

# EL ORIGEN EVOLUTIVO DEL COMPORTAMIENTO SEXUAL HUMANO: UNA APROXIMACIÓN DESDE EL CAMPO DE LA PSICOLOGÍA EVOLUCIONISTA

**FEDERICO GUILLÉN-SALAZAR<sup>1</sup> Y GEMMA PONS-SALVADOR<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Unidad de Etología y Bienestar Animal, Facultad de Ciencias Experimentales y de la Salud, Universidad Cardenal Herrera CEU, 46113-Moncada (Valencia), España. (fguillen@uch.ceu.es).

<sup>2</sup> Dpto. de Psicología Básica, Facultad de Psicología, Universidad de Valencia, 46010-Valencia, España. (gemma.pons@uv.es).

## Resumen

Los seres humanos actuales somos el resultado de un largo proceso evolutivo que se inició hace ya cerca de 4.000 millones de años, coincidiendo con la aparición de la vida en nuestro planeta, y que ha persistido a través de una secuencia ininterrumpida de generaciones hasta la actualidad. Una de las principales consecuencias de este hecho es la enorme importancia que el conocimiento de nuestra historia evolutiva tiene para la comprensión de las características comportamentales, fisiológicas y morfológicas que integran el actual fenotipo humano. Nuestro objetivo en el presente artículo es aportar al lector un marco teórico que le permita comprender el profundo efecto moldeador que el proceso evolutivo ha ejercido sobre nuestra sexualidad en general y nuestro comportamiento sexual en particular. Con ello, pretendemos ilustrar los cambios que se están produciendo en nuestra comprensión de la naturaleza humana como consecuencia de los nuevos planteamientos teóricos procedentes del joven campo de la psicología evolucionista.

**Palabras clave:** comportamiento sexual, sexualidad, psicología evolucionista, evolución humana.

## Abstract

Humans are the result of a long evolutionary process that began nearly 4.000 million years ago, coinciding with the emergence of the life in this planet, and that it has persisted across an uninterrupted sequence of generations up to date. One of the main consequences of this fact is the great importance of our evolutive history in the understanding of behavioural, physiological and morphological characteristics that make up the current human phenotype. In this paper, we propose to the reader a theoretical framework that allows to understand the deep shaping effect exerted by the evolutionary process on our sexuality and sexual behaviour. Our goal is to show the changes which are happening in our understanding of human nature as a consequence of the new theoretical approaches arising from the young field of evolutionary psychology.

**Key words:** sexual behaviour, sexuality, evolutionary psychology, human evolution.

## El comportamiento sexual humano en el contexto evolutivo

Resulta asombrosa la facilidad con la que los seres humanos tendemos a conceder la calificación de normalidad a las características que conforman nuestro entorno más inmediato. Es posible que el lector de este artículo vea como algo natural el hecho de que el tamaño de hombres y mujeres sea, por término medio, diferente. En efecto, los hombres suelen poseer un 10% más de biomasa corporal que las mujeres. No se trata de un carácter sometido a variaciones culturales ni a otras circunstancias ambientales. Incluso en aquellas sociedades en las que se han producido aumentos recientes de estatura, la proporción de los tamaños medios de hombres y mujeres se han mantenido estables. Y, sin embargo, las cosas podrían haber sido de otra forma. No existe ningún motivo teórico que nos impida imaginar una sociedad humana en la que hombres y mujeres compartieran un mismo tamaño corporal o en la que, por el contrario, las diferencias

entre ambos sexos fueran todavía más acentuadas. De hecho, en la actualidad es posible encontrar ejemplos de este amplio rango de variación entre nuestros parientes filogenéticamente más próximos (Foley, 1989; Leigh, 1994). Así, por ejemplo, los chimpancés (*Pan troglodytes*) y los bonobos (*Pan paniscus*) presentan un dimorfismo sexual en el tamaño corporal muy similar al del ser humano. Por su parte, entre los gorilas (*Gorilla gorilla*) y los orangutanes (*Pongo pygmaeus*), los machos suelen ser mucho mayores que las hembras, alcanzando hasta un 50% más de biomasa. A diferencia de ellos, machos y hembras de gibones (*Hylobates* spp.) son indistinguibles en su tamaño corporal (Tabla 1).

**TABLA 1: El dimorfismo sexual entre las especies vivas de Hominoidea (Tomado de Leigh y Shea, 1995).**

Especie	Peso de la hembra (kg)	Peso del macho (kg)	Macho/Hembra
<i>Hylobates lar agilis</i>	5.41	5.81	1.07
<i>Hylobates lar albibaris</i>	6.30	5.72	0.91
<i>Hylobates lar meulleri</i>	5.76	5.70	1.01
<i>Hylobates lar carpenteri</i>	5.70	5.30	1.08
<i>Hylobates hoolock</i>	6.48	6.93	1.07
<i>Hylobates syndactylus</i>	10.6	10.9	1.03
<i>Pongo pygmaeus</i> (Borneo)	38.7	86.3	2.23
<i>Pongo pygmaeus</i> (Sumatra)	38.3	86.2	2.23
<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	71.5	169.5	2.37
<i>Gorilla gorilla beringei</i>	97.7	159.2	1.63
<i>Gorilla gorilla graueri</i>	80.0	175.2	2.19
<i>Pan paniscus</i>	33.2	45.0	1.36
<i>Pan troglodytes troglodytes</i>	47.4	60.0	1.27
<i>Pan troglodytes schweinfurthii</i>	33.2	43.0	1.29
<i>Pan troglodytes verus</i>	-	-	-

Este mismo razonamiento podría ser aplicado a cualquiera de las características comportamentales, fisiológicas y morfológicas que integran el fenotipo humano. Ello incluye, como no, a nuestra propia sexualidad. La existencia de glándulas mamarias en el pecho de las mujeres sexualmente maduras y de testículos que cuelgan fuera del abdomen en los hombres, la tendencia a formar parejas temporalmente estables con miembros del sexo opuesto o la posesión de ciclos ováricos que esconden el momento de máxima fertilidad, son sólo algunas de las características de la sexualidad humana que solemos considerar no ya como normales sino también como «lógicas». Sin embargo, la variabilidad observable en la sexualidad de las restantes especies animales con las que compartimos la vida en este planeta nos habla del enorme número de posibilidades que podía haber adoptado la sexualidad humana. Con ello no le estamos pidiendo al lector que imagine cómo seríamos los seres humanos si nos reprodujéramos asexualmente o si nuestro desarrollo embrionario fuera extrauterino. Sólo deseamos que tome conciencia de que la sexualidad humana podía haberse presentado bajo cualquiera de las formas que han desarrollado otros seres vivos.

Pero, ¿a qué obedece el hecho de que cada especie animal, incluida la especie humana, tenga sus propias pautas reproductivas y no otras? O, dicho de otra forma, ¿cuál puede haber sido la

causa de la enorme variedad de comportamientos sexuales observados en la naturaleza? Como vemos, una cosa es describir cuáles son las adaptaciones que conforman la sexualidad de los seres vivos y otra muy distinta explicar el motivo de su existencia. Para responder a este tipo de cuestiones debemos recurrir necesariamente a explicaciones de carácter histórico. Apelando a un símil geopolítico, resultaría difícil comprender la causa de que Suramérica esté dividida en un área oriental de influencia portuguesa y otra occidental de influencia española si no se tuviera en cuenta la repartición territorial realizada en el año 1494 como consecuencia del Tratado de Tordesillas (Barraclough, 1994). De la misma forma que el conocimiento de la historia nos permite comprender la distribución de las fronteras políticas actuales, también el conocimiento de la historia evolutiva de nuestra especie resulta imprescindible para comprender el origen de nuestras adaptaciones, incluidas las de nuestro comportamiento sexual. No debemos olvidar que los seres humanos actuales somos el resultado de un largo proceso evolutivo que se inició hace ya cerca de 4.000 millones de años, coincidiendo con la aparición de la vida en nuestro planeta, y que ha persistido hasta la actualidad.

Tal como nos muestra la Teoría Evolutiva, el conjunto de características comportamentales, fisiológicas y morfológicas que integran el fenotipo de las poblaciones humanas actuales será el resultado de un largo proceso de adición y transformación de adaptaciones ocurrido, generación tras generación, a lo largo de la evolución de nuestro linaje. Nuestro objetivo en el presente artículo es aportar al lector un marco teórico que le permita comprender el profundo efecto moldeador que el proceso evolutivo ha ejercido sobre el comportamiento sexual humano. Nuestra aproximación será cronológica, lo que significa que iremos presentando cada una de las características discutidas en el orden en el que se fueron incorporando al linaje humano durante el proceso evolutivo. De cada una de ellas trataremos de conocer no sólo el momento evolutivo en el que surgieron, sino también las presiones de selección que favorecieron su aparición y las modificaciones que experimentaron con posterioridad. El artículo finalizará con una breve discusión acerca del presente y el futuro de la sexualidad humana.

## **Una larga historia de 4.000 millones de años**

### **Los primeros pasos de la sexualidad humana**

Una de las características más destacadas de la reproducción humana es nuestra necesidad de unir los gametos procedentes de dos individuos de sexos diferentes para dar lugar a una célula diploide a partir de la cual se desarrollará un nuevo individuo. Esta es, por definición, una reproducción de tipo sexual. Tendemos a referirnos al sexo y a la reproducción como si se tratara de términos sinónimos. Quizás, en ello haya influido el hecho de que tanto nosotros como los animales domésticos y de granja con los que estamos más familiarizados utilizamos este tipo de reproducción. Aunque es cierto que la mayor parte de las especies actuales, desde las bacterias y algas más simples hasta los hongos, plantas y animales más complejos nos reproducimos sexualmente, no debemos olvidar que se trata sólo de una de las alternativas que utilizan los seres vivos en su reproducción. La otra alternativa es la reproducción asexual, es decir, aquella en la que los descendientes derivan de una o varias células procedentes de un sólo progenitor.

Ambos tipos de reproducción se diferencian principalmente en el grado de variación genética que generan entre los progenitores y sus descendientes. Cuando la reproducción sexual se realiza por medio de la fusión de células completas y simples, como en el caso humano, dichas células reciben el nombre de gametos y el producto de la fusión se llama cigoto. Gracias al proceso de recombinación genética que tiene lugar durante la formación de los gametos, lo normal es que cada uno de ellos sea portador de una combinación única de los genes parentales. Esta diversidad lleva a los individuos que practican la reproducción sexual a engendrar descendientes con cierta variabilidad en sus características fenotípicas. Si el lector de este trabajo no es hijo único, sabrá

perfectamente a qué nos referimos. La reproducción asexual, por el contrario, es un mecanismo que lleva a los progenitores a engendrar descendientes virtualmente idénticos a sí mismos. La única fuente de variabilidad en este caso procede de las mutaciones.

Esta incapacidad de la reproducción asexual para generar variabilidad genotípica puede llevar al lector incauto a caer en la tentación de considerar la reproducción sexual como más adaptativa. Sin embargo, conviene tener presente que, en la actualidad, muchas de las especies con las que compartimos nuestra vida en este planeta encuentran en la reproducción asexual una estrategia de multiplicación perfectamente funcional. Y es que también la producción de descendientes idénticos a los progenitores puede tener un elevado valor adaptativo. Pensemos, por ejemplo, en las ventajas a corto plazo que surgen de clonar individuos pertenecientes a un linaje bien adaptado a un ambiente estable. La reproducción sexual, por su parte, también presenta una serie de inconvenientes que deben ser asumidos por los organismos que la practican. Uno de ellos sería la rotura de las combinaciones favorables de genes que se produce durante la formación de los gametos, lo que se conoce habitualmente con el nombre de «coste de la recombinación» (Halliday, 1994). Como vemos, los seres vivos deben jugar con las ventajas e inconvenientes que presentan ambos tipos de reproducción si desean encontrar la estrategia de multiplicación que resulte más adaptativa para cada circunstancia ecológica concreta.

Con independencia de cuáles fueran las presiones de selección que les llevaron a ello, lo cierto es que nuestros antepasados adoptaron una estrategia reproductiva de tipo sexual en algún momento de nuestra historia evolutiva. Nunca podremos conocer con exactitud cuándo se produjo la adquisición de dicho rasgo. Sin embargo, parece probable que la existencia de una reproducción sexual con fusión de material genético procedente de dos o más organismos haya sido una característica continua del linaje humano desde la aparición de los organismos más simples, hace entre 2500 y 3500 millones de años. El surgimiento de gametos y cigotos parece haberse producido muy posteriormente, coincidiendo con la aparición de los primeros organismos eucariotas hace unos 1200 millones de años (Baker y Bellis, 1995).

Los seres humanos estamos programados para ser hembras o machos. Aunque sencilla, esta frase esconde un problema de definición: ¿qué significa ser macho o hembra?, ¿se trata de una distinción real en la naturaleza o, por el contrario, obedece a criterios arbitrarios impuestos por nuestro afán de clasificación? Como mamíferos que somos, estamos habituados a definir los sexos basándonos en características fenotípicas tales como la coloración, la distribución del vello corporal o la posesión de glándulas mamarias. El problema de este tipo de criterios es que carecen de fiabilidad cuando tratamos de extenderlos a otros grupos de seres vivos. Entre las ranas, por ejemplo, ninguno de los sexos posee un pene. Sin embargo, existe un criterio fundamental que puede ser utilizado para clasificar a los machos como machos y a las hembras como hembras: los machos producen gametos mucho más pequeños y numerosos que las hembras. Se trata de una característica válida no sólo para los seres humanos, sino también para cualquier otro grupo de seres vivos en cuya reproducción existan sexos diferentes, ya sean animales, vegetales u hongos.

Aunque la mayor parte de las especies sexuales poseen dos clases de individuos (machos y hembras) que producen dos modelos diferentes de gametos (espermatozoides y óvulos), no debemos dar por sentado que la reproducción sexual se encuentra necesariamente asociada a la existencia de sexos diferentes. De hecho, existen algunas especies de seres vivos, cuyos ejemplos más destacados se encuentran entre las algas, en las que todos los individuos producen un único tipo de gametos indistinguibles entre sí. Tanto si los gametos son iguales (isogamia) como si son diferentes (anisogamia), las consecuencias genéticas para la reproducción sexual son las mismas, ya que las semejanzas o diferencias entre ellos son morfológicas y no de contenido genético. Generalmente se asume que la condición primitiva es la isogamia y que la anisogamia evolucionó a partir de ella (Gomendio y Roldán, 1994; Halliday, 1994), si bien desconocemos cuál fue el momento exacto en el que ésta surgió. Algunos autores han sugerido que

pudo haber coincidido con la aparición y posterior radiación evolutiva de los seres pluricelulares hace unos 800 millones de años (Parker *et al.*, 1972; Knowlton, 1974; Bell, 1978; Baker y Bellis, 1995). En cualquier caso, lo cierto es que, desde que se produjo su incorporación al linaje humano, se han ido acumulando adaptaciones que mejoraban sensiblemente la función reproductora de cada sexo. Consecuencia de ello ha sido el surgimiento de las características masculinas y femeninas que conocemos en la actualidad. Con todo, no debemos pensar que las desigualdades entre los sexos son debidas a la diferente inversión energética que los machos y las hembras hacen en los gametos que producen. Por el contrario, la distinción entre óvulos y espermatozoides es sólo otro de los síntomas de una separación más general (Dawkins, 1994). Y es que, como veremos en los próximos apartados, los machos y las hembras defienden distintos intereses.

Quedaría una última cuestión por resolver. En la especie humana, como en la mayor parte de las especies con reproducción sexual anisógama, machos y hembras existen en una proporción de aproximadamente 1:1. Sin embargo, dado que los machos producen gametos pequeños y mucho más numerosos que las hembras, la lógica intuitiva nos dice que todas las hembras de una población podrían ser inseminadas por los espermatozoides procedentes de unos pocos machos. Así, desde un punto de vista poblacional, los machos parecen ser un verdadero desperdicio de recursos biológicos. Dado que en las poblaciones existen más machos de los que parecen necesarios, ¿no debería haber actuado la selección natural reduciendo su número? Aunque para algunos pueda resultar una propuesta atractiva, no debemos olvidar que las presiones de selección no actúan sobre las poblaciones sino sobre los individuos. En una población dominada numéricamente por las hembras, cualquier individuo que engendrara más hijos que hijas vería incrementado su éxito reproductivo. La consecuencia de ello sería un aumento en la frecuencia de machos dentro de la población en las siguientes generaciones. El razonamiento sería el mismo si la población estuviera dominada numéricamente por los machos. En tales circunstancias, las presiones de selección generadas llevarían de forma inevitable a que la proporción de sexos dentro de las poblaciones tendieran hacia la unidad (Fisher, 1930; Hamilton, 1967; Trivers, 1972; Dawkins, 1994). Por ello, tanto si los machos son un derroche de energía como si no lo son, su número es mantenido por la selección natural en un nivel comparable al de las hembras.

### **La herencia de los reptiles**

Hasta el advenimiento de las técnicas de fecundación *in vitro* hace apenas unas décadas, todos los seres humanos nos hemos desarrollado únicamente a partir de óvulos fertilizados en el interior del tracto genital de las mujeres. Esta fertilización interna, que compartimos con buena parte de los vertebrados terrestres actuales, es una de las características heredadas de nuestros antepasados reptilianos. Contrasta con la fertilización externa que presentan la amplia mayoría de peces y anuros, en la que los huevos son fecundados tras ser vertidos por la hembra en las inmediaciones de su entorno, normalmente el agua. Cuando la fertilización interna implica la colocación del esperma masculino directamente en el interior del tracto sexual femenino, el acoplamiento del macho y la hembra recibe el nombre de cópula. En los mamíferos, el órgano de intromisión utilizado por el macho para la inseminación del esperma se denomina pene.

La fertilización interna debe ser interpretada como una más de las características adquiridas por los vertebrados tetrápodos en su adaptación a un modo de vida plenamente terrestre (Baker y Bellis, 1995). Los primeros vertebrados que formaron parte del linaje humano, probablemente peces mandibulados con una antigüedad de aproximadamente 500 millones de años, fueron especies marinas. Tuvieron que pasar otros 100 millones de años antes de que algunas de tales formas de vertebrados, los primeros anfibios, emergieran definitivamente sobre la tierra firme. Sin embargo, estos primeros ancestros antepasados de las actuales especies de vertebrados terrestres, entre las que nos incluimos los seres humanos, probablemente debían regresar al medio acuático para reproducirse, tal como lo siguen haciendo los anfibios actuales. Sólo la adquisición

de las membranas extraembrionarias (que envuelven al embrión en una diminuta cápsula autónoma llena de líquido) por parte de las primeras especies de reptiles permitió su plena independencia reproductiva del medio acuático (Kardong, 1999).

Como vemos, fueron las ventajas derivadas de una vida completamente fuera del agua las que promovieron y estabilizaron la adopción de la fertilización interna hace unos 300 millones de años, siendo éste uno de los rasgos más característicos del moderno comportamiento reproductivo humano. Como contrapartida a las importantes ventajas derivadas de la posesión de este tipo de fecundación, los fertilizadores internos se convirtieron en el blanco de organismos tan variados como virus, bacterias, clamidias, micoplasmas, hongos, protozoos y artrópodos que aprovechaban el mayor nivel de intimidad de los encuentros sexuales para infectar a nuevos hospedadores. Los seres humanos, en común con el resto de los fertilizadores internos, también sufrimos el ataque de un amplio rango de enfermedades transmitidas sexualmente. Los registros de este tipo de enfermedades son tan antiguos como la literatura misma. Recientemente se han encontrado pruebas que sitúan el origen de algunas enfermedades debidas a espiroquetas del género *Treponema*, tales como la sífilis y la frambesia, en las poblaciones de *Homo erectus* que vivieron en Africa hace un millón y medio de años (Rothschild *et al.*, 1995). El SIDA, cuyo primer caso se corresponde con el de un marinero británico muerto en Manchester en 1959, es la última de nuestras adquisiciones. Sólo recientemente hemos comenzado a comprender las importantes consecuencias que tales enfermedades han podido tener sobre la evolución de la sexualidad humana (Baker y Bellis, 1995).

La incorporación de la fecundación interna en nuestro linaje evolutivo no sólo abrió las puertas al desarrollo de todo un nuevo mundo de organismos productores de enfermedades transmitidas sexualmente. También moldeó los organismos dotándoles de nuevas adaptaciones comportamentales, fisiológicas y morfológicas. Entre los machos, algunas de las principales adaptaciones fenotípicas surgieron en relación a los mecanismos de intromisión de los espermatozoides en el tracto sexual femenino. Así, por ejemplo, los machos humanos están equipados con un pene capaz de eyacular el esperma y los líquidos seminales en el interior de la vagina. Además, cuentan con mecanismos comportamentales y fisiológicos que les permiten poner en erección dicho pene y, con ello, garantizar su inserción en el tracto sexual femenino durante la cópula. Sin embargo, no todos los animales que presentan fertilización interna han desarrollado un pene. De hecho, muchos de ellos (e.g. moluscos, artrópodos, algunos anfibios, etc.) liberan sus espermatozoides formando pequeños paquetes que reciben el nombre de espermatóforos. Aunque los órganos de intromisión pudieron haber comenzado a ser moldeados hace 300 millones de años, es probable que el pene humano no comenzara a adquirir su morfología moderna hasta hace unos 200 millones de años, como consecuencia de los cambios experimentados en el tracto sexual femenino durante la evolución temprana de los mamíferos euterios (Baker y Bellis, 1995).

Algo similar podría decirse de las glándulas accesorias donde se producen los fluidos seminales que acompañan a los espermatozoides. Mientras esperan para ser eyaculados, los espermatozoides humanos son almacenados en el epidídimo caudal y en los vasos deferentes envueltos por un fluido nutritivo. Su concentración en estos vasos es muy elevada, hasta el punto de que el volumen del fluido en el que se encuentran no supera el 10% del eyaculado final. Poco antes de la eyaculación, los espermatozoides son transportados hasta la uretra prostática y, desde allí, hacia el exterior. A lo largo de este proceso se irá sumando volumen al eyaculado gracias a las secreciones procedentes, principalmente, de la próstata y de las vesículas seminales. Dichas secreciones suponen, respectivamente, el 30% y el 60% del fluido eyaculado. Aunque las principales glándulas accesorias surgieron probablemente ya con los primeros metazoos (Mann y Lutwak-Mann, 1981), fue el establecimiento de la fertilización interna lo que promovió la evolución de una enorme variedad de tales glándulas. Y es que, aunque una de las principales funciones de los fluidos seminales sea la de proteger a los espermatozoides añadiendo volumen al eyaculado,

sus características físicas y químicas pueden llegar a influir decisivamente sobre el éxito reproductivo de los machos que producen el semen, ya sea protegiendo las células germinales durante su inseminación y la posterior estancia en el tracto genital femenino o ayudándolas en su competición con los espermatozoides procedentes de otros machos (Baker y Bellis, 1995).

Con seguridad, también las características fenotípicas femeninas se han visto moldeadas como consecuencia de la adquisición de la fertilización interna en nuestro linaje evolutivo. Así, por ejemplo, actualmente se discute la posibilidad de que el tracto genital de las hembras humanas, como el de muchas otras hembras pertenecientes a todos los grupos zoológicos que exhiben fertilización interna, muestre especializaciones destinadas al almacenamiento temporal de los espermatozoides inseminados durante la cópula. Tal sería el caso de las pequeñas criptas ramificadas presentes en las paredes del cervix uterino. Estas criptas, formadas a partir del epitelio columnar de la mucosa cervical, aportarían a los espermatozoides no solo un refugio frente a la acción fagocitaria de los leucocitos femeninos, sino también un lugar donde nutrirse (Mattner, 1968; Moghissi, 1972). Por su parte, la existencia de estas zonas de almacenamiento en el seno de la hembra habría abierto la posibilidad de que se produjera una competición entre los espermatozoides procedentes de las cópulas con dos o más machos. Dichos espermatozoides podrían competir entre sí tratando de adquirir una posición en el seno del área de almacenamiento que les permitiera realizar una salida rápida y fácil en el momento de la partida hacia la zona de fertilización del óvulo (Baker y Bellis, 1995). La evidencia actual sugiere que el cervix, con sus criptas de almacenamiento, puede ser un importante lugar de competición espermática entre los primates. De hecho, los cérvices menos desarrollados aparecen en especies monógamas como los gibones, mientras que otras especies altamente poliándricas como los macacos (*Macaca* spp.) poseen cérvices grandes y complejos (Hafez, 1973). Con todo, se trata todavía de un tema muy controvertido (e.g. Gomendio y Roldán, 1993; Baker y Bellis, 1995).

### **La herencia de los mamíferos**

Aunque, como mamíferos, tendamos a considerar la atención que las hembras dispensan a sus crías como un hecho inherente a la maternidad, lo cierto es que los cuidados maternos prolongados deben ser interpretados como una rareza dentro del mundo animal (Baker y Bellis, 1995). En la mayor parte de las especies, de hecho, las hembras suelen cesar toda atención hacia sus crías en el mismo momento en el que éstas, ya sea en forma de huevos o de individuos juveniles, abandonan su organismo. Son muy pocos los invertebrados que han desarrollado algún tipo de cuidado maternal. Con todo, es posible encontrar casos, como el de algunas especies de grillos, en el que las madres no sólo protegen a sus crías, sino que también las alimentan con huevos estériles puestos para tal fin (Evans, 1984). Entre los vertebrados, el cuidado maternal es raro en los peces y los anfibios y todavía menos frecuente entre los reptiles (Pough *et al.*, 1990). Sin embargo, es la norma entre las aves (Birkhead y Moller, 1992) y un hecho universal entre los mamíferos, en cuyo caso las hembras exhiben cuidados maternos al menos mientras dura la lactancia.

Las hembras de nuestra especie se comportan como mamíferos típicos en lo que se refiere a los cuidados maternos que dispensan a sus hijos. Dichos cuidados comienzan en el momento mismo de la concepción y se suelen prolongar hasta que éstos se muestran capaces de sobrevivir independientemente. Tras la fertilización del óvulo, el embrión en desarrollo será nutrido y transportado en el interior de la madre durante unos 270 días (con un rango que oscila entre 231 y 329 días), momento en el cual se producirá su nacimiento (Kenneth y Richie, 1953). Los cuidados postnatales ofrecidos por la madre incluyen no sólo la protección e higiene del recién nacido, sino también su nutrición por medio de la leche que segregan sus glándulas mamarias. El tejido glandular mamario se agrupa formando un par de mamas situadas en la parte superior del pecho. A diferencia de lo que ocurre en el resto de los primates, las mamas de las hembras humanas

se desarrollan durante la pubertad y permanecen visibles a lo largo de toda su vida (Short, 1979). Los canales de las glándulas mamarias se abren al exterior a través de un par de pezones. El amamantamiento puede tener una duración de tres o más años, tal como se puede observar todavía en algunos pueblos actuales de cazadores-recolectores como los !Kung o los Banyarwanda (Hartmann *et al.*, 1984). Tras el destete, las hembras humanas continúan mostrando cuidados maternos hasta la total independencia alimenticia de los hijos. Esta suele producirse tras la pubertad, momento en el que los jóvenes se convierten en individuos potencialmente reproductivos. Algunas madres pueden llegar a mantener una estrecha asociación con sus hijos durante el resto de sus vidas.

¿Cuáles fueron las presiones selectivas que llevaron a las hembras de los mamíferos, entre las que se incluyen las de nuestra propia especie, a dispensar cuidados maternos tan costosos y prolongados a sus crías? Para responder a esta cuestión debemos remontarnos a los orígenes mismos de este grupo zoológico. A pesar de lo que algún lector poco informado pueda suponer, el surgimiento de los mamíferos no supuso, ciertamente, la apoteosis final de un proceso evolutivo en el que se generaron personajes tan ilustres como los seres humanos. Por el contrario, debemos pensar más bien en una larga historia de vida «latente» en espera de una oportunidad. Los primeros mamíferos propiamente dichos aparecieron durante el Triásico, hace unos 245 millones de años (Ziswiler, 1980). Derivaban de los reptiles terápsidos, un grupo zoológico en el que ya se había producido la acumulación de cierto número de características mamiferoides. Durante más de 150 millones de años, los mamíferos constituyeron un taxón relativamente insignificante, probablemente de hábitos nocturnos, que vivió escondido entre las numerosas y diversas poblaciones de vertebrados terrestres que ocuparon las tierras emergidas de nuestro planeta mientras duró la edad de los reptiles. Esta modesta situación cambió bruscamente a finales de la era mesozoica, coincidiendo con la extinción masiva de los dinosaurios. Por motivos todavía mal comprendidos, hace algo más de 65 millones de años el grupo de los mamíferos entró en un proceso de radiación evolutiva que dio lugar a una amplia variedad de formas vivas, entre las que se incluirían, 60 millones de años después, los primeros homínidos (Pough *et al.*, 1990).

Con toda probabilidad, los reptiles terápsidos de los que derivan las primeras especies de mamíferos mostraban una reproducción sexual con fertilización interna. Sus hembras ponían huevos y almacenaban el esperma procedente de los machos en áreas especializadas de su tracto reproductivo. Los machos, por su parte, producían tapones copulativos, exhibían algún tipo de mecanismo de protección de las parejas y, en ocasiones, empleaban la cópula forzada como una estrategia sexual (Baker y Bellis, 1995). Pocas cosas han cambiado en el comportamiento reproductivo de los modernos reptiles desde aquel tiempo. El surgimiento de los mamíferos, sin embargo, vino acompañado por la adquisición de una peculiaridad que, con el transcurso del tiempo, llegaría a moldear muchas de las características reproductivas de los seres humanos modernos. Nos estamos refiriendo a la homeotermia (i.e. la capacidad del organismo para mantener su temperatura corporal relativamente constante e independiente de la temperatura ambiental), una característica que se encuentra íntimamente ligada a la endotermia (i.e. la capacidad de producir calor en el organismo por medio del control de los procesos metabólicos internos). (Grier y Burk, 1992).

Parece evidente que los cuidados maternos prolongados aportaron una mayor ventaja en los linajes de aves y mamíferos que en el de cualquier otro vertebrado con fertilización interna. Actualmente se piensa que fue la evolución independiente de la homeotermia en ambos grupos la que permitió el surgimiento de tales cuidados maternos. La explicación podría ser la siguiente. El mantenimiento de la endotermia requiere un elevado gasto metabólico por parte de los individuos que la exhiben. Debido a la relación entre el volumen y la superficie corporal, el gasto metabólico será proporcionalmente mayor cuanto menor sea el tamaño de los individuos. En tales circunstancias, no es difícil imaginar las presiones de selección que pudieron haber empujado a los individuos adultos a desarrollar mecanismos que permitieran la regulación externa de la temperatura



de sus crías, al menos hasta que éstas alcanzaran el tamaño suficiente para mantener eficazmente su propia homeotermia. El surgimiento de la homeotermia, por tanto, ofreció al adulto la capacidad para influir sobre la supervivencia de sus crías. Al parecer, las hembras se vieron más presionadas que los machos para desarrollar este tipo de cuidados parentales. En ello influyó, con seguridad, el hecho de que tanto las aves como los mamíferos son fertilizadores internos.

Con independencia de cuales fueran las ventajas fisiológicas que la endotermia y la homeotermia proporcionaron a los organismos que las desarrollaron (e.g. aceleración de los procesos bioquímicos del metabolismo, liberación de la dependencia de fuentes externas de calor, etc.), lo cierto es que su adquisición puso en marcha una secuencia evolutiva que comenzó con el desarrollo de cuidados parentales prolongados por parte de las hembras y que culminó con el surgimiento tanto de la preñez como de la viviparidad, dos de las principales características de la sexualidad femenina. De hecho, la evidencia actual sugiere que el linaje humano no comenzó a mostrar cuidados maternos prolongados hasta después del surgimiento de la homeotermia hace, al menos, 180 millones de años. La viviparidad y la lactación a través de los pezones fueron adoptadas hace unos 135 millones de años, cuando se produjo la aparición de los mamíferos terios. La preñez, es decir, el desarrollo de embriones que se nutren directamente del aporte sanguíneo de la madre en lugar de hacerlo a través de un aporte de alimento en el huevo, sería una adquisición posterior alcanzada con el surgimiento de los mamíferos placentarios hace unos 100 millones de años (Pond, 1984; Baker y Bellis, 1995).

## **Un viaje sin retorno: presente y futuro de la sexualidad humana**

Sentados en un cómodo sillón y con el frigorífico lleno de alimentos, es probable que más de un lector caiga en la tentación de pensar que, en realidad, el trabajo de la selección natural como creadora y moldeadora del ser humano es una cosa del pasado. En apariencia, argumentarán, nuestra especie ha conseguido liberarse al fin de las presiones de selección que durante millones de años actuaron sobre nuestros ancestros condicionando su forma de ser y de comportarse. ¿Qué hay de verdadero en estos argumentos? ¿Podemos dar por concluida realmente la evolución humana? Lo cierto es que cuando cerca de 1000 millones de personas en nuestro planeta se acuestan cada noche con hambre y sufren los efectos de la desnutrición crónica, la simple idea de que la lucha humana por la existencia se ha relajado en nuestra especie no pasa de ser una ironía cruel propia de algunos grupos favorecidos de los países industrializados. De hecho, la atenta observación de nuestra realidad cotidiana nos muestra con claridad que la selección natural sigue actuando, hoy como antaño, sobre las poblaciones humanas. Una evidencia especialmente ilustrativa proviene de las interacciones que mantenemos los seres humanos con los organismos patógenos. No debemos olvidar que cada año mueren en todo el mundo cerca de 52 millones de personas a causa de las más variadas enfermedades infecciosas. Incluso los habitantes de las sociedades más desarrolladas se ven expuestos a la acción de multitud de factores potencialmente letales de su entorno (e.g. contaminación ambiental, pesticidas, hábitos de vida inadecuados, etc.) que generan una fuerte presión de selección de las combinaciones genéticas más resistentes.

Si al iniciarse la década de 1980 alguien hubiera planteado la posibilidad de que se produjeran cambios apreciables en las fronteras políticas europeas, cualquier observador mínimamente informado habría esbozado una breve sonrisa irónica y desestimado la idea como nada probable. Sin embargo, los acontecimientos vividos desde entonces han superado con creces hasta las predicciones más optimistas. En ciertos momentos la velocidad de los cambios fue tal que los atlas publicados con las nuevas fronteras políticas quedaban desfasados en el momento mismo de llegar a la calle. De este ejemplo se deduce que, mientras existan tensiones sociales e intereses económicos enfrentados, la historia de la geografía política seguirá siendo un proceso en movi-

miento. Algo similar ocurre con la evolución biológica de nuestra especie. Mientras las presiones de selección sigan actuando sobre las poblaciones humanas de manera que favorezcan la reproducción de unos individuos frente a la de otros, nuestros fenotipos seguirán cambiando y desarrollando nuevas adaptaciones adecuadas a las circunstancias ecológicas de cada momento. Lo único que se requiere para ello es la existencia de tiempo suficiente. Y, como ya dijimos, el tiempo es algo que no falta en la historia geológica de nuestro planeta.

Sin embargo, es cierto que el mundo ha cambiado. Los seres humanos ya no vivimos en las bandas de cazadores y recolectores en las que, presumiblemente, se produjo la mayor parte de la evolución reciente de nuestro linaje. El desarrollo del pastoreo y de la agricultura modificó de forma fundamental el equilibrio que previamente existía entre los seres humanos y su entorno (Campbell, 1985). Aunque las montañas, los desiertos y las selvas de nuestro planeta siguen dando refugio a pueblos tribales cuyo estilo de vida se diferencia muy poco del que llevaron sus antepasados durante milenios (Luling, 1992), la humanidad en su conjunto tiende a ocupar cada vez en mayor medida un ambiente completamente nuevo y enteramente diferente a cualquier otro de los que existen en la Tierra. Nos estamos refiriendo a la vida en las ciudades. Aunque en ellas los hombres y las mujeres de nuestra especie todavía se enfrentan a los mismos problemas de supervivencia y reproducción que experimentaron sus antepasados, lo cierto es que las presiones de selección que surgen en las grandes aglomeraciones urbanas son distintas a las de otros hábitats.

También nuestro mundo social es ahora diferente. De hecho, vivimos en organizaciones sociales altamente desarrolladas que en nada se parecen a las pequeñas agrupaciones de individuos emparentados en las que se desarrolló el linaje humano durante los últimos millones de años. Sin embargo, la transición hacia la vida urbana es un fenómeno demasiado reciente como para esperar que se hayan producido cambios genéticos apreciables. Por ello, es muy probable que los hombres y las mujeres actuales sigamos exhibiendo muchas de las pautas de comportamiento sexual que utilizaron nuestros antepasados en las bandas de cazadores y recolectores en las que fue moldeada nuestra sexualidad (Bereczkei y Csanaky, 1996). Con seguridad, nos siguen atrayendo los mismos rasgos físicos de nuestros compañeros sexuales (Buss, 1989; Grammer y Thornhill, 1994; Moller *et al.*, 1995; Perrett *et al.*, 1994; Barber, 1995; Singh, 1995; Singh y Young, 1995), continuamos utilizando unas pautas de cortejo similares (Eibl-Eibesfeldt, 1993) y, en general, mostramos todavía las mismas estrategias reproductivas de antaño (Kenrich y Keefe, 1992; Mulder, 1992; Buss, 1994b; Waynforth y Dunbar, 1995; Hirsch y Paul, 1996; Paul y Hirsch, 1996).

Cuando observamos el comportamiento de un chimpancé, de una mariposa o de un salmón en su hábitat natural podemos tener la seguridad de que están tratando de maximizar su éxito reproductivo individual. ¿Se podría afirmar lo mismo en el caso de los seres humanos modernos? ¿Continúan siendo funcionales las viejas adaptaciones de nuestra sexualidad frente a las nuevas presiones de selección impuestas por los modernos hábitos de vida dentro de las aglomeraciones urbanas? Por supuesto, en la actualidad la gente se sigue esforzando por conseguir cosas a lo largo de su vida. Pero éstas suelen corresponderse con valores tan aparentemente alejados de la noción de «éxito reproductivo» como el dinero, la felicidad, el poder o la seguridad. Paradójicamente, las estadísticas realizadas en las sociedades occidentales modernas indican que las familias adineradas no son las que más hijos tienen. Por el contrario, son las familias con menores recursos económicos las que mayor número de descendientes suelen generar (Alcock, 1993). En apariencia, este hecho representaría un desafío a la predicción de que un mayor estatus social y económico debería contribuir no sólo a incrementar el número de descendientes engendrados sino también la probabilidad de que dichos descendientes alcancen la edad adulta. Esto es lo que todavía hoy puede encontrarse en algunas de las sociedades tribales actuales, en las que los mejores cazadores y los ganaderos más poderosos son también los que mayor éxito reproductivo alcanzan.

Algunos autores han creído encontrar en la utilización de las técnicas anticonceptivas la explicación para esta aparente ausencia de correlación positiva entre la riqueza de los individuos

y su éxito reproductivo en las sociedades occidentales modernas. En su opinión, es el efecto de los anticonceptivos el que produce la reducción en el número de hijos que ciertos individuos hubieran engendrado de haber vivido en una sociedad en la que estas técnicas estuvieran ausentes. Con el fin de comprobar la veracidad de esta explicación, el antropólogo Daniel Pérusse (1993) publicó recientemente los resultados de una interesante encuesta realizada entre un amplio número de hombres canadienses a los que se les solicitó información acerca de sus ingresos económicos, pautas de actividad sexual, número de hijos, etc. A partir de los datos de la actividad sexual de los encuestados, el autor realizó una estimación del número de concepciones «potenciales» (NCP) de las que cada hombre habría sido responsable en el año anterior si tanto él como su compañera (o compañeras) se hubieran abstenido de utilizar métodos anticonceptivos. A diferencia del resultado que se obtiene cuando sólo se considera el número real de hijos de los encuestados, en este caso se pudo encontrar una correlación altamente significativa entre el éxito reproductivo de los individuos (medido a través del NCP) y sus ingresos económicos. Esta correlación fue especialmente pronunciada en el caso de los hombres solteros. A partir de estos resultados, Pérusse concluyó que los hombres solteros suelen tratar de realizar tantas cópulas como les resulta posible. Sin embargo, debido a una preferencia selectiva de las mujeres, su habilidad para hacerlo se ve fuertemente influida tanto por su riqueza como por su posición social (Kenrick y Keefe, 1992; Buss, 1994b; Waynforth y Dunbar, 1995). Por tanto, los esfuerzos por conseguir un mayor estatus económico y social entre los hombres de las sociedades modernas podrían ser considerados, en opinión de Pérusse, como el producto de una pasada selección ocurrida en ambientes en los que las concepciones «potenciales» tenían una probabilidad mucho más elevada de generar descendientes que en la actualidad (Pérusse, 1993).

No sería ésta la única consecuencia que los métodos anticonceptivos tienen sobre la moderna sexualidad humana. También se han apuntado otros efectos capaces de influir negativamente sobre la estabilidad de los emparejamientos monógamos establecidos entre los hombres y las mujeres en las sociedades actuales. Tal como Robert Wright (1994) ha señalado, durante la evolución humana no hubo preservativos ni pastillas anticonceptivas. Si una pareja mantenía relaciones sexuales durante uno o dos años y no engendraban descendientes, lo más probable es que uno de ellos no fuera fértil. Desde el punto de vista adaptativo, no tenían nada que perder y sí mucho que ganar separándose y buscando una nueva pareja. Algunos autores han especulado que, en el pasado, la selección natural pudo haber favorecido el surgimiento de estrategias de comportamiento capaces de inducir la búsqueda de una nueva pareja cuando la anterior se mostraba «poco» fértil. Esta idea ha comenzado a recibir apoyo empírico a partir de los recientes estudios realizados con diversas especies de gibones, los cuales han sido considerados tradicionalmente como ejemplos paradigmáticos de primates monógamos (Palombit, 1994; Reichard, 1995). Si ello fuera cierto también para la especie humana, el uso continuado de métodos anticonceptivos podría estar representando una seria amenaza para la estabilidad de las parejas monógamas. Curiosamente, las estadísticas nos dicen que los matrimonios sin hijos son los que tienen una mayor probabilidad de ruptura (Bumpass y Sweet, 1972; Sweet y Bumpass, 1974; Thornton, 1977; Glick, 1979; Doménech Almendros, 1994).

Por supuesto, el lector puede argumentar que la gente abandona a sus parejas por motivos sentimentales y no como consecuencia de cálculos conscientes acerca de su éxito reproductivo. Y es cierto, pero no hay que olvidar que las emociones no son más que los brazos ejecutores de la evolución. Por debajo de los pensamientos y los sentimientos se encuentran frías y complejas ecuaciones en las que se combinan variables tales como el estatus social, la edad de la pareja, el número de hijos, los ingresos económicos, etc. (Ridley, 1994; Wright, 1994; Baker y Bellis, 1995; Buss, 1999). El problema está en que nuestros sentimientos fueron moldeados en ambientes muy diferentes de los que nos ofrecen las aglomeraciones urbanas actuales. En este sentido, todavía nos quedan por evaluar muchas de las consecuencias que los modernos hábitos de vida

están teniendo sobre la expresión de nuestro comportamiento sexual. Una de ellas sería, por ejemplo, el aumento en el índice de infidelidad conyugal que viene asociado con la mayor complejidad de las redes sociales urbanas. Al parecer, la infidelidad es más fácil en una ciudad anónima que en un pequeño poblado de cazadores y recolectores. De hecho, los estudios de paternidad demuestran que sólo el 2% de los niños nacidos en un poblado !Kung son fruto de una infidelidad. Sin embargo, en algunos barrios urbanos modernos esta cifra llega a alcanzar al 20% de los nacimientos (Wright, 1994).

Nada sabemos acerca de las presiones de selección con las que se enfrentarán las poblaciones humanas en el futuro. Cualquier especulación en este sentido, aunque atractiva y estimulante, no sería más que ciencia-ficción. No obstante, podemos tener la seguridad de que los hijos y las hijas de las futuras generaciones procederán, como lo han hecho siempre, de progenitores que tengan éxito en su reproducción. Atendiendo a lo dicho en los apartados precedentes, aquellos rasgos fenotípicos heredables capaces de incrementar la habilidad de los individuos para sobrevivir y reproducirse serán los que mayor representación alcanzarán en las poblaciones humanas del mañana. Sin embargo, cabe preguntarse si en el futuro no desearemos ejercer algún tipo de control sobre nuestra propia evolución, de la misma forma que lo hacemos en la actualidad con nuestros animales domésticos y plantas cultivadas. Sin duda, nuestro deseo de intervención se irá incrementando a medida que vayamos acumulando nuevos conocimientos biológicos y avances técnicos. Por el momento, todavía estamos perfeccionando algunas de las herramientas que nos permitirán realizar tales manipulaciones. Así, por ejemplo, cada vez es mayor el número de parejas que ven solucionados sus problemas de infertilidad gracias a las modernas técnicas de reproducción asistida. De igual forma, los avances en la cirugía plástica están ayudando a transformar la apariencia física de muchas personas haciendo que rasgos externos como la asimetría fluctuante dejen de ser indicadores honestos de la «calidad genética» de los individuos. Desconocemos el efecto que éstas y otras manipulaciones similares tendrán sobre la evolución futura del ser humano. En cualquier caso, deberíamos tomar conciencia de ello y elegir con libertad.

## Conclusión

Los primeros intentos por abordar el problema de la evolución biológica del comportamiento sexual humano pueden remontarse hasta el propio Darwin (1871). Sin embargo, la mayor parte de las contribuciones realizadas hasta hace pocos años no pasaban de ser meras opiniones, hipótesis y predicciones teóricas cuya validez no siempre era verificada. La falta de comprobaciones empíricas y hechos contrastados dio lugar a innumerables y vivas polémicas, muchas veces estériles, acerca de los más diversos aspectos de la sexualidad humana. No obstante, durante las dos últimas décadas, biólogos, psicólogos y antropólogos han comenzado a poner a prueba la validez de las predicciones realizadas por autores como Darwin, Fisher, Hamilton o Trivers, por citar algunos de los teóricos evolucionistas más destacados (Drickamer y Vessey, 1986; Buss, 1999). Gracias a ello, en la actualidad comenzamos a tener una imagen cada vez más nítida del posible origen evolutivo de los aspectos más básicos de nuestra sexualidad. El papel del atractivo físico en la elección de una pareja (e.g. Grammer y Thornhill, 1994; Perrett *et al.*, 1994; Walters y Crawford, 1994; Barber, 1995; Singh, 1995; Singh y Young, 1995; Muscarella y Cunningham, 1996), el significado de la masturbación (e.g. Baker y Bellis, 1993), el sentido biológico de los celos (e.g. Geary *et al.*, 1995) o de la homosexualidad (Guillén-Salazar y Pons-Salvador, 1999), el origen de la menopausia (e.g. Peccei, 1995) y las estrategias seguidas en el emparejamiento de los individuos (e.g. Buss, 1989; Kenrick y Keefe, 1992; Waynforth y Dunbar, 1995; Hirsch y Paul, 1996; Paul y Hirsch, 1996; Guillén-Salazar y Pons-Salvador, 2000), son sólo algunos de los temas que mayor interés han despertado entre los investigadores en los últimos años.

Algunas de estas cuestiones son todavía demasiado controvertidas y se requieren nuevos trabajos empíricos que permitan resolver los dilemas planteados. En cualquier caso, nuestro objetivo en este artículo ha sido aportar al lector un marco teórico que le permitiera comprender el profundo efecto moldeador que el proceso evolutivo ha ejercido sobre nuestra sexualidad en general y sobre nuestro comportamiento sexual en particular. Con ello, pretendemos ilustrar los cambios que se están produciendo en nuestra comprensión de la naturaleza humana como consecuencia de los nuevos planteamientos teóricos procedentes del joven campo de la psicología evolucionista. Aunque no faltan los críticos que se oponen de manera total o parcial a los argumentos esgrimidos por esta disciplina científica (e.g. Mithen, 1998; Tattersall, 1998), no cabe duda de que los resultados obtenidos hasta la fecha resultan prometedores (Plotkin, 1997; Buss, 1999; Cosmides y Tooby, 2000). Los lectores interesados en ampliar sus conocimientos sobre el origen evolutivo del comportamiento sexual humano pueden encontrar mayor información en las numerosas obras que han comenzado a publicarse en los últimos años en relación a este apasionante tema (e.g. Kinzey, 1987; Fisher, 1992; Small, 1993; Buss, 1994a; Ridley, 1994; Baker y Bellis, 1995; Diamond, 1997; Baker, 1998; Dixon, 1998; Potts y Short, 1999; Low, 2000; Miller, 2000).

## Referencias

- Alcock, J. (1993). *Animal behavior: an evolutionary approach*, 5ª ed. Sunderland: Sinauer.
- Baker, R.R. (1998). *Batallas en la cama: infidelidades, espermatozoides «asesinos» y otros conflictos sexuales*. Madrid: Temas de Hoy.
- Baker, R.R. y Bellis, M.A. (1993). Human sperm competition: ejaculate adjustment by males and the function of masturbation. *Animal Behaviour*, 46: 861-885.
- Baker, R.R. y Bellis, M.A. (1995). *Human sperm competition: copulation, masturbation and infidelity*. London: Chapman y Hall.
- Barber, N. (1995). The evolutionary psychology of physical attractiveness: sexual selection and human morphology. *Ethology and Sociobiology*, 16: 395-424.
- Barraclough, G. (1994). *Atlas «The Times» de la historia de la humanidad*. Barcelona: GSC.
- Bell, G. (1978). The evolution of anisogamy. *Journal of Theoretical Biology*, 73: 247-270.
- Bereczkei, T. y Csanaky, A. (1996). Mate choice, marital success, and reproduction in a modern society. *Ethology and Sociobiology*, 17: 17-35.
- Birkhead, T.R. y Moller, A.O. (1992). *Sperm competition in birds*. London: Academic Press.
- Bumpass, L.L. y Sweet, J.A. (1972). Differentials in marital instability: 1970. *American Sociological Review*, 37: 754-766.
- Buss, D.M. (1989). Sex differences in human mate preferences: evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral and Brain Sciences*, 12: 1-49.
- Buss, D.M. (1994a). *The evolution of desire: strategies of human mating*. New York: Basic Books.
- Buss, D.M. (1994b). The strategies of human mating. *American Scientist*, 82: 238-249.
- Buss, D.M. (1999). *Evolutionary psychology: the new science of the mind*. Boston: Allyn and Bacon.
- Campbell, B. (1985). *Ecología humana*. Barcelona: Salvat.
- Cosmides, L. y Tooby, J. (2000). *Evolutionary psychology: the new science of the mind*. London: Weidenfeld & Nicolson.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. London: Murray.
- Dawkins, R. (1994). *El gen egoísta*, 2ª ed. Barcelona: Salvat.
- Diamond, J. (1997). *Why is sex fun?: the evolution of human sexuality*. Phoenix: Weidenfeld and Nicolson.
- Dixon, A.F. (1998). *Primate sexuality: comparative studies of the prosimians, monkeys, apes and human beings*. Oxford: Oxford University Press.

- Doménech Almendros, A. (1994). *Mujer y divorcio: de la crisis a la independencia*. Valencia: Promolibro.
- Drickamer, L.C. y Vessey, S.H. (1986). *Animal behavior: concepts, processes, and methods*, 2ª ed. Boston: Prindle, Weber & Schmidt.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1993). *Biología del comportamiento humano: manual de etología humana*. Madrid: Alianza.
- Evans, H.E. (1984). *Insect biology: a textbook of entomology*. London: Addison-Wesley.
- Fisher, R.A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Fisher, H.E. (1992). *Anatomy of love: the natural history of monogamy, adultery and divorce*. New York: Norton.
- Foley, R.A. (1989). The evolution of hominid social behaviour. En: *Comparative sociology: the behavioural ecology of human and other mammals*. (V. Standen y R.A.Foley, Eds.). Oxford: Blackwell. pp. 473-495.
- Geary, D.C.; Rumsey, M.; Bow-Thomas, C.C. y Hoard, M.K. (1995). Sexual jealousy as a facultative trait: evidence from the pattern of sex differences in adults from China and the United States. *Ethology and Sociobiology*, 16: 355-383.
- Glick, P.C. (1979). Children of divorced parents in demographic perspective. *Journal of Social Issues*, 35: 170-182.
- Gomendio, M. y Roldán, E.R.S. (1993). Mechanisms of sperm competition: linking physiology and behavioural ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 95-100.
- Gomendio, M. y Roldán, E.R.S. (1994). The evolution of gametes. En: *Principles of medical biology, Vol. 1B: Evolutionary biology*. JAI Press. pp. 115-151.
- Grammer, K. y Thornhill, R. (1994). Human (*Homo sapiens*) facial attractiveness and sexual selection: the role of asymmetry and averageness. *Journal of Comparative Psychology*, 108: 233-242.
- Grier, J.W. y Burk, T. (1992). *Biology of animal behavior*. 2ª ed. St. Louis: Mosby.
- Guillén-Salazar, F. y Pons-Salvador, G. (1999). El comportamiento homosexual humano: ¿qué nos muestran los estudios con primates? *Boletín de la Asociación Primatológica Española*, 6(3): 3-7.
- Guillén-Salazar, F. y Pons-Salvador, G. (2000). El orgasmo femenino: ¿adaptación o subproducto de la evolución? *Gazeta de Antropología*, 16: 16-18.
- Hafez, E.S.E (1973). Transport of spermatozoa in the female reproductive tract. *American Journal of Obstetrics and Gynecology*, 145: 703-717.
- Halliday, T.R. (1994). Sex and evolution. En: *Behaviour and evolution*. (P.J.B. Slater y T.R. Halliday, Eds.). Cambridge: Cambridge University Press. pp. 150-192.
- Hamilton, W.D. (1967). Extraordinary sex ratios. *Science*, 156: 477-488.
- Hartmann, P.E.; Rattigan, S. y Prosser, C.G. (1984). Human lactation: back to nature. *Symposium Zoological Society of London*, 51: 337-368.
- Hirsch, L.R. y Paul, L. (1996). Human male mating strategies: I. Courtship tactics of the «quality» and «quantity» alternatives. *Ethology and Sociobiology*, 17: 55-70.
- Kardong, K.V. (1999). *Vertebrados: anatomía comparada, función, evolución*. 2ª ed. Madrid: McGraw Hill – Interamericana.
- Kenneth, J.H. y Richie, G.R. (1953). *Gestation periods: a table and bibliography*. Slough: Commonwealth Agricultural Bureau.
- Kenrick, D.T. y Keefe, R.C. (1992). Age preferences in mates reflect sex differences in human reproductive strategies. *Behavioral and Brain Sciences*, 15: 75-133.
- Kinzey, W.G. (1987). *The evolution of human behavior: primate models*. Albany: State University of New York Press.
- Knowlton, N. (1974). A note on the evolution of gamete dimorphism. *Journal of Theoretical Biology*, 46: 283-285.

- Leigh, S.R. (1994). Relations between captive and noncaptive weights in anthropoid primates. *Zoo Biology*, 13: 21-43.
- Leigh, S.R. y Shea, B.T. (1995). Ontogeny and the evolution of adult body size dimorphism in apes. *American Journal of Primatology*, 36: 37-60.
- Low, B.S. (2000). *Why sex matters: a Darwinian look at human behaviour*. Princeton University Press.
- Luling, A.S. (1992). Tribal peoples in the modern world. En: *The Cambridge encyclopedia of human evolution*. (S. Jones, R. Martin y D. Pilbeam, Eds.). Cambridge: Cambridge University Press. pp. 433-437.
- Mann, T. y Lutwak-Mann, C. (1981). *Male reproductive function and semen*. New York: Springer-Verlag.
- Mattner, P.E. (1968). The distribution of spermatozoa and leucocytes in the female genital tract in goats and cattle. *Journal of Reproduction and Fertility*, 17: 253-261.
- Miller, G. (2000). *The mating mind: how sexual choice shaped the evolution of human nature*. London: Random House.
- Mithen, S. (1998). *Arqueología de la mente: orígenes del arte, de la religión y de la ciencia*. Barcelona: Crítica.
- Moghissi, K.S. (1972). The function of the cervix in fertility. *Fertility and Sterility*, 23: 295-306.
- Moller, A.P.; Soler, M. y Thornhill, R. (1995). Breast asymmetry, sexual selection, and human reproductive success. *Ethology and Sociobiology*, 16: 207-219.
- Mulder, M.B. (1992). Reproductive decisions. En: *Evolutionary ecology and human behavior*. (E.A. Smith y B. Winterhalder, Eds.). New York: Aldine de Gruyter. pp. 339-374.
- Muscarella, F. y Cunningham, M.R. (1996). The evolutionary significance and social perception of male pattern baldness and facial hair. *Ethology and Sociobiology*, 17: 99-117.
- Palombit, R. (1994). Dynamic pair bonds in Hylobatids: implications regarding monogamous social systems. *Behaviour*, 128: 65-101.
- Parker, G.A.; Baker, R.R. y Smith, V.G.F. (1972). The origin and evolution of gamete dimorphism and the male:female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology*, 36: 529-553.
- Paul, L. y Hirsch, L.R. (1996). Human male mating strategies: II. Moral codes of «quality» and «quantity» strategies. *Ethology and Sociobiology*, 17: 71-86.
- Peccei, J.S. (1995). The origin and evolution of menopause: the altriciality-lifespan hypothesis. *Ethology and Sociobiology*, 16: 425-449.
- Perrett, D.I.; May, K.A. y Yoshikawa, S. (1994). Facial shape and judgements of female attractiveness. *Nature*, 368: 239-242.
- Pérusse, D. (1993). Cultural and reproductive success in industrial societies: testing the relationship at the proximate and ultimate levels. *Behavioral and Brain Sciences*, 16: 267-322.
- Plotkin, H. (1997). *Evolution in mind: an introduction to evolutionary psychology*. London: Penguin Books.
- Pond, C.M. (1984). Physiological and ecological importance of energy storage in the evolution of lactation: evidence for a common pattern of anatomical organization of adipose tissue in mammals. En: *Physiological strategies in lactation*. (M. Peaker, R.G. Vernon y C.H. Knight, Eds.). London: Academic Press. pp. 1-32.
- Potts, M. y Short, R. (1999). *Ever since Adam and Eve: the evolution of human sexuality*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Pough, F.H.; Heiser, J.B. y McFarland, W.N. (1990). *Vertebrate life*. New York: Macmillan.
- Reichard, U. (1995). Extra-pair copulations in a monogamous gibbon (*Hylobates lar*). *Ethology*, 100: 99-112.
- Ridley, M. (1994). *The Red Queen: sex and the evolution of human nature*. London: Penguin Books.
- Rothschild, B.M.; Hershkovitz, I. y Rothschild, C. (1995). Origin of jaws in the Pleistocene. *Nature*, 378: 343-344.

- Short, R.V. (1979). Sexual selection and its component parts, somatic and genital selection, as illustrated by man and the great apes. *Advances in Study of Behavior*, 9: 131-158.
- Singh, D. (1995). Female health, attractiveness, and desirability for relationships: role of breast asymmetry and waist-to-hip ratio. *Ethology and Sociobiology*, 16: 465-481.
- Singh, D. y Young, R.K. (1995). Body weight, waist-to-hip ratio, breasts, and hips: role in judgments of female attractiveness and desirability for relationships. *Ethology and Sociobiology*, 16: 483-507.
- Small, M.F. (1993). *Femal choices: sexual behavior of female primates*. Ithaca: Cornell University Press.
- Sweet, J.A. y Bumpass, L.L. (1974). Differentials in marital instability of black populations: 1970. *Phylon*, 35: 323-331.
- Tattersall, I. (1998). *Hacia el ser humano: la singularidad del hombre y la evolución*. Barcelona: Península.
- Thornton, A.D. (1977). Children and marital stability. *Journal of Marriage and the Family*, 39: 531-540.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. En: *Sexual selection and the descent of man*. (B. Campbell, Ed.). Chicago: Aldine. pp. 112-132.
- Walters, S. y Crawford, C.B. (1994). The importance of mate attraction for intrasexual competition in men and women. *Ethology and Sociobiology*, 15: 5-30.
- Waynfoth, D. y Dunbar, R.I.M. (1995). Conditional mate choice strategies in humans: evidence from «lonely hearts» advertisements. *Behaviour*, 132: 755-779.
- Wright, R. (1994). Our cheating hearts. *Time*, 144: 36-44.
- Ziswiler, V. (1980). *Zoología especial. Vertebrados. Vol. II: Amniotas*. Barcelona: Ediciones Omega.