

Barona, Daniel *^a, y Aponte, Héctor ^{a,b}

Artículo de Revisión

Resumen

El comportamiento homosexual ha sido analizado en el contexto biológico como una paradoja evolutiva. En esta revisión intentaremos compilar las principales explicaciones genéticas, epigenéticas, hormonales, neurológicas e inmunitarias de la homosexualidad, así como las razones evolutivas últimas de este comportamiento complejo en el ser humano, incorporando también información proveniente de estudios en otras especies animales. Todos estos factores determinan el comportamiento homosexual, actuando muchas veces de manera sinérgica. Los factores hereditarios, tanto como los no hereditarios, determinan el comportamiento homosexual y explican su persistencia a pesar de sus aparentes desventajas relacionadas al *fitness* reproductivo.

Palabras claves:

Homosexualidad; Evolucion; Genetica; *Homo Sapiens*.

Recibido el 21 de Agosto de 2014; Recibido la revisión el 12 de Noviembre de 2014; Aceptado el 15 de Noviembre de 2014.

Abstract

The multifactorial nature of human homosexual behavior: A brief review. Homosexual behavior has been analyzed as an evolutionary paradox in the biological context. In this review, we will try to compile the main genetic, epigenetic, hormonal, neurological and immune explanations of homosexuality, as well as the ultimate evolutionary causes of this complex behavior in the human being, incorporating information from studies in other animal species. All these factors determine the homosexual behavior, acting most of the times, simultaneously. Hereditary and non hereditary factors determine homosexual behavior, explaining its persistence despite its apparent disadvantages in relation to reproductive fitness.

Key Words:

Homosexuality; Evolution; Genetics; *Homo sapiens*.

Tabla de Contenido

Introducción	61
Remarcas	67
Finales	
Agradecimiento	68
Referencias	68

1. Introducción

Desde tiempos antiguos y en muchas culturas, el ser humano ha tenido curiosidad por el comportamiento homosexual. En muchas partes de Europa, este comportamiento era visto como una práctica común, tal y como ocurría en Roma y Grecia. Alrededor de los siglos IV y VI de nuestra era, la homosexualidad empezó a considerarse como una aberración y se penalizó tajantemente, por ejemplo, por parte del mundo cristiano (Boswell, 1980). En la actualidad, este comportamiento sigue generando debate, con sectores de la sociedad que lo siguen considerando como un "error" que debe corregirse, y

sectores que lo adoptan como variantes del comportamiento humano que deben aceptarse.

La ciencia ha tratado de explicar este comportamiento desde hace, al menos, doscientos años. Las primeras aproximaciones científicas las podemos encontrar hacia finales del siglo XIX, cuando Karl Heinrich Ulrichs postula la primera hipótesis científica de la homosexualidad, planteando que este comportamiento es innato y que tiene bases biológicas (Kennedy, 1997). Ya en el siglo XX, Alfred Kinsey realizó un estudio sobre el comportamiento sexual estableciendo categorías o niveles de

^a Área de Ecología, Coordinación Cursos Básicos, Universidad Científica del Sur. Lima, Perú.

^b Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Lima, Perú.

*Enviar correspondencia a: Barona, D. E-mail: daniel_barona1981@yahoo.com

homosexualidad aplicables a los seres humanos, los cuales iban desde el comportamiento heterosexual exclusivo hasta el comportamiento homosexual exclusivo, con niveles intermedios de bisexualidad (LeVay, 2011; Poiani, 2010).

A mediados del siglo XIX, con la divulgación masiva de la teoría de la evolución por selección natural de Charles Darwin, se intentaron dar diversas explicaciones desde esta perspectiva. Debido a que el éxito de los organismos se basa en la reproducción y la generación de descendencia (éxito también denominado *fitness*), la homosexualidad fue considerada incomprensible (ya que parecería disminuir la capacidad reproductiva de los individuos en los que se manifiesta) y catalogada como una paradoja (Dawkins, 1982; LeVay, 2011; Vasey & Sommer, 2006).

Es interesante notar que el comportamiento homosexual es muy común en la naturaleza, habiéndose documentado en más de 300 especies animales, siendo el ser humano una de ellas (Poiani, 2010; Roughgarden, 2004). Recientes estudios e investigaciones han mostrado que, lejos de ser una paradoja evolutiva, el comportamiento homosexual es el producto de complejas interacciones propias de la vida social y de diversos componentes biológicos en la persona. Así, se han propuesto múltiples explicaciones de las posibles razones evolutivas por las que este comportamiento se ha fijado en las especies animales incluyendo el ser humano (razones conocidas en el argot biológico como causas últimas). Todas estas explicaciones provienen de investigaciones enfocadas en aspectos principalmente genéticos, hormonales, neurobiológicos, etológicos, adaptativos e incluso ecológicos. A pesar de ello, no existe un consenso sobre el cómo y el porqué de la homosexualidad.

En este artículo, intentaremos reunir algunas de las explicaciones científicas más importantes del comportamiento homosexual, dejando de lado las creencias religiosas y prejuicios sociales. En las siguientes líneas exploraremos algunas razones biológicas que explican la existencia de este comportamiento en el ser humano, utilizando en algunos casos ejemplos del reino animal que nos permitan conocer el origen de tan polémico comportamiento.

2. Los genes y la homosexualidad

Los organismos son lo que son debido a dos factores principales: la influencia del entorno y la información genética que poseen. Dado que los factores genéticos juegan un rol bastante importante, algunos autores han llegado a considerar que los organismos somos simples avatares de nuestros genes (Dawkins, 1976). Los genes funcionan como un código que determina la forma y funcionamiento de todo rincón del soma, incluyendo el comportamiento (Varki, Geschwind, & Eichler, 2008). En este contexto, si los seres humanos presentamos un comportamiento homosexual, este debe estar, al igual que el resto de nuestros comportamientos, codificado en parte en el código genético (sin perder de vista que el ambiente es otro de los factores importantes). Según la teoría evolutiva, la selección natural eliminará a lo largo de las generaciones toda aquella característica que disminuya el *fitness*. ¿Cómo explicar que un comportamiento que disminuye la eficacia reproductiva como la homosexualidad puede mantenerse a lo largo de las generaciones? Los genes nos pueden dar un indicio de la respuesta.

Diversos autores plantean la existencia de algunos genes que reducen el *fitness* en un sexo, y que simultáneamente lo incrementan en el otro; a esto se le conoce como selección sexualmente antagonista. En particular, los genes que controlan el desarrollo del comportamiento homosexual reducen el *fitness* del individuo homosexual, mientras que simultáneamente incrementan el *fitness* de los individuos heterosexuales que poseen estos genes (por ejemplo, incrementando su fertilidad, su nivel de cuidado parental, o su capacidad de encontrar pareja); esta hipótesis se denomina selección sexualmente antagonista respecto de la homosexualidad (Gavrilets & Rice, 2006; Trivers, 1972; Zietsch et al., 2008). Estudios recientes, como los de Camperio Ciani y colaboradores, sostienen que la selección sexualmente antagonista explica satisfactoriamente que el *fitness* en hombres portadores de estos genes decrezca, mientras que el *fitness* en mujeres portadoras aumente (Camperio-Ciani, Cermelli, & Zanzotto, 2008; Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004). En general, cada vez existe una mayor cantidad de evidencia que refuerza lo planteado por la selección sexualmente antagonista, por lo que es una hipótesis bastante aceptada dentro de la comunidad científica.

Otra explicación, sostiene que los individuos portadores de los genes de homosexualidad se verían beneficiados con un incremento de su fitness, ya que estos genes favorecen la expresión de ciertos comportamientos ventajosos como un mayor cuidado parental, una mayor empatía y sensibilidad o un mayor nivel de cooperación con los parientes cercanos. Esta teoría, denominada de los efectos pleiotrópicos, indica que aquel portador de genes homosexuales será beneficiado, sin importar si es homosexual o heterosexual (Miller, 2000). Esto permitiría que aquellos individuos portadores de genes que codifican la homosexualidad siendo heterosexuales mantengan esta información generación tras generación, evitando su desaparición por selección natural. Autores como Rice y colaboradores han manifestado su acuerdo con que la teoría de los efectos pleiotrópicos es la mejor explicación de la homosexualidad (Rice, Friberg, & Gavrillets, 2012). Asimismo, Zietsch y colaboradores, pusieron a prueba la hipótesis de los efectos pleiotrópicos, encontrando que mediante este efecto es que se puede explicar la persistencia evolutiva de la homosexualidad (Zietsch et al., 2008).

Estudios conducidos por Bockland y colaboradores mostraron que la homosexualidad en seres humanos se puede explicar en parte por la metilación del ADN, o impronta genética (Bocklandt & Hamer, 2003; Bocklandt, Horvath, Vilain, & Hamer, 2006). Estos procesos de metilación ocurren por un conjunto de reacciones que se dan en el entorno del ADN y que, en general, pueden dar origen a enfermedades genéticas; a estas reacciones se le denominan también factores epigenéticos (Wolffe & Matzke, 1999). Los estudios concluyen que las madres de hombres homosexuales poseen patrones específicos de metilación en el cromosoma X, lo cual está relacionado con un sesgo extremo en la inactivación no aleatoria de uno de los dos cromosomas X de las células femeninas, cosa que no ocurre en madres de hombres heterosexuales, en las que dicha inactivación ocurre de forma aleatoria.

A todo lo explicado, tendríamos que adicionarle el hecho que, si nuestro ADN guarda el código del comportamiento homosexual, entonces, este estaría sometido a todas las leyes de la herencia. Esto quiere decir que la homosexualidad es una característica que pasa de generación en generación y que los descendientes de personas homosexuales tienen una

mayor predisposición de adoptar estos comportamientos; tal y como se ha comprobado en estudios en familias con gemelos y niños adoptados. Son varios los investigadores han presentado evidencias a favor del componente hereditario del comportamiento homosexual (Bogaert, 2006; Pillard & Bailey, 1998). Sin embargo, hay otros autores, como Whitehead, que sostienen que el componente hereditario es poco significativo comparado a los factores ambientales particulares a los que está sometido cada individuo (Whitehead, 2011). Whitehead analizó varias investigaciones importantes realizadas en gemelos monocigóticos y dicigóticos, y encontró que el componente genético de la homosexualidad era bajo en comparación al componente ambiental. Aún existe controversia en el sentido de qué factores son los más importantes en determinar el comportamiento homosexual en humanos, si los factores genéticos o los factores ambientales epigenéticos.

3. Cuando las hormonas actúan

Parte fundamental del comportamiento está determinado por las hormonas. Aquí también podremos encontrar diferentes explicaciones a la conducta homosexual, sobre todo si analizamos las hormonas sexuales. Por ejemplo, algunos estudios realizados en aves (Davis, Hunter, Harcourt, & Michelsen Heath, 1998; LeVay, 2011; Niven, 1993) han concluido que la copulación redirigida hacia un individuo del mismo sexo puede ocurrir con mayor probabilidad en individuos que tienen activadas las hormonas que regulan los comportamientos de emparejamiento y la copulación. En estos casos, un drástico aumento en los niveles de testosterona causa que, en ausencia de hembras, los machos se monten unos a otros (Davis, Cockrem, Miller, & Court, 1995).

En otros casos, se ha observado que las hembras de algunas especies monomórficas (especies en donde el dimorfismo sexual es inexistente) muestran una alta variabilidad en su plumaje (que se controla con las hormonas), pareciéndose en muchos casos al de los machos. Siendo que los machos reconocen a las hembras principalmente por su plumaje y comportamiento, es probable que un macho monte a otro cuando su plumaje y/o comportamiento son ambiguos. Este caso ha sido reportado por ejemplo para la reinita encapuchada (*Wilsonia citrina*), un ave que se distribuye principalmente en las costas

orientales de México y Estados Unidos. Este caso específico de selección intersexual, es un ejemplo de que la supervivencia de un organismo está determinada no sólo por las características de dicho organismo, sino también por las de otros; situación que podría considerarse como parte de la teoría del fenotipo extendido planteada por Dawkins (Dawkins, 1982). Tanto las hembras como los machos de estas especies de aves monomórficas se verán favorecidas por el hecho de que los machos muestren estos comportamientos homosexuales (los machos mejoran sus habilidades copulatorias mediante la "práctica" con otros machos y las hembras incrementan sus probabilidades de ser fecundadas por otro macho ahorrando energía y tiempo en la actividad copulatoria).

En humanos, las explicaciones a nivel endocrino están relacionadas a la exposición a compuestos disruptores como el dietilestilbestrol, que causa cambios en la orientación sexual ya sea a nivel prenatal, postnatal e incluso en la adultez (Ehrhardt et al., 1985). Uno de los indicadores más llamativos de homosexualidad en humanos es la proporción de la longitud del dedo índice (I) respecto del anular (A) de la mano. Dicha proporción I:A es menor en hombres que en mujeres y responde al nivel de exposición de testosterona prenatal (Manning et al., 2000; Manning, Scutt, Wilson, & Lewis-Jones, 1998). Además de ello, estos estudios mostraron una relación directa entre proporción I:A y la presencia de genes sexualmente antagonistas (cuando la proporción I:A es baja, hay altos niveles de testosterona y bajos niveles de estrógenos prenatales, los cuales implican un aumento en la fertilidad masculina y un decrecimiento en la fertilidad femenina; cuando la proporción I:A es alta, se pueden detectar bajos niveles de testosterona y altos niveles de estrógenos prenatales, los cuales implican un aumento en la fertilidad femenina y una disminución de la fertilidad masculina). Williams y colaboradores encontraron que la proporción I:A en mujeres heterosexuales es mayor que en mujeres homosexuales, sin encontrar diferencias claras en los hombres (homosexuales versus heterosexuales) (Williams et al., 2000). Lippa concluye exactamente lo opuesto, esto es, que la diferencia significativa en la proporción I:A existía entre hombres homosexuales y heterosexuales pero no en mujeres homosexuales y heterosexuales (Lippa, 2003). Entre los estudios que encontraron diferencias

significativas entre la proporción I:A entre personas heterosexuales y homosexuales, están los de Hiraishi y colaboradores, quienes estudiaron parejas de gemelos monocigóticos, encontrando diferencias significativas en la proporción I:A tanto entre hombres homosexuales vs. hombres heterosexuales, así como entre mujeres homosexuales vs. mujeres heterosexuales (Hiraishi, Sasaki, Shikishima, & Ando, 2012). Por otro lado, en un meta-estudio más reciente realizado por McFadden y colaboradores, no se encontraron diferencias significativas de la proporción I:A entre personas homosexuales y heterosexuales (McFadden et al., 2005). Estos resultados sugieren la necesidad de más investigaciones, tomando en cuenta factores específicos como las características étnicas de la subpoblación humana en estudio, las cuales pueden determinar diferencias genéticas que se traduzcan en la exposición prenatal a hormonas como la testosterona.

4. Secretos en el sistema nervioso: Explicaciones neurobiológicas

Algunas investigaciones en el campo de la neurobiología han permitido plantear hipótesis sobre el comportamiento homosexual. Existen, por ejemplo, evidencias de que la mayoría de especies que poseen cerebros grandes en proporción al tamaño corporal (tasa de encefalización alta) muestran comportamientos homosexuales (Wrangham, 1993), lo que nos colocaría en el grupo de especies donde este comportamiento tiene una ocurrencia relativamente frecuente.

En relación a la anatomía cerebral (como indicador neuroanatómico de la homosexualidad), diversos estudios han encontrado diferencias significativas en los cerebros de hombres y mujeres homosexuales y heterosexuales. Por ejemplo, se ha encontrado que el núcleo supraquiasmático del hipotálamo cerebral de hombres homosexuales es significativamente más grande y posee un mayor número de células que el de hombres heterosexuales (Swaab & Hofman, 1990). Se sabe, además, que el núcleo supraquiasmático está relacionado con los ritmos circadianos, el control hormonal y la reproducción (Boden & Kennaway, 2006; Saper, Lu, Chou, & Gooley, 2005), por lo que dicha diferencia resulta de gran importancia. Asimismo, se han descrito diferencias en ciertas zonas del hipotálamo

entre individuos con preferencia sexual por las mujeres (hombres heterosexuales y mujeres homosexuales) e individuos con preferencia sexual por los hombres (mujeres heterosexuales y hombres homosexuales) (Byne et al., 2001; LeVay, 1991).

Por otro lado, la alteración en el nivel de exposición a diversas hormonas sexuales durante la etapa gestacional puede generar cambios en ciertas regiones del cerebro, favoreciendo el desarrollo de la orientación homosexual en mamíferos (Ellis & Ames, 1987; Ellis, Ashley, Peckham, & Burke, 1988). Diversos factores como el estrés materno durante la gestación, conlleva una mayor producción de hormonas del estrés (como la corticosterona o la adrenalina), que interfieren significativamente en la producción de ciertas hormonas sexuales en el feto (Dörner, Schenk, Schmiedel, & Ahrens, 1983). Existen varios estudios en los que el rol del estrés prenatal sobre la ocurrencia del comportamiento homosexual parece ser un factor menor, como en el estudio de Bailey y colaboradores, en el que se analizan los efectos del estrés prenatal sobre la homosexualidad masculina, llegando a la conclusión de que los principales factores son principalmente genéticos y del entorno familiar (Bailey, Willerman, & Parks, 1991). De forma similar, estudios realizados por Hines y colaboradores, no encontraron relación alguna entre el estrés prenatal y la homosexualidad masculina, pero sí se halló una influencia menor con la homosexualidad femenina (Hines et al., 2002). Por otro lado, investigaciones más recientes han encontrado una mayor influencia del estrés prenatal sobre la homosexualidad (ver Bao & Swaab, 2011; Cohen-Bendahan, van de Beek, & Berenbaum, 2005 y Olvera-Hernández & Fernández-Guasti, in press). En general, las evidencias parecen indicar que el estrés prenatal es un factor que influye sobre el comportamiento homosexual sólo de manera moderada y en combinación con otros factores.

5. Orden de nacimiento, hormonas y sistema inmune

A fines de los años sesenta Slater (1962) y Hare & Moran (1979) notaron que el orden de nacimiento de los hijos hombres se encontraba relacionado con el comportamiento homosexual, siendo más probable que los hombres homosexuales tuvieran una mayor cantidad de hermanos mayores. Los niveles de testosterona al momento de nacer son menores en hombres con varios hermanos mayores, que en

hombres con pocos hermanos mayores (Maccoby, Doering, Jacklin, & Kraemer, 1979); así el orden de nacimiento desarrollaría una función importante en la masculinización del feto. Por este motivo, Slater diseñó un índice que se calcula dividiendo el número de hermanos mayores entre el número de hermanos en total. Por ejemplo, una persona que es el tercero de 4 hermanos, tendrá un *Índice de Slater* de $2 \div 3 = 0.67$. Según los resultados de diversas investigaciones, los hombres homosexuales tienen un Índice de Slater significativamente mayor que el de hombres heterosexuales (Blanchard, 2001). A este efecto se le conoce como el *Efecto del Hermano Mayor*.

La principal explicación biológica del Efecto del Hermano Mayor está relacionada con la observación de que el sistema inmune de una mujer cambia a medida que tiene uno o más hijos. Bogaert halló que las mujeres embarazadas de fetos masculinos se ven expuestas a ciertos antígenos que producen los fetos masculinos, pero que los fetos femeninos no poseen (Bogaert, 2006). Durante el embarazo de un bebé masculino, la madre desarrolla anticuerpos específicos para los antígenos masculinos. Cuando se producen embarazos posteriores, si el feto es masculino, los anticuerpos generados por la madre en embarazos previos se unirán a los antígenos e interrumpirán su función normal, que usualmente está relacionada a la masculinización del cerebro. Este efecto de los anticuerpos será más notorio a medida que un hombre posee más hermanos mayores.

En consecuencia, la masculinización del feto puede verse afectada en diferentes grados según el orden de nacimiento por factores hormonales y también por factores inmunológicos (Blanchard & Bogaert, 1996; Bogaert, 2006; VanderLaan & Vasey, 2011). Cantor y colaboradores establecieron que, del 100% de hombres homosexuales, alrededor del 14% debían su orientación sexual al Efecto del Hermano Mayor, y que en hombres homosexuales con 3 hermanos mayores o más, este efecto excedía a todas las demás causas del comportamiento homosexual (Cantor, Blanchard, Paterson, & Bogaert, 2002). Bogaert en un estudio posterior determinó que tener hermanos mayores aumenta la probabilidad de mostrar comportamientos homosexuales en hombres moderadamente diestros, mientras que dicha probabilidad decrecía (o no estaba influenciada por los hermanos mayores) en hombres marcadamente diestros o zurdos (Bogaert, 2007). Todas estas

investigaciones muestran que el Efecto del Hermano Mayor es un componente importante del comportamiento homosexual, pero no es útil para explicar toda la variabilidad existente en el 100% de los hombres homosexuales.

6. Causas últimas del comportamiento homosexual

Como hemos podido apreciar, existen múltiples explicaciones de *cómo* se origina la conducta homosexual. De la misma forma, los estudios científicos han intentado explicar las funciones biológicas de este comportamiento. Para que este comportamiento haya podido mantenerse en los organismos, éste ha tenido que conferirle de alguna característica que la selección no haya podido descartar a lo largo del tiempo. Al parecer el comportamiento homosexual ha traído ciertas ventajas a los organismos de diferentes formas.

En animales, Levan y colaboradores observaron una alta ocurrencia de monta entre machos del escarabajo de la harina (*Tribolium castaneum*), encontrando que la razón por la que se producía este comportamiento homosexual entre machos se debía a la transferencia o translocación de esperma entre machos (Levan, Fedina, & Lewis, 2009). Un macho A al montar a un macho B, abre la posibilidad de que cuando el macho B monte a una hembra X, este último pase el esperma del macho A a la hembra X en lugar del suyo. Debido a que la monta entre machos implica el depósito de espermatozoides en la cloaca del macho montado, el paso de esperma de esta manera es posible. Sin embargo, se halló un bajo porcentaje de crías engendradas de esta manera, por lo que, aparentemente, la monta entre machos tiene como objetivo principal desechar esperma almacenado por varios días, y por lo tanto de baja calidad (Werner, 2006).

En lo que se refiere al comportamiento sexual en primates, son famosas las investigaciones en bonobos (*Pan paniscus*) en las que se ha observado una alta frecuencia de encuentros sexuales, tanto entre individuos de diferente sexo como entre individuos del mismo sexo, e incluso entre individuos adultos y jóvenes sin distinción, donde, al parecer, el sexo cumple un importante rol pacificador dentro del grupo (De Waal, 2002; Fruth, Hohmann, Vasey, & Sommer, 2006; Wrangham, 1993). Vasey (1995) en su investigación sobre el comportamiento homosexual

en varias especies de primates no humanos, concluyó que para muchas especies, el comportamiento homosexual corresponde a una exaptación (carácter adaptativo que se utiliza con un propósito diferente al que se utilizaba al inicio), es decir, que en la actualidad la naturaleza adaptativa de dicho comportamiento no se corresponde con el contexto adaptativo dentro del cual inicialmente evolucionó (probablemente el de cooperación descrito en los párrafos anteriores).

Para los seres humanos se han desarrollado también teorías particulares. Por su carácter social, una explicación última del comportamiento homosexual humano es la denominada selección interdérmica (Kirby, 2003). Esta teoría sostiene que la homosexualidad se encuentra asociada a la vida social y la cooperación (caracteres que garantizan el éxito de la población). Esto determina que, poblaciones con una alta proporción de individuos homosexuales puedan ocupar hábitats de buena calidad en términos de disponibilidad de recursos. De esta manera, la población tenderá a crecer y los individuos heterosexuales y bisexuales, al reproducirse, pasarán a la descendencia parte de los alelos implicados en el comportamiento homosexual. Tal y como sostiene Poiani (2010), los individuos que conforman una población mostrarán una variación continua en su comportamiento sexual, lo cual implicaría que incluso algunos individuos homosexuales se reproducirían, aumentando así las probabilidades de persistencia de la homosexualidad en una población. Debido a que en ocasiones la selección interdérmica se confunde con la selección grupal, Poiani (2010) hace la distinción entre ambas, mediante la aclaración de que la selección grupal implica un sacrificio del individuo por el bien del grupo, cuestión que no es válida en la selección interdérmica.

De forma complementaria, Schuiling (2004) sostiene que la homosexualidad evolucionó en los primeros seres humanos como estrategia para disminuir la competencia entre machos por las hembras (debido a que los grupos eran principalmente poliginicos, es decir con más hembras que machos) y aumentar la cooperación intragrupal.

Finalmente, investigadores como Trivers (1974), Weinrich (1987) y Wilson (1975) sostienen que la homosexualidad en humanos es un comportamiento que se explica mediante la selección de parentesco, y que deviene en el altruismo reproductivo. Esto es, que

el individuo homosexual a pesar de poseer un bajo éxito reproductivo, incrementará su eficacia inclusiva (*fitness* obtenido indirectamente de individuos emparentados) mediante el cuidado de sus parientes (Hamilton, 1963). Con respecto a esta explicación existen trabajos que corroboran y refuerzan (Forrester, 2010; Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007) mientras que otros estudios no encontraron evidencia alguna (Bobrow & Bailey, 2001; Muscarella, 2000; Rahman & Hull, 2005; Vasey & VanderLaan, 2012). Resulta interesante notar que los estudios donde se encontraron relaciones fueron realizados en países donde las sociedades poseen leyes o entornos culturales tolerantes con las personas homosexuales (Canadá y Samoa), lo que nos lleva a pensar que la discriminación social de homosexuales podría afectar la obtención de los beneficios por el *fitness* inclusivo en estos casos.

7. Remarcas finales

Existen múltiples explicaciones e hipótesis para el comportamiento homosexual. A pesar de ello, aún no se tiene una comprensión completa de dicho fenómeno. En términos de la biología evolutiva, cabría esperar que la persistencia de la homosexualidad en una gran cantidad de especies responda a factores relacionados a la selección natural, más específicamente a la selección sexual. Sin embargo, la complejidad implicada en el comportamiento homosexual hace imposible realizar generalizaciones y/o priorizar una o dos explicaciones para todas las especies que muestran dicho comportamiento (Figura 1), más aun considerando que una parte importante de las causas del comportamiento homosexual parecen ser factores no hereditarios.

Tal y como han mostrado numerosas investigaciones en diversas especies animales pertenecientes a diversos taxa (insectos, peces, anfibios, reptiles, aves, mamíferos), existen múltiples factores que desencadenan la existencia del comportamiento homosexual dependiendo de la especie. Muchos factores (ecológicos, sociales, fisiológicos, entre otros), influyen en dichas diferencias; por lo que evidentemente estamos ante una característica multifactorial que requiere no una, sino muchas explicaciones

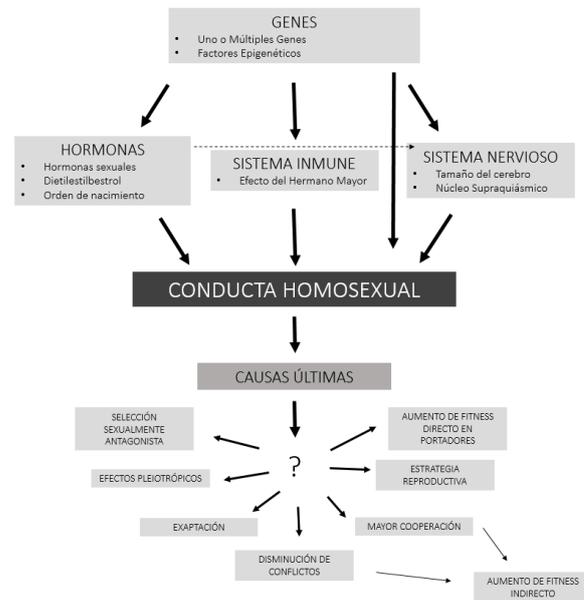


Figura 1. Naturaleza multifactorial de la conducta homosexual. Probablemente los elementos biológicos desencadenantes de la conducta homosexual se encuentren dentro de las explicaciones genéticas, hormonales y en el sistema nervioso. Las causas últimas son múltiples, lo que le confiere a la homosexualidad su característica multifactorial.

A las razones biológicas aquí expuestas tendríamos que sumar las fuerzas sociales que influyen en que comportamientos como el aquí tratado se mantengan en la población humana. Por ejemplo, si por razones sociales (creencias o ideologías homofóbicas) los homosexuales fueran oprimidos, se generarían escenarios donde heterosexuales que cargan "genes de homosexualidad" y bisexuales (haciéndose pasar por heterosexuales exclusivos por presión social) logran reproducirse y en consecuencia pasar sus genes a las generaciones futuras. Otro componente social que podría favorecer la mantención y emergencia del comportamiento homosexual es la estratificación, dado que esta conlleva a la hiperginia (unión de una mujer de estrato social bajo con un hombre de estrato social alto, Wooding et al., 2004). En este escenario, al mejorar las condiciones de la mujer, cualquier carácter que ella porte sería favorecido, inclusive si este disminuyera el *fitness* del hombre (cosa que se atribuye al comportamiento homosexual entre hombres). Esta situación ha sido modelada y comprobada para 48 sociedades donde había sido

previamente confirmado el comportamiento homosexual entre hombres (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013) y explicaría los mecanismos que tienen estos genes para permanecer en la humanidad. Esta y otras explicaciones complementarias serían necesarias para lograr comprender la naturaleza multifactorial de este comportamiento tan particular de muchos seres vivos.

Agradecimiento

Agradecemos a Magda O'Phelan y Cristina Collazos por la lectura del artículo y sus valiosas sugerencias al mismo. Asimismo, agradecemos a los revisores de la revista por sus valiosas sugerencias y comentarios.

Referencias

- Bailey, J. M., Willerman, L., & Parks, C. (1991). A test of the maternal stress theory of human male homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, 20(3), 277-293.
- Bao, A.-M., & Swaab, D. F. (2011). Sexual differentiation of the human brain: relation to gender identity, sexual orientation and neuropsychiatric disorders. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 32(2), 214-226. doi:10.1016/j.yfrne.2011.02.007
- Barthes, J., Godelle, B., & Raymond, M. (2013). Human social stratification and hypergyny: toward an understanding of male homosexual preference. *Evolution and Human Behavior*, 34(3), 155-163. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2013.01.001
- Blanchard, R. (2001). Fraternal birth order and the maternal immune hypothesis of male homosexuality. *Hormones and Behavior*, 40(2), 105-114. doi:10.1006/hbeh.2001.1681
- Blanchard, R., & Bogaert, A. F. (1996). Homosexuality in men and number of older brothers. *The American Journal of Psychiatry*, 153(1), 27-31.
- Bobrow, D., & Bailey, J. M. (2001). Is male homosexuality maintained via kin selection? *Evolution and Human Behavior*, 22(5), 361-368. doi:10.1016/S1090-5138(01)00074-5
- Bocklandt, S., & Hamer, D. H. (2003). Beyond hormones: a novel hypothesis for the biological basis of male sexual orientation. *Journal of Endocrinological Investigation*, 26(3 Suppl), 8-12.
- Bocklandt, S., Horvath, S., Vilain, E., & Hamer, D. H. (2006). Extreme skewing of X chromosome inactivation in mothers of homosexual men. *Human Genetics*, 118(6), 691-694. doi:10.1007/s00439-005-0119-4
- Boden, M. J., & Kennaway, D. J. (2006). Circadian rhythms and reproduction. *Reproduction* (Cambridge, England), 132(3), 379-392. doi:10.1530/rep.1.00614
- Bogaert, A. F. (2006). Biological versus nonbiological older brothers and men's sexual orientation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(28), 10771-10774. doi:10.1073/pnas.0511152103
- Bogaert, A. F. (2007). Extreme right-handedness, older brothers, and sexual orientation in men. *Neuropsychology*, 21(1), 141-148. doi:10.1037/0894-4105.21.1.141
- Boswell, J. (1980). *Christianity, Social Tolerance, and Homosexuality: Gay People in Western Europe from the Beginning of the Christian Era to the Fourteenth Century*. University of Chicago Press.
- Byne, W., Tobet, S., Mattiace, L. A., Lasco, M. S., Kemether, E., Edgar, M. A., ... Jones, L. B. (2001). The interstitial nuclei of the human anterior hypothalamus: an investigation of variation with sex, sexual orientation, and HIV status. *Hormones and Behavior*, 40(2), 86-92. doi:10.1006/hbeh.2001.1680
- Camperio Ciani, A., Cermelli, P., & Zanzotto, G. (2008). Sexually Antagonistic Selection in Human Male Homosexuality. *PLoS ONE*, 3(6), e2282. doi:10.1371/journal.pone.0002282
- Camperio-Ciani, A., Corna, F., & Capiluppi, C. (2004). Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271(1554), 2217-2221. doi:10.1098/rspb.2004.2872
- Cantor, J. M., Blanchard, R., Paterson, A. D., & Bogaert, A. F. (2002). How many gay men owe their sexual orientation to fraternal birth order? *Archives of Sexual Behavior*, 31(1), 63-71.
- Cohen-Bendahan, C. C. C., van de Beek, C., & Berenbaum, S. A. (2005). Prenatal sex hormone effects on child and adult sex-typed behavior: methods and findings. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29(2), 353-384. doi:10.1016/j.neubiorev.2004.11.004
- Davis, L. S., Hunter, F. M., Harcourt, R. G., & Michelsen Heath, S. (1998). Short Communication: Reciprocal Homosexual Mounting in Adélie Penguins *Pygoscelis adeliae*. *Emu*, 98(2), 136-137.
- Davis, L., Cockrem, J., Miller, G., & Court, G. (1995). An Incubation Timer for Seabirds: Progesterone and Its Relationship to Hatching in Adélie Penguins. *Emu*, 95(4), 245-251.
- Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford university press.
- Dawkins, R. (1982). *The Extended Phenotype*. Oxford University Press.
- De Waal, F. (2002). *Peacemaking among primates* (6th ed.). Harvard University Press.
- Deanna L. Forrester, D. P. V. (2010). Male Sexual Orientation and Avuncularity in Canada: Implications for the Kin Selection Hypothesis. *Journal of Cognition and Culture*, 11(3-4), 339-352. doi:10.1163/156853711X591288
- Dörner, G., Schenk, B., Schmiedel, B., & Ahrens, L. (1983).

- Stressful events in prenatal life of bi- and homosexual men. *Experimental and Clinical Endocrinology*, 81(1), 83-87. doi:10.1055/s-0029-1210210
- Ehrhardt, A. A., Meyer-Bahlburg, H. F., Rosen, L. R., Feldman, J. F., Veridiano, N. P., Zimmerman, I., & McEwen, B. S. (1985). Sexual orientation after prenatal exposure to exogenous estrogen. *Archives of Sexual Behavior*, 14(1), 57-77.
- Ellis, L., & Ames, M. A. (1987). Neurohormonal functioning and sexual orientation: a theory of homosexuality-heterosexuality. *Psychological Bulletin*, 101(2), 233-258.
- Ellis, L., Ashley, M., Peckham, W., & Burke, D. (1988). Sexual orientation of human offspring may be altered by severe maternal stress during pregnancy. *Journal of Sex Research*, 25(1), 152-157. doi:10.1080/00224498809551449
- Forrester, D. P. V. (2010). Male Sexual Orientation and Avuncularity in Canada: Implications for the Kin Selection Hypothesis. *Journal of Cognition and Culture*, 11(3-4), 339-352. doi:10.1163/156853711X591288
- Fruth, B., Hohmann, G., Vasey, P., & Sommer, V. (2006). Social grease for females? *Same-sex genital contacts in wild bonobos*. En *Homosexual Behaviour in Animals: An Evolutionary Perspective* (p. 389). New York, EEUU: Cambridge University Press.
- Gavrilets, S., & Rice, W. R. (2006). Genetic models of homosexuality: generating testable predictions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1605), 3031-3038. doi:10.1098/rspb.2006.3684
- Hamilton, W. D. (1963). The evolution of altruistic behavior. *The American Naturalist*, 97 (896), 354-356.
- Hare, E. H., & Moran, P. A. (1979). Parental age and birth order in homosexual patients: a replication of Slater's study. *The British Journal of Psychiatry: The Journal of Mental Science*, 134, 178-182.
- Hines, M., Johnston, K. J., Golombok, S., Rust, J., Stevens, M., Golding, J., & ALSPAC Study Team. Avon Longitudinal Study of Parents and Children. (2002). Prenatal stress and gender role behavior in girls and boys: a longitudinal, population study. *Hormones and Behavior*, 42(2), 126-134.
- Hiraishi, K., Sasaki, S., Shikishima, C., & Ando, J. (2012). The second to fourth digit ratio (2D:4D) in a Japanese twin sample: heritability, prenatal hormone transfer, and association with sexual orientation. *Archives of Sexual Behavior*, 41(3), 711-724. doi:10.1007/s10508-011-9889-z
- Kennedy, H. (1997). *Karl Heinrich Ulrichs, first theorist of homosexuality*. En S. A. Vernon (Ed.), *Science and Homosexualities* (p. 320). Routledge Inc.
- Kirby, J. (2003). A new group-selection model for the evolution of homosexuality. *Biology and Philosophy*, 18(5), 683-694. doi:10.1023/A:1026321628276
- Levan, K. E., Fedina, T. Y., & Lewis, S. M. (2009). Testing multiple hypotheses for the maintenance of male homosexual copulatory behaviour in flour beetles. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(1), 60-70. doi:10.1111/j.1420-9101.2008.01616.x
- LeVay, S. (1991). A difference in hypothalamic structure between heterosexual and homosexual men. *Science* (New York, N.Y.), 253(5023), 1034-1037.
- LeVay, S. (2011). *Gay, Straight, and the Reason Why*. The Science of Sexual Orientation. Oxford University Press.
- Lippa, R. A. (2003). Are 2D:4D finger-length ratios related to sexual orientation? Yes for men, no for women. *Journal of Personality and Social Psychology*, 85(1), 179-188.
- Maccoby, E. E., Doering, C. H., Jacklin, C. N., & Kraemer, H. (1979). Concentrations of sex hormones in umbilical-cord blood: their relation to sex and birth order of infants. *Child Development*, 50(3), 632-642.
- Manning, J. T., Scutt, D., Wilson, J., & Lewis-Jones, D. I. (1998). The ratio of 2nd to 4th digit length: a predictor of sperm numbers and concentrations of testosterone, luteinizing hormone and oestrogen. *Human Reproduction* (Oxford, England), 13(11), 3000-3004.
- Manning, J., Barley, L., Walton, J., Lewis-Jones, D., Trivers, R., Singh, D., ... Szved, A. (2000). The 2nd:4th digit ratio, sexual dimorphism, population differences, and reproductive success. evidence for sexually antagonistic genes? *Evolution and Human Behavior: Official Journal of the Human Behavior and Evolution Society*, 21(3), 163-183.
- McFadden, D., Loehlin, J. C., Breedlove, S. M., Lippa, R. A., Manning, J. T., & Rahman, Q. (2005). A reanalysis of five studies on sexual orientation and the relative length of the 2nd and 4th fingers (the 2D:4D ratio). *Archives of Sexual Behavior*, 34(3), 341-356. doi:10.1007/s10508-005-3123-9
- Miller, E. M. (2000). Homosexuality, birth order, and evolution: toward an equilibrium reproductive economics of homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, 29(1), 1-34.
- Muscarella, F. (2000). The evolution of homoerotic behavior in humans. *Journal of Homosexuality*, 40(1), 51-77. doi:10.1300/J082v40n01_03
- Niven, D. K. (1993). *Male-male nesting behavior in Hooded Warblers*. *The Wilson Bulletin*, 190-193.
- Olvera-Hernández, S., & Fernández-Guasti, A. (in press). Perinatal administration of aromatase inhibitors in rodents as animal models of human male homosexuality: similarities and differences. *Advances in Neurobiology*, 10, 381-406. doi:10.1007/978-1-4939-1372-5_18
- Pillard, R. C., & Bailey, J. M. (1998). Human sexual orientation has a heritable component. *Human Biology*, 70(2), 347-365.
- Poiani, A. (2010). *Animal Homosexuality: A Biosocial*

- Perspective*. Cambridge University Press.
- Rahman, Q., & Hull, M. S. (2005). An Empirical Test of the Kin Selection Hypothesis for Male Homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, 34(4), 461-467. doi:10.1007/s10508-005-4345-6
- Rice, W. R., Friberg, U., & Gavrilets, S. (2012). Homosexuality as a consequence of epigenetically canalized sexual development. *The Quarterly Review of Biology*, 87(4), 343-368.
- Roughgarden, J. (2004). *Evolution's Rainbow: Diversity, Gender and Sexuality in Nature and People*. University of California Press, Ltd.
- Saper, C. B., Lu, J., Chou, T. C., & Gooley, J. (2005). The hypothalamic integrator for circadian rhythms. *Trends in Neurosciences*, 28(3), 152-157. doi:10.1016/j.tins.2004.12.009
- Schuiling, G. A. (2004). Death in Venice: the homosexuality enigma. *Journal of Psychosomatic Obstetrics and Gynaecology*, 25(1), 67-76.
- Slater, E. (1962). Birth order and maternal age of homosexuals. *Lancet*, 1(7220), 69-71.
- Swaab, D. F., & Hofman, M. A. (1990). An enlarged suprachiasmatic nucleus in homosexual men. *Brain Research*, 537(1-2), 141-148.
- Trivers, R. (1972). *Parental investment and sexual selection*. En B. Campbell (Ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971* (p. 378). Chicago: Aldine, Chicago.
- Trivers, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *American zoologist*, 14(1), 249-264.
- VanderLaan, D. P., & Vasey, P. L. (2011). Male Sexual Orientation in Independent Samoa: Evidence for Fraternal Birth Order and Maternal Fecundity Effects. *Archives of Sexual Behavior*, 40(3), 495-503. doi:10.1007/s10508-009-9576-5
- Varki, A., Geschwind, D. H., & Eichler, E. E. (2008). Explaining human uniqueness: genome interactions with environment, behaviour and culture. *Nature reviews. Genetics*, 9(10), 749-763. doi:10.1038/nrg2428
- Vasey, P. L. (1995). Homosexual behavior in primates: A review of evidence and theory. *International Journal of Primatology*, 16(3), 173-204.
- Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2012). Sexual orientation in men and avuncularity in Japan: implications for the kin selection hypothesis. *Archives of Sexual Behavior*, 41(1), 209-215. doi:10.1007/s10508-011-9763-z
- Vasey, P. L., Pocock, D. S., & VanderLaan, D. P. (2007). Kin selection and male androphilia in Samoan fa'afafine. *Evolution and Human Behavior*, 28(3), 159-167. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2006.08.004
- Vasey, P., & Sommer, V. (2006). *Homosexual behaviour in animals: topics, hypotheses and research trajectories*. En P. L. Vasey & V. Sommer (Eds.), *Homosexual Behaviour in Animals: An Evolutionary Perspective*. (p. 389). New York, EEUU: Cambridge University Press.
- Weinrich, J. D. (1987). A new sociobiological theory of homosexuality applicable to societies with universal marriage. *Ethology and Sociobiology*, 8(1), 37-47. doi:10.1016/0162-3095(87)90056-2
- Werner, D. (2006). *The evolution of male homosexuality: implications for human psychological and cultural variations*. En P. Vasey & V. Sommer (Eds.), *Homosexual Behaviour in Animals: An Evolutionary Perspective* (p. 389). Cambridge University Press.
- Whitehead, N. E. (2011). Same-sex attraction is mostly a unique reaction to environmental factors. *Journal of Human Sexuality*, 3, 81-114.
- Williams, T. J., Pepitone, M. E., Christensen, S. E., Cooke, B. M., Huberman, A. D., Breedlove, N. J., ... Breedlove, S. M. (2000). Finger-length ratios and sexual orientation. *Nature*, 404(6777), 455-456. doi:10.1038/35006555
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard University Press.
- Wolffe, A. P., & Matzke, M. A. (1999). Epigenetics: regulation through repression. *Science*, 286(5439), 481-486.
- Wooding, S., Ostler, C., Prasad, B. V. R., Watkins, W. S., Sung, S., Bamshad, M., & Jorde, L. B. (2004). Directional migration in the Hindu castes: inferences from mitochondrial, autosomal and Y-chromosomal data. *Human Genetics*, 115(3), 221-229. doi:10.1007/s00439-004-1130-x
- Wrangham, R. W. (1993). The evolution of sexuality in chimpanzees and bonobos. *Human Nature*, 4(1), 47-79. doi:10.1007/BF02734089
- Zietsch, B. P., Morley, K. I., Shekar, S. N., Verweij, K. J. H., Keller, M. C., Macgregor, S., ... Martin, N. G. (2008). Genetic factors predisposing to homosexuality may increase mating success in heterosexuals. *Evolution and Human Behavior*, 29(6), 424-433. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2008.07.002.