

BOGUSŁAW PAWŁOWSKI

Zakład Antropologii

Uniwersytet Wrocławski

Kuźnicza 35, 50-138 Wrocław

e-mail: bogus@antropo.uni.wroc.pl

KONCEPCJE UTRATY RUI I UKRYCIA OWULACJI W EWOLUCJI CZŁOWIEKA

WSTĘP

Pomimo ciągle rosnącej ilości danych paleoantropologicznych, ulepszania metod datowania, stosowania metod molekularnych i związanego z tym pojawiania się ciągle nowych koncepcji dotyczących mechanizmów antropogenezy, wciąż nie jesteśmy w stanie odpowiedzieć precyzyjnie na pytania o najważniejsze czynniki sterujące procesem hominizacji. Obok ewolucji dwunożności, procesu encefalizacji czy bujnego rozwoju kultury w rodzaju *Homo*, ciekawym i często poruszonym zagadnieniem są cechy i zachowania Homininae (do Homininae zaliczane są rodzaj *Australopithecus* i *Homo*, a do Hominidae również szympansy i goryle — taką klasyfikację stosują na przykład AIELLO i WOOD 1994) związane z seksualnością. W bogatej literaturze na ten temat podkreśla się wyjątkowość *Homo sapiens*, a ewolucji jego zachowań seksualnych przypisuje się istotne znaczenie w procesie hominizacji, a nawet sukces ewolucyjny gatunku (np. MORRIS 1974, ALEXANDER i NONAN 1979, LOVEJOY 1981, KOURTOVIK 1983, PARKER 1987, TURKE 1988). Niestety, o ile w oparciu o szczątki kostne Homininae i poddane intencjonalnej obróbce ich wytwory, możemy wnioskować o morfologii osobników, typie lokomocji czy sposobie ich odżywiania się, o tyle wnioski o zachowaniach seksualnych czy systemach społecznych wczesnych Homininae mają charakter bardziej hipotetyczny. Analiza zachowań seksualnych i morfologii cech, o których trudno wnioskować na podstawie materiałów kostnych i zębowych może mieć jednak charakter naukowy. Opiera się ona bowiem nie tylko na przesłankach wynikających z danych paleoekologicznych i paleoantropologicznych, ale również na zasadach biologicznych, które dotyczą mechanizmów ewolucji, ciągłości filogene-

tycznej wybranych cech, praw ekologii behawioralnej czy możliwości porównywania fizjologii i zachowań spokrewnionych taksonów. W szczególności przydatne są dane z zakresu ekologii behawioralnej najbliższych człowiekowi naczelnych i etologii człowieka. Te pierwsze ze względu na to, że podobne czynniki środowiskowe mogą mieć bardzo podobny wpływ na kształtowanie się behawioru jednostek i struktur społecznych. I tak na przykład, choć ze względu na pokrewieństwo filogenetyczne najczęściej używa się dla prehomininów modelu szympansięgo, to ze względu na środowisko zajmowane przez formy hominalne często porównuje się je do pawianów. Dane z etologii człowieka natomiast dlatego, że znając biologiczne podstawy behawioru *Homo sapiens* i wiedząc czy dane zachowania są uniwersalne czy też nie, możemy wnioskować o ewolucyjnej historii i przyczynach tych zachowań. W szczególności cenna jest analiza społeczeństw będących na poziomie technologii paleolitycznych, nie poddanych wpływom burzliwych zmian cywilizacyjnych. Porównując poszczególne populacje ludzkie można wyciągać wnioski co do uwarunkowań filogenetycznych danego zachowania, jego funkcjonalnego znaczenia czy też jego przyczyn.

Znane naukowe koncepcje ewolucji seksualności powstały w kręgu kultury Zachodu. Postrzeganie zagadnień płci w tym kręgu kulturowym jest dość specyficzne. Stwarza to prawdopodobieństwo kulturocentrycznego zniekształcenia interpretacji pewnych danych w aspekcie ewolucyjnym. „Okulary etnocentryczne” mogą być szczególnie dokuczliwe w przypadku cech dających się kształtować zarówno przez warunkowanie ich we wczesnych etapach ontogenezy, jak i przez wzorce kulturowe. Wo-

bec dużej różnorodności zachowań seksualnych, związanej z ogromną plastycznością behawioralną *Homo sapiens*, trudne jest nawet wyciąganie wniosków ewolucyjnych w oparciu o dane z kilku kręgów kulturowych. Ta plastyczność w dostosowaniu się rodzaju *Homo* do warunków socjoekologicznych i względnie duża tolerancja doboru oddziałującego na zróżnicowanie behawioralne utrudnia analizę filogenezy tych zachowań. Należy być zatem ostrożnym w wyciąganiu wniosków ewolucyjnych o zachowaniach we wczesnych etapach antropogenezy zarówno w oparciu o dane z jednej kultury (KOURTOVIK 1983) jak i przez pryzmat stosunkowo krótkiego historycznego czasu istnienia *Homo sapiens*, który jest zaledwie drobnym procentem całego procesu antropogenezy.

Opublikowana w 1967 roku „Naga Małpa” DESMONDA MORRISA była bestsellerem, który, nie będąc *stricto* pracą naukową, odcisnął swoje piętno na późniejszych koncepcjach o ewolucji zachowań seksualnych Homininae. Koncepcje związane z tym zagadnieniem, zdominowane

były (i ciągle są) przez idee behawioralne, postulujące przyczyny zmian w bezpośredniej adaptatywności nowych zachowań. Za fundamentalne dla koncepcji tych zjawiska uznaje się jakoby brak oznak owulacji u *Homo sapiens* i towarzyszącą jej tak zwaną stałą receptywność kobiety. Przez ukrytą owulację rozumie się najczęściej brak wizualnych (np. takich jak obrzmienie i przekrwienie okolicy anogenitalnej u szympansa), jak również węchowych i behawioralnych sygnałów wskazujących na płodną fazę cyklu menstruacyjnego samicy. Przez stałą receptywność natomiast rozumie się stałą (bez względu na fazę cyklu) gotowość samicy do kopulacji.

W pracy zaprezentowane są hipotezy proponowane przez różnych autorów i rozważania o poprawności założeń na których oparte są te hipotezy, a następnie próba odpowiedzi na pytanie o to czy tak zwana stała receptywność samicy rodzaju *Homo* jest cechą unikalną wśród naczelnych i czy owulacja jest faktycznie ukryta u człowieka.

KONCEPCJE EWOLUCYJNYCH PRZYCZYN ZANIKU RUI I UKRYTEJ OWULACJI U CZŁOWIEKA I ICH KRYTYKA

KOOPERACJA JAKO POTENCJALNA PRZYCZYNA UTRATY RUI

Model kooperacyjny zakłada, że utrata rui w antropogenezie była spowodowana presją selekcyjną na zmniejszenie agresji i rywalizacji samców o samice. Umożliwiło to wzrost kooperacji między samcami (ETKIN 1963, PFEIFFER 1969) i istnienie pokojowej stabilizacji w obrębie grupy (DANIELS 1983).

Aby zweryfikować tę koncepcję należy zastanowić się nad tym czy pomimo istnienia objawów owulacji u innych naczelnych nie występują zachowania kooperatywne, jakie czynniki mogą sprzyjać kooperacji, czy rodzaj *Homo* charakteryzuje się obniżoną agresją i rywalizacją o samice oraz czy postulowanie takiego mechanizmu nie ma znamion doboru grupowego.

U wielu naczelnych z objawami owulacji i w strukturach o różnym poziomie hierarchizacji istnieje również kooperacja. U pawianów na przykład, pomimo wyraźnych objawów owulacyjnych, dużej agresji wewnątrzgrupowej i silnie zhierarchizowanych struktur społecznych, występuje duża kooperacja w obronie przed drapieżnikami (ALEXANDER i NOONAN 1979). Wewnątrzgrupowa rywalizacja samców wynika przede wszystkim z konieczności ustalenia hierarchii w grupie. Po ustaleniu się rang, są one

również respektowane przez samców przy dostępie do samic. Nie wydaje się zatem, by brak oznak owulacji, bądź stała receptywność samicy mogły zasadniczo zmienić agresję samców. W strukturach wielosamczych u szympanсів (*Pan troglodytes*), pomimo wyraźnych objawów zbliżającej się owulacji u jakiejś samicy, poziom agresji wewnątrzgrupowej jest niski (GOODALL 1986). Wizualne objawy owulacji w postaci obrzmienia anogenitalnego, zwanego też „skórą seksualną”, nie uniemożliwiają im kooperatywnych zachowań łowieckich i solidarności w potyczkach międzygrupowych. Samce formują też związki i koalicje bez względu na stopień rywalizacji w grupie, a godzą się o wiele częściej niż samice (DE WAAL 1989). Jeszcze mniej agresywne są szympansy karłowate (*P. paniscus*), które najczęściej ignorują nawet kontakty seksualne samicy z samcem należącym do innej grupy (WRANGHAM 1993). Długotrwały stan obrzmienia u bonobo „łagodzi obyczaje” i dlatego związany jest ze spadkiem agresji (BADRIAN i BADRIAN 1984). Gdyby zatem czynnikiem selekcyjnym na zachowania seksualne miała być kooperacja samców, należałoby raczej oczekiwać ewolucji wydłużonej sygnalizacji seksualnej podobnej do tej u bonobo. ALEXANDER i NOONAN (1979) twierdzą, że poprzez ukrycie owulacji samica Homininae stała się stale receptywna i atrakcyjna.

Taki jednak stan według DANIELS (1983) doprowadziłby raczej do wzrostu agresji i frustracji u samców.

Selekcja może oddziaływać na zbytnią agresję samców bezpośrednio, a nie przez ewolucję takich, postrzeganych jako pacyfistyczne, cech u samic, jak utrata rui i ukryta owulacja (HAMILTON 1984). Zbyt agresywne osobniki, zajęte ciągłą rywalizacją międzysamczą mogą poświęcić mniej czasu na zdobywanie pokarmu, ochronę przed drapieżnikami czy inne ważne adaptatywne czynności. Zważywszy również na to, że dana grupa osobników składa się z wielu krewnych, zachowania ekstremalnie agresywne, poprzez redukcję sukcesu reprodukcyjnego osobników spokrewnionych, mogą obniżać łączne dostosowanie (ang. inclusive fitness) osobnika agresywnego.

Przyglądając się danym etnograficznym i historii ludzkości można zauważyć, że wbrew koncepcji utraty rui jako czynnika obniżającego agresję i promującego kooperację, poziom agresji u wielu współczesnych społeczeństw (np. Yanomamo z Ameryki Płd., Eskimosi, Buszmeni afrykańscy czy plemiona z Nowej Gwinei) jest stosunkowo wysoki. Zabójstwa w grupach szympanów są o wiele rzadsze niż w społeczeństwach ludzkich. Na podstawie danych archeologicznych i danych na żyjących populacjach ludów zbieracko-łowieckich oraz wczesnych rolników, Livingstone (za SYMONS 1979) szacuje, że około 25% mężczyzn umiera w wyniku walki z innymi mężczyznami. Wydaje się więc, że przypisywanie pokojowej funkcji utracie rui jest wątpliwe, a dowody agresywności *Homo sapiens* wskazują raczej na proces odwrotny.

MODEL MONOGAMICZNY A UTRATA RUI

Bardziej popularną koncepcją jest traktowanie stałej receptywności samicy jako ważnego czynnika w powstawaniu silnych związków między samcem i samicą, a zatem z ewolucją monogamii (ETKIN 1954, MORRIS 1967, LOVEJOY 1981).

Czy jednak człowiek współczesny jest istotą monogamiczną i czy u taksonów charakteryzujących się brakiem objawów owulacji monogamia jest najczęstszą strukturą rozrodczą? Czy często w rzedzie naczelnych pojawiała się monogamia przy utracie objawów owulacji? Czy zmiany dymorfizmu płciowego w ewolucji Homininae mogły być związane z doбором płciowym i presją na nową strategię rozrodu?

Zastanawiające jest, jak mógł rozpocząć się proces doboru samic pozbawionych wyraźnej sygnalizacji seksualnej (REYNOLDS 1991). Przecież samce preferowałyby samice z objawami

owulacji. Dlaczego miałyby być one zainteresowane częstymi kopulacjami w okresie niepłodnym? Również samice, które w jakiś sposób dawałyby sygnał owulacyjny pozostawiałyby więcej potomstwa. Reklama stanu płodności zapewnia samicy duże prawdopodobieństwo zapłodnienia i to przez jednego z najlepszych, w rywalizacji międzysamczej, samców (COX i LBOEUF 1977). Dlaczego więc selekcja miałaby premiować samice rezygnujące z szansy zapłodnienia przez samca z dobrym materiałem genetycznym?

Gdyby w ewolucji Homininae pojawiła się silna selekcja na monogamię, to zastanawiające jest dlaczego na zbadanych 849 współcześnie żyjących społeczeństwach tylko 16,1% jest monogamicznych i aż 83,4% poligynicznych (MURDOCK 1967). Sama instytucja małżeństwa w społeczeństwach przedpiśmiennych ma charakter raczej opiekuńczo-ekonomiczny (LEVI-STRAUSS 1969), dlatego traktowanie seksu jako czynnika cementującego rodzinę nie wydaje się być uzasadnione (DANIELS 1983). Również ze względu na kulturową wielorakość systemów reprodukcji u współczesnego człowieka (SCHRÖDER 1993b) trudno definitywnie określić typ jego strategii rozrodu. Potwierdza to ogromną elastyczność tego gatunku i możliwości dostosowywania się systemu reprodukcji do zróżnicowanych warunków środowiskowych i społecznych. Wobec różnorodności systemów rozrodczych jakie znamy u człowieka (monogamia seryjna, poligynia, poliandria czy poliginandria) problematyczne wydawać się może istnienie we wcześniejszych etapach antropogenezy, presji selekcyjnej na jeden system czy specjalizację tego behawioru w ewolucji człowieka.

Znane monogamiczne systemy rozrodu u ptaków, czy u takich naczelnych jak lemur mongoz i mokok, wyjec, ponocnica, nosacz czy gibbon (HRDY 1981), charakteryzują się tym, że zachowania seksualne są u nich stosunkowo rzadkie. U *Homo sapiens* natomiast częstość kopulacji bardziej zbliżona jest do tej występującej w strukturach wielosamczych. Innym ważnym argumentem jest to, że chociaż częściej monogamia pojawia się w taksonach bez wizualnych objawów owulacji, ich utrata wśród różnych naczelnych nie jest związana z monogamią. SILLEN-TULLBERG i MOLLER (1993) stwierdzają, że zanik oznak owulacji nastąpił wśród naczelnych aż 8–11 razy w systemie wielosamczym lub haremowym i co najwyżej raz w kontekście struktury monogamicznej. Na przykład, u niektórych makaków zanik objawów owulacji nastąpił bez jakiegokolwiek zmiany struktury społecznej (DIXSON 1983). Jak kontrowersyjne może być wiązanie braku zewnętrznych obja-

wów owulacji ze strukturą rozrodu u naczelników wskazuje również to, że cecha ta występuje zarówno u gatunków monogamicznych (np. uistiti białoucha, tamaryna białoczuba), żyjących w strukturach haremowych (np. hulman, żelada) czy też wielosamczych (np. makak japoński, koczkodan zielonosiwy) (ANDELMAN 1987).

Innym problemem jest dymorfizm płciowy wielkości ciała, który nie występuje w monogamicznych strukturach rozrodu. U człowieka natomiast jest on zbliżony do szympansa, waha się w granicach między 80–89% (stosunek wielkości ciała kobiety do mężczyzny) (SYMONS 1979) i nigdy najpewniej w filogenezie człowieka dymorfizm ten nie był mniejszy. Zarówno u *Australopithecus afarensis*, jak i u *Homo habilis* dymorfizm ten był dużo większy niż u współczesnego szympansa (MCHENRY 1994), a taki jego poziom przeczy koncepcji monogamicznej, przynajmniej na tych etapach antropogenezy.

CZY SELEKCJA NA WZMOŻONE ZACHOWANIA OJCOWSKIE MOGŁA DOPROWADZIĆ DO UTRATY RUI ?

Akcentując zachowania ojcowskie (model paternalistyczny) niektórzy autorzy twierdzą, że selekcja mogła faworyzować te samice, u których samce nie rozpoznawały okresu płodnego i, aby zwiększyć szansę ich zapłodnienia musiały przebywać dłużej z samcą. Uzyskując w ten sposób większą pewność ojcostwa, samce więcej inwestowały w swoje potomstwo na przykład przez wzrost zachowań opiekuńczych (ALEXANDER i NOONAN 1979; SYMONS 1979; STRASSMAN 1981; TURKE 1984, 1988).

Koncepcje tę wiąże się najczęściej z monogamią, gdyż w innych systemach rozrodu samce niechętnie inwestują w potomstwo co do którego brak im pewności ojcostwa. Jeśli zatem podważa się założenie o monogamicznej strukturze rozrodu, wątpliwa również wydaje się koncepcja paternalizmu. Analizując przyczyny ewolucyjne monogamii u prymatów, za hipotetyczne czynniki premiujące taki system rozrodu postuluje się rozproszenie przestrzenne samic, zmniejszenie ryzyka drapieżnictwa, ochronę źródeł pokarmu lub też zabezpieczenie przed dzieciobójstwem (VAN SCHAİK i DUNBAR 1990). I chociaż wszystkie te koncepcje mają swoje za i przeciw, nie bierze się pod uwagę presji związanej z zachowaniami paternalistycznymi.

Chociaż wraz ze wzrostem pewności ojcostwa może wzrastać stopień opieki ojcowskiej (TRIVERS 1972), nie wydaje się, aby ukryta owulacja pewność tę zwiększała. W większych grupach, a nie jak w przypadku klasycznej monogamii gdzie samiec i samica są odosobnione,

jest to wątpliwe. Dlaczego w takich strukturach selekcja miałaby premiować samice mające jednego protektora dla swych dzieci, a nie kilku. U promiskuitycznego magota (*Macaca sylvana*) wszystkie samce zainteresowane są młodymi osobnikami i rzadko się zdarza, by przy tak troskliwej opiece któreś nie przeżyło (TAUB 1980).

Duża pewność ojcostwa nie musi iść w parze z późniejszymi zachowaniami opiekuńczymi. Żyjące w strukturach monogamicznych i bez wizualnych objawów owulacji u samic, samce gibbonów prawie nie zwracają uwagi na swoje młode (PALOMBIT 1992). Również brak tych objawów w strukturach wielosamczych, jak u koczkodana zielonosiwego (*Cercopithecus aethiops*) (ANDELMAN 1987) nie jest związany z większym zaangażowaniem samców w opiekę nad potomstwem.

Pomimo wyraźnego obrzmienia okolicy anogenitalnej szympansy też tworzą tymczasowe związki monogamiczne (ang. consortship) nawet na 2–3 miesiące i oddalają się od stada (GOODALL 1990). Ich skutkiem jest wiele ciąży (TUTIN 1979), a pewność ojcostwa w takich przypadkach jest bardzo wysoka. Wizualne objawy owulacji nie muszą być zatem wcale przeszkodą dla uzyskania dużej pewności ojcostwa.

Koncepcja paternalizmu jest również sprzeczna z poglądem o adaptatywności wyboru przez samicę najlepszego pod względem genetycznym samca. Samice bowiem są skłonne preferować samców z takim fenotypem jak wysoka ranga w stadzie czy duża sprawność w zdobywaniu pokarmu. W czasie owulacji samica szympansa kopuluje o wiele częściej z dorosłymi i wysokimi rangą samcami (Takasaki 1985 za WALLIS 1992). W ten sposób dokonuje wyboru jednego z najlepszych samców na ojca swego potomstwa. Gdyby selekcja polegała na wyborze tylko jednego opiekuna, to wiele samic zdanych byłoby na samca niskiego rangą. Porównanie międzykulturowe wydaje się wskazywać na to, że kobiety wybierają mężów na podstawie ich „ekonomicznych osiągnięć”, a zatem bogactwa i statusu (BUSS 1989). Tylko niscy rangą społeczną Pigmeje Aka kompensują swoje niewielkie zasoby, które mogą zaoferować żonom i dzieciom, spędzając więcej czasu opiekując się potomstwem (za CRONK 1991). Ze względu na brak wystarczających dowodów, SMALL (1993) kwestionuje istnienie selekcji na wybieranie przez samice „opiekuńczych” ojców.

Według HRDY (1981), właśnie dzięki sygnalizacji owulacji poprzez skórę seksualną, samica zwiększa pewność ojcostwa, gdyż „wyznacza” krótki okres, w którym kopulacja daje dużą gwarancję zapłodnienia. Ponieważ kopuluje z

kilkoma samcami, każdy z nich ma stosunkowo wysokie prawdopodobieństwo bycia ojcem. W ten sposób samica zabezpiecza się także przed ewentualnym dzieciobójstwem i równocześnie zapewnia sobie ojcowskie zachowania kilku samców. Na zachowania opiekuńcze u samców naczelnym wpływ mają również warunki ekologiczne, na przykład niska temperatura otoczenia (CICHY i FORD 1994), wysokie ryzyko drapieżnictwa (ANDERSON 1992) czy ograniczenie źródeł pokarmu (DANIELS 1983). Wskazuje to na inne, nie związane tylko ze strukturą społeczną czy strategią rozrodu, uwarunkowania stopnia zachowań paternalistycznych.

CZY ŁOWIECTWO MOGŁO MIEĆ WPLYW NA ZANIK RUI?

W modelu łowieckim zakłada się, że przez ukrycie objawów rui samica otrzymywała od samca — łowcy więcej wysokoenergetycznego pokarmu (SYMONS 1979, FISHER 1982, HILL 1982, PARKER 1987). Ze względu na swą dużą atrakcyjność, samice w rui mogły otrzymywać największe porcje mięsa po polowaniu. Aby zatem dostawać go dużo, bez względu na fazę cyklu, stały się receptywne przez cały cykl. Hipoteza ta postuluje, że samice utraciły ruję „handlując seksem” na „mięsnym targu” prowadzonym przez samce.

Samo założenie o mięsnej diecie wydaje się nieco wątpliwe. Udział białka kręgowców w diecie australopiteków był podobny jak u współczesnego szympansa (np. ANDREWS i MARTIN 1991), a jeśli zwiększył się on u *Homo* we wczesnym plejstocenie, to i tak procentowo nie przekraczał najpewniej udziału innych składników pokarmowych. Nawet we współczesnych plemionach łowiecko-zbierackich (np. u Buszmenów) udział mięsa w diecie, w stosunku do pokarmu roślinnego, nie jest aż tak istotny (REYNOLDS 1991). Jeśli nawet założymy, że koncepcja ta nie zdewałowowała się w odniesieniu do *Homo*, dla którego aktywności łowieckiej istnieją przekonujące dowody, to i tak trudno sobie wyobrazić, jak skuteczniejsi łowcy mogli rezygnować z możliwości kopulowania z samicami będącymi w danym momencie w stanie największej atrakcyjności seksualnej. Zróżnicowane zdolności łowieckie samców różnicowałyby najpewniej dostęp do poszczególnych samic. Sprzyjałaby temu również rywalizacja między samicami o dobrego samca łowcę. W takich społeczeństwach jak Hadza z Tanzanii, Xavante czy Siriano ze wsch. Brazylii, Guayaki z pld. Paragwaju czy Sharanahua z wsch. Peru, jeśli mężczyzna jest słabym łowcą, traci na rzecz lepszych od siebie swoje żony (SYMONS 1979). Lepsi łowcy osiągają też większy sukces repro-

dukcyjny, gdyż mają więcej związków pozamałżeńskich (KAPLAN i HILL 1985).

Ponieważ u szympansa bonobo (*Pan paniscus*) to właśnie długotrwały stan obrzmienia okolicy anogenitalnej wpływa na zwiększoną częstość interakcji między płciami związaną z iskaniem i dzieleniem się pokarmem (BADRIAN i BADRIAN 1984) wydaje się, że gdyby taki mechanizm selekcyjny zadziałał w linii Homininae, to najwięcej zyskiwałyby samice z wydłużonymi sygnałami atrakcyjności związanymi z okresem około owulacyjnym.

Innym, często przytaczanym argumentem za tą koncepcją, jest silnie zaznaczony u współczesnego człowieka międzypłciowy podział pracy. Podobny jednak podział aktywności w zdobywaniu różnych źródeł pokarmu zaobserwowano także u szympansa (PAWŁOWSKI 1992). Zbieractwem bowiem o wiele częściej zajmują się samice, a łowiectwo jest domeną samców. Na 350 upolowanych gerez rudych (*Colobus badius*), aż 89,4% zabitych zostało przez dorosłych i dojrzewających samców (STANFORD i współaut. 1994). Co więcej, szympansy dzielą się zdobytym pokarmem również z osobnikami niespokrewnionymi (DE WAAL 1987). Nie jest więc wcale oczywiste, że to wzbogacanie diety o białko kręgowców odegrało ważną rolę w ewolucji zachowań seksualnych człowieka.

SOCJOBIOLOGICZNE OSZUSTWO JAKO ULTYMATYWNY MECHANIZM ZANIKU RUI

Do poglądów upatrujących podłoża zaniku rui w socjobiologicznej formie oszustwa, zaliczyć można kilka hipotez.

1. Oszukiwanie samców co do ojcostwa. Nie znając okresu owulacji, samiec mógłby opiekować się często nie swoim potomstwem (BENSHOF i THORNHILL 1979). Ukryta owulacja umożliwiałaby „oszukiwanie” samca co do możliwości zapłodnienia samicy. Konsekwencją takiego oszustwa byłoby zarówno zmniejszenie ryzyka dzieciobójstwa, jak i zwiększenie prawdopodobieństwa opieki nad potomstwem przez kilku samców (HRDY 1981). W koncepcji HRDY (1981) przeciwnie niż u ALEXANDER i NOONAN (1979) zanik objawów owulacji dotyczy jednak struktur nie monogamicznych, gdyż opiera się na niepewności ojcostwa.

Koncepcje te sprzeczne są z postulowaną przez innych autorów presją selekcyjną na wzrost pewności ojcostwa u samców. W strukturach wielosamczych samice w okresie wyraźnych objawów owulacji kopulują z wieloma samcami, które ze względu na wysokie prawdopodobieństwo bycia ojcem też mogą opiekować się młodymi. Argument o zmniejszeniu ry-

zyka dzieciobójstwa przez samców wydaje się być mało przekonujący, gdyż wśród naczelników tylko u niewielu gatunków zaobserwowano przypadki dzieciobójstwa (np. u hulmana i szympansa). Wątpliwe zatem jest traktowanie unikania dzieciobójstwa jako istotnego czynnika doboru płciowego w ewolucji tej grupy zwierząt (BARTLETT i współaut. 1993). Jeśli dzieciobójstwo jest praktykowane w społeczeństwach zbieracko-łowieckich, to dokonywane jest głównie przez matki, a występuje z różnych powodów (np. nieodpowiednia płeć, warunki ekonomiczne, wiek matki, nieodpowiedni ojciec, deformacje).

2. Ukrycie owulacji przed samą samicą. Ponieważ „oszukiwanie” jest łatwiejsze gdy „oszukujący” nie zdaje sobie z tego sprawy, selekcja powinna również premiować ukrycie owulacji przed samą samicą (ALEXANDER i NOONAN 1979). Premiowanie przez ewolucję ukrycia objawów owulacji przed samą samicą, BURLEY (1979) wyjaśnia rosnącą świadomością samicy o ryzyku i cierpieniach związanych z macierzyństwem. Jeśli samice z tego powodu próbowały unikać współżycia w okresie płodnym, to największy sukces rozrodczy miały te, które nie mając oznak owulacji nie potrafiły zapobiec koncepcji.

Gdyby „oszukiwanie” samca było tak korzystne dla samic, to u dużej większości taksonów naczelników nie powinno zostać już śladu po jakichkolwiek objawach owulacji. Koncepcja BURLEY (1979) jest dobitnym przykładem na ekstrapolację współczesnej percepcji rzeczywistości i pewnych zjawisk społecznych, na wczesne homininy. Zakładanie jakiegokolwiek świadomości biologii rozrodu u środkowo plejstocenijskich *Homo* jest błędne. Uciekanie przed „cierpieniem” macierzyństwa jest tak bardzo nieprzystosowawczym zjawiskiem, że zakrawa na absurd biologiczny. Gdyby jednak nawet założyć, że samice były inteligentne i unikały zachodzenia w ciążę, to i tak premiowane byłyby przez ewolucję te, które chciały mieć dzieci i ze względu na sygnalizację seksualną były atrakcyjne dla samców.

3. Możliwość zdradzania przez samicę samca w strukturach monogamicznych *Homo erectus* z samcem o „lepszemu genotypie” (np. wysokim rangą) (BENSHOOF i THORNHILL 1979), albo też ułatwianie kopulacji z samcami niższymi w hierarchii, w zaproponowanej przez SCHRÖDER (1993a, b) dla wczesnych Homininae, struktury haremowej.

Samo złożenie o monogamicznym systemie rozrodu u wczesnych Homininae wydaje się być mało uzasadnione (patrz argumenty wyżej). Tym bardziej postulowanie tendencji poligami-

icznych u samic po wcześniejszej ewolucji monogamii. Chociaż po części ukryty, ale byłby to system promiskuityczny. Samce są bowiem płcią jeszcze bardziej skłonną do poligamii. Jeśli bowiem monogamia była korzystna, to zakładanie strategii jej „obchodzenia” przeczy pierwotnemu założeniu o selekcji na taką właśnie strukturę rozrodu (DANIELS 1983). Koncepcja SCHRÖDER (1993a, b) natomiast, nawet przy założeniu poprawności postulatu o haremowej, zbliżonej do goryla, strukturze grupy, może wyjaśniać co najwyżej ukrywanie i dążenie do prywatności zachowań seksualnych, ale nie ukrycie owulacji. Mało prawdopodobne jest również to, że selekcja premiowała samice bez objawów owulacji, aby mogły wybierać niższych w hierarchii samców. Gdyby selekcja działała w interesie samców niskich w hierarchii, to struktury w których koszt zostania i utrzymywania roli pierwszego samca jest stosunkowo wysoki i ze względu na wymierny tylko jego sukces reprodukcyjny, nie powinny istnieć.

Idea SCHRÖDER (1993a, b) ma zbyt dużo warunków pośrednich: harem — pozostawianie w grupie samców uległych ze względu na korzyści dla najwyższego w hierarchii samca — możliwości kopulacji tych samców z samicami w ukryciu i tylko przy aktywnym współudziale samic, korzyści samicy z wyboru samca o niskiej randze — wreszcie optymalizacja ukrytych kopulacji przez ukrycie jej objawów. Ze względu na ułatwianie przez utratę rui koalicji między „paszą” a samcami mu podległymi w interesie grupy, hipoteza ta nawiązuje w pewnym sensie do koncepcji kooperacyjnej.

Gdyby nawet rozumowanie w jednej z powyższych hipotez było poprawne, to skuteczniejsza jak się zdaje byłaby niemal ciągła reklama okresu płodności. Wskazuje na to wydłużony okres reklamy owulacji u bonobo (*Pan paniscus*) (WRANGHAM 1993). Wyobraźmy sobie samicę, u której owulacja jest ukryta i samicę u której jest ona sygnalizowana przez okres dłuższy. Samce najpewniej preferować będą tę, która dzięki sygnalizacji świadczącej o jej płodności jest dla nich atrakcyjna.

Koncepcje upatrujące mechanizmów ewolucji w hipotetycznych strategiach oszustwa, mają też tę słabość, że w ewolucyjnym interesie strony „oszukiwanej” selekcja będzie również premiować detekcję oszustwa. Koszty takiej „spirali zbrojeń” są zatem często niewspółmierne wysokie względem korzyści. Jeśli zresztą taki mechanizm byłby skuteczny, powinniśmy obserwować go dość powszechnie i to przede wszystkim w strukturach społecznych, gdzie nawet nieświadome oszustwa mogą zostać łatwo wykryte i ukarane (DANIELS 1983).

UTRATA RUI JAKO PRODUKT UBOCZNY INNYCH NACISKÓW SELEKCYJNYCH

Istnieją również koncepcje postulujące, że utrata rui i ukryta owulacja były skutkami ubocznymi selekcji na inne cechy.

1. SPUHLER (1979) stałą receptywność samicy wyjaśnia jako skutek uboczny zwiększonego poziomu androgenów, który został spowodowany hipertrofią tarczycy i nadnerczy. Przerost tych narządów autor wiąże z korzyściami adaptacyjnymi podwyższonej przez androgeny wytrzymałości w czasie marszu i biegu za zwierzyną, co było możliwe po wyewoluowaniu dwunożności.

Poziom testosteronu u poszczególnych Hominoidea, szczególnie jeśli porówna się jego wartości u *Homo* i obu gatunków szympansa (5,7; 4,3; 1,2 ng/ml) (za COE i współaut. 1992), czy też wartości te względem ich masy ciała, nie daje jednoznacznych konkluzji potwierdzających hipotezę Spuhlera. Postulowany przez autora wzrost ilości androgenów powinien też objawiać się wzrostem poziomu agresji u samicy *Homo*. Podawanie androgenów kobietom wywołuje u nich wzrost poziomu agresji (VANGOOZEN

i współaut. 1995). Kobiety z wrodzoną hyperplazją nadnerczy, a zatem z podwyższoną produkcją hormonów nadnerczowych, są również bardziej agresywne niż inne kobiety (BERENBAUM i RESNICK 1997).

Koncepcja ta nie wyjaśnia zaniku objawów owulacji, pokazuje najwyżej jak mogło dojść do stałej receptywności u Homininae. Skoro jednak taka receptywność występuje również u innych naczelnych, postulowany mechanizm wcale nie jest konieczny.

2. KOURTOVIK (1983) uważa, że utrata rui była produktem ubocznym przedłużonej laktacji, wynikającej z niej wydłużonej responsywności seksualnej samicy i zwiększonej rodności związanej z hyperseksualnością samicy.

Dlaczego jednak skutkiem ubocznym przedłużonej laktacji miałyby być zwiększona receptywność i rodność samicy? Im dłuższa laktacja tym dłuższe odstępy między urodzeniami i tym mniejsza rodność. Co więcej, samo założenie o wydłużonej laktacji na przykład względem szympansa, nie jest uzasadnione. O ile bowiem u człowieka trwa ona około dwa lata (w społeczeństwach pierwotnych), o tyle u szympansa co najmniej dwa, a często ponad trzy lata (HARVEY i CLUTTON-BROCK 1985).

CZY BRAK RUI I WIZUALNYCH OBJAWÓW OWULACJI SĄ SPECYFICZNE TYLKO DLA *HOMO SAPIENS* ?

Większość koncepcji behawioralnych nacisków selekcyjnych na zanik rui i ukrytą owulację, jeśli pozbawi się argumentu o łowiectwie wczesnych *Homininae* stają się praktycznie zasadami ogólnymi. Znaczy to, że mechanizmy w nich zaproponowane powinny działać i dla innych prymatów. Bardziej wiarogodne są hipotezy, które uwzględniają pewne specyficzne cechy lub warunki ewolucji danego taksonu (np. zmiana typu środowiska, dwunożność, encefalizacja czy nagość skóry).

Autorzy rzadko próbują dokonywać bilansu zysków i strat, zapominając o istotnym znaczeniu wizualnych objawów owulacji. Postulowane przez nich pewne korzyści z utraty tych objawów powinny być większe niż korzyści płynące z ich posiadania. Znaczenie wizualnych objawów płodności u szympansa nie jest bagatelne. Należą do nich:

— możliwość wyboru najlepszego samca (HRDY i WHITTEN 1987)

— wzrost statusu społecznego samicy z obrzmieniem i związane z nim bezpieczeństwo samicy, częstość jej iskania i otrzymywania pokarmu od innych (WALLIS 1982)

— możliwość migracji (obrmienie jako „paszport”) (NISHIDA 1979, WALLIS 1982). Samice szympansov w czasie okresu dojrzewania odchodzą z rodzinnej grupy, by dołączyć do innej (zapobiega to niekorzystnemu krzyżowaniu wsobnemu). Samica jest akceptowana przez inną grupę wtedy, gdy ma obrzmiałą okolicę anogenitalną.

Wreszcie zarzut związany z wszystkimi przedstawionymi hipotezami dotyczy samego (oczywistego dla autorów) założenia, o ewolucyjnym zniknięciu rui i ukryciu owulacji tylko w filogenezie Homininae. Czy zatem prawdą jest, że w przeciwieństwie do innych prymatów, w procesie antropogenezy zniknęły wizualne, węchowe, a nawet behawioralne oznaki owulacji oraz, że zachowania seksualne nie są zależne od zmian poziomu hormonów w cyklu menstruacyjnym?

Po pierwsze, utrata rui wydaje się być ewolucyjną tendencją wśród Haplorhinių (małp właściwych) (PAWŁOWSKI 1999a). Wiąże się to z faktem, że samice wielu małp kopulują niezależnie od fazy cyklu menstruacyjnego, a zatem są stale receptywne. Zarówno samice oranguta-

nów (*Pongo pygmaeus*) (MAPLE 1980, GALDIKAS 1981), szympanśów (*P. troglodytes*) (LEMMON i ALLEN 1978), jak i bonobo (*P. paniscus*) (BADRIAN i BADRIAN 1984) kopulują bez względu na fazę cyklu. Ponieważ u wielu naczelných, samice pomimo pewnego nasilenia kopulacji w środkowej fazie cyklu, są receptywne niemal cały czas, niektórzy autorzy uważają, że w grupie małp Starego Świata ruja nie występuje (CHALMERS 1979, MARTIN 1990).

Porównanie w różnych fazach cyklu, takich zaproponowanych przez BEACHA (1976), wskaźników seksualności samicy jak proceptywność (aktywne zachęcanie samca do kopulacji) i atrakcyjność (stan wyzwalaający pobudzenie seksualne u samca) między człowiekiem a niektórymi gatunkami naczelných wykazuje tylko niewielkie różnice (PAWŁOWSKI 1999a). Konsekwencją fluktuacji wskaźników seksualności jest rozkład zachowań płciowych, czyli ich zróżnicowana częstość w cyklu miesięcznym. Wiele badań wskazuje, że jest on zależny od poziomu hormonów w cyklu i u człowieka. Wzrost częstości tych zachowań występuje głównie w folikularnej i owulacyjnej fazie cyklu menstruacyjnego. Szczególnie wyrazista jest ta fluktuacja w społeczeństwach zbieracko-łowieckich (za HRDY 1981). Możliwe, że pewna różnica między człowiekiem a innymi prymatami wiąże się z neotenią zachowań płciowych u *Homo sapiens*. Tak jak u człowieka, zachowania te u młodych osobników wielu gatunków małp charakteryzują się większą niezależnością od faz cyklu samicy. Zmniejszenie tej fluktuacji w kulturze Zachodu można wiązać z wieloma czynnikami na przykład z nadmierną higienizacją, która tłumia feromonalną sygnalizację, brakiem odpowiednich uwarunkowań na sygnały feromonalne we wczesnym dzieciństwie, przebywaniem przez dłuższy czas w ograniczonej przestrzeni z osobą płci przeciwnej, podwyższony poziom hormonów płciowych (względem osobników ze społeczeństw tradycyjnych), spadek znaczenia innych, nie płciowych nacisków selekcyjnych (PAWŁOWSKI 1999a).

Ponieważ badania zachowań seksualnych człowieka współczesnego wykazują zależność od faz cyklu kobiety, należy wnioskować, że zjawisko to musiało być obecne we wszystkich wcześniejszych etapach ewolucji Homininae. Jest również wielce prawdopodobne, że ze względu na:

- brak tłumiącej komunikację węchową przesadnej higienizacji,
- nie noszenie odzieży w warunkach klimatycznych Afryki,
- stosunkowo wysoką dzienną temperaturę powietrza (w klimacie w którym ewoluowały

Homininae) ułatwiającą ulatnianie i odbiór sygnałów feromonalnych,

- konieczność większego zaangażowania w ochronę i zdobycie pokarmu, a przez to ograniczenie ilości zachowań seksualnych,

- brak innych zaburzających czynników kulturowych,

cykliczność tych zachowań była większa niż w badaniach dotyczących współczesnych ludzi i zbliżona do innych pozaludzkich naczelných.

Rozkład zachowań płciowych w cyklu menstruacyjnym u współczesnego człowieka wcale zresztą nie jest unikalny wśród naczelných. U dżelady (*Theropithecus*) DUNBAR (1978) stwierdził również stosunkowo równomierny rozkład kopulacji przez dłuższą część cyklu samicy. Podobnie u makaka jawańskiego (*Macaca fascicularis*) nie stwierdzono korelacji między częstością kopulacji i stopniem obrzmienia skóry seksualnej (NOORDWIJK 1985). Przy braku zewnętrznych oznak owulacji, w całym cyklu kopuluje też makak wschodni (*Macaca arctoides*) (za HRDY i WHITTEN 1987), a przy niewielkim tylko wzroście tych zachowań w środkowej fazie cyklu, koczokodan zielonosiwy (*Cercopithecus aethiops*) (ANDELMAN 1987), tamaryna białoczuba (*Saguinus oedipus*) (BRAND i MARTIN 1983) czy makak japoński (*Macaca fuscata*) (NIGI i współaut. 1990). Brak rui nie jest więc w rzędzie naczelných zjawiskiem tak rzadkim jak do niedawna uważano. Jej utrata wydaje się być zatem ewolucyjną tendencją w tej grupie zwierząt (patrz też DUNBAR 1988, MARTIN 1992), a nie odosobnionym nabytkiem filogenetycznym Homininae.

Z powyższych przykładów wynika, że utrata rui nie musi iść w parze z utratą objawów owulacji. Przeciwnie niż to akcentuje wielu autorów, objawy owulacji to nie tylko objawy wizualne. Model szympansi dla wizualnych objawów owulacji u naszych przodków wcale nie musi być prawdziwy. DIXSON (1983) uważa, że wśród Hominoidea tylko u szympanśów pojawiła się ta cecha i, że nasi przodkowie nie posiadali obrzmienia ano-genitalnego. Inny model to taki, w którym objawy te u naszych przodków były tylko niewielkie, a ich zniknięcie można by wyjaśnić takimi ważnymi ewolucyjnymi wydarzeniami w linii prowadzącej do człowieka, jak powstanie dwunożności (GALLUP 1982), utrata owłosienia, system termoregulacji i naciskami selekcyjnymi na wzrost ilości podskórnej tkanki tłuszczowej najprawdopodobniej u *Homo erectus* (PAWŁOWSKI 1999a). W efekcie przyjęcia wyprostowanej postawy ciała nastąpiło dobruższe przesunięcie żeńskich zewnętrznych narządów płciowych i ich „ukrycie” między noga-

mi. Po pierwsze więc, obrzmienie genitalne było mniej widoczne (sygnalizacja po stronie brzusznej mogła stać się bardziej efektywna), a po drugie, obrzmienie takie mogło tylko utrudniać dwunożną lokomocję (GALLUP 1982). W przypadku adaptacji termoregulacyjnych do dużego nasłonecznienia w warunkach sawannowych, obrzmienie anogenitalne mogło być kosztowne ze względu na konieczność dodatkowego magazynowania wody i nieefektywność utraty ciepła przez odparowywanie potu w tej okolicy ciała (większa wilgotność nisko nad ziemią utrudnia utratę ciepła przez parowanie z regionów ciała położonych stosunkowo nisko). Jeśli założy się, że takie obrzmienie anogenitalne w ogóle występowało, to również presja selekcyjna na wzrost ilości podskórnej tkanki tłuszczowej między innymi w okolicy pośladków i ud u samic wczesno plejstocenijskich *Homo* mógł doprowadzić do ostatecznego jego zniknięcia (PAWŁOWSKI 1999a). Ewolucyjne podłoże podskórnej tkanki tłuszczowej i dymorfizmu płciowego tej cechy u *Homo*, również zresztą nie musiało być pierwotnie związane z doбором płciowym (HAMILTON 1984; MASCIA-LEES i współaut. 1986; PAWŁOWSKI 1998, 1999b).

Zróznicowanie poziomu wskaźników i częstotliwości zachowań płciowych w zależności od fazy cyklu menstruacyjnego u człowieka współczesnego wskazuje na istnienie behawioralnych oznak okresu płodnego. Również wiele badań dotyczących znaczenia komunikacji węchowej

w aspekcie zachowań reprodukcyjnych (CUTLER 1987, STODDART 1990, REYNOLDS 1991, GRAMMER 1993, WEDEKIND i współaut. 1995) potwierdza, że u człowieka ciągle istnieją chemiczne sygnały (węchowe i te odbierane przez narząd lemieszowo-nosowy) stanu płodności w cyklu.

Zachowania płciowe u wielu naczelnych mają często nie tylko reprodukcyjne znaczenie (np. godzenie się, czy pozyskiwanie pokarmu od samca u bonobo (DE WAAL 1987). To, jak również seks w okresach niepłodnych (w tym przed wejściem w okres reprodukcyjny) jest powodem tego, że na przykład u szympanów aż 88%, a u bonobo 98% tych zachowań nie związana jest z reprodukcją (WRANGHAM 1993). Ewolucyjna presja na wielofunkcyjność zachowań płciowych u niektórych naczelnych mogła być powodem zniknięcia rui i powstania stałej receptywności samicy. Wydaje się również, że ta wielofunkcyjność seksu mogła być związana ze wzrostem kontroli korowej nad tymi zachowaniami, a zatem ze wzrostem nowej kory. Zasadnicza różnica w stopniu encefalizacji i względnej wielkości nowej kory, między człowiekiem a innymi naczelnymi może również uzasadniać nasilenie się poza reprodukcyjnych funkcji zachowań płciowych u *Homo sapiens*. Mało prawdopodobne, aby była to selekcja na wzrost mózgowia, raczej odwrotnie, to typ seksualności jest skutkiem wzrostu wielkości mózgowia w ewolucji człowieka.

PODSUMOWANIE

Większość koncepcji ewolucji seksualności człowieka wiąże się z założeniem, że utrata rui i ukryta owulacja to cechy specyficzne jeśli nie dla Homininae, to przynajmniej dla rodzaju *Homo*. Koncepcje te traktują zjawisko to jako efekt doboru płciowego i wiążą je ze zmianą systemu rozrodczego i struktury społecznej. Jeśli nawet uznamy, że założenie to jest prawdziwe to z teoretycznego punktu widzenia, kwestionować można istnienie silnej rywalizacji samic o samców (HAMILTON 1984). U ssaków bowiem to samce rywalizują o samice, a nie odwrotnie, czyli jak to zakładają koncepcje upatrujące przyczyn zmian fizjologiczno-morfologicznych samic w ewolucji Homininae. Samo jednak założenie o ludzkiej specyfice braku rui i ukrytej owulacji nie wydaje się być poprawne; tak zwana stała receptywność (a raczej receptywność wybiórcza), którą uważa się za przejaw braku rui nie jest cechą specyficznie ludzką. Nie znaczy to, że nie istnieje pewna fluktuacja zachowań płciowych w zależności od fazy cyklu

samicy. Jest ona również obecna u *Homo sapiens*. Zmiany te, jako pewna tendencja ewolucyjna u naczelnych, mogą być skutkiem ubocznym wzrostu wielkości nowej kory, a u człowieka nasilenie ich można wiązać też z innymi ewolucyjnymi zmianami. Pewne istniejące różnice między człowiekiem a innymi prymatami, mogą mieć rodowód niemal współczesny, a ich nasilenie może wiązać się z ewolucją współczesnego *Homo sapiens* lub nawet tylko z post-paleolitycznym rozwojem cywilizacji.

Jeśli chodzi o utratę wizualnych objawów okresu płodnego u naszych przodków, to brak ich również u wielu innych naczelnych. U co najmniej kilku taksonów nastąpiła ich redukcja i to bez wpływu na strukturę społeczną (DIXSON 1983). Wśród Hominoidea cecha ta występuje tylko u szympansa. Wielkość i znaczenie tej cechy u Homininae mogło być dużo mniejsze niż zakłada się to przy modelowaniu ewolucji człowieka. Jeśli cecha ta istniała w antropogenezie, to jej zniknięcie można traktować jako skutek

uboczny jednego z ważnych morfologiczno-fizjologicznych wydarzeń w ewolucji Homininae (np. dwunożności lub wzrostu ilości tkanki tłuszczowej).

Wreszcie duża elastyczność gatunku jeśli chodzi o dopuszczalność różnych struktur rozrodu dowodzi z jednej strony wpływu czynników ekologicznych na reprodukcję, a z drugiej, brak

ewolucyjnej presji selekcyjnej na sztywne zaprogramowanie tych struktur. Sfera zachowań seksualnych nie musiała być więc w ewolucji Homininae tak bardzo istotnym czynnikiem, aby konieczna była presja selekcyjna traktująca ją w sposób szczególny i programująca ściśle określony typ strategii reprodukcyjnej *Homo*.

THE HYPOTHESIS OF THE LOSS OF OESTRUS AND CONCEALED OVULATION IN HUMAN EVOLUTION

Summary

The assumption that absence of oestrus and absence of manifestations of ovulation ARE specific to humans has given rise to many concepts concerning differences in selection pressures on these traits in human evolution. The most popular concepts are reviewed taking into account the main selective pressure proposed by the authors. Co-operation between males, monogamy, paternal investment and other suggested adaptations are considered in the light of primate and human ethology, paleoanthropology and the mechanisms of evolution. All of these hypotheses have some weak points and none is fully satisfactory. Analysis of the sexual behaviour of non-human primates and humans

indicates that constant receptivity is not limited to humans and that human sexual behaviour is not independent of the phases of the menstrual cycle. Concealed ovulation in *Homo*, suggested by many authors, seems to be restricted mainly to visual signs of ovulation and not to the olfactory and behavioural signs. The two latter can be still observed even in maintaining high standards of hygiene populations. Quantitative differences in the sexual behaviour between humans and non-human primates in question may be the result of several morphological, ecological and cultural factors resulting, as their side-effects, in the appearance of those differences.

PIŚMIENNICTWO

- AIELLO L. C., WOOD B. A., 1994. *Cranial variables as predictors of Hominine body mass*. Am. J. phys. Anthropol. 95, 409-426.
- ALEXANDER R. D., NOONAN K. M., 1979. *Concealment of ovulation, parental care, and human social evolution*. [W:] *Evolutionary biology and human social behavior*. CHAGNON N. A., IRONS W. (red.), North Scitute, Duxbury Press, str. 436-453.
- ANDELMAN S. J., 1987. *Evolution of concealed ovulation in vervet monkeys (Cercopithecus aethiops)*. The American Naturalist 129, 785-799.
- ANDERSON C. M., 1992. *Male investment under changing conditions among Chacma baboons at Suikerbosrand*. Am. J. phys. Anthropol. 87, 476-496.
- ANDREWS P., MARTIN L., 1991. *Hominoid dietary evolution*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 334, 199-209.
- BADRIAN A., BADRIAN N., 1984. *Social organization of Pan paniscus in the Lomako forest, Zaire*. [W:] *The Pygmy Chimpanzee; Evolutionary Biology and Behavior*. SUSMAN R. L. (red.), New York, Plenum Press, 325-346.
- BARTLETT T. Q., SUSSMAN R. W., CHEVERUD J. M., 1993. *Infant killing in Primates — A review of observed cases with specific reference to the sexual selection hypothesis*. Am. Anthropol. 95, 958-990.
- BEACH F. A., 1976. *Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals*. Hormones & Behavior 7, 105-138.
- BENSHOOF L., THORNHILL R., 1979. *The evolution of monogamy and loss of estrus in human*. J. Soc. Biol. Struct. 2, 95-106.
- BERENBAUM S. A., RESNICK S. M., 1997. *Early androgen effects on aggression in children and adults with congenital adrenal hyperplasia*. Psychoneuroendocrinology 22, 505-515.
- BRAND H. M., MARTIN R. D., 1983. *The relationship between female urinary estrogen secretion and mating behavior in cotton-tapped tamatins, Saguinus oedipus oedipus*. Int. J. Primatol. 4, 275-290.
- BURLEY N., 1979. *The evolution of concealed ovulation*. Am. Nat. 114, 835-858.
- BUSS D. M., 1989. *Sex differences in human mate preferences: evolutionary hypothesis tested in 37 cultures*. Behavioral and Brain Sciences 12, 1-49.
- CHALMERS N., 1979. *Social behaviour in Primates*. London, Edward Arnold.
- CICHY K. A., FORD S. M., 1994. *So what if it's cold? Behavior of temperate primates*. Am. J. phys. Anthropol. 18 (Suppl.), 68 (abstract).
- COE Ch. L., SAVAGE A., BROMLEY L. J., 1992. *Phylogenetic influences on hormone levels across the Primate order*. Am. J. Primat. 28, 81-100.
- COX C. R., LBOEUF B. J., 1977. *Female incitation of male competition: a mechanism of sexual selection*. Am. Nat. 111, 317-335.
- CRONK L., 1991. *Human behavioral ecology*. Annu. Rev. Anthropol. 20, 25-53.
- CUTLER W. B., 1987. *Female essence (pheromones) increases sexual behavior in young women*. Neuroendocrinology 9, 199.
- DANIELS D., 1983. *The evolution of concealed ovulation and self-deception*. Ethology & Sociobiology 4, 69-87.
- DE WAAL F. B. M., 1987. *Tension regulation and nonreproductive functions of sex in captive Bonobos (Pan paniscus)*. Nat. Geographic Res. 3, 318-335.
- DEWAAL F. B. M., 1989. *Dominance style and primate social organization*. [W:] V. STANDEN, R. A. FOLEY (red.) *Comparative Socioecology. The Behavioral Ecology of Humans and Other Mammals*. Blackwell Scientific Publ., Oxford, str. 243-263.
- DIXSON A. F., 1983. *Observations on the evolution and behavioral significance of „sexual skin” in female primates*. Adv. Study Behav. 13, 63-106.
- DUNBAR R. I. M., 1978. *Sexual behaviour and social relationships among gelada baboons*. Anim. Behav. 26, 167-178.
- DUNBAR R. I. M., 1988. *Primate Social Systems*. London, Chapman & Hall.

- ETKIN W., 1954. *Social behavior and evolution of man's mental faculties*. Am. Nat. 88, 129-142.
- ETKIN W., 1963. *Social behavioral factors in the emergence of man*. Human Biology 35, 299-310.
- FISHER H., 1982. *Prehistoric sex*. Science Digest 5, 34-36.
- GALDIKAS B. M. F., 1981. *Orangutan reproduction in the wild*. [W:] *Reproductive Biology of the Great Apes*. Ch. E. GRAHAM (red.), New York, Acad. Press, str. 281-300.
- GALLUP G. G. jr., 1982. *Permanent breast enlargement in human females: a sociobiological analysis*. J. hum. Evol. 11, 597-601.
- GOODALL J., 1986. *The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior*. Belknap Press, Cambridge.
- GOODALL J., 1990. *Through a window*. Houghton Mifflin Company, Boston.
- GRAMMER K., 1993. *5-alpha-androst-16en-3alpha-on: A male pheromone? A brief report*. Ethology and Sociobiology 14, 201-208.
- HAMILTON M. E., 1984. *Revising evolutionary narratives: A consideration of alternative assumptions about sexual selection and competition for mates*. Am. Anthropol. 86, 651-662.
- HARVEY P. H., CLUTTON-BROCK T. H., 1985. *Life history variation in primates*. Evolution 39, 559-581.
- HILL K., 1982. *Hunting and human evolution*. J. hum. Evol. 11, 521-544.
- HRDY S. B., 1981. *The women that never evolved*. Cambridge: Harvard Univ. Press.
- HRDY S. B., WHITTEN P. L., 1987. *Patterning of sexual activity*. [W:] *Primate Societies*. B. B. SMUTS, D. L. CHENEY, R. M. SEYFARTH, R. W. WRANGHAM, T. T. STRUHSACKER (red.), Chicago, The University of Chicago Press, str. 370-384.
- KAPLAN H., HILL K., 1985. *Hunting ability and reproductive success among male Ache foragers: Preliminary results*. Current Anthropology 26, 131-133.
- KOURTOVİK, D. 1983. *Humanizacja a seksualność człowieka*. Ph.D. Ateny.
- LEMMON W. B., ALLEN M. L., 1978. *Continual sexual receptivity in the female chimpanzee (Pan troglodytes)*. Folia Primatologica 30, 80-88.
- LEVI-STRAUSS C., 1969. *The elementary structure of kinship*. Beacon Press, Boston.
- LOVEJOY, C. O. 1981. *The origin of man*. Science 211, 341-350.
- MAPLE T. L., 1980. *Orang-utan behavior*. New York: Van Nostrand Reinhold Co.
- MARTIN R. D., 1990. *Primate Origins and Evolution. A Phylogenetic Reconstruction*. London, Chapman & Hall.
- MARTIN R. D., 1992. *Female cycles in relation to paternity in primate societies*. [W:] *Paternity in Primates: Genetic Tests and Theories*. R. D. MARTIN, A. F. DIXSON, E. J. WICKINGS (red.), Bazylea, Karger, str. 238-274.
- MASCIA-LEES F. E., RELETHFORD J. H., SORGER T., 1986. *Evolutionary perspectives on permanent breast enlargement in human females*. Am. Anthropol. 88, 423-428.
- McHENRY H. M., 1994. *Behavioral ecological implications of early hominid body size*. J. hum. Evol. 27, 77-87.
- MORRIS D., 1967. *The naked ape*. London, Jonathan Cape.
- MURDOCK G. P., 1967. *Ethnographic Atlas*. University of Pittsburg Press.
- NIGI H., HAYAMA S., TORII R., 1990. *Copulatory behavior unaccompanied by ovulation in the japanese monkey (Macaca fuscata)*. Primates 31, 243-250.
- NISHIDA T., 1979. *The social structure of chimpanzees of the Mahale Mountains*. [W:] *Great Apes*. D.A. HAMBURG, E.R. McCOWN (red.), Benjamin Cummings, Menlo Park, California, str. 73-121.
- NOORDWIJK M. A., 1985. *Sexual behaviour of sumatran long-tailed macaques*. Z. Tierpsychol. 70, 277-296.
- PALOMBİT R., 1992. *Pair bonds and monogamy in wild siamang (Hylobates syndactylus) and white handed gibbons (Hylobates lar) in northern Sumatra*. Ph.D. dissertation, University of California, Davis.
- PARKER S. T., 1987. *A sexual selection model for hominid evolution*. Human Evolution 2, 235-253.
- PAWŁOWSKI B., 1992. *Zachowania narzędziowe zwierząt dziko żyjących*. Prace Zoologiczne, 24, 93-113.
- PAWŁOWSKI B., 1998. *Why are human newborns so big and fat?* Human Evolution 13, 65-72.
- PAWŁOWSKI B., 1999a. *Loss of oestrus and concealed ovulation in human evolution: the case against the sexual-selection hypothesis*. Current Anthropology 40, 257-275.
- PAWŁOWSKI B., 1999b. *Permanent breasts as a side effect of subcutaneous fat tissue increase in human evolution*. Homo 50, 149-162.
- PFEIFFER J. E., 1969. *The emergence of man*. New York: Harper & Row.
- REYNOLDS V., 1991. *The biological basis of human patterns of mating and marriage*. [W:] V. REYNOLDS i J. KELLET (red.) *Mating and Marriage*. Oxford University Press, Oxford, str. 46-90.
- SCHRÖDER I., 1993a. *Concealed ovulation and clandestine copulation: a female contribution to human evolution*. Ethology & Sociobiology 14, 381-389.
- SCHRÖDER I., 1993b. *Human sexual behavior, social organization, and fossil evidence: A reconsideration of human evolution*. Homo 43, 263-277.
- SILLEN-TULLBERG B., MÖLLER A. P., 1993. *The relationship between concealed ovulation and mating systems in Anthropoid primates: a phylogenetic analysis*. American Naturalist 141, 1-25.
- SMALL M. F., 1993. *Female choices, sexual behavior of female Primates*. Cornell Univ. Press, Ithaca & London.
- SPUHLER J. N., 1979. *Continuities and discontinuities in Anthropoid-Hominid behavioral evolution: bipedal locomotion and sexual receptivity*. [W:] *Evolutionary biology and human social behavior: an anthropological perspective*. N.A. CHAGNON, W. IRONS (red.), North Scitute, Massachusetts: Duxbury Press, str. 454-461.
- STANFORD C. B., WALLIS J., MATAMA H., GOODALL J., 1994. *Patterns of predation by chimpanzees on red colobus monkeys in Gombe National Park, 1982-1991*. Am. J. phys. Anthropol. 94, 213-228.
- STODDART D. M., 1990. *The scented ape. The biology and culture of human odour*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- STRASSMANN B. I., 1981. *Sexual selection, paternal care, and concealed ovulation in humans*. Ethology and Sociobiology 2, 31-40.
- SYMONS D., 1979. *The evolution of human sexuality*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- TAUB D., 1980. *Female choice and mating strategies among wild barbary macaques (M. sylvana)*. [W:] D. LINDBURG (red.), *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution*. Von Nostrand-Reinhold Co., New York.
- TRIVERS R. L., 1972. *Parental investment and sexual selection*. [W:] B. CAMPBELL — *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*. Aldine, Chicago, str. 136-179.
- TURKE P. W., 1984. *Effects of ovulatory concealment and synchrony on protohominid mating systems and parental roles*. Ethology and Sociobiology 5, 33-44.
- TURKE P.W., 1988. *Concealed ovulation, menstrual synchrony, and paternal investment*. [W:] *Biosocial Perspectives on the Family*. FILSINGER E.E. (red.), Newbury Park, Sage Publications, str. 119-136.
- TUTIN C. E. G., 1979. *Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees (Pan troglodytes Schweinfurthii)*. Behav. Evol. Sociobiol. 6, 26-38.
- VANGOOZEN S. H. M., COHENKETTENIS P.T., GOOREN L.J.G., FRIJDA N.H., VANDEPOLL N. E., 1995. *Gender differences*

- in behavior — activating effects of cross-sex hormones. *Psychoneuroendocrinology* 20, 343–363.
- VAN SCHAIK C. P., DUNBAR R. I. M., 1990. *The evolution of monogamy in large primates: a new hypothesis and some crucial tests.* *Behaviour* 115, 30–62.
- WALLIS J., 1982. *Sexual behavior of captive chimpanzees (Pan troglodytes): pregnant versus cycling females.* *Am. J. Primat.* 3, 77–88.
- WALLIS J., 1992. *Chimpanzee genital swelling and its role in the pattern of sociosexual behavior.* *Am. J. Primat.* 28, 101–113.
- WEDEKIND C., SEEBECK T., BETTENS F., PAEPKE A. J., 1995. *MHC-dependent mate preferences in humans.* *Proc. R. Soc. Lond. B* 260, 245–249.
- WRANGHAM, R. W., 1993. *The evolution of sexuality in chimpanzees and bonobos.* *Human Nature* 4, 47–79.