1990). Lidský mozek pravděpodobně obsahuje něco jako zařízení na průměrování obličejů a vytváření prototypů mužského a ženského obličej. Každý nový obličej je zhodnocen a je mu přidělena známka na škále atraktivity podle blízkosti k prototypu – průměru. Jedním z vysvětlení může být fakt, že sama průměrnost je adaptivní (Koeslag, Koeslag 1994). Škodlivé mutace a stres prostředí mohou mnohem pravděpodobněji vychýlit znak *od* průměru než *k* průměru. S mnoha vývojovými poruchami skutečně souvisí neprůměrné, extrémní

proporce obličej. Průměrné obličej mohou být atraktivnější ovšem také proto, že se na nich lépe čtou znaky neotenie (u žen) a vysoké hladiny testosteronu (u mužů). Navzdory všeobecně vysoké atraktivitě průměrných obličejů jsou některé reálné ženské obličej hodnoceny jako atraktivnější než obličej vzniklé zprůměrováním, a jsou to právě obličej s výraznou mírou neotenie (Perrett *et al.* 1994).

Podobnost obličejů lidí v jedné rodině a velká podobnost obličejů jednovaječných dvojčat svědčí o značném podílu dědičnosti na morfologii obličej. Další vysvětlení přitažlivosti průměrných obličejů proto operuje s *pravděpodobností paternity*. Za odlišnost obličej dítěte od průměru pak odpovídá ten rodič, který se sám od průměru liší více. Průměrný ženský obličej může být pro muže atraktivnější proto, že je „neutrálním substrátem“, který po kombinaci s obličejem muže vytvoří obličej dítěte, na němž budou nejlépe patrné mužovy rysy (no celý tatínek!). To mu umožní odlišit svoje potomky od potomků vzešlých z partnerčiny nevěry a chovat se k nim selektivně (Salter 1994). Je tedy v zájmu muže a věrné ženy vybírat si partnera tak, aby se tento efekt mohl projevit, zvláště v situaci, kdy je mužská investice pro ženu nezbytná, lépe by však na rozpoznání podobnosti dítěte měl být adaptován muž. Posuzovat podobnost obličej malého dítěte s obličejem dospělého muže se může kvůli velkým věkovým rozdílům zdát obtížné, ukazuje se však, že takový psychologický mechanismus existuje a podobnost otce s dítětem zvyšuje ochotu mužů investovat do dítěte (Plattek *et al.* 2002). Podobnost obličej dítěte s obličejem posuzovatele zvyšuje jeho přitažlivost (a tím i předpokládanou ochotu do dítěte investovat) jak u mužů, tak u žen (DeBruine 2004). Na základě komplexního experimentálního uspořádání bylo zjištěno, že novorození chlapečci i holčičky se více podobají svým matkám než otcům (Alvergne *et*

>

18 Srovnání originálních a průměrných obličejů. Horní dvě řady představují originální obličej, ve třetí řadě jsou průměrné obličej vytvořené vždy ze dvou fotografií nad nimi. Dolní řada představuje průměrné obličej vytvořené ze dvou průměrných obličejů nad nimi. Vlevo jsou dívky bez make-upu, vpravo tytéž čtyři dívky s lehkým make-upem. Kosmetika skutečně může zvyšovat přitažlivost obličej, podstatné jsou především oční stíny (cf. Mulhern *et al.* 2003). Při průměrování obličejů byl použit software Morphér (Fujimiya 1998).



al. v tisku). Novorozenci tedy mají do jisté míry paternální anonymitu obličeje (u kavkazoidů to platí i pro modré oči novorozenců a v menší míře i o světlejší barvě jejich vlasů). V přítomnosti nevlastních otců jsou děti vystaveny největšímu riziku ve věku do jednoho roku. Současně však sílí i konflikt mezi dítětem a matkou o mléko, protože kojení nezadržitelně směřuje k odstavení. Selece by tedy měla zvýhodňovat kojence, kteří se více podobají matce a u nichž současně nelze dobře určit podobnost s otcem, což odpovídá uvedeným zjištěním. Proximativním mechanismem by mohl být genomický imprinting, může to být i sexuální dimorfismus obličeje – v důsledku neotenního charakteru ženského obličeje jsou děti podobnější matkám než otcům. Je však otázkou, jakou roli hraje samotný sexuální dimorfismus při posuzování podobnosti obličejů rodičů a dětí. Děti ve věku od narození do 6 let se vždy podobají oběma rodičům více než náhodně vybraným osobám, ale podobnost matce a otci se u chlapců a dívek mění s věkem jiným způsobem. Podobnost matce u dívek zůstává, ovšem chlapci se ve věku mezi dvěma a třemi lety více podobají svým otcům (Alvergne *et al.* v tisku). Interpretovat toto zjištění není snadné. Může odrážet odlišný charakter konfliktu dětí mužského a ženského pohlaví s matkou, může být výrazem odlišného postoje mužů k paternitě dětí mužského a ženského pohlaví. Matky vysvětlují svou a otcovu podobnost s dětmi po svém: Vyvinuly si psychologický mechanismus, díky kterému přesvědčují otce o jejich paternitě zdůrazňováním podobnosti jeho obličeje s dítětem. Nevěrné ženy se tímto sebeklamem chrání před sankcemi muže za nevěru, věrné ženy tak posilují rodičovskou investici muže. I když je zrcadlo poměrně nový vynález, možnost zrcadlení vlastní podoby ve vodní hladině je zde odpradávná. Otec ovšem může využít *sociální zrcadlo* – názor jiných lidí. Otázkou je, jak do celého komplexu problémů okolo posuzování podobnosti otce a dítěte zapadá mužský vous, který v ancestrálních podmínkách bezesporu zakrýval spodní část obličeje muže. Principem „projevování paternity v rysech potomků“ se ovšem vysvětlují i jiné preference, například slabost pro modrooké partnery, jejímž důsledkem je patrně vysoký výskyt modrých očí u severských národů. Protože je modrookost recesivní znak, muž s modrými očima a modrooká žena mohou mít

pouze modrooké dítě. V případě že má dítě oči jiné barvy, není muž jeho otcem.

V případě, že falešně negativní hodnocení atraktivity druhé osoby může mít jiný vliv na výsledek pohlavního výběru než falešně pozitivní hodnocení, by kognitivní systém měl jak muže, tak i ženy přimět, aby systematicky nadhodnocovali význam znaků, které je u konkurentů mohou ohrozit, tj. aby u konkurence viděli „v komárech velbloudy“. Sarah Hill zkoumala, jak se liší hodnocení různých vlastností mužů a žen na fotografiích v závislosti na pohlaví hodnotitele a v souvislosti hodnocených parametrů s pohlavním výběrem. Stejnou sadu mužských a ženských obličejů hodnotili muži a ženy úplně stejně ve vlastnostech, které nemají nic společného s výběrem partnera (např. nakolik je člověk na fotografii extrovertní, přátelský, politicky angažovaný). Když ale muži posuzovali, jak jsou jiní muži na fotografiích žádoucí coby sexuální partneři pro opačné pohlaví, výrazně nadhodnocovali posuzované muže oproti skutečnému hodnocení ze strany žen. Totéž ovšem platilo i naopak: pokud ženy hodnotily, jak jsou jiné ženy na fotografiích žádoucí coby sexuální partnerky mužů, výrazně jim přidávaly oproti skutečnému hodnocení těchto žen ze strany mužů (Hill v tisku). Sarah Hill upozorňuje, že nadhodnocování konkurentů je spojitou nádobou se zkreslením při sebehodnocení.

Celkově lze říci, že muži i ženy bedlivě posuzují fyzickou přitažlivost svých potenciálních partnerů. Některé tyto standardy jsou pohlavně indiferentní, ve většině kritérií se však pohlaví liší. Muži hodnotí fyzickou atraktivitu u potenciální partnerky výše než ženy u potenciálního partnera a má to svoje evoluční opodstatnění. Některé části lidského těla jsou současně pod vlivem přírodního výběru i pohlavního výběru, u pohlavního výběru navíc na základě hned několika různých kritérií. Výsledkem je pak ztělesnění složité rovnováhy mezi těmito procesy ve formy živého tvaru. Některé z těchto struktur se stávají „výstavní“ plochou vnitřních vlastností jedince. Nejsložitější z nich je asi lidský obličej, který připomíná arénu, v níž se utkává velké množství selekčních procesů současně.

Nesnadnost testování různých hypotéz spočívá zejména v nesnadnosti odlišit jednotlivé vlivy působící na jednu a tutéž strukturu. Je otázkou,

jak vlastně takové množství informací posuzujeme a jakou cestou dospíváme ke konečnému rozhodnutí. Podle *hypotézy mnohočetného poselství* představuje každý jednotlivý signál zprávu o něčem trochu jiném (Møller, Pomiankowski 1993); to koresponduje s výsledky výzkumu, podle kterého vnímaná atraktivita člověka ze statistického hlediska *není jednorozměrná*, ale má řadu vzájemně nesouvisejících rozměrů (Cunningham *et al.* 1995). *Hypotéza redundantního signálu* naopak předpokládá, že sledujeme větší množství znaků, abychom jejich poměřováním získali lepší odhad *celkové kvality* partnera, než je možné na základě jediného znaku. Pro tuto hypotézu svědčí fakt, že mezi sebou silně korelují samostatná hodnocení atraktivity různých částí těla stejných žen (samotný obličej, nahá postava zepředu se zakrytým obličejem a nahá postava zezadu). Ve všech třech částech těla se totiž v odlišných znacích odráží stále totéž: hladiny estrogenů (Thornhill, Grammer 1999).

Základní prvky ženské krásy jsou v hlavních rysech konzistentní napříč kulturami; lidé různých populací se v hodnocení krásy žen pocházejících z různých populací dobře shodují (Cunningham *et al.* 1995). Poslední studie fyzické atraktivity ženské postavy a obličeje za pomoci moderní geometrické morfometrie potvrzují všechna nejdůležitější dosavadní zjištění (Schaefer *et al.* 2006). Už nemluvňata hledí na atraktivnější obličeje déle, i s hezkými panenkami si hrají déle než s nehezkými, což je další důkaz, že tyto preference mají silný genetický základ (Langlois *et al.* 1990). To ovšem zdaleka neznamená, že by v partnerských preferencích neexistovaly žádné kulturní rozdíly – právě naopak (viz kapitolu Pohlavní výběr, kultura a civilizace).

Osobní vlastnosti, chování a podobnost partnerů

Napříč kulturami preferují ženy u mužů některé povahové *vlastnosti*, jež přinejmenším v určité míře mohou souviset jak s ekonomickými zdroji a sociálním statutem, tak s vlastnostmi tělesnými – *zralost, ambice a pracovitost*. V lovecko-sběračské společnosti našich předků byl lov záležitostí zkušenosti, která přichází s věkem (Buss, Schmitt 1993). Sami známe např. zvyšování platu s vě-

kem, mladí muži totiž jen zřídka mají požadované zkušenosti. Možná právě tato skutečnost vedla k tomu, že ženy také preferují znaky zkušenosti a upřednostňují starší muže, a to jak v dotazníkových šetřeních, tak i v reálném životě. Extrém najdeme u domorodého etnika Tiwi na dvou ostrovech u severního pobřeží Austrálie. U jeho příslušníků vládne *gerontokracie* – velmi staří muži zde mají největší prestiž a sociální postavení, ovládají pozemky, přírodní zdroje a mají hlavní slovo při uzavírání sňatků (Hart, Pilling 1960, cit. Buss 1999).

O to více je znalost a zkušenost muže hodnocena v naší komplexní společnosti. Reprodukční hodnota stálého partnera ovšem závisí na věku obou partnerů. Třicetiletá žena má mnohem vyšší reprodukční hodnotu pro padesátiletého muže než pro dvacetiletého. Čím je muž starší, tím relativně mladší ženy si vybírá. Míra ovšem mezi různými kulturami kolísá. Chlapci mezi 12 a 19 lety preferují mírně starší ženy, než jsou sami, tedy opět blíže ideálnímu věku z hlediska plodivosti (Kenrick *et al.* 1996). Tito nedospělci ovšem mají mizivou šanci – dvacetileté ženy většinou preferují starší, zkušenější a zajištěnější muže. Výslednicí mužských a ženských preferencí je pak poměrně stabilní vzorec věkového rozdílu mezi manželi, resp. dlouhodobými partnery, kdy muž je nejčastěji o 2 až 5 let starší.

U muže je podle žen krajně nežádoucí *nedostatek ambicí a cílů* (Buss, Schmitt 1993). Ženy často ukončí dlouhodobý vztah s mužem, pokud ztratil práci, postrádá-li pracovní cíle nebo je vyloženě líný (Betzig 1989). I v našich lidových pohádkách přišel Honza ke štěstí – získal princeznu, až když konečně slezl z pece a začal něco dělat. Protože je ale dnes společenské postavení do jisté míry spojeno se *vzděláním*, hodnotí ženy v naší společnosti právě nedostatek vzdělání u budoucího partnera velmi negativně (Buss, Schmitt 1993).

Všeobecně preferovaní kulturně úspěšní muži i muži fyzicky atraktivní bývají ovšem často arogantní, vypočítaví a sledují své vlastní sexuální/reprodukční zájmy, tedy preference více žen, nejen investice do jedné ženy a jejích dětí. Úspěch těchto mužů může být dán výrazným rozvinutím některých vlastností za cenu umenšení mnoha jiných, pro život rovněž důležitých vlastností. Významným kritériem ženského výběru jsou pro-

to také osobní vlastnosti muže, na jejichž základě žena pozná, že je v budoucnu nejen schopen, ale také *ochoten* dlouhodobě do ní investovat. Protože žena je často fyzicky slabším z partnerů, je z jejího pohledu také důležité, aby muž byl spolehlivý a *psychicky stabilní*. Psychicky nestabilní muž se hůře vzdává svých zdrojů a vyžaduje příliš mnoho pozornosti a času. Ve vypjatých situacích může představovat nebezpečí pro ženu a její děti. Ženy skutečně hodnotí emocionální stabilitu a orientaci na rodinu u potenciálního manžela výše než muži u své potenciální manželky (cf. Oda 2001, Waynforth 2001). Pokud ženy posuzují fotografie mužů, pod nimiž jsou připsány různé vlastnosti (např. kreativní, chápavý, vysokoškolač, mírný), liší se ženské volby podle toho, na jak dlouho má muž jejich partnerem být. Dobré charakterové vlastnosti, jako např. spolehlivý, mírný, zralý, byly mnohem výše ceněny pro dlouhodobý než pro krátkodobý vztah a také více ženami vdánými, které již měly své zkušenosti (Scheib 1997, cit. Buss 1999, s. 126). Ženy hodnotí potenciálního manžela, který je mírný, chápavý a inteligentní, výše než potenciálního manžela, který tyto vlastnosti nemá, ale má potenciál být kulturně úspěšný (Buss 1989).

Ženy jsou přitom mnohem kritičtější k vlastnostem indikujícím rodičovské investice u potenciálního partnera než muži u potenciální partnerky (Kenrick *et al.* 1993). Přitom je tento dimorfismus omezen právě a jen na kontext výběru partnera, při výběru potenciálních přátel nebo sousedů se neprojevuje (Brase 2006). Když ženy hodnotily snímky, na nichž byli muži v různých situacích s dětmi, byl jako potenciální manžel nejatraktivnější ten muž, který se živě bavil s devítiměsíčním dítětem. Vůbec nejhůře dopadl (ten-týž) muž, který zcela ignoroval z plna hrdla plačící dítě (La Cerra 1995). Když muži hodnotili v obdobných pozicích ženy, žádné rozdíly nebyly zaznamenány, ženskost a mateřství jako by dobrý vztah k dětem přinášely samy. Znaky indikující rodičovské investice u mužů mají pozitivní vliv na ženské hodnocení atraktivity muže, leč žádný, nebo dokonce negativní vliv na mužské hodnocení atraktivity ženy (Brase 2006). Bylo také zjištěno, že muži (američtí vysokoškoláci), kteří mají milostný vztah (chodí) s nějakou dívkou, mají významně *nižší* hladiny testosteronu než jejich vrs-

tevníci, kteří s nikým nechodí. Nejnižší byly hladiny testosteronu u mužů, kteří již byli otci. Ukazuje se, že dlouhodobý vztah se ženou znamená nižší hladiny testosteronu (Burnham *et al.* 2003). Autoři uvádějí, že jejich data nevypovídají nic o proximativních mechanismech tohoto stavu. Výsledek může být způsoben tím, že muži s vyššími hladinami testosteronu se věnují více krátkodobým sexuálním vztahům než trvalejším. Hladiny testosteronu ovšem mohou být také ovlivněny sexuálními aktivitami. Jiný výzkum ukázal, že v souvislosti s otcovstvím prodělává mužské tělo jisté biologické změny ve smyslu lepšího přizpůsobení nové situaci: v průběhu těhotenství partnerky, porodu a péče o malé dítě mají otcové snížené hladiny testosteronu a zvýšené hladiny progesteronu oproti stejně starým mužům, kteří otci nejsou (Berg, Wynne-Edwards 2001).

Ženy preferují muže, kteří jsou schopni s nimi vytvořit intimní, emocionálně uspokojivý vztah (Buss 1994). Preference pro takový vztah se zdá být prioritou materiálně zajištěných kultur, je totiž nejčastější ve středních a vyšších společenských třídách západních kultur (Hewlett 1992). To neznamená, že by v ostatních kulturách neměl význam při vzniku a udržování párové vazby, jen nemusí být na prvním místě. V jiných kulturách prostě ženy věnují více úsilí zachování života svých dětí než rozvíjení uspokojivého intimního vztahu s partnerem. Ze studií partnerské žárlivosti ovšem vyplývá, že emocionální vztah je pro mnoho žen důležitý. Ženy (více než muži) udávají výraznější fyziologické potíže při partnerské emocionální nevěře (vytváření emocionálního vztahu s jinou ženou) než při jeho sexuální (fyzické) nevěře. U mužů najdeme přesně opačný vzorec (Gaulin *et al.* 1997).

Pro dlouhodobý partnerský vztah je ovšem důležitá přinejmenším kompatibilita v postojích, která nemusí znamenat totožnost, ale spíše funkční slučitelnost. Tato komplementarita však musí být založena na shodě v základech. K takovým základům patří především příslušnost ke stejné sociální skupině. Lidé se přitahují a párují se na základě shody v rase, náboženství, etniku, věku (stejně generační zkušenosti), úrovni vzdělání a povolání, původu ze stejné lokality a socioekonomické vrstvy atd. Tato *sociální homogamie* vychází jednak z každodenních možností střetávání partne-

rů – častěji se prostě kontaktují a mluví spolu lidé, kteří se po většinu dne z jiných důvodů vyskytují blízko sebe. Efektivně však v mechanismu sociální homogamie působí fakt, že takoví lidé mají také podobný jazyk („slovník“), podobně uvažují, lépe se vzájemně chápou, mají podobné návyky, jedí podobná jídla, prostě jsou *kulturně kompatibilní* (cf. Doosje *et al.* 1999).

Existují i doklady o tom, že preference podobnosti u partnerů nejsou jen důsledkem každodennosti mezilidských kontaktů, nýbrž součástí našeho evolučního dědictví. Nasvědčuje tomu *morfologická homogamie*, tj. vzájemná přitažlivost lidí *podobných si fyzicky*, přičemž jedním z kritérií je opět obličej. Tyto preference se mohou v průběhu života měnit, většinou však zůstávají stále stejné – druhá manželka je často jen mladší, ale jinak velmi podobnou „verzi“ manželky první. Partneři jsou si v obličejí mnohem podobnější, než by odpovídalo náhodnému párování. Částečně to může být dáno tendencí volit si partnery na podobné pozici na žebříčku fyzické přitažlivosti (viz předchozí kapitola). U obou pohlaví existují žebříčky atraktivity a každý se uchází o nejatraktivnějšího partnera a soupeří o něj s jinými příslušníky svého pohlaví. Po zkušenostech s odmítnutím atraktivnější osobou nebo jen ze strachu z odmítnutí je výsledkem stav, kdy ti nejatraktivnější chodí s těmi nejatraktivnějšími, méně atraktivní s těmi méně atraktivními atd. Jenomže kritéria atraktivity nejsou na obou stranách stejná (liší se výrazně v sexuálně dimorfních znacích) a kromě toho například atraktivní obličejové jsou si sice podobnější, protože jsou blíže populačnímu průměru, méně atraktivní jsou ale rozptýleny od průměru na všechny strany – dva náhodně vybraní lidé už si vzájemně moc podobní být nemusí. Je možné, že více důvěřujeme tvářím podobným naší vlastní, protože tím upřednostňujeme lidi, kteří jsou nám pravděpodobně příbuzní. Značný podíl párů ale představuje partnery, kteří jsou si v obličejí mnohem podobnější, nejenom ve srovnání s náhodným párováním, ale i ve srovnání s párováním na základě stejné míry atraktivity. Zdá se tedy, že se skutečně přitahují lidé, kteří jsou si fyzicky podobní a využívají přitom narcistický mechanismus – hledají v partnerovi sebe sama (Alvarez, Jaffe 2004). V minulosti to mohlo znamenat skutečně bližší či vzdálenější příbuzné, dnes to mohou

být lidé, kteří sice nejsou naši příbuzní, ale jsou s námi fyzicky a pravděpodobně i jinak kompatibilnější. Biologickým přínosem takového výběru může být redukce přílišné alelické variance (genetické rozmanitosti) u diploidních druhů s rozsáhlým genomem (Jaffe 1998). Mechanismem může být imprinting v dětském věku, který v nás zanechávají rodiče. Je známá přitažlivost ke znakům podobným rodičovským, např. barva vlasů partnerů žen pozitivně koreluje s barvou vlasů jejich otců (Little *et al.* 2003).

Vizuální paměť na rodiče se může u dětí podílet na vytváření kritérií přitažlivosti partnerů. Svoji roli v preferenci fyzicky podobných partnerů může hrát i otázka posuzování paternity z vnějších znaků. Individuální preference při výběru partnera jsou tedy minimálně stejně tak důležité jako univerzální ideály, platné pro všechny lidi. Jejich výzkum však není zdaleka tak jednoduchý, protože je při něm třeba analyzovat také vlastnosti člověka, který si vybírá.

Skryté volby

Mužské zdroje, ženská krása i chování partnerů, to všechno jsou více či méně *zjevné* a často i *vědomě ovlivňované* partie „strategické hry“ s názvem výběr partnera. Pohlavní výběr však probíhá i ve formách skrytých. Nejen že se touha po jiném člověku nedá naplánovat a přichází nečekaně a není s ní vědomě možné mnoho počít, člověk se občas sexuálně stýká i s jiným partnerem, než se kterým na základě vlastního vědomého rozhodnutí vytvořil trvalý partnerský svazek. A dokonce můžeme být silně přitahováni člověkem, který neodpovídá *naším vlastním vědomým kritériím* výběru partnera.

Utajená ovulace?

Jedním ze znaků považovaných za základ lidského sexuálního chování je absence vnějších příznaků ovulace – utajená, skrytá ovulace žen (*concealed ovulation*) a jejich konstantní receptivita. Z tohoto pohledu je žena ochotná k sexu v každé fázi svého reprodukčního cyklu, je trvale sexualizovaná. Současně ani její okolí ani ona sama nepozná přesný okamžik své ovulace. Zdálo by se tedy, že se tím člověk zásadně odlišuje od ostatních savců, jejichž sexuální chování otrocky respektuje logiku

reprodukčního cyklu a období plodnosti. V poslední době se však ukazuje, že lidská sexualita má k té zvířecí mnohem blíže, než bychom podle tohoto modelu očekávali. Na jedné straně to potvrzují nové poznatky o sexualitě primátů, podle nichž má chování primátů daleko k mechanické strojovosti. Zejména sexualita a pohlavní výběr lidopů zahrnuje velmi komplexní vzorce chování, které ovlivňují celou societu (cf. Vančata, Vančatová kapitola 1), což přibližuje lidoopy člověku. Kromě člověka jsou ke styku mimo neplodnější období svolné i samice některých jiných druhů primátů (orangutani, šimpanzi, některé druhy makaků), a to včetně doby březosti a laktace (Brewis, Meyer 2004).

Na druhé straně přibývá důkazů, že sociosexuální chování žen ani jejich protějšků v průběhu menstruačního cyklu není konstantní. Především se ukazuje, že ženská ovulace není tolik „utajená“, jak se dosud zdálo. S věkem (a patrně zkušenostmi s vlastním tělem) se zvyšuje podíl žen, které *tvrdí*, že si okamžik ovulace uvědomují (Buršíková 2005). Není sice jisté, zda si ženy skutečně uvědomují právě okamžik ovulace (Sievert, Dubois 2005), honba vědců za tímto okamžikem je pochopitelná z hlediska rozvoje metod přirozené antikoncepce a plánovaného rodičovství, zároveň však je v určitém smyslu nadbytečná. Mnoha výzkumy je totiž jasně potvrzen fakt, že relevantní tělesné parametry žen a chování žen vůči sexuálním partnerům se v průběhu jejich menstruačního cyklu mění spolu s měnící se možností otěhotnění a že se v závislosti na fázi menstruačního cyklu mění také chování mužů vůči ženám. Prostředníkem jsou pravděpodobně cyklické změny hladin ženských pohlavních hormonů. Již dlouho se v sexuologické literatuře objevuje diskuse o emocionálních změnách souvisejících s kolísáním hladin pohlavních hormonů v průběhu menstruačního cyklu (cf. Paige 1971). Teprve evoluční pohled však dovoluje jejich propojení s dalšími fyziologickými a behaviorálními změnami v jedné, relativně ucelené koncepci.

V průběhu menstruačního cyklu se mění preference výběru partnerů. V nefertilním období (luteální fáze, menstruace) dává žena přednost mužům s méně maskulinními rysy (obr. 15, 4b a 5f), kteří mají pravděpodobně větší tendenci k otcovskému chování. V pozdní folikulární a v ovulační

fázi dávají ženy přednost mužským obličejům, které jsou symetričtější a mají více maskulinní rysy (Penton-Voak *et al.* 1999) (obr. 15, 4a a 5e). V ovulační fázi tak ženy upřednostňují mužské rysy, které poukazují na jeho fyzické zdraví, jeho imunitu a kvalitu jeho genetické výbavy (Jones *et al.* 2005). Tato změna se projevuje ve vizuálním vnímání muže a ve vnímání vůně jeho feromonů (Penton-Voak *et al.* 1999), viz další kapitola. Během ovulační fáze má žena nejcitlivější čich a byl rovněž zaznamenán mírný vzestup v množství nosem vdechovaného vzduchu (Weller 1998), což může zlepšovat přístup vdechovaného vzduchu k čichové sliznici. Morfologické rysy mužského obličeje, které jsou spojeny s výskytem onemocnění, jsou v plodném období cyklu ženami vnímány negativněji než v období neplodném (Jones *et al.* 2005). Míra atraktivity může ovlivnit posouzení zdravotního stavu jedince až tak dalece, že zdravotní stav atraktivnějších mužů bývá přeceňován, zatímco méně atraktivní muži bývají ze zdravotního hlediska podceňováni (Grammer, Thornhill 1994). Faktory ovlivňující výběr sexuálního partnera jsou rozdílné pro krátkodobý a dlouhodobý vztah (Penton-Voak *et al.* 1999). Muži s maskulinnějšími rysy častěji vyhledávají krátkodobé sexuální vztahy než muži s ženštějšími rysy obličeje (Thornhill, Gangestad 1999). V jiném výzkumu ženy obecně *nepreferovaly* muže s výrazně vyvinutými znaky odrážejícími testosteron, což nepotvrzuje imunopresivní hypotézu, charakter vybírajících žen ovšem nebyl specifikován. Projevy vyšších hladin testosteronu na mužských obličejích byly atraktivnější pro ty ženy, které měly *vyšší skóre sociosexuality*, tj. vykazovaly výrazné tendence ke krátkodobým sexuálním stykům. Autoři výsledek interpretují tak, že ženské preference závisí na situaci: pokud si žena chce zajistit investování muže, vyhne se výrazně maskulinnímu mužskému obličejí, pokud hledá krátkodobé sexuální vztahy, bude naopak znaky testosteronu preferovat (Waynforth *et al.* 2005). V průběhu menstruačního cyklu se mění také preference pro mužský hlas, přičemž mužnější hlas ženy preferují v pozdní folikulární fázi, tedy opět když jsou neplodnější. Současně bylo zjištěno, že *větší* výkyvy ve vnímání mužského hlasu v průběhu cyklu prodělávají ženy s celkově *nižšími* hladinami estrogenů (resp. metabolitu estron-3-glukuronidu), tedy

somaticky maskulinnější ženy, než ženy s vyššími hladinami estrogenů. Tuto skutečnost autoři interpretují tak, že femininnější ženy jsou s to získat mnohem snáze investici i od maskulinnějšího muže, takže nepotřebují nijak výrazně měnit svoje preference v průběhu cyklu (Feinberg *et al.* 2006). Tito autoři současně zjistili, že v průběhu cyklu se mění pouze hodnocení maskulinity, nikoliv hodnocení dominance mužského hlasu. Z toho vyplývá, že změny by neměly být způsobeny odlišnou percepcí různě vysokých tónů v průběhu cyklu, ale skutečně existencí dvou odlišných neuronálních/psychických modulů, jednoho pro dominanci mužského hlasu a druhého pro jeho maskulinitu (Feinberg *et al.* 2006). Jak bylo uvedeno v jedné z předchozích kapitol, obojí pohlaví hodnotí svoje konkurenty stejného pohlaví jako atraktivnější, než pro opačné pohlaví ve skutečnosti jsou (Hill v tisku). Ukazuje se, že muži přitom mají tendenci nadhodnocovat dominanci svých rivalů především v době, kdy je jejich partnerka v neplodnějším období (Burriss, Little 2006).

V průběhu menstruačního cyklu se mění ženské hodnocení mužské atraktivity na základě chování mužů v intrasexuální kompetici. V neplodnějším období vzrůstají ženské preference pro intrasexuálně kompetitivnější muže, ovšem pouze v kontextu krátkodobých, nikoliv dlouhodobých vztahů (Gangestad *et al.* 2004). Také charakter ženské žárlivosti se mění v průběhu menstruačního cyklu. Během menstruace, když jsou hladiny estrogenů relativně nízké, jsou ženy žárlivější na partnerovu možnou sexuální nevěru, zatímco uprostřed cyklu, kdy jsou hladiny estrogenů relativně nejvyšší, jsou ženy žárlivější na emocionální vztah partnera k jiné ženě (Gaulin *et al.* 1997).

V průběhu menstruačního cyklu se mění také atraktivita ženy. Během folikulární a ovulační fáze se měkké tkáně, jako jsou ušní lalůčky, prsty nebo prsa, stávají symetričtější. Dochází k morfologickým změnám na obličejí, které způsobují, že ženský obličej je ve folikulární fázi vnímán jako atraktivnější než ve fázi luteální (Roberts *et al.* 2004). Pravděpodobně jde o změnu velikosti, barvy a plnosti rtů, dilataci duhovky a změnu barvy kůže (Roberts *et al.* 2004). Rovněž proceptivita (vyzývavost) žen se zvyšuje ve fázi folikulární a nejvyšší je během ovulace (Pawłowski 1999). Vyšší atraktivita může zvýšit počet potenciálních sexuálních

partnerů (Roberts *et al.* 2004), tj. rozšířit výběr o kvalitnější muže, nebo zvýšit investici stálého sexuálního partnera a jeho ochotu do ženy investovat.

Některé změny v průběhu menstruačního cyklu lze interpretovat jako obranné mechanismy, které snižují pravděpodobnost nechtěného početí po znásilnění. Nechtěné početí po znásilnění znemožňuje ženě výběr biologického otce. Žena navíc přichází o jakoukoliv možnost otcovské péče a ochrany pro sebe i dítě. Kromě toho klesá její atraktivita pro ostatní případné partnery a hrozí jí sankce ze strany partnera stávajícího (Petralia, Gallup 2002). Obranné mechanismy, které mají bránit nechtěnému početí, se proto mění v průběhu menstruačního cyklu, v ovulační fázi se projevují nejvíce. V ovulační fázi se výrazně snižuje tendence žen k riskantnímu chování, které by mohlo vést ke znásilnění a oplození nežádoucím mužem (Chavanne, Gallup 1998). Několik experimentů rovněž svědčí pro nárůst fyzické síly ženy během fertillní fáze menstruačního cyklu. Zvyšuje se síla stisku ruky a celkově stoupá motorická aktivita (Petralia, Gallup 2002). Podle statistik je také skutečně nejméně žen znásilněno během fertillního období (Chavanne, Gallup 1998).

Preference ženy ani její atraktivita pro muže v průběhu menstruačního cyklu konstantní *není* a mění se v závislosti na pravděpodobnosti oplození. Ženy podvědomě vnímají vlastní reprodukční stav a zacházejí s ním ve smyslu maximalizace své fitness. Současně mají dostatečné percepční, emocionální a inteligenční „vybavení“ na to, aby dokázaly rozeznat muže, se kterým se vyplatí mít pohlavní styk i bez jistoty jeho rodičovské investice. Vysvětlení krátkodobých sexuálních vztahů na základě hledání dobrých genů je podporováno také tím, že ženy kladou vyšší důraz na fyzickou atraktivitu u krátkodobého partnera než partnera dlouhodobého (cf. Buss 1999). (K jiným pohnutkám ženských krátkodobých sexuálních vztahů patří zajištění bezprostředních zdrojů – výměna za sex, podpora kompetice spermií, zhodnocení muže jako budoucího partnera a zlepšení šance na přežití budoucích potomků rozmazáním paternity; tato vysvětlení však nejsou propojena s preferencemi žen pro atraktivní muže v plodné fázi cyklu; cf. Hrdý 1981). V podmínkách monogamie a nezbytné otcovské investice však tyto

ženské tendence současně představují prostředek smíšené ženské strategie – riskovat investice stáلهo partnera a nechat se oplodnit kvalitnějším mužem. Zatímco pohlavní styk s dlouhodobým partnerem je prakticky rovnoměrně rozložen podél celého menstruačního cyklu (s několika výkyvy), styk s jiným mužem probíhá ponejvíce uprostřed menstruačního cyklu okolo ovulace, tj. v nejpłodnější fázi (Baker, Bellis 1995). Ze studií krevních skupin v různých populacích vyplývá, že 0 až 30% (medián 9%) sociálních otců živí a vychovává děti jiného biologického otce, tj. aniž by to sociální otec věděl (Bellis *et al.* 2005). V novější studii Anderson (2006) poukazuje na různorodost metod pro odhad *nepaternity* u člověka, užitých v dřívějších pracích. Skutečná míra *nepaternity* je podle něho silně závislá na příslušné sociální situaci; v podmínkách s vysokou jistotou *paternity* (většinou manželství, muži nemají důvod testovat *paternity*) se *nepaternity* pohybuje okolo 1,7%, zatímco v podmínkách s nízkou pravděpodobností *paternity* (muži mají větší nejistotu o své *paternitě*, podstupují *paternitní* testy, častější neplánovaná těhotenství, nesezdané páry a pod.) je *nepaternita* až 29,8%. Skutečná míra *nepaternity* příslušné populace pak odpovídá váženému průměru obou těchto situací, pro muže z Albuquerque (Nové Mexiko) činí celkový odhad asi 3,7% (Anderson 2006). Z naší *povrchní* či *fakultativní monogamie* si ovšem nemusíme nic dělat, je to s ní stejné dokonce i u gibonů, mezi primáty považovaných za samotný „vzor monogamie“. V období, kdy samice gibona bělorukého (*Hylobates lar*) může zabřeznout, představuje až 12% (!) všech kopulací styk mimo stálý pár (Reichard, Sommer 1997).

V různých kulturách se povědomí o plodných a neplodných dnech poněkud rozchází se „západní“ představou fertilního okna. Podle běžné interpretace lidé příslušné kultury neznají reprodukční biologii člověka, což se považuje za důkaz skrytosti ovulace. Například muži i ženy lovců sběračů etnika Hadza (Tanzánie) považují období těsně po menstruaci za nejpříhodnější pro otěhotnění, prostředek cyklu označilo jen asi 10% respondentů (Marlowe 2004). Nejnovější studie pravděpodobnosti otěhotnění u žen západní populace ukazují, že (a) otěhotnět lze prakticky v kterékoliv fázi menstruačního cyklu a (b) u značného procenta žen je pravděpodobnost početí skutečně dost vy-

soká už i bezprostředně po skončení menstruace (Wilcox *et al.* 2000). Je tedy otázkou, nakolik jde o chybné povědomí o reprodukční biologii v určité kulturní tradici a nakolik může jít o odraz skutečných biologických rozdílů (např. ekologicky podmíněných) mezi ženami různých populací.

Navzdory tomu, že je okamžik ovulace u člověka utajený, pravděpodobnost oplození se stále promítá do fyziologie těla a chování mužů i žen. V době nevhodnější pro oplození ženy podvědomě preferují fyzicky atraktivní (maskulinní, symetrické, dominantní) muže, zatímco mimo plodné období muže příhodné jako dlouhodobé sociální partnery, schopné a ochotné k dlouhodobé rodičovské investici. V proximativním mechanismu uplatnění těchto ženských preferencí může hrát jistou roli ženský kopulační orgasmus.

Ženský orgasmus a „válka spermií“

Ženský orgasmus byl dlouhou dobu z evolučního hlediska hádankou. Zatímco mužský orgasmus je jasnou adaptací nezbytnou pro oplození, ženský orgasmus není pro oplození nutný. Výskyt ženského orgasmu během kopulace je mnohem variabilnější než výskyt mužského orgasmu, jak v rámci populace tak i (pravděpodobně) mezi různými populacemi. Ani mužské ani ženské genitálie nejsou nijak zvlášť uzpůsobeny k tomu, aby ženě během kopulace přivodily orgasmus (Jones 1999, s. 566). To vedlo některé evoluční biology k názoru, že ženský orgasmus je spíše vedlejší produkt (spandrel) než přímý výsledek přírodního výběru (Symons 1979). Ženský orgasmus vykazuje jasné znaky homologie s orgasmem mužským: jeho nejběžnějším centrem je bohatě inervovaná *clitoris*, orgán homologický penisu, a orgasmické svalové kontrakce mají stejnou frekvenci jako mužské ejakulační kontrakce, jeden stah za 0,8 sekundy. Kromě toho najdeme značné podobnosti mezi sexuálním klimaxem u žen a neejakulačním klimaxem, který zažívají mnozí chlapci před pubertou. Ženský orgasmus je podle této představy prostě něco tak nepodstatného jako mužské prsní bradavky – stále přítomný, protože se v nitroděložním vývoji zakládá u obou pohlaví, ale prakticky nemá funkční význam. Taková představa ovšem kontrastuje s faktem, že pro mnoho žen je sexuální uspokojení důležité a že se muži snaží uspokojení u žen

dosahovat, i když k tomu zdánlivě nemají žádný smysluplný ultimativní důvod (Jones 1999).

Robin Baker a Mark Bellis (1995) se domnívají, že funkci ženského orgasmu našli. Ve svých studiích dali dohromady informace z dotazníků ohledně pohlavního styku s parametry tzv. zpětného výtoku (*back flow* – směs ejakulátu a ženských sekretů vypuzená po pohlavním styku z pochvy), který shromažďovaly páry dobrovolníků. Přitom bylo zjištěno, že pouze vyvrcholení, které proběhne v době jednu minutu před mužovou ejakulací do objevení se zpětného výtoku (tj. asi do 45 minut po ejakulaci, s přerušením asi na 15 minut, kdy je ejakulát koagulován) je retenční, což znamená, že vede k zadržení největšího množství spermií v ženském pohlavním ústrojí. To může podstatně zvýšit šanci na oplození díky zesílení transportu spermií z pochvy do dělohy. Právě takový retenční orgasmus ženy emocionálně hodnotí jako sexuálně nejspokojivější a také tyto orgasmy prožívají častěji s fyzicky atraktivnějšími muži (s nižší mírou fluktuální asymetrie) (Thornhill *et al.* 1995). Z rozsáhlých dotaznických šetření vyplývá, že ženy, které měly mimomanželský styk, měly mnohem častěji retenční orgasmus s tímto náhodným partnerem než se svým stálým partnerem. Ženský kopulační orgasmus není pro oplození nezbytný, ženy otěhotní běžně i bez něho. Může však mít výrazný vliv na výsledek kompetice spermií a zvyšuje pravděpodobnost oplození *konkrétním mužem*, který retenčního orgasmu u ženy dosáhne (Baker, Bellis 1995, s. 237–238). Retenční orgasmus proto poskytuje ženě možnost „skryté volby“ biologického otce jejich dětí. V podmínkách volnějších sexuálních zvyků, kde se paternita nespojuje se sexualitou nebo není důležitá, žena tak prostě upřednostní jednoho (nejatraktivnějšího) ze svých partnerů. Díky tomuto mechanismu může ale žena využívat smíšené strategie i v podmínkách formální monogamie. Díky pravidelnému sexuálnímu styku může ujišťovat svého stálého partnera o jeho paternitě, těžit ze sociálních a ekonomických výhod z tohoto plynoucích a současně se občas „zapomenout“ s mužem snů (kvalitních genů), kterému svým správně načasovaným kopulačním orgasmem poskytne výraznou výhodu ve válce spermií proti svému stálému partnerovi. Tento mechanismus ženám umožňuje, aby jejich potomstvo dostalo současně tu nejlepší genetickou

výbavu i sociální a ekonomické zajištění, což je při naší rozvinuté K-strategii a celkově malém počtu potomků na jednoho člověka velmi podstatné. Podmínkou bezproblémového fungování tohoto systému ovšem je, aby muži buď nepodmiňovali sociální otcovství (a výrazné investice) otcovstvím biologickým (u některých lovců-sběračů) nebo aby bylo zachováno zdání dokonalé monogamie (v naší kultuře). Ve druhém případě musí sexualita zůstat věcí přísně soukromou, nekompromisně skrytou, něčím, o čem se „ve slušné společnosti“ nemluví. Pokud v pohledu na lidskou sexualitu uplatníme uvedený vztah ženského orgasmu a retence spermií, mají muži dobrý důvod zajímat se o sexuální uspokojení svých partnerek a také tak činí. Podle tohoto modelu lze předpovídat, že se muži budou celkově více zabývat sexuálním uspokojením žen v těch kulturách, kde nemají k dispozici efektivnější prostředky vnější kontroly ženské sexuality a plodnosti.

Baker a Bellis (1995) také uvádějí, že se v mužské sexuální fyziologii vyvinula odpověď na nebezpečí ze strany ženy a soků. Muž totiž dávkuje svoje spermie podle času, který uplynul od poslední kopulace s jeho stálou partnerkou. Pokud byl muž celou dobu se svou partnerkou, i když s ní nesouložil, po stejné době abstinence ejakuluje mnohem méně spermií, než když s ní tento čas netrval. Z pohledu kompetice spermií získávají svůj zcela konkrétní význam mnohé aspekty lidské sexuality, které nebyly dosud uspokojivě vysvětleny, jako je například morfoloická a fyziologická rozmanitost spermií. Kromě toho Baker s Bellisem tvrdí, že ženský *nekopulační* orgasmus vyvolaný masturbací může natolik změnit prostředí v pochvě, že na dlouhou dobu znemožní oplození. To údajně poskytuje ženám značnou flexibilitu k dosažení jejich reprodukčních cílů, neboť mohou načasováním a intenzitou masturbace ovlivňovat výsledek „války spermií“ různých mužů. Podobně může mužská masturbace sloužit k úpravě parametrů spermatu – na řadu se dostane taková dávka, jejíž vlastnosti se budou nejvíce hodit v hrozící „válce spermií“.

Kompetice spermií může vysvětlit také parametry mužského pístovitého penisu, který je spolu s hlubokými kopulačními průniky a přiřazením (častými zejména po delší době odloučení stálých sexuálních partnerů) efektivním prostředkem pro

mechanické odstraňování spermatu jiného muže z pohlavního ústrojí ženy. Tyto vlastnosti mužského penisu byly potvrzeny empiricky pomocí umělých penisů (jinak používaných ženami k masturbaci) a umělých vagín (Gallup, Burch 2004). Když se pyj zasune do pochvy, široký žalud (*glans penis*) se žlábkem (*collum glandis*) v kombinaci s uzdičkou (*frenulum*) umožňuje, aby se při pohybu ven spermie zachytily ve žládku a při pohybu dovnitř penis nezatlačoval již vypumpované spermie zpět. Penis tedy funguje jako efektivní píšť, ovšem pouze tehdy, když proniká hluboko do vagíny. Sexuologové správně přesvědčují muže o tom, že není žádná souvislost mezi velikostí penisu a intenzitou prožívání sexuálního vzrušení a že dlouhý penis není tím nejpodstatnějším z hlediska sexuálního uspokojení ženy. Uspokojení ženy ovšem nemusí být jediným účelem, ke kterému je mužům dlouhý a správně tvarovaný penis dobrý (tab. 1).

Čich v pohlavním výběru

Tělesný pach se podílí na regulaci endokrinních, sexuálních a sociálních funkcí u mnoha živočišných druhů. Uvažuje se o tom, že také výběr partnera u člověka je v určité míře zprostředkován podvědomě čichem. Tento poznatek se zdá být v kontrastu se všeobecně přijímanou představou o rudimentárním charakteru čichu u člověka. Zrak má u primátů skutečně velký význam a v mnoha ohledech čich nahradil. U člověka došel tento trend nejdále, což je vidět jednak na dokonalém barevném stereoskopickém vidění, jímž jsme nadáni, ale například také na procentu pseudogenů (nefunkčních genů) pro čichové receptory, které je u člověka mezi primáty nejvyšší (Gilad *et al.* 2004). Představa o špatném lidském čichu je však mylná – na některé molekuly je lidský čich extrémně citlivý (*cf.* Devos *et al.* 1990) a v poslední době musíme změnit zavedený názor, že chemosenzorické informace nemají u člověka žádnou významnou funkci. Týká se to zejména čichu v souvislosti se sexualitou.

Člověku, jinak „nahé opici“, zůstalo zachováno na těle ochlupení právě v místech, kde se vyskytují apokrinní potní žlázy (okolo vnějších genitálií a konečníku, v podpaží, okolo nosu a na několika dalších místech). Sekret apokrinních žláz se působením bakterií na povrchu kůže mění

v pachové substance, kterým ochlupení slouží jako účinný „vysílač“. Tyto pachové substance – feromony – produkované jedním člověkem mohou u jiného člověka spustit neuroendokrinní reakce a ovlivnit například produkci jeho hypothalamických hormonů (Spencer *et al.* 2004). Na jedné straně ovlivňují feromony mužů (i žen) ženský menstruační cyklus, na druhé straně na fázi menstruačního cyklu závisí, jak ženy vnímají pachy mužů a jak muži vnímají pachy žen.

U žen, které žijí dlouhodobě pohromadě, dochází pravděpodobně vlivem feromonů k synchronizaci menstruačního cyklu (McClintock 1971). Podpažní pot odebraný „dárkyním“ v období ovulace prodlužuje cyklus jiných žen, které tampóny s pachem očichávají. Pot odebraný během folikulární fáze jim naopak cyklus zkracuje (Stern, McClintock 1998). Chemické signály kojících žen posilují sexuální touhy a zvyšují množství sexuálních fantazií ostatních žen (Spencer *et al.* 2004). Látky z podpažního potu mužů mění u žen náladu (Kohl *et al.* 2001); čím je muž vizuálně atraktivnější, tím je i jeho tělesný pach pro ženy přitažlivější. Pokud na ženu působí mužské feromony, její menstruační cyklus je krátký a pravidelný (McClintock 1971; Cutler *et al.* 1986). Je to obdoba Whittenova efektu u myši, kdy přítomnost samce stimuluje estrus samice. Ellis a Garber (2000) zjistili, že u dívek, které žijí v rodině s nevlastním otcem, probíhá puberta rychleji než u dívek žijících pouze s matkou. To je zase považováno za obdobu Vandenburgova efektu u hlodavců, kdy v přítomnosti samců mladá samice pohlavně dospívá dříve.

Látkami, které mají u člověka tyto účinky, jsou především deriváty steroidních hormonů a mastné kyseliny. Ženské feromony vyvolávají hormonální změny u mužů, a tím je nevědomě informují o ovulaci. Kopuliny produkované v pochvě vykazují během ovulace intenzivnější a pro muže přitažlivější pach, tělesné pachy ženy se během ovulace stávají atraktivnějšími. Muži jsou tak nevědomě informováni o plodné fázi menstruačního cyklu (Kohl *et al.* 2001).

Za mužské feromony, které ovlivňují emoce a menstruační cyklus žen, jsou považovány *androstenol*, *androstenon* a *androstadienon* (Kohl *et al.* 2001). Například mužský steroid *androstadienon* zlepšuje náladu a zvyšuje pozornost žen (Ja-

cob, McClintock 2000). Předpokládá se, že *androstenol* by mohl být feromonem zvyšujícím mužovu přitažlivost pro ženy (Grammer 1993). Vnímání *androstenolu* může také u žen zvýšit vzrušení (Grammer 1993). Pokud jsou ženy vystaveny působení *androstenolu*, hodnotí muže jako atraktivnější, pokud na ženy působí *androstenon*, hodnotí muže negativněji (Filsinger *et al.* 1985 cit. Grammer 1993).

Vztah žen k mužským pachům se v průběhu menstruačního cyklu mění (cf. Grammer 1993; Havlíček *et al.* 2005; Rantala *et al.* 2006). Ženy v nejméně plodné fázi hodnotily mužský pach jako nepříjemný, zatímco v nejplodnější fázi okolo ovulace hodnotily pach stejných mužů jako přitažlivý (Rikowski, Grammer 1999). Během ovulační fáze vnímavost žen vůči *androstenon* klesá. V plodné fázi je ženami i *androstenon* vnímán mnohem pozitivněji než v ostatních fázích cyklu. Na základě dostupných informací je možno sestavit následující model. Muži produkují oproti ženám velké množství *androstenolu*, který se během krátkého času mění na vzduchu na *androstenon*. Ten ženy vnímají jako nepříjemný. Kvůli tomu se muži, kteří produkují méně pachových látek, přiblíží ženám snadněji než pachově výraznější muži (Labows *et al.* 1979 cit. Kohl *et al.* 2001). To se ovšem mění v období okolo ovulace, kdy ženy *androstenon* hodnotí jako méně odpudivý, či dokonce jako příjemný. Změnou ženského chování tak muži dokážou nevědomě odhalit dobu ženské ovulace (Kohl *et al.* 2001). Ženy jsou pak ovšem přitahovány muži, kteří produkují více pachových substancí, mají pravděpodobně vyšší hladiny testosteronu a jsou i jinak pro ženy fyzicky přitažlivějšími partnery. Dokladem je například skutečnost, že ve fertillní fázi vnímají ženy jako přitažlivější pach mužů s nižší mírou flukтуаční asymetrie (Thornhill, Gangestad 1999) a pach dominantnějších mužů (Havlíček *et al.* 2005). Tyto jevy ovšem platí pouze pro ženy, které neužívají hormonální antikoncepci.

Kromě důležité, ale individuálně nespecifické (či lépe neindividualizované) funkce při rozlišení biologicky kvalitních mužů v plodném období ženy může čich zajišťovat i mnohem specifitější výběr, může nést detailnější informace. Může být totiž prostředníkem přenosu informace o imunitní kompatibilitě partnera.

Geny kódující u savců specifické imunitní receptory (geny pro MHC, Major Histocompatibility Complex, hlavní histokompatibilní komplex, u člověka se označují HLA – Human Leucocyte Antigens), které slouží k rozpoznání antigenů parazitů, jsou nejvariabilnější rodinou genů vůbec. Protože existují specifické MHC kombinace pro určitého parazita a protože je každý živočišný druh ovlivněn více než jedním parazitem, měl by přírodní výběr upřednostňovat jedince s variabilním MHC. Ti mají totiž větší šanci v prostředí plném parazitů přežít. Zdá se, že u mnoha živočišných druhů je variability MHC dosaženo právě prostřednictvím sexuální reprodukce. Děje se tak jednak díky mechanismu rekombinace a dále prostřednictvím pohlavního výběru: vybírají se sexuální partneři s odlišnými MHC (typický případ *dissortative mating*). Potomci pak mají MHC velmi variabilní a odlišné od obou rodičů (Johnston 1998), což jim poskytuje účinnou zbraň proti mikrobiálním patogenům, adaptovaným na generaci rodičů.

Kunio Yamazaki v sedmdesátých letech zjistil, že myši se nenáhodně častěji páří s partnery, kteří mají odlišné MHC alely (Yamazaki *et al.* 1976). Současně se na mláďatech odchovaných pěstounskými rodiči začalo ukazovat, že na tyto preference má vliv učení. Samci myši se totiž v dospělosti vyhýbali samicím, které měly podobné MHC geny jako jejich pěstounské matky (cf. Yamazaki, Beauchamp 2005). V osmdesátých letech pak zjistila Caroline Ober u skupiny endogamních Hutteritů v jižní Dakotě, že se významně zvyšuje frekvence potratů, pokud oba rodiče mají stejné geny pro HLA (především geny HLA-B). Při další studii Hutteritů se ukázalo, že pokud partneři mají některé geny pro HLA společné (což se v endogamní skupině stává častěji, takže se to lépe studuje), pocházejí u obou partnerů častěji z otcovy strany. To jinými slovy znamená, že se lidé vyhýbají sexuálním partnerům, kteří mají shodné varianty HLA genů (alely) s jejich matkou. Tento proces by mohl být jedním z mechanismů bránících incestu (sexu mezi blízkými příbuznými).

Nejpravděpodobnějším kandidátem prostředníka tohoto výběru je čich. V experimentech využívajících triček, v nichž chodili muži, hodnotily ženy jako nejpříjemnější pach triček těch mužů, kteří měli značně odlišné HLA alely od je-

jich vlastních. U žen v neplodnějším období okolo ovulace je tato tendence nejsilnější. Dále ovšem bylo zjištěno, že ženský výběr partnerů je ovlivněn HLA alelami, které ženy zdědily od otce, a nikoliv alelami zděděnými od matky. Čím více HLA alel zděděných od otce se shodovalo s HLA alelami muže, jehož pach žena hodnotila, tím výše byl pach hodnocen (Jacob *et al.* 2002). Současně se zjistilo, že tento výběr není způsoben vnímáním otcova pachu v dětství a dospívání, ale samotnými zděděnými HLA alelami. Uvedené preference totiž souvisely pouze s těmi otcovými HLA alelami, které žena skutečně zdědila, nikoliv s ostatními otcovými HLA alelami, které žena (dcera) nezdědila. Celkově z této studie vyplývá, že ženy nepreferují muže s podobnou nebo shodnou sadou HLA alel, jako je jejich vlastní, ale ani muže se sadou HLA alel zcela odlišnou; preferují spíše *něco mezi tím*. Výběr na základě HLA systému tedy pravděpodobně představuje kompromis (*trade-off*, něco za něco) mezi imunitními výhodami, které potomkům plynou z odlišnosti od rodičů, a některými výhodami inbreedingu a výběru vzájemně podobných partnerů (*assortative mating*). Preference mužů na základě HLA alel shodných s otcovskými alelami může mít ovšem i širší sociální souvislosti. Například samice pavíánů (*Papio cynocephalus*) poskytují grooming a starají se o své nevlastní sestry z otcovy strany více než o nepřibuzné jedince (Smith *et al.* 2003). Rozpoznání parentálního příbuzenstva může být ze sociálních důvodů pro samice důležité. Je otevřenou otázkou, jakou roli hraje HLA při vzniku morfologické *homogamie* u člověka.

Zprostředkovatelem čichových signálů spojených se sexualitou je pravděpodobně hlavní čichový systém. Existenci funkčního vomeronazálního orgánu (přidatného čichového systému) u člověka většina autorů popírá, některé důkazy však svědčí o opaku (*cf.* Meredith 2001). U myši se prokázalo, že odstranění vomeronazálního orgánu nepoškozuje rozlišování MHC genů ostatních jedinců na základě pachu, pokud jsou pokusná zvířata na rozlišování trénována (Yamazaki, Beauchamp 2005). I ženy, které užívají hormonální antikoncepci, preferují vůni geneticky (HLA) odlišných jedinců (Kohl *et al.* 2001).

Mnohočetné receptory hlavního čichového systému a variabilita neuronálních cest umožňují

rozeznávat i velmi malé rozdíly mezi molekulami HLA a současně vnímat široké spektrum těchto molekul. Vlastním individuálně specifickým MHC pachem může být samotný HLA protein (nebo jeho část), jiná pachová molekula, která se na HLA protein selektivně váže, nebo vedlejší produkt bakterií, jejichž specifická kombinace odpovídá specifitě nositelova HLA (na každém z nás se usadí taková kombinace a takový poměr bakteriálních komenzálů, jakým naše individuálně specifická imunita nejméně vadí). Zatímco k šíření feromonálních signálů spojených s pohlavními hormony slouží u člověka ochlupení v podpaží a na jiných vlhčích místech kůže, největším vysílačem MHC signálů by mohly být lidské vlasy (kštice).

Strategie pohlavního výběru, dvoření a další souvislosti

Nalézt všestranně uspokojivého dlouhodobého sexuálního partnera – rodiče společných potomků – patří k prioritám snad každého člověka. Silná tendence k dlouhodobé párové vazbě a monogamii naznačuje, že právě toto chování je u člověka majoritní strategií a že je výhodné pro zástupce obojího pohlaví. Z *teorie rodičovské investice a pohlavního výběru* (Trivers 1972) vyplývá, že výběr sexuálního partnera u příslušného živočišného druhu *není* dán nějakým neměnným „přírodním zákonem“, ale je výslednicí (ne)poměru nezbytných rodičovských investic samic a samců, ustavuje se vždy znovu v mikroevoluční „hře pohlaví“.

Podle *teorie strategické interference* jsou některé naše kognitivní schopnosti a některé naše „negativní“ emoce adaptacemi, které nám při výběru partnera slouží k rozpoznání lži, podvodu a klamu opačného pohlaví (Haselton *et al.* 2005). V průběhu adolescence začínají mladí lidé „hrát“ z biologického hlediska nejdůležitější „hru“ svého života. Metodou pokusů a omylů konfrontují svoje vrozené tendence pro výběr partnera, naplněné reálnými obsahy z dosavadních životních zkušeností (z rodiny, školy, televize), s aktuální situací – vlastními možnostmi a schopnostmi (fyzickou atraktivitou, sociálním postavením, kulturním zázemím), nabídkou sexuálních partnerů, hrozbou konkurentů a podmínkami prostředí, ve

kterém výběr právě probíhá. Ne každému se však hned a snadno podaří vybrat vhodného partnera, na začátku mnozí učiní řadu chyb. Je možné, že období *adolescentní subfertility* žen u našeho druhu je adaptivní a má za úkol chránit ženu před těhotenstvím v „období hledání“.

V tomto komplexním nastavení se v čase a prostoru rozehrává partnerská hra, která není zdaleka tak „čistá“ a jednoduchá, jak by se na první pohled zdálo. Jak ženy, tak i muži mají bohatý repertoár sociosexuálních strategií, které zahrnují dlouhodobé i krátkodobé vztahy, jakož i jejich různé kombinace, sériové i paralelní. Člověk jako biologický druh není ani přísně monogamní, ale ani promiskuitní, je tak něco mezi tím. Výsledkem partnerské hry je v populaci nastavená rovnováha různých sexuálních strategií v určitém poměru, která se ovšem plynule mění v závislosti na vnějších i vnitřních podmínkách.

Mužské strategie

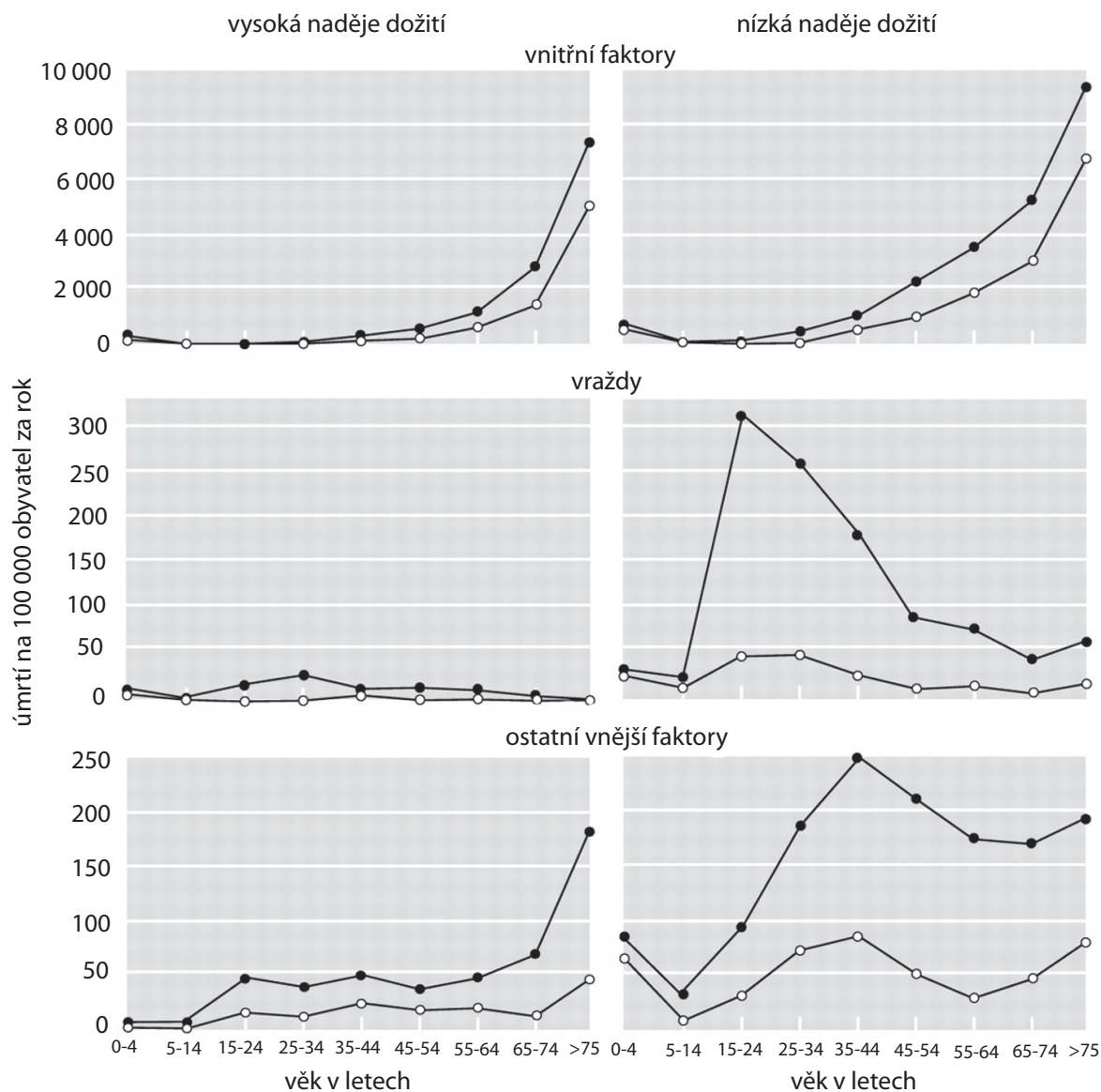
Kompetice mezi muži a ženská volba jsou dvě strany téže mince. Muži se obecně snaží dosahovat vlastností, které jsou žádoucí z hlediska ženské volby.

Stejně jako u jiných druhů primátů, možné reprodukční zisky i ztráty vyplývající z *přímé fyzické kompetice* mezi muži jsou mnohem větší než mezi ženami. V takové situaci se nelze divit, že boj muže proti muži nebo koalic mužů proti sobě patří k běžným jevům v tradičních lovecko-sběračských, zahradnických, pasteveckých i zemědělských společnostech (Geary 1998, s. 140). Ziskem je nejčastěji ekonomický profit nebo prestiž, která zvyšuje sociální postavení vítěze, a tím i jeho kvalitu z hlediska potenciálních partnerek. Často však jde přímo o násilí proti sexuálním konkurentům. Násilí napříč kulturami silně koreluje s výskytem polygynie a v mnoha kulturách se ochota mužů k násilí a jejich schopnost násilí (jednotlivě nebo ve skupině) promítá přímo do zvýšeného reprodukčního úspěchu (Daly, Wilson 1988). V mnoha předindustriálních společnostech, ale vlastně i po celou historii lidstva se agresivita založená na kolicích mužů pojí s osobním ziskem, rozšířením vlastněného území, získáním otroků a, což je nejpodstatnější, zvýšením počtu žen a vyšším reprodukčním úspěchem. Laura Betzig (1993) tvrdí, že

ve všech z prvních šesti civilizací (Mezopotámie, Egypt, Indie, Čína, Aztékové, Inkové) měli mocní mužové stovky žen, předávali moc svému synovi, kterého měli s jednou z oficiálních žen, a brali život mužům, kteří jim zkřížili cestu (Betzig 1993, s. 37). Totéž v menším provedení lze vidět i v současných kulturách.

V průmyslových zemích je přímé násilí mezi muži na celkově nízké úrovni, ovšem i zde statistiky jednoznačně prokazují, že zabití jedince stejného pohlaví je převážně mužská záležitost (Daly, Wilson 1988), přičemž nejvíce to platí pro mladé a svobodné muže (Shahpar, Li 1999). Úmrtnost mužů způsobená násilnými činy záporně koreluje s ekonomickou vyspělostí příslušné země a s nadějí dožití v době porodu v příslušné komunitě či subpopulaci (Wilson, Daly 1997; Moniruzzaman, Andersson 2005) (obr. 19). Úmrtnost mužů z vnějších příčin, kterým v naší kultuře namísto násilí dominují dopravní nehody, roste oproti úmrtnosti žen nejvíce mezi 15 a 35 lety věku, tj. v době, kdy muži mezi sebou nejvíce soutěží o přízeň žen a kdy jejich partnerky mají největší šanci otěhotnět. Ne že by všichni tito muži umírali přímo v turnajích se svými soky, ale hormonální a psychické nastavení mužů v tomto věku velmi nahrává riskantnímu chování. Muži nejsou agresivnější než ženy jen v důsledku odlišné výchovy, protože tento pohlavní rozdíl byl prokázán již u velmi malých dětí. Celá morfologie a fyziologie mužského těla je pro konfrontace se sexuálními konkurenty uzpůsobena. Násilí mezi muži se opět projevuje nejvíce v kontextu sexuální žárlivosti a dosahování vyššího sociálního statusu.

V západní společnosti se sociálně udržovanou monogamií se kompetice mezi muži projevuje zejména při získávání sociálních a materiálních ukazatelů kulturního úspěchu. Množství a variabilita předmětů hmotné kultury (často nulového utilitárního významu) narostla v naší civilizaci do závratných výšek a poskytuje nebývalé možnosti vykazování sociálního statusu, bohatství i moci. Ve snaze vyniknout a upoutat na sebe pozornost volí muži také strategii „vlastního kolbiště“ – vybírají si pole, které je jim šité na míru, nebo si alespoň vybírají činnosti jim co nejbližší. To vede k rozvoji nejrůznějších oblastí, v nichž mohou vyniknout různí muži s různými talenty a které se pak stávají novými sférami kulturního života. Nejčastěji jsou



19 Rozdíly v úmrtnosti mužů a žen v podmínkách populace/subpopulace s vysokou a nízkou nadějí dožití z vnitřních příčin (horní řada), z důvodu vražd (prostřední řada) a jiných vnějších příčin (dolní řada). Ve většině populací je po většinu života mužská úmrtnost vyšší než ženská. Úmrtnost mužů v důsledku agresivity mezi muži roste nejvíce mezi 15 a 25 lety (upraveno podle Wilson, Daly 1997).

to právě ty oblasti, které u mužů nejvíce preferují ženy: přístup ke zdrojům, sociální dominance a fyzická zdatnost. Veškeré specializace – od fotbalu přes sbírání známek až k výtvarnému umění a hudbě – mohou mít kořeny právě v pohlavním výběru. Různé projevy siláctví a přísliby jistoty patří do této kategorie. Soutěžení a hlavně *vítězení* ve hře, sportu, práci nebo čemkoliv jiném má pro muže o poznání jiný nádech než pro ženu. Stejně tak ale prohra. V honbě za vítězstvím a úspěchem,

slávou a majetkem muži často zapomínají na své zdraví a ohrožují i svůj život. Kolaps vrcholového fotbalisty (např. Miklós Fehér *1979 – †2004) přímo na trávníku je jen příslovečnou špičkou ledovce.

Z ohledem na ženské volby je však v repertoáru mužských strategií celá škála mnohem subtilnějších taktik svádění, dobývání a přesvědčování než jen přímočará agresivita a boj o zdroje. Teoreticky mohou muži vylepšit svůj reprodukční úspěch

sexem s mnoha ženami a investicí do potomstva s atraktivní ženou. Mají přitom vhodné vlastnosti k oběma způsobům: vyšší puzení k sexu i kognitivní mechanismy k podvědomému posuzování ženského mládí a plodivosti. Tyto dva způsoby si ovšem z hlediska rozdělování času a prostředků odporují, což vede k rozrůžňování mužských strategií do dvou protichůdných typů. Mohou volit *strategii kvalitativní*, se zaměřením na dlouhodobou párovou vazbu, související s velkou rodičovskou investicí, nebo *strategii kvantitativní*, se zaměřením na velké množství krátkodobých sexuálních vztahů, s malou nebo žádnou rodičovskou investicí. Taktiky chování a získávání partnerky jsou u obou strategií odlišné: získání kvalitní dlouhodobé partnerky vs. rychlé dosažení pohlavního styku s jakoukoliv ženou. Ženy preferují kvalitativní mužskou strategii, protože s sebou přináší větší mužskou rodičovskou investici (Belsky *et al.* 1991). Ženské strategie pak zahrnují metody pro rozpoznání a predikce strategie muže a přiřazení příslušné morální známky.

Reprodukční úspěch uživatelů kvalitativní strategie závisí na tom, jak efektivně dokáží projevit své vysoké kvality a ochotu k párové vazbě a investicím do potomstva. Pokud jde o dlouhodobou partnerku, je muž vybíravý asi ve stejné míře jako žena. To znamená, že výběr zahrnuje *oboustranné* posuzování *otevřenosti* a *čestnosti*. Jedná se o taktiky, které jsou všeobecně vnímány jako *morální*. První z taktik je seznámení partnera s rodinou a přáteli, což umožňuje získat názor těchto blízkých lidí. Druhou taktikou je neustálé otevírání diskuse o hodnotách, cílech a plánech, což umožňuje získat přehled o vlastnostech, jako jsou ambice, inteligence a touha po dětech. Uzávěřenost je zásadním nedostatkem při navazování dlouhodobého vztahu. Třetí užívanou mužskou taktikou je neustálé ujišťování o solidnosti záměrů dlouhým časem s partnerkou stráveným, velkým úsilím a značnými (zejména relativně k aktuálním prostředkům muže) materiálními prostředky vynaloženými na ženu v průběhu „chození“. *Touha a chuť* do ženy vynakládat značné zdroje může být ještě podstatnější než zdroje skutečně vynaložené. Všechny tyto taktiky muži v dotaznicích vnímají jako čestné a spojují je se skutečným zájmem o sňatek. Naopak jakékoliv chování, které odkazuje přímo k sexu, vnímají jako nepravdě-

podobné chování kvalitativního стратега (Hirsch, Paul 1996). Muž, který se žene do sexu, může konzervovat vztah s nevhodnou ženou. Vynakládání času a prostředků při získávání partnerky je tedy výhodné nejen pro ženu, ale i pro muže. Pomáhá mu při hodnocení kvality ženy jako manželky a matky a také může posloužit při hodnocení partnerčiny věrnosti. Oboustranné děláni okolností může také přispět k narození dítěte ve správný čas z hlediska vnějších podmínek a umožňuje lépe plánovat rodičovství.

Kvantitativní strategie je založena na maximalizaci počtu oplozených žen a zahrnuje taktiky zvyšující pravděpodobnost rychlého dosažení pohlavního styku bez investic do ženy. V situaci, kdy je rodičovská investice muže nezbytná nebo alespoň výhodná, je s tímto mužským cílem v rozporu snaha žen mužskou investici získat. Vybírává žena tedy omezuje možnosti kvantitativního стратега stýkat se s jinými ženami. Muž proto volí taktiku exploatace (plenění) – využít a opustit. *Znásilnění* může být u člověka specifickou adaptací zástupců této strategie na odmítavý postoj partnerky (Thornhill, Thornhill 1992). Avšak v sociálně a demograficky stabilních podmínkách je znásilnění extrémní a řídké se vyskytující taktika a najdeme ji zejména u mužů neschopných získat ženu jinak. Mnohem běžnějšími a účinnějšími taktikami jsou *klamání*, *manipulace* a *psychologický nátlak*. Muž s jejich pomocí dosáhne pohlavního styku, kterému by se žena jinak vyhnula. Kvantitativní stratég může imitovat strategii kvalitativní a může lhát o svých kvalitách a záměrech, zvláště v parametrech, které lze lehce falšovat a lehce vytvořit. Manipulací může také zhoršit nebo zkreslit úsudek nebo vnímání ženy v době, kdy na ni činí nátlak. Může použít několika různých taktik. První z nich jsou řeči o sexu, kterými ženu přivádí na myšlenku pohlavního styku a manévruje ji k souhlasu se sexem. Pohlavní styk s mužem se tak pro ženu stává méně problematickým a přijatelnějším. Ženy jsou skutečně lépe vzrušivé pomocí *verbálních erotických podnětů* (Heiman 1975) a kvantitativní stratégové toho využívají.

Druhou taktikou bývá aranžování okolností a podmínek pro těsný tělesný kontakt, což může rovněž vést k sexuálnímu vzrušení ženy a podvojení se. Třetí taktikou je dostat ženu z dosahu ostatních lidí, čímž se stane bezbrannější, přičemž také

zmizí sociální kontrola, která chování ženy limitovala. Tento typ je ovšem podle odpovědí v dotaznících spojen s kvantitativní strategií jen lehce, intimitu využívají zástupci obou strategií. Čtvrtou taktikou je *nátlak*. Lze ji definovat jako jakoukoliv akci muže, která zvyšuje náklady či ztráty ženy, pokud se muži nepodvolí (Hirsch, Paul 1996). Může to být hrozba násilí nebo psychický či sociální tlak. V dotaznících muži spojují kvantitativní strategii především s nátlakem a mluvením o sexu. Kromě toho je za převážně kvantitativní strategii považováno i lichocení ženám a různé sliby.

Taktiky jedné strategie nejsou vhodné pro druhou a naopak. Kvalitativní stratég by se měl vyhýbat taktikám exploatace, kvantitativní stratég zase taktikám, které umožňují vzájemné poznávání partnerů. (Některé taktiky jsou ale vhodné pro obě strategie, například levné a ze strany ženy nekontrolovatelné chování, kterým muž projevuje svoje kvality a ochotu do ženy investovat.) Muži ovšem musí rozeznat, které chování je vhodné pro každou z obou strategií. U kvantitativního strátéga není žádné chování vyloučeno, je dokonalým oportunistou. Říká se, že „muž udělá všechno pro to, aby dostal ženu do postele“. Platí to ovšem hlavně pro kvantitativního strátéga, zatímco u kvalitativní strategie jsou některé typy chování krajně nepravděpodobné.

Lidé rozlišují obě strategie na úrovni morálky: kvalitativní strategie je obecně vnímaná jako morální, kvantitativní naopak. Společenská morálka je konsenzus většiny. Jejím tvůrci a zastánci budou vždy ženy spolu s muži užívajícími pro ženy výhodné strategie. (Kvantitativní strategie však nemusí být automaticky vnímaná z morálního hlediska negativně. Mezi takové formy patří kopulace za materiální provizi a kopulace bez nějaké výslovně či nevyřčeně předpokládané mužské investice.) Dotazníky však byla potvrzena silná korelace mezi mužským hodnocením různých kvalitativních taktik a počtem schůzek, které muž uskuteční před ukončením vztahu, pokud žena nesouhlasila se sexem (Paul, Hirsch 1996). Kvalitativní strátégové s vyšším socioekonomickým statusem považují kvalitativní strategii (např. kupování drahých dárků v průběhu dvoření) za zcela čestnou a neexploatační, jakou muž zajímavější se jen o sex nevolí. Muži s nízkým socioekonomickým statusem (z nižších sociálních vrstev, resp.

příjmových kategorií) vnímají takové chování jako méně čestné a více exploatační. Dobře situovaní muži skutečně častěji oportunisticky využívají výměnu zdrojů za sex, využití dostatečných materiálních zdrojů k sexu je pravděpodobně univerzální mužskou strategií. Na druhé straně muži s nízkým socioekonomickým statusem mají lepší podmínky ke kvantitativní strategii v důsledku nižších očekávání rodičovských investic žen ve své společenské vrstvě. Muži s nízkým i muži s vysokým socioekonomickým statusem tedy využívají kvantitativní strategie asi ve stejné míře. Muži, kteří uváděli nižší finanční příjem svého otce, však vnímali exploatační chování jako méně exploatační a méně nátlakové, a současně vnímali čestné formy chování jako nátlakovější a častěji využívané kvantitativními strátégy. Právě negativní vliv otce a jeho nedostatečná výchova může být mechanismem přijetí kvantitativní strategie těmito muži (Paul, Hirsch 1996).

Výsledky dotazníkových šetření prokazují, že muži při získávání partnerky skutečně užívají minimálně dvou strategií. Rozlišují zřetelně mezi chováními, které má vést k získání dlouhodobé partnerky, a chováními, které směřuje výlučně k sexu. Zatímco kvalitativní stratég ostře rozlišuje mezi kvalitativními a kvantitativními taktikami, u kvantitativního strátéga tato distinkce tak ostrá není. Kvalitativní stratég říká: „Já jsem čestný a morální a nezneužívám ženy, ostatní muži nejsou čestní a morální a plení, kam přijdou“. Kvantitativní stratég se snaží znesnadnit rozlišení a říká: „Já nejsem příliš odlišný od ostatních mužů, dělám stejné věci jako ostatní a morálně mi není co vytýkat“. Zdá se tedy, že samo mužské morální hodnocení jednotlivých strategií mužského dvoření je funkční kognitivní reprezentací příslušných strategií (Hirsch, Paul 1996).

Ženské strategie

Rozdělení, kterému jsou vystaveni muži, definuje výběr, jaký mají ženy. Evoluční logika říká, že nejlepším dlouhodobým partnerem je pro ženu muž s dobrými geny, který je současně do ní a jejich dětí schopen i ochoten hodně investovat. I když ženy mezi sebou někdy soupeří i o krátkodobé partnery, těch je vzhledem k převisu mužské poptávky vždy dost. Pohlavním stykem s větším po-

čtem mužů žena většinou více potomstva nezanechá, výběrem vhodného dlouhodobého partnera však může vylepšit ekonomickou situaci a sociální postavení svých dětí. Předmětem intrasexuální kompetice mezi ženami jsou proto hlavně dlouhodobí partneři (manželé) a jejich zdroje (tab. 6).

Volba ženské strategie závisí na ostatních ekonomických možnostech ženy a na pravděpodobnosti, že žena bude schopna zajistit si investujícího muže. Očekávání *vysokých otcovských investic* a s tím spojené příslušné ženské strategie výběru partnera by měly být preferovány, (a) je-li poměr počtu mužů a žen vysoký (vysoký poměr pohlaví), (b) jsou-li ostatní ženy ve své sexualitě velmi omezeny, takže muž nemůže získat přístup k sexu bez investice, (c) když muži jsou schopni poskytovat vysoké otcovské investice a když (d) investice muže výrazně zvyšuje přežití a prospěch potomků (Cashdan 1993). V opačném případě (nízký poměr pohlaví, mnoho sexuálně neomezených konkurentek, potenciálně nízké mužské investice a malý vliv mužských investic na prospěch potomků) lze očekávat spíše preferenci krátkodobých a kvantitativních ženských strategií. Zdá se, že existuje kauzální vztah mezi ekonomickou nezávislostí žen a nízkými rodičovskými investicemi mužů, který funguje v obou směrech. Ekonomická nezávislost žen mění jejich chování vůči mužům, snižuje jistotu paternity a tím i snahu mužů do ženy a jejich potomků investovat. Stejně tak ovšem neschopnost či neochota mužů do vztahu dlouhodobě investovat vyvolává snahy žen po jiném ekonomickém řešení a ekonomické nezávislosti, což mění vztahy pohlaví i po jiných stránkách (sociální, sexuální). Pokud například žena získává živobytí kombinací mnoha zdrojů (plat, příspěvek muže, sociální dávky vyšší pro svobodné matky), nahrávají tyto podmínky odklonu obou pohlaví od monogamie.

Žena může vyzývavě stavět na odívání svoji sexuální přitažlivost, aby získala kvalitního muže s dobrými geny, bezprostředními zdroji a eventuální možností přesvědčit ho v budoucnu k investicím do potomstva, nebo může dávat najevo svoji věrnost a jiné kladné vlastnosti, aby přilákala dlouhodobého a investujícího partnera. Je pochopitelné, že zástupkyně obou strategií sočí proti sobě, protože si vzájemně konkurují, a jedny druhým narušující jejich strategii. V tomto rozpětí

také probíhá nejsilnější intrasexuální kompetice u žen. Pomluva je v tomto kontextu jednou z nejsilnějších ženských zbraní. Nařčení z promiskuity a nevěry je častým způsobem intrasexuální kompetice mezi ženami, která nikterak nesnižuje ženu z hlediska krátkodobých sexuálních vztahů, ale především z hlediska mužských investic do dlouhodobého vztahu. Potenciální (i stávající) partner (kvalitativní strateg) je tímto způsobem znejistěn a ztrácí jistotu biologické paternity potomků takové ženy. Ukazuje se, že jistota paternity je skutečně významným faktorem, který ovlivňuje tendenci muže investovat do ženy a jejich potomků. Pokud si muž není jistý svým biologickým otcovstvím, méně se zajímá o vzdělání dětí a má větší tendenci dát se s takovou ženou rozvést (Anderson *et al.* 2006).

Stejně jako v případě kvantitativní a kvalitativní strategie mužské, také obě základní ženské strategie mají svoje morální znaménka. Existuje však rozsáhlá šedá zóna, ve které ženy využívají alternativní strategie. Preference ekonomického zajištění, sociálního statusu a zralosti muže si může velmi ostře protirečit s výběrem partnera na základě dobrých genů, což do partnerského výběru z hlediska ženy vnáší osudová dilemata. Ženy proto při výběru partnera volí něco za něco (*trade-off*). Ostražitost potenciálního či stávajícího dlouhodobého partnera sice omezuje možnosti ženy, ta ale někdy navzdory nebezpečí zvolí *smíšenou strategii* (madam Bovary): jako biologického a sociálního otce zvolí dva různé muže. Otěhotní s fyzicky atraktivním mužem „svých snů“ a vezme si za manžela muže investujícího, v tomto nebo v opačném pořadí (viz kapitola Skryté volby). Podmínkou všech alternativních strategií je skrytost sexuality a sociosexuálního chování.

Gangestad a Simpson (1990) zjišťovali, kolik času, důkazů oddanosti a pozornosti vyžaduje žena, než svolí k pohlavnímu styku, a sledovali také genetický podklad tohoto chování pomocí studia dvojčat. Lidi, kteří mají sklony k příležitostnému sexu bez emocionálního vkladu, označují jako *sociosexuálně neomezené*, na rozdíl od lidí *sociosexuálně omezených*, kteří mají k nezávazným příležitostným sexuálním stykům menší sklony. Jak bylo uvedeno výše, ženy mají obecně menší tendenci ke krátkodobým sexuálním stykům než muži. Smíšená strategie bude vždy pro-

náklady a rizika	zisky
žena – krátkodobý vztah	
pohlavně přenosné choroby	krátkodobé zdroje partnera
těhotenství	dobré geny partnera
snížení hodnoty jako dlouhodobé partnerky	
žena – dlouhodobý vztah	
omezené sexuální možnosti	výrazné zdroje dlouhodobého partnera
povinnost/závazek se sexuálně rozmnožovat	otcovská investice
muž – krátkodobý vztah	
pohlavně přenosné choroby	možnost reprodukce
investice určitých zdrojů	žádná otcovská investice (a)
muž – dlouhodobý vztah	
omezení sexuálních možností	zvýšená jistota reprodukce
velká otcovská investice	vyšší kvalita potomků
velká investice do vztahu	sexuální a sociální partnerství

Tab. 6 Příklady potenciálních zisků a ztrát vyplývajících z krátkodobých a dlouhodobých sexuálních vztahů. (a) Nízká otcovská investice může vést k nízké kvalitě potomků, ale to není riziko muže, protože to nesnižuje jeho schopnost investovat do jiných vztahů (upraveno podle Geary *et al.* 2004).

blém, protože sexuálně vyzývavé chování sice přitahuje kvantitativní strategy, ale současně odrazuje opatrné kvalitativní strategy, resp. vyvolává jejich sankce. A naopak cudná žena sice upoutá kvalitativního стратега, ale kvantitativní strategy, hledající rychlá řešení bez letité námahy, s ní nebude ztrácet čas. Gangestad a Simpson tvrdí, že znaky osobnosti, které toto chování podmiňují, se dědí a že tato genetická variabilita má dvouvrcholové (bimodální) rozložení – náklady a zisky spojené se sociosexualitou nutí k volbě jednoho nebo druhého způsobu chování. Některým ženám lépe vychází, když nechají partnera dlouho čekat a připraví ho na velkou rodičovskou investici. Studentky vysoké školy méně často prezentují svoji sexualitu (např. formou vyzývavého oblečení) a mají méně často sexuální styk se svými partnery, pokud očekávají vysoké otcovské investice (Cashdan 1993). Jiným ženám naopak vychází lépe způsob druhý, při němž se žena muži ihned sexuálně oddá a za krátkou dobu z něho vyčerpá, co se dá;

a přejde k dalšímu muži. Ženy upřednostňují bezprostřední přístup ke zdrojům v případě, že hledají krátkodobého partnera, zatímco u dlouhodobého partnera kladou větší důraz na znaky, které vyjadřují perspektivu materiálních zdrojů v budoucnu (Buss, Schmitt 1993). Obdoba mužské kvantitativní strategie v ženské podobě se snaží maximalizovat mužské *prereprodukční* investice a upřednostňuje muže, kteří jsou ochotni investovat okamžitě.

Mikach a Bailey zkoumali, jak se od sebe liší ženy s vysokým počtem sexuálních partnerů za život (rozsah 25 až 200) a ženy s nízkým počtem sexuálních partnerů za život (0 až 10). Jednu z hypotéz tvořil předpoklad, že sklony k příležitostnému sexu a střídání partnerů (což se nakonec promítne ve větším počtu sexuálních partnerů za život) budou mít spíše ženy s nižší atraktivitou pro sexuální partnery. To se však *nepotvrdilo*, ženy s velkým počtem sexuálních partnerů za život byly stejně atraktivní, a měly dokonce v průměru

nižší WHR (0,75) než ženy druhé skupiny (0,81) (Mikach, Bailey 1999). Ženy s vysokým počtem partnerů současně kladly větší důraz na fyzickou atraktivitu partnerů, což by svědčilo pro hledání dobrých genů. Ve všech ukazatelích maskulinity však dosahovaly ženy s vysokým počtem sexuálních partnerů statisticky významně vyšších hodnot než ženy s nízkým počtem partnerů, bez ohledu na to, zda šlo o sebehodnocení ženy (pohlavně specifické chování v dětství, vlastní hodnocení své pohlavní identity a chování) nebo hodnocení nezávislého pozorovatele (maskulinita vzhledu, maskulinita v chování). Ženy s vysokým počtem sexuálních partnerů jsou tedy maskulinní ženy. Tendence k příležitostnému sexu, neomezená sociosexualita i maskulinnější pohlavní identita mohou být všechno důsledky působení vyšších hladin androgenů na mozek v prenatálním období.

V míře sociosexuální omezenosti hraje jistou roli také učení v dětství, které lze velmi obtížně oddělit od dědičných vlivů. Dívky, které po rozvodu rodičů vyrůstaly od časněho věku bez otce, se chovají k mužům mnohem svůdněji a vyzývavěji než dívky s oběma rodiči nebo dívky vyrůstající s matkou, která ovdověla (Hetherington 1972). To znamená, že se dívky učí vhodným strategiím chování vůči mužům od svých matek a nejde pouze o vliv samotné absence otce. To, co se dívky od rozvedených matek naučí, by (pakliže by bylo vysloveno) znělo asi takto: „*Nepočítej s mužskou investicí – ber si, co můžeš, skrze krátkodobé vztahy s vysoce postavenými muži.*“ Proximitivní mechanismy vedoucí k rozdílům v sociosexuální omezenosti mohou být jistě jak genetické, tak environmentální, doklady jednoho z vlivů však nevylučují druhý. V každém případě se ale mužům – kvalitativním strategiím skutečně vyplatí důkladně si prohlédnout matku své nastávající.

Při výzkumu žen s vysokým počtem sexuálních partnerů Mikach a Bailey *ne našli žádné doklady pro hypotézu, že by problémy mezi rodiči nebo stres v dětství predisponovaly ženy k neomezené sociosexualitě v dospělosti.* Ženy s velkým a malým počtem sexuálních partnerů za život se nelišily ani v průměrném věku menarche ani v průměrném věku, kdy začaly masturbovat. Lišily se ale výrazně v průměrném věku svých prvních sexuálních zkušeností (11,8 vs. 16,6 roku) a v době, kdy přišly o panenství (15,6 vs. 18,4 roku). Je tedy

možné, že právě začátek sexuálního života v časném věku představuje vůbec první projev psychologických faktorů, které se později projeví v sociosexuálních vzorcích chování těchto žen (Mikach, Bailey 1999).

Stabilní součástí sexuální psychologie mladých žen je jakési *období partnerského optimismu* (Cashdan 1997). Ilsa Schuster popsala tento optimismus u mladých žen v Zambii takto: „... *když je mladá, tak s rozzářenými očima očekává, že najde pohledného, bohatého a vzdělaného muže, za něhož se vdá, půjde s ním do jeho velkého domu, kde bude vychovávat jejich (v ideálním případě) čtyři děti ...*“ (Schuster 1979, cit. Cashdan 1997). Reprodukční hodnota ženy, a tudíž i pravděpodobnost zajištění kvalitního partnera s vysokými investicemi je totiž v mladším věku vyšší. Proto mladší ženy projevují méně tendencí k přímé intrasexuální kompetici, a spíše se snaží využívat prostředků nepřímé kompetice, tj. zvyšovat svoji *atraktivitu* a vůbec vygradovat svoji *ženskost*, například zvýšenou *submisivitou*. Jejich strategie spočívá především v *udržování dobré pověsti* z hlediska dlouhodobých strategií (čestnost, věrnost), eventuálně *napadání dobré pověsti konkurentek*. Jak žena stárne, zvláště když zažije nějaká zklamání a je jí jasné, že nezíská muže, jakého si původně představovala, začíná se chovat docela racionálně a vědomě kalkuluje náklady a zisky každého vztahu. Přímá kompetice mezi ženami je méně častá než mezi muži, ale pokud se objeví, jde téměř výlučně o agresivitu vyprovokovanou žárlivostí na sexuálního partnera. Většinou jde o boj mezi staršími dívkami nebo dospělými ženami o konkrétního muže, často o muže s vysokým sociálním postavením nebo s velkými ekonomickými zdroji (Schuster 1979, cit. Cashdan 1997).

Pokud je velký přebytek vdavekchtivých žen v příslušné věkové kategorii, muži si mohou užívat sexu bez nutnosti výrazných investic, protože vzrůstá kompetice žen o muže. Taková situace nastala například ve Spojených státech amerických, když se do reprodukčního věku dostaly ženy narozené v průběhu „*baby-boomu*“ z let 1946–1957. Protože dívky dospívají o něco dříve, měly při výběru stálého partnera k dispozici mnohem menší množství chlapců o něco starších ročníků. Oslabení tendence mužů k partnerské věrnosti (počínaje šedesátými léty) se pak projevilo ve výrazném

zvýšení nemanželských porodů, nesezdaných soužití, rozvodů a rodin jednoho rodiče (matky) (Guttentag, Secord 1983). Podobný efekt „sňatkové tlačence“ pocítili také v Jižní Americe příslušníci lovecko-sběračských skupin *Ache* a *Hiwi*. U etnika *Hiwi* (obývající savany mezi řekami *Meta* a *Vichada* v Kolumbii) způsobil nedostatek žen ve sňatkovém věku posílení monogamie a vysokých mužských investic i navzdory jejich relativně nízké návratnosti. Naopak dostupnost velkého množství žen u etnika *Ache* (původní obyvatelé pralesů v Paraguaji) favorizovala muže s nízkými investicemi. Stalo se tak i navzdory tomu, že vliv mužských rodičovských investic má u etnika *Ache* větší efekt na přežití potomků než u etnika *Hiwi* (Hurtado *et al.* 1992). Tyto příklady ilustrují fakt, že *míra mužských rodičovských investic je určena více jeho dalšími sexuálními/reprodukčními možnostmi nežli „výnosy“ jeho rodičovských investic v podobě fitness* (Cashdan 1997). Jinými slovy to znamená, že muž nebude do stávajících potomků investovat více jen proto, že se jeho investice vyplatí, protože každý další potomek bokem, byť se o něho muž nebude starat, je z hlediska biologické zdatnosti podstatnější. Jen některým mužům ovšem společnost (chápejme *ženy*) umožní zanechat nějaké potomky, aniž by do nich museli investovat. Otázka reprodukčního prospěchu z mužských rodičovských investic je ovšem komplikovanější. Když totiž muž získává a distribuuje zdroje, a dokonce i když se přímo stará o děti, může při tom současně dělat více pro přilákání a vyhledávání dalších sexuálních partnerek než pro zlepšení podmínek přežití svých stávajících potomků (Smuts, Gubernick 1992). Vzniká pak otázka, jaké chování muže je ještě možné klasifikovat jako rodičovskou investici.

Pokud je žena schopna poskytnout svým dětem dostatečné zdroje i bez otceva přispění, je také v zájmu zajištění rodičovské investice muže méně ochotna činit kompromisy, tj. omezovat svoji sexuální a reprodukční svobodu, která znamená především výběr sexuálního partnera na základě jiných než čistě ekonomických kritérií. Z těchto důvodů lze předpokládat spojení ekonomické soběstačnosti žen s vysokou mírou rozvodovosti a větší ženskou sexuální svobodou. Manželství jako sociální instituce oslabuje, když v získávání nezbytných a nedostatkových zdro-

jů příslušného prostředí jsou ženské koalice efektivnější než kterýkoliv jednotlivý muž nebo mužská koalice (Irons 1983). Ekonomická nezávislost žen na mužích může pramenit z pomoci příbuzenstva, ze státního přerozdělování financí nebo z osobních ambicí a pracovního úspěchu konkrétní ženy. Nejjasnějším příkladem jsou matrilokální a matrilineární společnosti zahradnické, kde má žena nejužší vztahy se svými ženskými příbuznými a kde jsou ženy zodpovědné za většinu potravinové produkce. Pro tyto společnosti je typická nezávislost žen a naprostý nezájem společnosti o ženskou cudnost (Martin, Voorhies 1975). Podobná situace panuje v matrifokálních domácnostech nižších společenských vrstev třídně stratifikovaných společností. Neschopnost mužů poskytovat významnou investici do potomstva, jejíž příčinou může být např. vysoká míra nezaměstnanosti, je často zmiňovaným faktorem vzniku matrifokálních rodin v nižších společenských vrstvách v USA i jinde. Bezvýznamnost podpory ze strany otce favorizuje investice ze strany matčina příbuzenstva, zvláště její matky (stále je třeba mít na paměti, že ancestrálním znakem skupiny lidopů a člověka je s největší pravděpodobností samčí filopatrie a samičí exogamie). V takovém prostředí pak může být pro ženu výhodné mít první dítě ve velmi časném věku (jako teeneager), protože se žena stává babičkou ještě plná sil a může efektivně pomáhat své dceři v péči o vnuky (Cashdan 1997).

Vliv ženské ekonomické nezávislosti na snížení mužských investic je snad nejpřesvědčivější v bohatých sociálních státech, jako je Švédsko, kde ekonomická nezávislost žen je výsledkem podpory ze strany státu. Historicky je tomu ovšem naopak – tendence nastavení ekonomiky a daňové politiky těchto států ke zvýšené podpoře matek a dětí je důsledkem snížené schopnosti manželů zaopatřovat je v době hospodářských krizí a válek. Plátcí daní ženám efektivně poskytují to, co původně poskytovali manželé, a osvobozují ženy od ekonomické závislosti na mužích. Tak prakticky žádná Švédka nevstupuje do manželství (pokud vůbec vstupuje) jako panna a význam, který zde muži přisuzují cudnosti a panenství, je na celosvětově nejnižší hodnotě (Buss 1994, s. 68–69). Na druhou stranu, pokud se dostupní muži mezi sebou v možnostech svých rodičovských investic

liší, muži s menšími zdroji mohou svůj nedostatek kompenzovat jiným způsobem, např. intenzivnější přímou péčí o malé děti a podobně. Muži kmeny *Aka* (lovci-sběrači, Pygmejové ze západní části povodí Konga), kteří se méně přímo starají o děti, mají s větší pravděpodobností vysoký společenský status, vlivného otce a mnoho bratrů (Hewlett 1988).

Pohlavní výběr, kultura a civilizace

Biologie člověka se projevuje vždy a pouze skrze konkrétní kulturu. Na jedné straně se naše evoluční preference výběru pohlavního partnera nevědomky promítají do kulturních norem, na druhé straně konkrétní kulturní kánony a normy ovlivňují sexualitu a výběr sexuálního partnera, což má příslušné biologické důsledky pro vlastnosti generace potomků. Kulturní normy mohou omezovat svobodu sexuálních strategií, mohou však naopak zesilovat pohlavní výběr.

Zatímco rozmnožování je zjevně výhodné z hlediska našich genů (jedině tak se mohou zachovat po naší smrti), vědomé strategie v historii člověka nabývaly na významu především z hlediska prospěchu našeho mnohobuněčného těla, tj. naší *viability* (kořeny vědy v alchymii a hledání kamene mudrců – zdroje věčného mládí a nesmrtelnosti – jsou v tomto paradigmatické). V případě velkého úspěchu vědomých strategií pak může *viabilita* růst i na úkor ostatních složek biologické zdatnosti. Velký náskok *viability* v přesunu do sféry vědomě kalkulovaných a kulturně předávaných procesů je patrně záležitostí až rozvoje civilizací, a nejvíce té naší technické a informační, kde skutečně můžeme pozorovat (pre)historicky bezprecedentní zvýšení jistot našich mnohobuněčných těl za současného snižování fertility. Původ člověka a rozvoj lidské kultury ale pravděpodobně nesouvisí výlučně s efektivitou našich vědomých strategií ve zvyšování *viability*. Proximativní procesy související s *viabilitou* jsou totiž velmi rozmanité: některé jsou empiricky lehce dostupné, protože zahrnují jedinou kauzální vazbu (faktor prostředí – příslušný znak, např. parametry stébla – množství vytažených termitů, tloušťka kůže kořisti – špičatost oštěpu, množství zálivky – prospěch plodiny), jiné jsou naopak dostup-

né jen obtížně nebo nedostupné (existence mikrobiálních patogenů, sekulární klimatické změny aj.). Proximativní procesy spojené s *fertilitou* člověka jsou v důsledku vnitřního oplození a mikroskopických rozměrů pohlavních buněk empiricky takřka nedostupné (v podmínkách *in vivo* ještě i dnes, za pomoci nejmodernější lékařské techniky). Ovšem proximativní mechanismy spojené se třetí složkou fitness – *úspěchem u pohlavního partnera* – jsou nám už přece jen dostupnější. Probíhají sice v rámci složité hry mnoha faktorů (sexuální partneři, konkurenti, stávající potomci atd.), takže propojení určité vlastnosti s jejím ultimativním důsledkem (pomalování těla zajímavým ornamentem – dosažení pohlavního styku, resp. materiální subvence) je obtížné a náročné na zpracování informace, není však principiálně nemožné a lze ho v průběhu života *mnohokrát opakovat* metodou pokus-omyl, vylepšovat ho a *učit se* mu. Kromě toho má jakékoliv chování, které je efektivní při zajištění úspěchu u pohlavního partnera (tj. dosažení pohlavního styku), k reprodukční úspěšnosti o jeden krok blíže než vyrobení sebedokonalejšího oštěpu.

Výzkum společné evoluce lidské biologie a kultury je dosud v začátku. Vydátně při tom pomáhá matematické modelování na základě teorie her. U některých druhů mohou být samičí preference získány sociálním učením, jako je kopírování jiných jedinců při výběru partnera nebo sexuální vtisk (*imprinting*). Laland prokázal pomocí matematického modelování možnost koevoluce geneticky přenášeného mužského znaku a kulturně přenášené ženské preference pro tento znak prostřednictvím fisherovského procesu (Laland 1994). V jiném matematickém modelu byli muži charakterizováni dvěma formami kulturně přenášeného znaku: „běžnou“ a „ambiciózní“. Ambiciózní muži věnovali více času a energie získávání sociálního postavení a méně péči o děti. Bylo zjištěno, že kulturně přenášená ženská preference pro ambiciózní muže se může šířit i přesto, že snižuje ženskou plodnost (Nakajima, Aoki 2002). Protože se v tomto modelu znalost přenášela pouze v rámci příslušného pohlaví, nemohla se uzavřít fisherovská autoelexe. Pokud se ovšem ke kulturně předávanému znaku a kulturně předávané preferenci přidá autozomální gen, který predisponuje samici k získání příslušné preference, může

se rozběhnout autoelexe a začít probíhat kulturní evoluce ženských preferencí (Ihara *et al.* 2003). Počítačové matematické modely tedy prokazují, že koevoluce kulturně předávaných a genetiky předávaných znaků mechanismem pohlavního výběru je možná.

Je docela pravděpodobné, že právě *úspěch u pohlavních partnerů* se svou integrální polohou mezi *viabilitou a fertilitou* (cf. obr. 2), spolu s možností kulturního přenosu jeho strategií a vznikem kulturně předávaných kánonů (formou výtvarného umění, příběhů a písní) mohl sehrát ústřední roli při efektivním propojení darwinistického a kulturního mechanismu selekce. Pohlavní výběr – jak intersexuální, tak intrasexuální – je patrně jedním z hlavních zdrojů bohatosti materiální kultury (obr. 20). Představme si svět bez umění, kosmetiky, sportu, módy, zlatých šperků, Zlatých Slavíků, rychlých aut, hierarchických organizací, mobilních telefonů a reklamy!

Zemědělství a zejména první civilizace přinesly do pohlavního výběru u člověka výrazné změny. Ať už byly hlavním motorem vzniku a rozšíření zemědělství přímé ekonomické výhody nebo symbolické výhody plynoucí pro status majitele z nadproduktu či nějaká kombinace obojího, změna ekonomiky vždy znamená inovaci v možnostech mužské vnitropohlavní soutěže. Zemědělství přineslo nebývalé možnosti prokazování sociálního postavení a projevování potenciálu značných rodičovských investic. Od té doby muži zdaleka převyšují všechny ostatní samce v přírodě v množství majetku i „vyšší“ sociálního postavení, které jsou s to získat, a výrazně se v tom liší i mezi sebou, dnes od bezdomovců po miliardáře. Podmínky civilizace ovšem zvyšují i možnosti mužů veřejně projevat různé žádoucí vlastnosti. Nahlíženo čistě demograficky (statisticky), muži produkují mnohem více děl výtvarného umění, literatury, hudby a mají na svědomí více násilných úmrtí než ženy, většinu z toho v časně dospělosti (Daly, Wilson 1988). To naznačuje, že stejně jako násilí při soutěži o sexuální partnery, také produkce výtvarného umění, hudby a literatury slouží v první řadě manifestaci mužských kvalit při získávání sexuálních partnerek (Miller 1998). Potenciální prospěch z veřejné známosti a popularity je u muže mnohem větší než u ženy, protože každý krátkodobý vztah, jehož dosáhne zapůsobením na vní-

vané posluchačky, představuje značný potenciální prospěch pro jeho fitness. Motivace mužů tedy směřují k neomezenému kulturnímu rozšiřování vlastní popularity. Individuální životopisy mnoha současných i historických hudebníků a výtvarníků (a jejich fanynek) jsou dokladem přímého dopadu takového chování na reprodukční úspěch těchto mužů. Protože žena takovým chováním příliš nezíská, lze ve stejných podmínkách očekávat spíše *strategii Šeherezády* (Miller 1998) – svými schopnostmi se snaží zaujmout a udržet pozornost jednoho nebo několika významných mužů. Sexuální dimorfismus v mnoha kulturních sférách patrně odráží spíše odlišné motivace v sexuální strategii než nějaké rozdíly v základní mentální kapacitě mužů a žen (Miller 1998).

Člověk má při výběru partnera dobré důvody k „opatrným“ kvalitativním strategiím a kulturní normy chování skutečně často omezují možnosti volných sexuálních kontaktů mužů a žen. V každé kultuře proto ale najdeme také specifické formy chování, které umožňují standardizované/ritualizované setkávání potenciálních partnerů, nejčastěji různá společenská shromáždění spojená se zábavou a tancem. Každá kultura, naši vlastní nevyjímaje, vydatně napomáhá také snaze zkrášlit a upravit zevnějšek, dotvořit a přiblížit ho ideálnímu vzhledu za účelem upoutání pozornosti a přilákání sexuálních partnerů. I krášení může být adaptivní z hlediska popsaných kritérií fyzické atraktivity. V jednom experimentu autoři zkombinovali symetrické a asymetrické obličejové se symetrickým a asymetrickým pomalováním obličejů a nechali dobrovolníky hodnotit jejich atraktivitu. Stejně jako v předchozích výzkumech zjistili, že původní symetrické obličejové jsou atraktivnější než asymetrické. Asymetrické malování snižovalo atraktivitu symetrických obličejů, zatímco symetrické malování zvyšovalo atraktivitu asymetrických obličejů. Jednoduchý umělý zásah do vzhledu obličejové u domorodých kmenů pomocí malovaných ornamentů může měnit atraktivitu nositele (Cárdenas, Harris 2006). Lidské umělecké sklony by tedy mohly být výsledkem pohlavního výběru partnerů schopných působivé sebeprezentace. Protože konkrétní forma takové sebeprezentace může být kulturně specifická, její důsledky se v různé kultuře mohou lišit. Přestože je preference žen s určitým typem postavy (WHR, dobře vy-



20 Dva příklady kulturně specifických reprodukčních klamů: maskování/zesílení dojmů ženského poměru obvodu pasu a boků pomocí oděvu a levná replika nákladných značkových hodinek.

vinuté poprsí) univerzálním vzorcem, různé populace se liší v důrazu na jednotlivé prvky postavy. Zatímco Američané a Rusové kladou například mnohem větší důraz na ňadra, Brazilci naopak mnohem více zdůrazňují důležitost boků a hýždí (Jones 1996).

V naší kultuře se sexuálně zdravé a aktivní ženy (kteréhokoliv věku) každý den všemožně snaží přiblížit svoji vizáž jednadvaceti letům. Všechny techniky zvyšování ženského půvabu, ať už se týkají kosmetiky, módy, kadeřnictví nebo plastické chirurgie, mají v různé míře nadsadit zdravý a plodivost ženy. Tváře jsou díky nalíčení jasnější, sytější a hladší, oči jsou díky očním stínům výraznější, vlasy stále pevnější a lesklejší, zuby stále bělejší, chloupky mizí díky depilaci, vrásky se vyhlazují jako mávnutím kouzelným proutkem. Rty je možné obarvit si rtěnkou dočervena nebo nechat si je zvětšit za pomoci injekce vlastního podkožního tuku. Také poměr obvodu pasu a boků (WHR) je dobrým příkladem, jak ženy vnímají mužské preference plodivosti a jak v tomto smyslu svou tělesnou krásu dotváří. I když má každá kultura pro úpravu tohoto znaku jiné prostředky, je většinou

upravován k nižším hodnotám. „Honzíky“, korzety a šněrovačky a móda vůbec, např. krátká trička s holým bříškem, mají za úkol přehánět tento znak směrem k žádoucím ženským hodnotám, nebo alespoň maskovat jeho přirozené nedostatky. Další prostředky jako diety, cvičení, liposukce nebo operativní odstranění dvanáctého žebra (oblíbené u modelek), to všechno jsou způsoby, jak dodat ženské figuře dojem nižšího WHR, než ve skutečnosti má. Totéž platí pro pevná ňadra, obličej bez vrásek či jiné žádoucí cíle.

V možnostech klamat druhé pohlaví z hlediska svých potenciálních reprodukčních vkladů jsou na tom v naší kultuře muži poněkud hůře než ženy. Ženám je totiž každodenní fingování permanentního mládí pomocí rafinovaných technologií dovoleno a je všeobecně dostupné; fingovat bohaté devizové konto a vlastnictví Rolls-Royce lze naopak jen velmi krátkodobě. Mužský klam se dá poměrně snadno odhalit, a je to dokonce považováno za správné a morální. Naopak veřejně se ptát ženy, kolik je jí let (zvláště od určitého věku), a vyžadovat odlišení je přinejmenším neslušné. Postoj společnosti k oběma komplementárním příkla-

dům „reprodukčního klamu“ je diametrálně odlišný. Z toho je vidět, které pohlaví (resp. jaká strategie) má větší vliv na tvorbu společenské morálky a drží otěže společenského mínění a také které pohlaví je pod větším intersexuálním selekčním tlakem a musí se více přizpůsobovat.

V životě každého člověka jsou ale tyto preference limitovány okruhem lidí, se kterými se může srovnávat, tj. se kterými se běžně setkává v rámci dané sociální skupiny. Moderní komunikační technologie – tisk, fotografie, telefon, rozhlas, televize, mobilní telefon, internet, všudypřítomná reklama a globalizace vůbec – přinesly do procesu partnerského výběru velké změny. Nejpodstatnější změnou byl nástup masmédií, zvláště televize, která do našich domovů denně přináší obrazy ideálních žen a mužů, jimž se pak toužíme vyrovnat. Z odpovědí na otázku, zda je důležité, aby partner dobře vypadal („*Good looks*“, USA, škála 0 – 3), vidíme, že skóre důležitosti se výrazně posouvá k vyšším průměrným hodnotám, přičemž zůstává zachován relativní rozdíl mezi odpověďmi žen a mužů. Výsledky ankety v rozmezí 1939 – 1996: ženy 1939: 0,94; ženy 1996: 1,67; muži 1939: 1,5; muži 1996: 2,1 (Buss *et al.* 2001). V důsledku všudypřítomných vysokých standardů je tlak na každého člověka z pohledu sebereflexe svého postavení v procesu sexuálního výběru obrovský. Výběr je však stále obtížnější a trvá déle – vysoký mediálně navozený standard budí permanentní dojem, že hned poblíž se prochází někdo ještě krásnější, resp. solidnější a zajištěnější, než je náš aktuální partner. Vlastnosti modelů jsou navíc technologicky (např. pomocí počítačové grafiky) upravovány tak, aby jejich atraktivita byla nadsazena nad rozsah běžně vídaný, aby byla nadpozemská, božská... Pro samé udržování mládí a zvyšování životního standardu nemáme sílu, čas a chuť na původní ultimativní cíl těchto mechanismů – potomstvo.

Naše vrozené evoluční preference výběru partnera mohou být (pro)motorem rozvoje kultury, civilizace a výrazně přispívat rozvoji moderní ekonomiky, mohou však být také zdrojem problémů. Zcela novou a dosud ne zcela pochoopenou dimenzi dávají pohlavnímu výběru moderní komunikační technologie. Mobilní telefon, e-mail, chat a další prostředky komunikace přinášejí zcela nové možnosti hledání, ale i obelhá-

vání partnerů i konkurentů. V postindustriální společnosti byly také vytvořeny podmínky celkově nízké fyzické zátěže a rozsáhlého státního sociálního systému (např. každodenní mnohahodinová péče státu o děti ve školách všech stupňů). To vedlo k historicky bezprecedentní situaci, kdy se ve většině zaměstnání vyskytují ve srovnatelných poměrech muži i ženy, a co víc – nepřibuzní muži a ženy spolu musí vyjít na jednom pracovišti. Roste potřeba *od sexuality zcela oddělených vztahů mezi pohlavími*. Společnost tíhne k představě *stejnosti* mužů a žen a jejich libovolné zaměstnitelnosti. S ohledem na typ ekonomiky (informace a služby) začíná převažovat potřeba vlastností tradičně ženských, intenzita ekonomické kompetice však současně extremizuje některé vlastnosti mužské. To vede k modelovým situacím, kdy se například po mužích v některém vedoucím postavení požaduje, aby se k mladé atraktivní nalíčené a navoněné kolegyni v sexy oblečení (to vše je díky technologii vlastně všední norma) choval jako k bezpohlavnímu stvoření, aby prostě zapomněl, že má před sebou *moko dude*. Je to součástí profesionality řady povolání a ještě více to zvyšuje požadavky na sebekontrolu každého zúčastněného člověka. Pohlavní preference a strategie jsou však stále přítomny v naší psychice a v různé míře se uplatňují, i když v situacích, kdy třeba vůbec nic vědomě nesledujeme, a dokonce ani nechceme. Technologie, reklama, marketing i politika bohatě využívají vrozených preferencí a „kontaktní magii“ s atraktivními ženami a muži propojují svoje produkty. Tyto prostředky velmi dobře fungují, protože zneužívají našich vrozených, univerzálních preferencí, které následujeme podvědomě a od kterých nejsme schopni se oprostit.

Jako příklad lze uvést výsledky výzkumu, v němž bylo testováno chování firemních personalistů při hodnocení nových uchazečů o zaměstnání (Luxen, Van de Vijver 2006). Posuzovatelé měli k dispozici indiferentní informace o praxi, na základě kterých nebylo možno uchazeče příliš dobře posuzovat, a kromě toho i fotografie uchazečů. Jak mužští, tak i ženští posuzovatelé byli podvědomě ovlivněni fyzickou přitažlivostí uchazečů. Pokud z informací nevyplývalo budoucí spolupůsobení posuzovatelů a uchazečů na stejném pracovišti, tak posuzovatelé (jak muži, tak i ženy) dávali přednost fyzicky atraktivnějším

uchazečům. Pokud ovšem hrozilo, že se posuzovatel setká s uchazečem na stejném pracovišti jako se studentem asistentem, hodnocení uchazečů se výrazně změnilo. Jak muži, tak ženy dávali mezi uchazeči *opačného pohlaví* vyšší hodnocení fyzicky atraktivnějším uchazečům (muži ovšem dávali atraktivním uchazečkám vyšší známku než ženy atraktivním uchazečům mužského pohlaví). Při hodnocení uchazečů *stejného pohlaví* jako posuzovatelé však byla situace jiná. Muži stále dávali vyšší hodnocení fyzicky atraktivním uchazečům mužského pohlaví než méně fyzicky atraktivním mužům, ženy ovšem dávaly fyzicky atraktivním uchazečkám mnohem nižší známky než fyzicky méně atraktivním. Obdobný efekt se projevil i v případě, že hodnocení neprováděli studenti v rámci výzkumu, nýbrž profesionální personalisté; výsledky byly sice do jisté míry ovlivněny jejich zkušenostmi, hlavní efekty se však u nich projevíly také (Luxen, Van de Vijver 2006). Naše evoluční preference výběru partnera ovlivňují každodenní život. Obojí pohlaví preferuje atraktivní partnery, muži o něco více. Zatímco mužům přítomnost fyzicky atraktivnějšího muže tolik nevádí, ženy se přítomnosti jiných atraktivních žen brání, protože pro ně představují větší konkurenci.

V podmínkách civilizace mohou naše evoluční adaptace představovat slepou uličku; původně užitečná tendence konzumovat sladkou a tučnou potravu, kdykoliv je jí dostatek, přináší v podmínkách materiálního blahobytu riziko obezity. Obdobné slepé uličky mohou fungovat i při výběru partnera. Časté a důkladné mytí, depilace ochlupení v oblasti výskytu apokrinních žláz a extenzivní užívání perspirantů může poškozovat skryté procesy výběru partnera pomocí čichu. Ženy si pak mohou například vybírat jako stálé partnery i muže, kteří jsou pro ně díky hygieně a kosmetice

pachově přijatelnější, nemusí být ovšem ideálními partnery pro pomoc s péčí o potomstvo a trvalejší vztah (nebo třeba naopak pro plození potomstva z hlediska imunitní kompatibility). Asi největší změnu v lidské sexualitě přineslo masové rozšíření hormonální antikoncepce. Z mnoha výzkumů vyplývá, že právě ženská hormonální antikoncepce ruší řadu skrytých aspektů ženského pohlavního výběru. Ženy užívající hormonální antikoncepci reagují na pohlavně specifické stimuly jinak než ženy s normálním menstruačním cyklem, například při hodnocení muže podle pachu. Jenže tak tomu bylo u těhotných a kojících žen v průběhu celé naší historie. S rozšířením hormonální antikoncepce se sociosexuální chování žen bezpochyby změnilo. Riziko nechtěného těhotenství již není tak velké, žádná „revoluce“ směrem k bezbřehé promiskuitě se však nekonala. Vzorce sociosexuálního chování totiž nejsou ovlivněny zdaleka jen nebezpečím nechtěného těhotenství. Relativní bezpečnost v tomto jednom ohledu však do určité míry odvádí pozornost od nebezpečí jiných, např. přenosu pohlavních chorob. Jakýkoliv civilizační aspekt se do sexuality a pohlavního výběru může promítat mnoha cestami, jejichž vzájemné vztahy mohou být velmi složité. Kouzlo pohlavního výběru spočívá v tom, že rozmanité kulturní prvky fungují jako klamné strategie (artificiální rtěnky, kopie hodinek Rollex) a představují výzvu opačnému pohlaví, na kterou je záhodno reagovat. Vrozené evoluční adaptace se plní novými obsahy. Kdo chce uspět, musí být *cool* – jít s dobou, být krásný, galantní, kultivovaný, inteligentní, rychlý, bohatý, vzdělaný dle aktuálních kritérií, ale musí se také naučit rozpoznávat nejnovější klamné strategie opačného pohlaví a najít i navzdory hypertrofii pozlátek skutečné (reprodukční) hodnoty. Stejně jako kdykoliv v minulosti.

Závěr

U sexuálně se rozmnožujících živočichů „...*musí všechny geny projít bránou sexu a volba pohlavního partnera je strážcem této brány*“ (Miller 1998). Z tohoto důvodu pravděpodobně sehrálo rozpoznávání, vybírání a namlouvání sexuálního partnera klíčovou roli v evoluci člověka.

Řada tělesných i behaviorálních znaků člověka je pohlavním výběrem přinejmenším ovlivněna. Patří mezi ně i univerzální preference výběru sexuálního partnera (Shackelford *et al.* 2005). Výsledky psychologických studií potvrzují, že vrozené psychické preference se u člověka při výběru partnera uplatňují, a výsledky behaviorálně ekologických studií ukazují, že tyto preference i v podmínkách civilizace přispívají k zvyšování reprodukčního úspěchu. Tyto preference nejsou primárně vědomými strategiemi, stejně jako u zvířat. Většina lidí nesleduje svůj „reprodukční úspěch“ a nesouloží pro plození potomků (alespoň když to jde samo od sebe), nýbrž touží po tom žít a milovat se s partnerkou/partnerem svých snů. To však vědomé strategie nikterak nevylučuje. U člověka se vědomé strategie staly neoddělitelnou součástí sexuality a pohlavního výběru a sexuální omezení i preference výběru partnera jsou součástí kulturní tradice – jsou nám předkládány v idealizované formě jako vzory.

Vztah lidské kultury a pohlavního výběru je velmi těsný, jedno bez druhého je jen stěží myslitelné. Možná že právě pohlavní výběr byl hlavním mechanismem, který stojí za rozvojem kultury, umění a technologie u člověka v míře, jakou dnes reprezentuje. Samotní biologové byli skeptičtí k této Darwinově originální myšlence, což bylo snad částečně dáno i tím, že sex byl marginalizo-

ván jako téma příliš choulostivé, nemravné a trapné (Miller 1998). Je zřejmé, že mnohé kulturní artefakty fungují jako umělé „zesilovače“ pohlavního výběru, ať už mají vytvářet prostředí pro pohlavní výběr a zvyšovat šance na setkání partnerů, zvyšovat atraktivitu nebo sociální status svého uživatele, pomoci udržet partnera a zvýšit jeho touhu po sexu nebo donutit partnera k větším rodičovským investicím, resp. sexuální věrnosti.

Je očividné, že muži hledají u žen především tělesnou krásu. Znaky ženské krásy jsou vlastně „amalgámem“ mládí, zdraví a plodivosti. Krásné ženě jsou muži ochotni se věnovat celý život, vyžadují ovšem její sexuální věrnost. Důvodem mužské žárlivosti je především ženská sexuální (tělesná) nevěra, což přesně odráží evoluční problém nejistoty paternity muže, který do jediné ženy investoval svůj celoživotní reprodukční vklad (Buss *et al.* 1996). Ženy na celém světě dají více na materiální zajištění. Ženské preference sociálního postavení, materiálních zdrojů a vzdělání jsou ještě zvýrazněny, pokud žena musí volit mezi náklady a zisky kulturní úspěšnosti partnera a některou jinou podstatnou vlastností, jako je např. fyzická atraktivita (Li *et al.* 2002; Waynforth 2001). Pokud jsou ženy nuceny se v takové situaci definitivně rozhodnout pouze pro jednu z obou možností, jsou sociální postavení, materiální zdroje a kulturní úspěch potenciálního manžela většinou považovány za nezbytnost, zatímco ostatní vlastnosti za dodatečný luxus. Je pravděpodobné, že ženská preference pro bohaté a vysoce postavené muže je důležitým faktorem existence polygynie.

Intrasexuální kompetice mezi muži představuje nejenom soutěž při získávání dominance a vyš-

šího postavení na sociálním žebříčku, ale také v dosahování dalších psychologických parametrů, souvisejících s *ochotou sdílet zdroje*. Z mnoha historických i etnografických pramenů vyplývá, že ženy si po dlouhá tisíciletí vybírají muže, kteří se pravidelně vrací domů (tj. k ženě a dětem) a ochotně a systematicky sdílejí se ženou svoje zdroje. Tento typ sdílení patří k lidským univerzáliím. Odtud bylo v evoluci už jen velmi blízko k intimnímu emocionálnímu vztahu. Důvodem ženské žárlivosti je především mužská nevěra emocionální, která snižuje jeho angažovanost ve stávajícím vztahu. Obě pohlaví prožívají romantickou lásku, což je „*intenzivní přitažlivost zahrnující idealizaci druhého v rámci určitého erotického kontextu, který s sebou přináší touhu po intimitě a příjemné očekávání trvání vztahu po jistý, zatím neznámý čas do budoucna*“ (Jankowiak 1995, s. 4). I když je romantická láska často považována za západní vynález, v rozsáhlém šetření byla nalezena u 148 ze 166 kultur (Jankowiak, Fischer 1992). Je možné, že právě *láska milenecká*, kterou muž zahoří k ženě nebo žena k muži, je emocionálním mechanismem, kterým se „v pravou chvíli“ projevuje určitá nadprahová míra nebo specifická kombinace všech příznivých vlastností posuzovaného partnera, třeba i navzdory celému světu. Díky nezvykle silnému emocionálnímu působení si má člověk uvědomit, že právě tento partner je *ten pravý*. Ale protože jsou kritéria u obou pohlaví odlišná, je mužská a ženská láska v mnohém ohledu jiná a už vůbec není automaticky zaručeno, že se současně objeví i u milovaného protějšku. Když si představíme, kolik často protichůdných kritérií při výběru sexuálního partnera hraje roli (obličej na mnoho způsobů, výška postavy, věk, imunitní kompetence, hladiny pohlavních hormonů, chování, kulturní a myšlenková kompatibilita, sociální postavení, majetek, přání rodičů ...), je vlastně téměř zázrak, že se vůbec najdou dva lidé, kteří si vzájemně vyhovují a nějaký pár vytvoří.

I když se u člověka vyvinula láska a silné tendence k dlouhodobé emocionální párové vazbě a monogamii, využívají jak muži, tak ženy alternativních strategií a mívají sexuální styk i mimo stálý pár. Ultimativní cíle, které nevěrou sledují, se však u mužů a žen liší. U mužů jde o celkové zvýšení počtu sexuálních příležitostí, fyzická atraktivita milanky není to nejdůležitější (nejatraktivně-

ší svolnou ženu už přece mají, resp. vzali si ji za manželku; pokud ne, nevěra může mít i jiné příčiny). Nevěra ženy má jinou biologickou logiku – jde jí nejčastěji o atraktivního muže s kvalitními geny, vhodného biologického otce jejich potomků (muže schopného a ochotného k otcovským investicím si přece vzala; pokud ne, nevěra může mít i jiné příčiny). Důkazy pro skrytý výběr fyzicky atraktivních mužů s výrazně maskulinními znaky k reprodukčním účelům byly nalezeny v ženské sexuální psychologii a fyziologii. Patří mezi ně čichová i vizuální preference fyzicky atraktivních a dominantních mužů projevující se v nejpłodnějším období menstruačního cyklu, častější retenční kopulační orgasmus se symetrickými muži a podobně. Cesta k vyšší fitness tedy nemusí být uspokojivým návodem pro život ze subjektivního pohledu člověka, nemusí být cestou k individuálnímu štěstí (cf. Cashdan 1997, s. 134). Preference výběru partnera a sociosexuální chování člověka také nemusí vždy vyhovovat nárokům společenství lidí, do kterého patří. Kulturní normy a sociální citění, v jehož rámci každý člověk svoji sexualitu vnímá, prožívá a uplatňuje, jsou mu totiž vštěpovány jinými lidmi (rodiče, starší sourozenci, rozšířená rodina, obec, stát, církev, firma), kteří sledují *svoje vlastní* reprodukční zájmy. Ty však zpravidla nejsou v úplné shodě se zájmy příslušného jednotlivce, z čehož povstává nevysychající zdroj nejrůznějších konfliktů mezi sexuálními partnery, rodiči a dětmi, sourozenci navzájem, tchýní a snachou etc.

Pohledu na sociologii lidské sexuality v současné době dominuje sociální konstruktivismus (počínaje Foucault 1978), podle kterého jsou společnosti konstrukcemi „sexuálních režimů“. Sociální konstruktivismus nás nutí k „dekonstrukci“ těchto režimů, abychom mohli uvídnět, čím vlastně jsou. Představitelé tohoto pohledu odmítají jakýkoliv esencialismus, tj. tezi, že sexualita je součástí naší biologické přirozenosti a že v ní existují jisté univerzálie; „rekonstrukce“ pak může být libovolná (Sanderson 2003). Ze studií evoluční psychologie i behaviorální ekologie člověka v mnoha kulturách na celém světě však vyplývá, že i u člověka existují biologické univerzálie sexuálního a sociosexuálního chování, že odrážejí naši nesmazatelně živočišnou podstatu, ale naznačují i specificky lidskou situaci mezi primáty a jednotný původ všech lidí.

Bylo by nesprávné zavírat oči nad evolučním dědictvím našich těl, našeho chování a myšlení. Otevřenost světu a snaha po poznání vlastní podstaty je přece tím, co nás *po hříchu* odlišuje od ostatních živočichů. Měli bychom proto intenzivně pracovat na pochopení proximativních mechanismů našeho myšlení a jednání i jejich ultimativních cílů, abychom odhalili slepé uličky a nebezpečí v rovině našeho vlastního života a mohli si v této lidské rovině dále užívat našeho evolučního dědictví – lásky, morálky, soucitu a pomoci bližnímu (který člověk si přeje něco jiného?), ale současně se dokázali přizpůsobovat novým situacím.

Fylogeneticky mnohovrstevné dědictví evoluce primátů a člověka v konfrontaci s kulturní variabilitou člověka v dnešním světě ovšem nabízí velmi komplikovaný obraz. V evoluční spirále je často velmi obtížné hledat funkční logické vazby, pravdivé může být to nejjednodušší řešení, nebo naopak to nejvíce kontraintuitivní. Mnohá vysvětlení se vzájemně překrývají a je třeba hledat kritická místa a odhalovat, zda mohou platit současně nebo zda se vzájemně vylučují. Téma si proto vyžaduje propojení biologických aspektů sexuality (výběr partnera, sex, reprodukce) se sociálními aspekty sexuality (rodina, stát), psychologickými aspekty sexuality (subjektivní emoce) i kulturními jevy (umění, reklama). Mnohé ze zkoumaných jevů mají svoje vysvětlení z hlediska odlišných (nedarwinistických) sociologických a psychologických teorií, které je vhodné začlenit mezi uvažované proximativní mechanismy. U mnoha tělesných znaků není jasné, zda jde o fungující adaptaci, rudiment nebo vedlejší produkt jiné adaptace (cf. Buss *et al.* 1998). Teprve na začátku je výzkum vlivu životní historie (*life history*) na partnerské preference, velmi málo je dosud rozvinutá oblast imunologických vztahů mezi partnery (při výběru a v průběhu vztahu) a vůbec veškeré typy výběru založené na kritériích odvozených od vlastností samotných vybírajících si osob.

Vzhledem k tomu, že specifíkem lidské sexuality je skrytost a intimita, je i studium pohlavního výběru u člověka metodicky obtížné. Jak ukazuje dnešní bouřlivý rozvoj evoluční psychologie a behaviorální ekologie člověka, není však principiálně nemožné. Postup je ovšem otázkou pečlivého, detailního zkoumání a vzájemné konfrontace jednotlivých proximativních mechanismů, ale i jejich

vztahu k ultimativnímu cíli. Sledováním sexuálního dimorfismu příslušné části těla či chování můžeme zjistit, které vlastnosti byly u obou pohlaví v průběhu evoluce člověka podrobeny odlišným selekčním tlakům. Konfrontací sexuálně dimorfních znaků s nároky prostředí lze odvodit, které jsou biomechanickou či jinou adaptací na fyzikální, chemické, geografické a jiné podmínky a které mohou být důsledkem pohlavního výběru. Z rozdílů mezi mužskými preferencemi a ženskými *představami* o mužských preferencích (*a vice versa*) je možné zjišťovat, zda jsou preference a preferované znaky odrazem spíše vnitropohlavního nebo mezipohlavního výběru. Z rozdílů mezi skutečným výběrem partnera a preferencemi je možné odvozovat, jak konkrétní kultura a její sociální a ekonomická situace omezuje výběr partnerů a kam ho posunuje. Sledováním vztahu mezi příslušným preferovaným znakem a ukazateli reálně vypovídajícími o biologických vlastnostech partnera (zdravotní stav, věk, fluktuální asymetrie, hladiny pohlavních hormonů) je možné odhadovat, nakolik jsou naše preference založeny na výsledcích přirozeného výběru a nakolik jsou to handicap, kterými vybírající si pohlaví „šponuje“ vlastnosti pohlaví vybíraného. Srovnáváním situace v různých kulturách můžeme usuzovat na míru, v jaké se na preferencích podílejí fisherovskou autoelexí „nafouknuté“ místní či vůbec arbitrární rozmary. Sledováním závislosti preferencí a preferovaných znaků na menstruačním cyklu ženy je možné zjišťovat, jakou roli hrají tyto znaky v sexuálních strategiích obou pohlaví. Srovnáním mezi vztahem průměrné preference a průměrné hodnoty znaku v populaci na straně jedné a průměrným vztahem mezi preferencí a znakem u již vytvořených párů na straně druhé je možné zjistit, zda je sledovaný systém preference–znak jednoduchý a lineární, nebo vnitřně komplikovaný. Sledováním podobnosti či rozdílnosti partnerů je možné posoudit, zda je sledované kritérium odvozené od populačního průměru, nebo od vlastností jedince, který si vybírá. Srovnáváním vztahu mezi výběrem a počtem potomků z takového výběru vzešlých můžeme odhadovat, v jaké míře je takový výběr (bez ohledu na původ, mechanismus a morální známku) skutečně funkční. To je jen několik možností z mnoha způsobů, jak lze pohlavní výběr u dnešního člověka studovat.

Adaptacionistický program představuje relativně konzistentní teoretickou oporu, která umožňuje testování široké škály hypotéz o vztahu lidské morfologie a lidského chování.

Z pohledu dnešní evoluční biologie je ovšem adaptacionismus evoluční psychologie a behaviorální ekologie člověka poněkud „nativní“ či „nativní“. Vychází totiž ze všeobecně akceptovaného předpokladu dědičnosti adaptivních znaků, aniž by blíže zkoumal a metodicky využíval jejich populačně-genetický podklad. Jsou-li argumenty Jaroslava Flegra v jeho *teorii zmrzlé plasticity* správné (Flegr 2005, 2006), jsou tyto předpoklady u pohlavně se množících druhů problematické. Je nápadné, že hlavní zájem evolučních přístupů k lidskému chování spočívá v sexualitě a pohlavním výběru, kde je podmínkou *sine qua non* samo nalezení partnera a rozmnožení se, a pouze v menší míře se zabývají environmentálními adap-

tacemi, kde je pro selekci (vlivem prostředí) nutná dědičnost úspěšného fenotypu. V každém případě evoluční přístup k lidské sexualitě a pohlavnímu výběru čeká na rozsáhlejší uplatnění poznatků populační genetiky (dynamika frekvencí alel), na modelování selekce znaků závislých na frekvenci a evolučně stabilních strategií, na pochopení vztahu přírodního a pohlavního výběru při vzniku environmentálně adaptivních znaků a zejména na propojení genetického přenosu s kulturním přenosem informace. Teorie zmrzlé plasticity přináší z hlediska pohlavního výběru v rozsáhlé a geneticky polymorfní populaci řadu zajímavých a závažných předpovědí (např. v otázce preference podobných či naopak nepodobných partnerů) a brzy se ukáže, jak se uplatní v evolučním pohledu na lidskou morfologii a chování. Ještě zajímavější však bude sledovat, jak se člověk s novými poznatky o svém evolučním dědictví vyrovná.

Literatura

(citovaná, použitá, doporučená)

- Adler, N. E. – Boyce, T. – Chesney, M. A. – Cohen, S. – Folkman, S. – Kahn, R. L. – Syme, S. L. (1994): Socioeconomic status and health: The challenge of the gradient. *American Psychologist*, 49, 1, s. 15–24.
- Agrawal, A. F. (2001): Sexual selection and the maintenance of sexual reproduction. *Nature*, 411, s. 692–695.
- Alvarez, L. – Jaffe, K. (2004): Narcissism guides mate selection: Humans mate assortatively, as revealed by facial resemblance, following an algorithm of “selfseeking like”. *Evolutionary Psychology*, 2, s. 177–194.
- Alvergne, A. – Faurie, C. – Raymond, M. Differential facial resemblance of young children to their parents: who do children look like more? *Evolution and Human Behavior*, In Press, Corrected Proof.
- Anderson, K. G. (2006): How well does paternity confidence match actual paternity? Evidence from worldwide non-paternity rates. *Current Anthropology*, 47, 3, s. 513–520.
- Anderson, K. G. – Kaplan, H. – Lancaster, J. B. (2006): Demographic correlates of paternity confidence and pregnancy outcomes among Albuquerque men. *American Journal of Physical Anthropology*, 131, 4, s. 560–571.
- Andersson, M. B. (1994): *Sexual selection*. New Jersey: Princeton University Press.
- Ardener, E. W. – Ardener, S. G. – Warmington, W. A. (1960): *Plantation and village in the Cameroons*. London: Oxford University Press.
- Baker, R. R. – Bellis, M. A. (1988): Kamikaze sperm in mammals. *Animal Behaviour*, 36, s. 936–939.
- Baker, R. R. – Bellis, M. A. (1995): *Human sperm competition*. London: Chapman & Hall.
- Barber, N. (1995): The evolutionary psychology of physical attractiveness: Sexual selection and human morphology. *Ethology and Sociobiology*, 16, s. 395–424.
- Barker, D. J. (2000): In utero programming of cardiovascular disease. *Theriogenology*, 53, s. 555–574.
- Bateman, A. J. (1948): Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2, s. 349–368.
- Bell, D. (1997): Defining marriage and legitimacy. *Current Anthropology*, 38, 2, s. 237–253.
- Bellis, M. A. – Hughes, K. – Hughes, S. – Ashton, J. R. (2005): Measuring paternal discrepancy and its public health consequences. *Journal of Epidemiology Community Health*, 59, s. 749–754.
- Belsky, J. – Steinberg, L. – Draper, P. (1991): Childhood experience, interpersonal development, and reproductive strategy: An evolutionary theory of socialization. *Child Development*, 62, 4, s. 647–670.
- Berg, S. J. – Wynne-Edwards, K. E. (2001): Changes in testosterone, cortisol, and estradiol levels in men becoming fathers. *Mayo Clinic Proceedings*, 76, 6, s. 582–592.
- Berglung, A. (2006): Personal web page: <http://www.ebc.uu.se/zoeko/andersb/index.html>.
- Bernstein, H. – Hopf, F. A. – Michod, R. E. (1989): The evolution of sex: DNA repair hypothesis. In: Rasa, A. E. – Vogel, C. – Volland, E., ed., *The sociobiology of sexual and reproductive strategies*. London: Chapman and Hall, s. 3–18.
- Betzig, L. (1986): *Despotism and differential reproduction: A Darwinian view of history*. New York: Aldine.
- Betzig, L. (1989): Causes of conjugal dissolution: A cross-cultural study. *Current Anthropology*, 30, s. 654–676.
- Betzig, L. (1993): Where are the bastards daddies. *Behavioral and Brain Sciences*, 16, 2, s. 284–285.
- Boivin, J. – Sanders, K. – Schmidt, L. (2006): Age and social position moderate the effect of stress on fertility. *Evolution and Human Behavior*, 27, 5, s. 345–356.
- Boyd, R. – Richerson, P. J. (1985): *Culture and the evolutionary process*. Chicago: University of Chicago Press.
- Brase, G. L. (2006): Cues of parental investment as a factor in attractiveness. *Evolution and Human Behavior*, 27, s. 145–157.
- Brewis, A. – Meyer, M. (2004): No evidence of a mid-cycle peak in women’s sexual activity based on very large samples. *American Journal of Human Biology*, 16, 2, s. 196–196.
- Brown, A. S. – Susser, E. S. (1997): Sex differences in prevalence of congenital neural defects after periconceptional famine exposure. *Epidemiology*, 8, s. 55–58.
- Bulmer, M. (1994): *Theoretical evolutionary ecology*. Sunderland, MA: Sinauer.
- Burley, N. (1979): The evolution of concealed ovulation. *American Naturalist*, 114, s. 835–858.
- Burnham, T. C. – Chapman, J. F. – Gray, P. B. – McIntyre, M. H. – Lipson, S. F. – Ellison, P. T. (2003): Men in committed, romantic relationships have lower testosterone. *Hormones and Behavior*, 44, 2, s. 119–122.
- Burriss, R. P. – Little, A. C. (2006): Effects of partner conception risk phase on male perception of dominance in faces. *Evolution and Human Behavior*, 27, 4, s. 297–305.
- Buršíková, V. (2005): *Menstruační cyklus a jeho souvislosti s tělesnými funkcemi a chováním ženy*. Brno: Ústav antropologie, Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita.
- Buss, D. M. (1989): Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral and Brain Sciences*, 12, s. 1–49.
- Buss, D. M. (1994): *The evolution of desire*. New York: Basic Books.
- Buss, D. M. (1999): *Evolutionary psychology: The new science of the mind*. Boston: Allyn and Bacon.
- Buss, D. M. (2001): Human nature and culture: An evolutionary psychological perspective. *Journal of Personality*, 69, 6, s. 955–978.
- Buss, D. M. – Haselton, M. G. – Shackelford, T. K. – Bleske, A. L. – Wakefield, J. C. (1998): Adaptations, exaptations, and

- spandrels. *American Psychologist*, 53, 5, s. 533–548.
- Buss, D. M. – Larsen, R. J. – Westen, D. (1996): Sex differences in jealousy: Not gone, not forgotten, and not explained by alternative hypotheses. *Psychological Science*, 7, 6, s. 373–375.
- Buss, D. M. – Shackelford, T. K. – Kirkpatrick, L. A. – Larsen, R. J. (2001): A half century of mate preferences: The cultural evolution of values. *Journal of Marriage and Family*, 63, s. 491–503.
- Buss, D. M. – Schmitt, D. P. (1993): Sexual strategies theory: An evolutionary perspective on human mating. *Psychological Review*, 100, 2, s. 204–232.
- Cardenas, R. A. – Harris, L. J. (2006): Symmetrical decorations enhance the attractiveness of faces and abstract designs. *Evolution and Human Behavior*, 27, 1, s. 1–18.
- Carroll, L. (1871): *Through the looking-glass and what Alice found there*. London: Macmillan.
- Cashdan, E. (1993): Attracting mates: Effects of paternal investment on mate attraction strategies. *Ethology and Sociobiology*, 14, 1, s. 1–23.
- Cashdan, E. (1997): Women's mating strategies. *Evolutionary Anthropology*, 5, s. 134–143.
- Clutton-Brock, T. H. (1991): *The evolution of parental care*. Princeton University Press.
- Crawford, C. (2000): Evolutionary psychology: Counting babies or studying information-processing mechanisms. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 907, 1, s. 21–38.
- Crow, J. F. (1997): The high spontaneous mutation rate: Is it a health risk? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 16, s. 8380–8386.
- Cunningham, M. R. – Roberts, A. R. – Wu, C. H. – Barbee, A. P. – Druen, P. B. (1995): Their ideas of beauty are, on the whole, the same as ours: Consistency and variability in the cross-cultural perception of female physical attractiveness. *Journal of Personality and Social Psychology*, 68, 2, s. 261–279.
- Cutler, W. B. – Preti, G. – Krieger, A. – Huggins, G. R. – Garcia, C. R. – Lawley, R. J. (1986): Human axillary secretion influence women's menstrual cycle: The role of donor extract from men. *Hormones and Behavior*, 20, s. 474–482.
- Daly, M. – Wilson, M. (1988): Evolutionary social-psychology and family homicide. *Science*, 242, 4878, s. 519–524.
- Darwin, C. R. (1859): *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Darwin, C. R. (1871): *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray
- Darwin, C. R. (1970): *O původu člověka*. Praha: Academia.
- Darwin, C. R. (2005): *O pohlavním výběru*. Praha: Academia.
- Darwin, C. R. (2006): *O původu člověka*. Praha: Academia.
- Dawkins, R. (1976): *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press.
- De Waal, F. (1989): *Peacemaking among primates*. Cambridge: Harvard University Press.
- De Waal, F. (2006): *Dobráci od přírody*. Praha: Academia.
- DeBruine, L. M. (2004): Resemblance to self increases the appeal of child faces to both men and women. *Evolution and Human Behavior*, 25, 3, s. 142–154.
- Devos, M. – Patte, F. – Rouault, J. – Laffort, P. – Van Gemert, L. J. (1990): *Standardized Human Olfactory Thresholds*. Oxford: IRL Press.
- Doosje, B. – Rojahn, K. – Fischer, A. (1999): Partner preferences as a function of gender, age, political orientation and level of education. *Sex Roles*, 40, 1–2, s. 45–60.
- Drea, C. M. (2005): Bateman revisited: The reproductive tactics of female primates. *Integrative and Comparative Biology*, 45, 5, s. 915–923.
- Durham, W. H. (1992): Application of evolutionary culture theory. *Annual Review of Anthropology*, 21, 331–355.
- Einon, D. (1998): How many children can one man have? *Evolution and Human Behavior*, 19, s. 413–426.
- Eldredge, N. – Gould, S. J. (1972): Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T. J. M., ed., *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper and Co., s. 82–115.
- Ellis, B. J. (1992): The evolution of sexual attraction: Evaluative mechanisms in women. In: Barkow, J. H. – Cosmides, L. – Tooby, J., ed., *The adapted mind*. New York: Oxford University Press, s. 267–288.
- Ellis, B. J. – Garber, J. (2000): Psychosocial antecedents of variation in girls' pubertal timing: Maternal depression, stepfather presence, and marital and family stress. *Child Development*, 71, 2, s. 485–501.
- Ellis, B. J. – Symons, D. (1990): Sex-differences in sexual fantasy: An evolutionary psychological approach. *Journal of Sex Research*, 27, 4, s. 527–555.
- Ellis, L. (2006): Gender differences in smiling: An evolutionary neuroandrogenic theory. *Physiology and Behavior*, 88, 4–5, s. 303–308.
- Ender, J. A. – Westcott, D. A. – Madden, J. R. – Robson, T. (2005): Animal visual systems and the evolution of color patterns: Sensory processing illuminates signal evolution. *Evolution*, 59, 8, s. 1795–1818.
- Enlow, D. H. (1990): *Facial growth*. Philadelphia: Harcourt Brace Jovanovich.
- Enquist, M. – Arak, A. (1993): Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses. *Nature*, 361, s. 446–448.
- Feinberg, D. R. – Jones, B. C. – Law-Smith, M. J. – Moore, F. R. – DeBruine, L. M. – Cornwell, R. E. – Hillier, S. G. – Perrett, D. I. (2006): Menstrual cycle, trait estrogen level, and masculinity preferences in the human voice. *Hormones and Behavior*, 49, 2, s. 215–222.
- Fieder, M. – Huber, S. – Bookstein, F. L. – Iber, K. – Schaefer, K. – Winckler, G. – Wallner, B. (2005): Status and reproduction in humans: New evidence for the validity of evolutionary explanations on basis of a university sample. *Ethology*, 111, 10, s. 940–950.
- Filsinger, E. E. – Braun, J. J. – Monte, W. C. (1985): An examination of the effects of putative pheromones on human judgments. *Ethology and Sociobiology*, 6, s. 227–236.
- Fisher, R. A. (1930): *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press.
- Fisher, R. A. (1958): *The genetical theory of natural selection*. New York: Dover Publications.

- Flegr, J. (1998): On the "origin" of natural selection by means of speciation. *Rivista di Biologia*, 91, s. 291–304.
- Flegr, J. (2005): *Evoluční biologie*. Praha: Academia.
- Flegr, J. (2006): *Zamrzlá evoluce*. Praha: Academia.
- Folstad, I. – Karter, A. J. (1992): Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist*, 139, 3, s. 603–622.
- Foucault, M. (1978): *The history of sexuality: An introduction*. Vol. 1, New York: Pantheon.
- Fujimiya, M. (1998): *Morpher: shareware for morphing and warping*. <http://www.asahi-net.or.jp/~FX6M-FJMY/mop00e.html>.
- Gallup, G. G. – Burch, R. L. (2004): Semen displacement as a sperm competition strategy in humans. *Evolutionary Psychology*, 2, s. 12–23.
- Galton, F. (1907): *Inquiries into human faculty and its development*. Dent & Dutton (Everyman).
- Gangestad, S. W. – Simpson, J. A. (1990): Toward an evolutionary history of female sociosexual variation. *Journal of Personality*, 58, 1, s. 69–96.
- Gangestad, S. W. – Simpson, J. A. – Cousins, A. J. – Garver-Apgar, C. E. – Christensen, P. N. (2004): Women's preferences for male behavioral displays change across the menstrual cycle. *Psychological Science*, 15, 3, s. 203–207.
- Gangestad, S. W. – Thornhill, R. – Yeo, R. A. (1994): Facial attractiveness, developmental stability, and fluctuating asymmetry. *Ethology and Sociobiology*, 15, 2, s. 73–85.
- Gaulin, S. J. C. – Silverman, I. – Phillips, K. – Reiber, C. (1997): Activational hormonal influences on abilities and attitudes: Implications on evolutionary theory. *Evolution and Cognition*, 3, s. 191–199.
- Geary, D. C. (1998): *Male, female: The evolution of human sex differences*. Washington, DC: American Psychological Association.
- Geary, D. C. (2000): Evolution and proximate expression of human paternal investment. *Psychological Bulletin*, 126, s. 55–77.
- Geary, D. C. – Vigil, J. – Byrd-Craven, J. (2004): Evolution of human mate choice. *Journal of Sex Research*, 41, 1, s. 27–42.
- Gilad, Y. – Wiebel, V. – Przeworski, M. – Lancet, D. – Paabo, S. (2004): Loss of olfactory receptor genes coincides with the acquisition of full trichromatic vision in primates. *Plos Biology*, 2, 1, s. 120–125.
- Goldizen, A. W. (1987): Tamarins and marmosets: Communal care of offspring. In: Smuts, B. B. – Cheney, D. L. – Seyfarth, R. M. – Wrangham, R. W. – Struhsaker, T. T., ed., *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press, s. 34–43.
- Gottschall, J. – Martin, J. – Quish, H. – Rea, J. (2004): Sex differences in mate choice criteria are reflected in folktales from around the world and in historical European literature. *Evolution and Human Behavior*, 25, 2, s. 102–112.
- Grammer, K. (1993): 5-alpha-androst-16en-3-alpha-one: A male pheromone? A brief report. *Ethology and Sociobiology*, 14, 3, s. 201–207.
- Grammer, K. – Thornhill, R. (1994): Human (*Homo sapiens*) facial attractiveness and sexual selection: The role of symmetry and averageness. *Journal of Comparative Psychology*, 108, 3, s. 233–242.
- Greenlees, I. A. – McGrew, W. C. (1994): Sex and age differences in preferences and tactics of mate attraction: Analysis of published advertisements. *Ethology and Sociobiology*, 15, 2, s. 59–72.
- Grim, T. (2000): Paralelní vysvětlení. Proč a jak se ptát "proč" a "jak"? *Vesmír*, 79, s. 92–93.
- Guttentag, M. – Secord, P. F. (1983): *Too many women? The sex ratio question*. Beverly Hills: Sage Publications.
- Hald, G. M. (2006): Gender differences in pornography consumption among young heterosexual Danish adults. *Archives of Sexual Behavior*, 35, 5, s. 577–585.
- Hames, R. (1996): Costs and benefits of monogamy and polygyny for Yanomamo women. *Ethology and Sociobiology*, 17, 3, s. 181–199.
- Hamilton, W. D. (1964): The genetical evolution of social behavior. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7, s. 1–16.
- Hamilton, W. D. (1964): The genetical evolution of social behavior. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7, s. 17–52.
- Hamilton, W. D. (1980): Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos*, 35, s. 282–290.
- Hamilton, W. D. – Zuk, M. (1982): Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science*, 218, s. 384–387.
- Hart, C. W. – Pilling, A. R. (1960): *The Tiwi of North Australia*. New York: Hart, Rinehart and Winston.
- Haselton, M. G. – Buss, D. M. – Oubaid, V. – Angleitner, A. (2005): Sex, lies, and strategic interference: The psychology of deception between the sexes. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 31, 1, s. 3–23.
- Hastings, I. M. (1989): Potential germline competition in animals and its evolutionary implications. *Genetics*, 123, s. 191–197.
- Havlíček, J. – Roberts, S. C. – Flegr, J. (2005): Women's preference for dominant male odour: Effects of menstrual cycle and relationship status. *Biology Letters*, 1, 3, s. 256–259.
- Hawkers, K. – Rogers, A. – Charnov, E. L. (1995): The male's dilemma: Increased offspring production is more paternity to steal. *Evolutionary Ecology*, 9, s. 662–677.
- Heiman, J. R. (1975): The physiology of erotica: Women's sexual arousal. *Psychology Today*, 8, s. 90–94.
- Hetherington, E. M. (1972): Effects of father absence on personality development in adolescent daughters. *Developmental Psychology*, 7, s. 313–236.
- Hewlett, B. S. (1988): Sexual selection and paternal investment among Aka pygmies. In: Betzig, L. – Borgerhoff Mulder, M. – Turke, P., ed., *Human reproductive behavior: A Darwinian perspective*. Cambridge: Cambridge University Press, s. 263–276.
- Hewlett, B. S. (1992): Husband – wife reciprocity and the father – infant relationship among Aka pygmies In: Hewlett, B. S., ed., *Father – child relations: Cultural and biosocial contexts*. New York: Aldine de Gruyter, s. 153–176.
- Hill, K. – Hurtado, A. M. (1996): *Ache life history: The ecology and demography of a foraging people*. Aldine de Gruyter.
- Hill, S. E. Overestimation bias in mate competition. *Evolution and Human Behavior*, In Press, Corrected Proof.
- Hirsch, L. R. – Paul, L. (1996): Human male mating strategies

- I. Courtship tactics of the “quality” and “quantity” alternatives. *Ethology and Sociobiology*, 17, 1, s. 55–70.
- Hopcroft, R. L. (2006): Sex, status, and reproductive success in the contemporary United States. *Evolution and Human Behavior*, 27, 2, s. 104–120.
- Howell, N. (1979): *Demography of the Dobe !Kung*. New York: Academic Press.
- Hrdy, S. B. (1981): *The woman that never evolved*. Cambridge, MA: Harvard University Press
- Hurtado, A. M. – Hill, K. – Kaplan, H. – Hurtado, I. (1992): Tradeoffs between female food acquisition and child care among Hiwi and Ache foragers. *Human Nature*, 3, s. 185–216.
- Chagnon, N. A. (1988): Life histories, blood revenge, and warfare in a tribal population. *Science*, 239, 4843, s. 985–992.
- Chavanne, T. J. – Gallup, G. G. (1998): Variation in risk taking behavior among female college students as a function of the menstrual cycle. *Evolution and Human Behavior*, 19, 1, s. 27–32.
- Ihara, Y. – Aoki, K. – Feldman, M. W. (2003): Runaway sexual selection with paternal transmission of the male trait and gene-culture determination of the female preference. *Theoretical Population Biology*, 63, 1, s. 53–62.
- Ihara, Y. – Feldman, M. W. (2003): Evolution of disassortative and assortative mating preferences based on imprinting. *Theoretical Population Biology*, 64, 2, s. 193–200.
- Immerman, R. S. – Mackey, W. C. (2003): Perspectives on human attachment (pair bonding): Eve’s unique legacy of a canine analogue. *Evolutionary Psychology*, 1, s. 138–154.
- Irons, W. (1983): Human female reproductive strategies. In: Wasser, S., ed., *Social behavior of female vertebrates*. New York: Academic Press, s. 169–213.
- Jacob, S. – McClintock, M. K. (2000): Psychological state and mood effects of steroidal chemosignals in women and men. *Hormones and Behavior*, 37, 1, s. 57–78.
- Jacob, S. – McClintock, M. K. – Zelano, B. – Ober, C. (2002): Paternally inherited HLA alleles are associated with women’s choice of male odor. *Nature Genetics*, 30, 2, s. 175–179.
- Jaffe, K. (1998): Sex, mate selection and evolution. In: Porto, V. W. – Saravanan, N. – Waagen, D. – Eiben, A. E., ed., *Lecture notes in computer science 1447: Evolutionary programming VII*. Springer Verlag, s. 483–492.
- Jaffe, K. (2002): On sex, mate selection and evolution: an exploration. *Comments on Theoretical Biology*, 7, s. 91–107.
- Jaffe, K. (2004): Sex promotes gamete selection: A quantitative comparative study of features favoring the evolution of sex. *Complexity*, 9, 6, s. 43–51.
- Jankowiak, W. R. (Ed) (1995). *Romantic passion: A universal experience?* New York: Columbia University Press.
- Jankowiak, W. R. – Fischer, E. F. (1992): A cross-cultural perspective on romantic love. *Ethology*, 31, 2, s. 149–155.
- Jasienska, G. – Lipson, S. F. – Ellison, P. T. – Thune, I. – Zimkiewicz, A. (2006): Symmetrical women have higher potential fertility. *Evolution and Human Behavior*, 27, s. 390–400.
- Johnston, R. E. (1998): Pheromones, the vomeronasal system, and communication: From hormonal responses to individual recognition. *Annals of New York Academy of Sciences*, 855, 1, s. 333–348.
- Jones, B. C. – Perrett, D. I. – Little, A. C. – Boothroyd, L. – Cornwell, R. E. – Feinberg, D. R. – Tiddeman, B. P. – Whiten, S. – Pitman, R. M. – Hillier, S. G. – Burt, D. M. – Stirrat, M. R. – Law Smith, M. J. – Moore, F. R. (2005): Menstrual cycle, pregnancy and oral contraceptive use alter attraction to apparent health in faces. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272, 1561, s. 347–354.
- Jones, D. (1995): Sexual selection, physical attractiveness, and facial neoteny: Cross-cultural evidence and implications. *Current Anthropology*, 36, 5, s. 723–748.
- Jones, D. (1999): Evolutionary psychology. *Annual Review of Anthropology*, 28, 1, s. 553–575.
- Jones, D. M. (1996): An evolutionary perspective on physical attractiveness. *Evolutionary Anthropology*, 5, 3, s. 97–109.
- Kaplan, H. – Hill, K. (1985): Food sharing among Ache foragers: Tests of explanatory hypotheses. *Current Anthropology*, 26, 2, s. 223–246.
- Kaplan, H. – Hill, K. (1985): Hunting ability and reproductive success among male Ache foragers: Preliminary results. *Current Anthropology*, 26, 1, s. 131–133.
- Kenrick, D. T. – Gabrielidis, C. – Keefe, R. C. – Cornelius, J. S. (1996): Adolescents’ age preferences for dating partners: Support for an evolutionary model of life-history strategies. *Child Development*, 67, 4, s. 1499–1511.
- Kenrick, D. T. – Groth, G. E. – Trost, M. R. – Sadalla, E. K. (1993): Integrating evolutionary and social exchange perspectives on relationships: Effects of gender, self-appraisal, and involvement level on mate selection criteria. *Journal of Personality and Social Psychology*, 64, 6, s. 951–969.
- Kenrick, D. T. – Sadalla, E. K. – Groth, G. – Trost, M. R. (1990): Evolution, traits, and the stages of human courtship: Qualifying the parental investment model. *Journal of Personality*, 58, 1, s. 97–116.
- Kirkpatrick, M. (1987): The evolutionary forces acting on female preferences in polygynous animals. In: Bradbury, J. W. – Andersson, M. B., ed., *Sexual selection: Testing the alternatives*. New York: John Wiley, s. 67–82.
- Koeslag, J. H. – Koeslag, P. D. (1994): Koinophilia. *Journal of Theoretical Biology*, 167, 1, s. 55–65.
- Koeslag, P. D. – Koeslag, J. H. (1994): Koinophilia stabilizes bi-gender sexual reproduction against asex in an unchanging environment. *Journal of Theoretical Biology*, 166, 3, s. 251–260.
- Kohl, J. V. – Atzmueller, M. – Fink, B. – Grammer, K. (2001): Human pheromones: Integrating neuroendocrinology and ethology. *Neuroendocrinology Letters*, 22, 5, s. 309–321.
- Komárek, S. (2000): *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy: Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání*. Praha: Vesmír.
- La Cerra, M. M. (1995): Evolved mate preferences in women: Psychological adaptations for assessing a man’s willingness to invest in offspring. *Dissertation Abstracts Inter-*

- national: Section B: the Sciences and Engineering, 55, 9-B, s. 4149.
- Labows, J. N. – Preti, G. – Hoelzle, E. – Leyden, E. – Kligmam, A. (1979): Steroid analysis of human apocrine secretion. *Steroids*, 34, s. 249–258.
- Laland, K. N. (1994): Sexual selection with a culturally transmitted mating preference. *Theoretical Population Biology*, 45, 1, s. 1–15.
- Langlois, J. H. – Roggman, L. A. (1990): Attractive faces are only average. *Psychological Science*, 1, 2, s. 115–121.
- Levin, M. P. (1973): Preferential mating and the maintenance of the sex-limited dimorphism in *Papilio glaucus*: Evidence from laboratory matings. *Evolution*, 27, 2, s. 257–264.
- Levin, R. J. (2002): The physiology of sexual arousal in the human female: A recreational and procreational synthesis. *Archives of Sexual Behavior*, 31, 5, s. 405–411.
- Li, N. P. – Bailey, J. M. – Kenrick, D. T. – Linsenmeier, J. A. W. (2002): The necessities and luxuries of mate preferences: Testing the tradeoffs. *Journal of Personality and Social Psychology*, 82, 6, s. 947–955.
- Little, A. C. – Penton-Voak, I. S. – Burt, D. M. – Perrett, D. I. (2003): Investigating an imprinting-like phenomenon in humans: Partners and opposite-sex parents have similar hair and eye colour. *Evolution and Human Behavior*, 24, 1, s. 43–51.
- Lorenz, K. (1937/1957): The conception of instinctive behavior. In: Schiller, C. H., ed., *Instinctive behavior*. New York: International Universities Press, s. 129–175.
- Luxen, M. F. – Van De Vijver, F. J. R. (2006): Facial attractiveness, sexual selection, and personnel selection: When evolved preferences matter. *Journal of Organizational Behavior*, 27, 2, s. 241–255.
- Marlowe, F. W. (2004): Is human ovulation concealed? Evidence from conception beliefs in a hunter-gatherer society. *Archives of Sexual Behavior*, 33, 5, s. 427–432.
- Martin, K. – Voorhies, B. (1975): *Female of the Species*. New York: Columbia University Press.
- Mayr, E. (1961): Cause and effect in biology. *Science*, 131, s. 1501–1506.
- Mayr, E. (1983): How to carry out the adaptationist program? *American Naturalist*, 121, s. 324–334.
- McClintock, M. K. (1971): Menstrual synchrony and suppression. *Nature*, 229, 22, s. 244–245.
- Mealey, L. (2000): *Sex differences: Development and evolutionary strategies*. San Diego: Academic Press.
- Meredith, M. (2001): Human vomeronasal organ function: A critical review of best and worst cases. *Chemical Senses*, 26, 4, s. 433–445.
- Mikach, S. M. – Bailey, J. M. (1999): What distinguishes women with unusually high numbers of sex partners? *Evolution and Human Behavior*, 20, 3, s. 141–150.
- Miller, G. F. (1998): How mate choice shaped human nature: A review of sexual selection and human evolution. In: Crawford, C. – Krebs, D., ed., *Handbook of evolutionary psychology: Ideas, issues, and applications* Lawrence Erlbaum, s. 87–130.
- Møller, A. P. – Pomiankowski, A. (1993): Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32, 3, s. 167–176.
- Moniruzzaman, S. – Andersson, R. (2005): Age- and sex-specific analysis of homicide mortality as a function of economic development: A cross-national comparison. *Scandinavian Journal of Public Health*, 33, 6, s. 464–471.
- Morby, Y. E. – Ydenberg, R. C. (2001): Protandrous arrival timing to breeding areas: A review. *Ecology Letters*, 4, 6, s. 663–673.
- Mulhern, R. – Fieldman, G. – Hussey, T. – Leveque, J. L. – Pineau, P. (2003): Do cosmetics enhance female Caucasian facial attractiveness? *International Journal of Cosmetic Science*, 25, 4, s. 199–205.
- Nakajima, A. – Aoki, K. (2002): On Richerson and Boyd's model of cultural evolution by sexual selection. *Theoretical Population Biology*, 61, 1, s. 73–81.
- Novotný, V. (1986): Sex determination of the pelvic bone: A systems approach. *Anthropologie (Brno)*, 24, s. 197–206.
- Oda, R. (2001): Sexually dimorphic mate preference in Japanese: An analysis of lonely hearts advertisements. *Anthropological Science*, 109, 1, s. 85–85.
- Otahal, C. D. (1994): Sexual differences in spring migration of orange-crowned warblers. *North American Bird Banders*, 19, 4, s. 140–146.
- Paige, K. E. (1971): Effects of oral contraceptives on affective fluctuations associated with the menstrual cycle. *Psychosomatic Medicine*, 33, 6, s. 515–537.
- Parker, G. A. – Baker, R. R. – Smith, V. G. F. (1972): The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology*, 36, s. 529–553.
- Paul, L. – Hirsch, L. R. (1996): Human male mating strategies II. Moral codes of “quality” and “quantity” strategists. *Ethology and Sociobiology*, 17, 1, s. 71–86.
- Pawłowski, B. (1999): Loss of oestrus and concealed ovulation in human evolution: The case against the sexual-selection hypothesis. *Current Anthropology*, 40, 3, s. 257–275.
- Pawłowski, B. (2001): The evolution of gluteal/femoral fat deposits and balance during pregnancy in bipedal Homo. *Current Anthropology*, 42, 4, s. 572–574.
- Pawłowski, B. – Grabarczyk, M. (2003): Center of body mass and the evolution of female body shape. *American Journal of Human Biology*, 15, 2, s. 144–150.
- Pearce, M. S. – Deary, I. J. – Young, A. H. – Parker, L. (2005): Growth in early life and childhood IQ at age 11 years: The Newcastle Thousand Families Study. *International Journal of Epidemiology*, 34, 3, s. 673–677.
- Penton-Voak, I. S. – Perrett, D. I. – Castles, D. L. – Kobayashi, T. – Burt, D. M. – Murray, L. K. – Minamisawa, R. (1999): Menstrual cycle alters face preference. *Nature*, 399, 6738, s. 741–742.
- Perrett, D. I. – May, K. A. – Yoshikawa, S. (1994): Facial shape and judgments of female attractiveness. *Nature*, 368, 6468, s. 239–242.
- Petralia, S. M. – Gallup, G. G. (2002): Effects of a sexual assault scenario on handgrip strength across the menstrual cycle. *Evolution and Human Behavior*, 23, 1, s. 3–10.

- Platek, S. M. – Burch, R. L. – Panyavin, I. S. – Wasserman, B. H. – Gallup, G. G. (2002): Reactions to children's faces: Resemblance affects males more than females. *Evolution and Human Behavior*, 23, 3, s. 159–166.
- Pruett-Jones, S. (1992): Independent versus non-independent mate choice: Do females copy each other? *American Naturalist*, 140, s. 1000–1009.
- Puts, D. A. – Gaulin, S. J. C. – Verdolini, K. (2006): Dominance and the evolution of sexual dimorphism in human voice pitch. *Evolution and Human Behavior*, 27, s. 283–296.
- Queller, D. C. (1997): Why do females care more than males? *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264, s. 1555–1557.
- Rantala, M. J. – Eriksson, C. J. P. – Vainikka, A. – Kortet, R. (2006): Male steroid hormones and female preference for male body odor. *Evolution and Human Behavior*, 27, s. 259–269.
- Reichard, U. – Sommer, V. (1997): Group encounters in wild gibbons (*Hylobates lar*): Agonism, affiliation, and the concept of infanticide. *Behaviour*, 134, s. 1135–1174.
- Ridley, M. (1993): *The Red Queen: Sex and the Evolution of Human Nature*. New York: Penguin Books.
- Rikowski, A. – Grammer, K. (1999): Human body odour, symmetry and attractiveness. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 266, 1422, s. 869–874.
- Roberts, S. C. – Havlíček, J. – Flegr, J. – Hrušková, M. – Little, A. C. – Jones, B. C. – Perrett, D. I. – Petrie, M. (2004): Female facial attractiveness increases during the fertile phase of the menstrual cycle. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271, s. S270–S272.
- Rohlf, F. J. (2003): *TpsSuper, superimposition and image averaging, version 1.12*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. (2005a): *TpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.05*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. (2005b): *TpsRegr, version 1.31*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Roseboom, T. J. – Van Der Meulen, J. H. P. – Osmond, C. – Barker, D. J. P. – Ravelli, A. C. J. – Bleker, O. P. (2000): Plasma lipid profiles in adults after prenatal exposure to the Dutch famine. *American Journal of Clinical Nutrition*, 72, s. 1101–1106.
- Rubolini, D. – Spina, F. – Saino, N. (2004): Protandry and sexual dimorphism in trans-Saharan migratory birds. *Behavioral Ecology*, 15, 4, s. 592–601.
- Sanderson, S. K. (2003): The sociology of human sexuality: A Darwinian alternative to social constructionism and postmodernism. *Annual meetings of the American Sociological Association, Atlanta, Georgia, August 18, 2003*.
- Shackelford, T. K. – Larsen, R. J. (1997): Facial asymmetry as an indicator of psychological, emotional, and physiological distress. *Journal of Personality and Social Psychology*, 72, 2, s. 456–466.
- Shackelford, T. K. – Schmitt, D. P. – Buss, D. M. (2005): Universal dimensions of human mate preferences. *Personality and Individual Differences*, 39, 2, s. 447–458.
- Shahpar, C. – Li, G. H. (1999): Homicide mortality in the United States, 1935–1994: Age, period, and cohort effects. *American Journal of Epidemiology*, 150, 11, s. 1213–1222.
- Schaefer, K. – Fink, B. – Grammer, K. – Mitteroecker, P. – Gunz, P. – Bookstein, F. L. (2006): Female appearance: Facial and bodily attractiveness as shape. *Psychology Science*, 48, 2, s. 187–204.
- Scheib, J. E. (1997): Context-specific mate choice criteria: women's trade-offs in the contexts of long-term and extra-pair mateships. Presented at the Human Behavior and Evolution Society, Tucson, AZ, June 1997.
- Schmitt, D. P. (2003): Universal sex differences in the desire for sexual variety: Tests from 52 nations, 6 continents, and 13 islands. *Journal of Personality and Social Psychology*, 85, 1, s. 85–104.
- Schmitt, D. P. (2005): Sociosexuality from Argentina to Zimbabwe: A 48-nation study of sex, culture, and strategies of human mating. *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 2, s. 247–275.
- Schuster, I. M. G. (1979): *New Women of Lusaka*. Palo Alto, CA: Mayfield Publishing.
- Sievert, L. L. – Dubois, C. A. (2005): Validating signals of ovulation: Do women who think they know, really know? *American Journal of Human Biology*, 17, 3, s. 310–320.
- Silk, J. B. (1987): Social behavior in evolutionary perspective. In: Smuts, B. B. – Cheney, D. L. – Seyfarth, R. M. – Wrangham, R. W. – Struhsaker, T. T., ed., *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press, s. 318–329.
- Singh, D. (1993): Adaptive significance of female physical attractiveness: Role of waist-to-hip ratio. *Journal of Personality and Social Psychology*, 65, 2, s. 293–307.
- Singh, D. – Luis, S. (1995): Ethnic and gender consensus for the effect of waist-to-hip ratio on judgment of women's attractiveness. *Human Nature—an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, 6, 1, s. 51–65.
- Smith, K. – Alberts, S. C. – Altmann, J. (2003): Wild female baboons bias their social behaviour towards paternal half-sisters. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270, 1514, s. 503–510.
- Smuts, B. B. (1985): *Sex and friendship in baboons*. New York: Aldine de Gruyter.
- Smuts, B. B. – Gubernick, D. J. (1992): Male-infant relationships in nonhuman primates: Paternal investment or mating effort? In: Hewlett, B. S., ed., *Father-child relations: Cultural and biosocial contexts*. New York, NY: Aldine de Gruyter, s. 1–30.
- Spencer, N. A. – McClintock, M. K. – Sellergren, S. A. – Bullivant, S. – Jacob, S. – Mennella, J. A. (2004): Social chemosignals from breastfeeding women increase sexual motivation. *Hormones and Behavior*, 46, 3, s. 362–370.
- Stern, K. – McClintock, M. K. (1998): Regulation of ovulation by human pheromones. *Nature*, 392, 6672, s. 177–179.
- Strassmann, B. I. (1997): The biology of menstruation in *Homo sapiens*: Total lifetime menses, fecundity, and nonsynchrony in a natural-fertility population. *Current Anthropology*, 38, 1, s. 123–129.

- Strzalko, J. (2003): Sexual selection: Women's preferences for the male physique. *Anthropologie*, 41, 1–2, s. 83–87.
- Symons, D. (1979): *The evolution of human sexuality* New York: Oxford University Press.
- Symons, D. (1987): If we're all Darwinians, what's the fuss about? In: Crawford, C. – Smith, E. A. – Krebs, D., ed., *Sociobiology and Psychology: Ideas, issues, and applications*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, s. 121–146.
- Symons, D. (1989): The psychology of human mate preferences. *Behavioral and Brain Sciences*, 12, 1, s. 34–35.
- Thornhill, R. – Gangestad, S. W. (1994): Human fluctuating asymmetry and sexual behavior. *Psychological Science*, 5, s. 297–302.
- Thornhill, R. – Gangestad, S. W. (1999): The scent of symmetry: A human sex pheromone that signals fitness? *Evolution and Human Behavior*, 20, 3, s. 175–201.
- Thornhill, R. – Gangestad, S. W. – Comer, R. (1995): Human female orgasm and mate fluctuating asymmetry. *Animal Behaviour*, 50, s. 1601–1615.
- Thornhill, R. – Grammer, K. (1999): The body and face of woman: One ornament that signals quality? *Evolution and Human Behavior*, 20, 2, s. 105–120.
- Thornhill, R. – Thornhill, N. W. (1992): The evolutionary psychology of mens coercive sexuality. *Behavioral and Brain Sciences*, 15, 2, s. 363–375.
- Tinbergen, N. (1963): On aims and methods in ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, s. 410–433.
- Tosevski, J. – Tosevski, D. L. (2006): Concealed female external genitals: Possible morpho-psychological clue to unique emotional and cognitive evolutionary matrix of man. *Medical Science Monitor*, 12, 5, s. Hy11–Hy19.
- Trivers, R. (1972): Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B., ed., *Sexual selection and the descent of man 1871–1971*. Chicago: Aldine, s. 136–179.
- Van Valen, L. (1973): A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1, s. 1–30.
- Vining, D. R. (1986): Social versus reproductive success: The central theoretical problem of human sociobiology. *Behavioral and Brain Sciences*, 9, 1, s. 167–187.
- Waage, J. K. (1997): Parental investment: Minding the kids or keeping control? In: Gowaty, P. A., ed., *Feminism and Evolutionary Biology: Boundaries, Intersections and Frontiers*. Chapman & Hall, s. 527–553.
- Walker, S. P. – Grantham-Mcgregor, S. M. – Powell, C. A. – Chang, S. M. (2000): Effects of growth restriction in early childhood on growth, IQ, and cognition at age 11 to 12 years and the benefits of nutritional supplementation and psychosocial stimulation. *Journal of Pediatrics*, 137, 1, s. 36–41.
- Waynforth, D. (2001): Mate choice trade-offs and women's preference for physically attractive men. *Human Nature – an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, 12, 3, s. 207–219.
- Waynforth, D. – Delwadia, S. – Camm, M. (2005): The influence of women's mating strategies on preference for masculine facial architecture. *Evolution and Human Behavior*, 26, 5, s. 409–416.
- Weller, A. (1998): Human pheromones: Communication through body odour. *Nature*, 392, 6672, s. 126–127.
- Whissell, C. (1996): Mate selection in popular women's fiction. *Human Nature*, 7, s. 427–447.
- Whitten, P. L. (1987): Infants and adult males. In: Smuts, B. B. – Cheney, D. L. – Seyfarth, R. M. – Wrangham, R. W. – Struhsaker, T. T., ed., *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press, s. 343–357.
- Wilcox, A. J. – Dunson, D. – Baird, D. D. (2000): The timing of the “fertile window” in the menstrual cycle: day specific estimates from a prospective study. *British Medical Journal*, 321, 7271, s. 1259–1262.
- Williams, G. C. (1975): *Sex and evolution*. Princeton NJ: Princeton University Press.
- Wilson, D. M. – Duncan, P. M. – Ritter, P. L. – Dornbusch, S. M. – Rosenfeld, R. G. (1985): Growth and intellectual development. *Clinical Research*, 33, 1, s. A2.
- Wilson, E. O. (1975): *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge MA: Belknap Press.
- Wilson, M. – Daly, M. (1997): Life expectancy, economic inequality, homicide, and reproductive timing in Chicago neighbourhoods. *British Medical Journal*, 314, 7089, s. 1271–1274.
- Winterhalder, B. – Smith, E. A. (2000): Analyzing adaptive strategies: Human behavioral ecology at twenty-five. *Evolutionary Anthropology*, 9, 2, s. 51–72.
- Yamazaki, K. – Beauchamp, G. K. (2005): Chemosensory recognition of olfactory individuality. *Chemical Senses*, 30, s. i142–i143.
- Yamazaki, K. – Boyse, E. A. – Mike, V. – Thaler, H. T. – Mathieson, B. J. – Abbott, J. – Boyse, J. – Zayas, Z. A. – Thomas, L. (1976): Control of mating preferences in mice by genes in the major histocompatibility complex. *Journal of Experimental Medicine*, 144, s. 1324–1335.
- Zahavi, A. (1975): Mate selection: A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53, s. 205–214.
- Zahavi, A. (1991): On the definition of sexual selection, Fisher's model, and the evolution of waste and of signals in general. *Animal Behaviour*, 42, 3, s. 501–503.
- Zrzavý, J. – Storch, D. – Mihulka, S. (2004): *Jak se dělá evoluce*. Praha – Litomyšl: Paseka.

