



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**SELECCIÓN SEXUAL Y SU IMPORTANCIA EN
HUMANOS**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

PENÉLOPE MARTÍNEZ CAMPOS



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. ANA ROSA BARAHONA ECHEVERRÍA**

2010

1. Datos del alumno

Martínez
Campos
Penélope
42 06 63 89
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
9700009-7

2. Datos del tutor

Dra.
Ana Rosa
Barahona
Echeverría

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Rita Virginia
Arenas
Rosas

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Laura Roxana
Torres
Avilés

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Ana Rosa
Barahona
Echeverría

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Ernesto
Soto Reyes
Solís

7. Datos del sinodal 5

Dr.
Gabriel
Gutiérrez
Ospina

7. Datos del trabajo escrito

Selección sexual y su importancia en humanos
133 p
2010

A mis abuelas...

María de Jesús López †

Olga Flores †

AGRADECIMIENTOS

A mis padres porque “entre dos pudo ser” y resultó buen trabajo. A mi madre por enseñarme el sentido de la responsabilidad y la aspiración a la perfección y a mi padre por sus siempre oportunas enseñanzas y su invaluable colaboración en este trabajo. Por el amor y el apoyo imprescindible en mi vida y en especial por su presencia e insistencia en esta meta.

A mis abuelas Jesús López y Olga Flores porque sus vidas siempre han inspirado la mía. Les agradezco infinitamente todos los años de grandes enseñanzas y amor.

A mi tutora Ana Barahona por dejarme hacer lo que quise, como quise y cuando quise. Por su incondicional colaboración, brindándome todo su apoyo y sus valiosas observaciones, pero sobre todo por la inagotable paciencia que le permitió guiarme hasta lograr el objetivo.

A Alicia Villela por su apoyo e interés en mi trabajo. Así como también por su característico buen humor y las ricas charlas en el laboratorio.

A mis sinodales Rita Arenas, Roxana Torres, Ernesto Soto Reyes y Gabriel Gutiérrez por aceptar ser parte de mi jurado, por sus acertadas observaciones y buenos consejos. Todo un honor haber sido leída y evaluada por ellos.

A mi hermana Leonora Olivos porque siempre ha estado ahí, en las buenas y en las no tan buenas. Por darme hogar y un amor inagotable durante todos estos años. Digna compañía para días tan importantes como el 25 de febrero encabezando una larga lista de momentos hermosos a su lado.

A Erik Osio por su amor, compañía, apoyo y por sus buenos consejos durante este largo proceso. Gracias por ser motivación e inspiración para mejorar cada día.

A la familia González Campos, especialmente a Raquel Campos, por dejar una parte de ellos en mí y permitirme ser parte de esa familia desde siempre.

A la familia Campos Ramos por el gran apoyo brindado durante toda mi vida, especialmente los últimos años. Quiero agradecer especialmente a mis primas (hermanitas) Andrea y Paola porque llenan mi mundo de cosas hermosas e inagotables sonrisas.

A mi abuelo †, tíos, primos y sobrinos. La ventaja de tener dos grandes familias es que se recibe amor a toneladas. A todos y a cada uno de ellos por ser fuente de cariño y apoyo cada día. Por mantenerse al pendiente de mí, por los consejos y apapachos.

A mis primos, Daniela Campos, Paola Campos, Andrea Campos, Hugo Campos (Beto), Gustavo González, Verónica Mejía, Eric Fernández y Raúl Fernández que siempre han estado cerca y merecen una mención especial.

A Rosa Velia Martínez por todo el cariño y por regalarme su valioso tiempo enseñándome Matemáticas y Química.

A Jesús Campos López por ser un gran ejemplo y por todo su apoyo. Admiro su capacidad de alcanzar objetivos y agradezco su interés en que yo alcanzara esta meta.

A Lupita Delgadillo por mostrarme que hay otros mundos y otras formas de vivir. Por su cariño e incontables atenciones.

A la familia Osio Páez por su cariño, calidez y apoyo incondicional. Por ser personas tan bellas y dejar en mí grandes enseñanzas, pero sobre todo por abrir sus corazones y dejarme entrar.

A mis grandes amigos quienes se han mantenido cerca apoyándome y brindándome montones de cosas y momentos hermosos, Brenda Flores, Cristina Carmona, Valeria Alaves, Haven López, Alejandro Morales, Giusi Cinquepalmi, Alejandra Carmona, Sergio Ancona y Arturo Villanueva. Porque nunca cesaron las porras y sobre todo por darme la confianza de que aún en un mundo ajetreado como el que nos rodea, siempre estarán cerca.

A Julio Pérez por su invaluable amistad y cariño. Especialmente quiero agradecer todas sus enseñanzas y el gran apoyo durante este largo proceso por medio de sus valiosas aportaciones a este trabajo.

A Sandra Rojas porque con su incondicional apoyo hizo posible que yo estuviera en dos lugares al mismo tiempo. Por su amistad y su característico buen humor.

A los profesores que a lo largo de mi vida fomentaron en mí el amor al conocimiento. Especialmente a los extraordinarios profesores de la Facultad de Ciencias que lograron despertar a través de su ejemplo y grandes enseñanzas mi amor e interés por la Biología. Especialmente a Vladimir Cachón por su buena disposición para leer mi tesis, por su incondicional ayuda y por todo lo que este gran profesor aportó a mi formación profesional

A la Dra. Victoria Chagoya, Susana Vidrio, Gabriela Velazco, Lidia Martínez y Lucía Yáñez por sus grandes aportaciones en mi formación profesional.

A mis alumnos, los que fueron y los que aún son, especialmente a Santiago Tremari, Maite Sánchez-Aedo, María y Juan Ramos, Pablo León, Andrea y Paola Campos, Sofía de Palacio y Diego Altamirano, que día a día me llenan de energía, cariño y alegría, pero sobre todo porque han sido el motor y la vía para lograr un gran crecimiento personal.

A los padres de mis alumnos quiénes han confiado en mí y me han dado gran calidez en sus hogares, brindándome un ingreso económico indispensable para lograr esta meta.

A todos los que han dejado una parte de su vida en mí aunque nuestros caminos se hayan separado. Pero en especial a los que desaparecieron un tiempo pero han vuelto para brindarme una sincera amistad y un gran cariño. A Adriana Reyes y a Ernesto Soto Reyes porque de inmediato me recordaron porque alguna vez fuimos los mejores amigos.

A la máxima casa de estudios y muy querida Universidad Nacional Autónoma de México por darme educación y una digna identidad desde muy joven.

ÍNDICE

	Página
INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO I.....	7
1.1 Las ideas de Darwin acerca de la selección sexual.....	7
CAPÍTULO II.....	14
2.1 Historia del concepto de selección sexual.....	14
CAPÍTULO III.....	19
3.1 Criterios de elección de pareja y mecanismos de selección sexual.....	19
3.2 El origen de la elección de pareja.....	21
3.3 Selección sexual por elección de la pareja.....	22
3.4 Selección por beneficios directos.....	23
3.5 Selección por indicadores genéticos.....	27
3.6 Selección de rasgos estéticos.....	29
3.7 Selección sexual por competencia (Selección intrasexual).....	31
3.8 Garantía de la paternidad y competencia espermática.....	32
3.9 Dimorfismo sexual.....	33
3.10 Conflicto Sexual.....	36
CAPÍTULO IV.....	45
4.1 Selección sexual en primates.....	41
4.2 Selección sexual en homínidos.....	43
CAPÍTULO V.....	46
5.1 Selección sexual y dimorfismo en humanos.....	46
5.2 Selección sexual y evolución de la mente humana.....	49
5.3 Selección sexual y cultura humana.....	54

5.4 Patrones de selección sexual en humanos.....	55
5.5 La elección femenina.....	57
5.6 Elecciones preferidas.....	57
5.7 Hombres culturalmente exitosos.....	61
5.8 Atributos personales y de conducta.....	63
5.9 Atractivo físico y buenos genes.....	63
5.10 Estrategias reproductivas.....	66
5.11 Competencia entre hombres (machos).....	74
5.12 Beneficios reproductivos de la competencia.....	75
5.13 Variación cultural en la competencia entre hombres (machos).....	77
5.14 Genética poblacional.....	79
5.15 Filopatría.....	80
5.16 Orientación y selección sexual.....	81
5.17 Evolución de la conducta homosexual.....	83
CONCLUSIONES.....	86
REFERENCIAS.....	98

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN

I CAPÍTULO I

Las ideas de Darwin acerca de la selección sexual

II CAPÍTULO II

Historia del concepto de selección sexual

III CAPÍTULO III

Criterios de elección de pareja y mecanismos de selección sexual

El origen de la elección de pareja

Selección sexual por elección de la pareja

Selección por beneficios directos

Selección por indicadores genéticos

Selección de rasgos estéticos

Selección sexual por competencia (Selección intrasexual)

Garantía de la paternidad y competencia espermática

Dimorfismo sexual

Conflicto Sexual

IV CAPÍTULO IV

Selección sexual en primates

Selección sexual en homínidos

V CAPÍTULO V

Selección sexual y dimorfismo en humanos

Selección sexual y evolución de la mente humana

Selección sexual y cultura humana

Patrones de selección sexual en humanos

La elección femenina

Elecciones preferidas

Hombres culturalmente exitosos

Atributos personales y de conducta

Atractivo físico y buenos genes

Estrategias reproductivas

Competencia entre hombres (machos)

Beneficios reproductivos de la competencia

Variación cultural en la competencia entre hombres (machos)

Genética poblacional

Filopatría

Orientación y selección sexual

Evolución de la conducta homosexual

CONCLUSIONES

REFERENCIAS

INTRODUCCIÓN

La selección sexual es uno de los temas de la biología evolutiva y conductual animal que se ha desarrollado más rápidamente y que resulta muy apasionante. Actualmente existe gran cantidad de trabajos que abordan este tema y que se publican frecuentemente en importantes revistas.

¿Por qué muchos científicos han volteado los ojos a este apasionante tema? Darwin propuso a la selección sexual como la solución al porque han evolucionado caracteres tan conspicuos como, los colores brillantes, cuernos en machos de diversas especies, entre otras. Él propuso dos tipos de selección sexual: la competencia entre machos por acceso a las hembras (selección intrasexual) y la selección o preferencia de las hembras por algunos fenotipos machos sobre otros (selección intersexual) (Futuyma, 1998). Una vez que se reconoció el papel tan importante que juega la selección sexual en la evolución de las especies y en específico de los humanos, se debió revisar muchas de las ideas que hasta ese momento se tenían. Es decir, esta teoría revolucionó al mundo y dio lugar a nuevos enfoques para estudiar la vida, la evolución y la conducta de todas las especies. Prácticamente toda la psicología del siglo XX, la biología evolutiva, la antropología, la paleontología, la ciencia cognoscitiva y las ciencias sociales, se han desarrollado gracias al reconocimiento de la importancia de la selección sexual en la evolución del cuerpo, la mente, el comportamiento y la cultura del humano.

Este trabajo tiene como finalidad hacer una revisión acerca del impacto que esta teoría ha tenido en el entendimiento de la conducta sexual en los humanos; definir de manera general el concepto de selección sexual, así como también explicar los mecanismos más comunes observados hasta ahora en diversas especies. Los humanos han desarrollado de manera única sus cerebros y con ello han logrado una sofisticación en la cognición, la organización social y la conducta, conduciéndolos al desarrollo de la consciencia, la búsqueda de explicaciones y la cultura. Debido a que el humano ha logrado la capacidad de entender y predecir el mundo que lo rodea de manera mucho más avanzada que otras especies, ha podido modificar para su beneficio, su ambiente, sus conductas e incluso su propio organismo. Estas

modificaciones no excluyen a la selección sexual, por ello es de mi interés descubrir y entender los orígenes de nuestros mecanismos de selección sexual así como la influencia que ha tenido en la aparición de otros caracteres y en esta “culturalización” y “racionalización” en ellos, analizando como y porqué se han modificado los mecanismos iniciales, qué mecanismos han surgido y cuáles han desaparecido a raíz de este desarrollo cultural y racional.

En el capítulo primero revisaremos las ideas que Darwin aportó a esta importante teoría. En el libro de “*On the Origin of Species*”, Darwin explica que en la naturaleza aparecen con frecuencia particularidades en un sexo que quedan hereditariamente unidas al mismo. A esto lo llamó *selección sexual* y la explicó como una forma de selección dependiente, no de una lucha por la existencia en relación con otros organismos o con condiciones externas, sino de una lucha entre los individuos de un sexo (por lo general machos) por la posesión del otro sexo. El resultado para el desafortunado es dejar poca o ninguna descendencia (Darwin, 1859).

“*The descent of man, and selection in relation to sex*” publicado en 1871, es el trabajo en que Darwin nos habla ampliamente acerca de las observaciones que lo llevaron a plantear la existencia de la selección sexual, él observó que en los animales que tienen sexos separados, los machos forzosamente difieren de las hembras en sus órganos reproductivos y sus caracteres sexuales primarios y secundarios. Darwin observó que estas diferencias se presentan según las necesidades que debe cumplir cada uno, así de manera general, las hembras presentan órganos para la alimentación y la protección de sus crías, mientras que los machos presentan caracteres que les ayudan a atraer a las hembras y alejar a sus rivales (Darwin, 1871).

En el capítulo segundo explicaremos como fue adoptada por la sociedad científica del siglo XIX la propuesta de Darwin, ya que fue una idea radical por varias razones. Primero, era un concepto verdaderamente novedoso. La teoría de la selección natural fue predicha por muchos pensadores de los siglos XVIII y XIX, pero la idea de que la selección de pareja pudiera moldear la forma física de un organismo no tenía precedente alguno. Darwin observó que debido al papel selectivo que generalmente tienen las hembras en la copulación, éstas representan una parte fundamental en la

evolución, lo que incomodó a muchos biólogos victorianos, ya que rechazaron completamente la posibilidad de que la selección femenina de la pareja diera origen a la forma humana. La selección sexual se mantuvo olvidada por varias décadas. El sexismo dentro de la biología persistió negándole el poder que tenía a la selección por parte de las hembras hasta 1970, cuando algunos psicólogos evolucionistas la usaron para explicar muchos aspectos de la mente y el cuerpo humano.

Fisher (1915) fue uno de los pocos biólogos que tomó la selección sexual en serio. La estudió y postuló un proceso llamado selección sexual “*runaway*” (*desbocado*) con el cual trató de explicar la influencia de la selección femenina en la modelación física del macho, pero él junto con la teoría de la selección sexual fueron en general criticados, lo que volvió a apagar el interés en este tema.

El renacimiento de la teoría de la selección sexual fue rápido, dramático y único, una de las más grandes teorías, aceptada finalmente, un siglo después de su postulación. Robert Trivers (1972) finalmente plantea una explicación del por qué los machos cortejan y las hembras elijen; mientras que Amotz Zahavi (1975) postula el “principio de desventaja” (hándicap). Diversos estudios genéticos, matemáticos y conductuales apoyaron la teoría de la selección sexual. Se hicieron importantes publicaciones corregidas de la teoría de la selección sexual. Una vez que los biólogos comenzaron a tomar en serio la posibilidad de que existiera una selección de pareja por parte de las hembras, surgieron pruebas que apoyaron su existencia y su importancia.

Es importante entender la historia de la teoría de la selección sexual porque prácticamente toda la psicología del siglo XX, la biología evolutiva, la antropología, la paleontología, la primatología, la ciencia cognoscitiva y las ciencias sociales, no se habrían desarrollado bajo los marcos teóricos que ahora conocemos, sin reconocer que la selección sexual juega un papel importante en la evolución del cuerpo, la mente, el comportamiento y la cultura del humano.

Durante el tercer capítulo revisaremos el estado actual de la teoría de la selección sexual explorando los diferentes tipos de estrategias usadas por los animales para seleccionar a sus parejas. Con frecuencia podemos observar competencia entre

miembros del mismo sexo y selección entre sexos opuestos. Actualmente existen dos grandes escuelas de pensamiento acerca de los criterios de selección de pareja. El grupo de Zahavi que apoya el “*handicap*” (principio de desventaja) que enfatiza la selección de indicadores genéticos. Y por otro lado, el grupo de Fisher que apoya el principio de “*runaway*” (*desbocado*) (*desbocado*) enfatizando la selección de demostraciones estéticas. En un principio estos diferentes criterios de selección de pareja fueron considerados modelos en competencia, pero ahora, existen evidencias que apoyan a ambos e incluso se consideran complementarios.

Los mecanismos de selección sexual pueden evolucionar de manera directa por la propia capacidad de seleccionar buenas parejas y por otros tres procesos menos predecibles y adaptables: (1) la mutación, (2) el flujo genético, o (3) la relación genética con otro rasgo que afecte al flujo genético, a la selección natural o a la selección sexual. La mayor parte de los animales tienen mecanismos para asegurar aparearse con individuos de la especie, el sexo, la edad y la distancia genética apropiada así como en el lugar y el tiempo correctos.

Las hembras de muchas especies, copulan preferencialmente con machos con características grandes, intensas o exageradas. Una teoría para explicar esto es que eligen machos con características distintivas para evitar copular con otras especies. Aunque también se apoya otras hipótesis para explicar este fenómeno; éstas, se pueden clasificar dentro de tres categorías: aquellas relacionadas con beneficios directos (1) o beneficios indirectos (2) para las hembras, así como aquellas que se relacionan con sesgos sensoriales (3). En muchos animales, los machos llevan a cabo enfrentamientos que determinan quién tendrá acceso a las hembras o a los recursos que resultan atractivos para éstas. La selección sexual no termina cuando la cópula comienza. En las gónadas y genitales hay claras expresiones de selección sexual, a esto se le conoce como competencia espermática y será explicada más a fondo en las siguientes páginas.

En casi todos los tipos de reproducción sexual ha evolucionado la distinción de sexos, considerando “machos” a aquellos que producen gran cantidad de gametos pequeños llamados espermatozoides y “hembras” a aquellas que producen pequeñas

cantidades de gametos grandes llamados huevos. Así, los machos compiten por la cantidad de hembras y las hembras compiten por la calidad de machos.

El dimorfismo sexual es común pero no necesario en la selección sexual. Hay dos grandes factores que limitan al dimorfismo sexual: la mutua selección de pareja y la relación genética entre ambos sexos. La evolución y la expresión de las diferencias sexuales están bajo la influencia de la exposición prenatal y posparto a hormonas sexuales. Los andrógenos típicamente influyen las diferencias sexuales y las bases de la conducta y la cognición a través de la activación de estas áreas del cerebro.

Una vez revisadas de manera general las diferentes estrategias de selección sexual, en el cuarto capítulo abordaremos de manera específica los mecanismos de selección de pareja descritos en primates y homínidos. En los que se ha observado que la distribución de alimento determina la distribución de hembras y la distribución de hembras determina la distribución de machos. Revisaremos la monogamia que es un modelo muy raro en primates, y la poligamia que da lugar al sistema de harén de hembras y un solo macho; la poligamia con múltiples machos, donde los machos compiten en diferentes niveles: competencia espermática y competencia por la jerarquía. Los homínidos y el humano, probablemente evolucionaron en grandes grupos de poligamia con múltiples machos. Sin embargo en una en que los hombres debían hacer uso de la fuerza constantemente para obtener alimento, recursos, territorios y poder surge la monogamia tomada de la mano de inversión paternal, con lo que las relaciones de pareja fueron volviéndose complejas como lo son en la actualidad entre los humanos.

Así, el quinto capítulo está dedicado al estudio de la selección en los humanos. En este capítulo haremos una revisión acerca de los diversos mecanismos que rodean a la selección de pareja en nuestra especie. Comenzaremos explicando el dimorfismo sexual que nos caracteriza, ya que el cuerpo humano revela mucho más que un grado de poligamia ancestral, este indica una amplia serie de criterios de selección de pareja usados por nuestros antepasados masculinos y femeninos. Dado que nuestra mente y la cultura nos distinguen del resto de las especies, haremos una revisión acerca de cómo estas condiciones influyen en nuestras elecciones de pareja. Para finalmente

hacer un recorrido por las estrategias usadas para elegir pareja, tanto de parte de las mujeres como de los hombres.

Finalmente concluiremos haciendo un análisis de la importancia histórica del concepto de selección sexual. Revisaremos la importancia evolutiva de este proceso y como ha influido a la especie humana. Analizaremos como las condiciones de la vida humana han modificado el proceso de selección sexual, dando lugar a matices que no habrían sido favorecidos solamente mediante el proceso bioevolutivo; cómo y por qué se han modificado los mecanismos iniciales (producto del proceso bioevolutivo), qué mecanismos han surgido y cuáles han desaparecido a raíz del desarrollo cultural y racional.

CAPÍTULO I

Las ideas de Darwin acerca de la selección sexual

En "*On the Origin of Species*", Darwin observó que así como en la domesticidad aparecen particularidades en un sexo que quedan hereditariamente unidas en el otro sexo, igual sucede en la naturaleza. De este modo se hace posible que los dos sexos se modifiquen mediante la selección natural en relación con sus diferentes costumbres o que un sexo se modifique con relación al otro, como ocurre comúnmente. A esto lo llamó *selección sexual* y la explicó como una forma de selección dependiente, no de una lucha por la existencia en relación con otros seres orgánicos o con condiciones externas, sino de una lucha entre los individuos de un sexo (por lo general machos) por la posesión del otro sexo. El resultado no es la muerte del competidor desafortunado, sino dejar poca o ninguna descendencia; pero en muchos casos la victoria depende no tanto del vigor natural como de la posesión de armas especiales limitadas al sexo masculino. Cuando machos y hembras tienen las mismas costumbres en general, pero difieren en su estructura, éstas diferencias han sido producidas mediante individuos machos que han tenido en generaciones sucesivas alguna ligera ventaja sobre otros machos, en sus armas, medios de defensa o encantos, que han sido transmitidos solamente a su descendencia masculina (Darwin, 1859).

En "*The descent of man, and selection in relation to sex*" (1871) Darwin definió a la selección sexual como "la selección que surge por las diferencias en el éxito de apareamiento (el número de apareamientos y la progenie que logra tener un organismo en un tiempo determinado).

Darwin (*The descent of man, and selection in relation to sex*" 1871) observó que en los animales que tienen sexos separados, los machos forzosamente difieren de las hembras en sus órganos reproductivos y sus caracteres sexuales primarios. Pero los animales con distinto sexo, con frecuencia también muestran diferencias en lo que Hunter llamó los caracteres sexuales secundarios, los cuáles no están directamente relacionados con el acto de la reproducción, por ejemplo, los machos poseen ciertos órganos sensoriales o de locomoción con el fin de localizar o alcanzar más fácilmente a

las hembras, mientras que ellas carecen de esas características, o las tienen de manera menos desarrollada, también, los machos tienen órganos de aprehensión para sujetar a las hembra de manera segura (Hunter, 1786). Estos últimos órganos, que están infinitamente diversificados son considerados órganos primarios, aunque en ocasiones es difícil su clasificación, los considero apéndices complejos al estudiarlos en el ápice del abdomen en insectos machos. Y considero que a no ser que el término de caracteres sexuales primarios esté limitado a las glándulas reproductoras, es difícil determinar si estos órganos son primarios o secundarios.

Para Darwin fue claro que las hembras con frecuencia difieren de los machos presentando órganos para la alimentación y la protección de sus crías, cómo son las glándulas mamarias y los sacos marsupiales. En pocos casos los machos poseen órganos similares, como es el caso de ciertos peces que poseen receptáculos para óvulos o como el caso de ciertas ranas que desarrollan éstos receptáculos de manera temporal. Las hembras de la mayoría de las abejas tienen un aparato especial para recoger y llevar polen, así como también su ovopositor está modificado para poder picar en defensa de las larvas y la comunidad. Hay otras diferencias sexuales muy lejanamente relacionadas con los órganos reproductores primarios en los que se interesó Darwin, como son el tamaño, la fuerza, las armas o medios de defensa contra los rivales, la coloración llamativa, los ornamentos, la capacidad de cantar y otros caracteres similares (Darwin, 1871).

Además de las diferencias sexuales primarias y secundarias, los machos y las hembras de algunos animales se diferencian en estructuras relacionadas con los hábitos de vida y nada o sólo indirectamente con las funciones reproductivas. Las hembras de ciertas moscas (Culicidae y Tabanidae) son succionadoras de sangre, mientras que los machos, viven en las flores y tienen bocas carentes de mandíbulas (Westwood, 1840). Los machos de ciertas polillas y algunos crustáceos tienen bocas imperfectas y cerradas por lo que no pueden alimentarse. Los machos de ciertos cirripedes viven como plantas epífitas ya sea sobre la hembra o en forma hermafrodita y están desprovistos de boca y pinzas prensiles. En estos casos es el macho quién ha sido modificado perdiendo importantes órganos, que las hembras poseen. En otros

casos es la hembra quién pierde alguna de sus partes. Las hembras de luciérnagas carecen de alas y también hay muchas hembras de polillas que nunca abandonan el refugio, pero la razón de esto y de muchas diferencias análogas no fue explicada por Darwin. Él notó que las diferencias estructurales relacionadas con la conducta entre ambos sexos están limitadas a “animales inferiores”. En el Huia de Nueva Zelanda la diferencia es extraordinariamente grande, tal como lo demostró el trabajo del Doctor Buller ('Birds of New Zealand', 1872) Dónde el macho usa su fuerte pico para atrapar la larva de insectos en madera descompuesta, mientras la hembra sonda las partes más blandas con su pico que es más largo, curvo y flexible, y así se ayudan mutuamente. En la mayoría de los casos, las diferencias estructurales están relacionadas con la propagación de la especie, por lo que una hembra que tiene que alimentar a varios óvulos requiere más alimento que un macho y por lo tanto requiere un medio que se lo brinde. Un macho, que vive durante muy poco tiempo, con el fin de conseguir alimento puede perder órganos en desuso sin daño alguno, pero conservan sus órganos de locomoción en estado perfecto para poder acceder a la hembra. Por otro lado, las hembras, pueden sacrificar órganos de vuelo, nado o paseo, si gradualmente adquiriera hábitos que los volvieran inútiles (Darwin, 1871).

Hasta aquí Darwin solamente se refiere a la selección sexual. Y explica que esta depende de la ventaja que ciertos individuos tienen sobre otros individuos del mismo sexo y especie respecto a la reproducción. Pero cuando, como en los casos ya mencionados, ambos sexos difieren en las estructuras relacionadas con los hábitos de vida, sin duda han sido modificados por selección natural y por la herencia limitada a cada uno de los sexos (Darwin, 1871).

Los órganos sexuales primarios y los que se utilizan para alimentar o proteger a las crías, están bajo la misma influencia, los individuos que generaron o alimentaron de la mejor manera a sus descendientes dejaron una mayor progenie con esa característica superior, mientras que los que no lograron alimentar de manera eficiente a sus crías tendrán una menor progenie la cual a su vez será más débil (Darwin, 1871).

Debido a que el macho debe encontrar a la hembra, requiere de órganos sensoriales y de locomoción, pero si estos órganos son necesarios para otros

propósitos de la vida, como es generalmente el caso, éstos se desarrollaran por selección natural. Cuando el macho ha encontrado a la hembra, con frecuencia requiere de órganos prensiles para poder retenerla; así es el caso que el Alfred Russel Wallace observó en los machos de ciertas polillas que no pueden copular a la hembra si sus tarsos o patas están rotos. Los machos de muchos crustáceos oceánicos, al llegar a la adultez modifican sus patas y antenas de una manera extraordinaria para poder prensar a la hembra, podemos pensar que desarrollan estas características dado que son constantemente arrastrados por las olas del mar abierto y éstos órganos les permiten conservar la especie, por lo que podemos considerarlos producto de la selección natural (Darwin, 1871).

Algunos animales que se encuentran extremadamente “bajos en la escala evolutiva” han sido modificados por esta misma razón, así los machos de ciertos gusanos parásitos al alcanzar su máximo desarrollo tienen la superficie de la parte terminal baja de sus cuerpos áspera y con esto retienen a las hembras. Darwin consideró esto como resultado de la selección sexual, ya que ésta característica aumenta el éxito reproductivo (Darwin, 1871).

Cuando los dos sexos tienen los mismo hábitos de vida y el macho tiene órganos sensoriales o de locomoción más desarrollados que la hembra, puede ser porque la perfección de éstos sea imprescindible para encontrar a la hembra, pero en la gran mayoría de los casos, solamente sirven para darle ventaja al macho sobre otros machos, por lo que aquellos que estén bien dotados tendrían éxito en el apareamiento con la hembras, y según la estructura de la hembra estarían igualmente adaptados para sus hábitos ordinarios de la vida (Darwin, 1871).

Dado que en tales casos los machos han desarrollado estas estructuras y se han conservado no por la ventaja de supervivencia que éstas le brinden, sino porque le dan ventaja sobre otros machos para conseguir pareja y de esta manera transmitir esa ventaja por medio de sus genes a sus descendientes machos, podemos adjudicar estas características a la selección sexual. Fue esta importante distinción lo que llevó a Darwin a señalar este tipo de selección. Sin embargo, en la mayoría de los casos es

imposible distinguir entre los efectos de la selección natural y la sexual. Darwin decidió no abundar en este tema y sólo limitarse a dar algunos ejemplos (Darwin, 1871).

Hay muchas otras estructuras e instintos que han sido desarrollados a través de la selección sexual, como son las armas de ofensa y los medios de defensa de los machos para luchar y alejar a sus rivales, sus variados ornamentos, la producción de sonidos vocales o instrumentales, glándulas para emitir olores, entre otras. Todas estas estructuras sirven para excitar o atraer a la hembra (Darwin, 1871).

Está claro que estas características son resultado de la selección sexual y no de la natural, dado que no les brindan mayor adaptación a la vida sino que solamente les permite dejar una prole de mayor tamaño y mejor dotada. Además las hembras no poseen estos caracteres y pueden sobrevivir y procrear. A estos es a lo que Darwin llamó los caracteres sexuales secundarios (Darwin, 1871).

Darwin observó que así como el hombre puede mejorar las razas de sus gallos de pelea mediante la selección de los gallos ganadores, entonces concluyó que los machos más fuertes y mejor provistos de armas han prevalecido en la naturaleza y han mejorado la especie. Una pequeña variabilidad que le de cierta ventaja en competencias mortales sería suficiente para que la selección sexual actúe y es cierto que los caracteres sexuales secundarios son muy variados. Así como el hombre puede embellecer, según su gusto a sus aves de corral machos, parece que también las hembras en la naturaleza eligen a los machos más atractivos tomando en cuenta su belleza u otras cualidades. Darwin consideraba que a simple vista era muy improbable que las hembras tuvieran la capacidad de discriminar a los machos según su gusto, sin embargo consideraba que era un hecho y en su trabajo aspiraba a demostrar que ellas realmente tienen esta fuerza de selección (Darwin, 1871).

No logró explicar de manera precisa cómo actúa la selección sexual en general. Pero confió en que los naturalistas que ya creían en la mutabilidad de las especies, al leer su trabajo convendrían con él en que la selección sexual ha jugado un papel importante en la historia de la vida. Es un hecho que en casi todos los animales se presenta una lucha entre los varones por la posesión de las hembras. Por lo tanto las

hembras tienen la posibilidad de seleccionar entre varios machos a uno, en algunos casos las peleas entre los machos llegan a ser muy severas. Es por esto que muchas aves migratorias, los machos llegan antes que las hembras para preparar su territorio (Darwin, 1871). La causa de estas diferencias entre machos y hembras en sus períodos de arribo y maduración son lo suficientemente obvias. Aquellos machos que migren primero a cualquier región, o los que en primavera están listos primero para fertilizar podrán dejar una progenie más numerosa y además podrán heredar estos instintos y constituciones a mayor número de individuos. Se debe tener en cuenta que habría sido imposible cambiar drásticamente el tiempo de madurez sexual en las hembras, sin interferir con el periodo de gestación. En general todos los animales con sexos separados luchan constantemente por la posesión de las hembras (Darwin, 1871).

Cuando los sexos existen en exactamente igual número, los varones peor dotados se aparean y dejan descendencia en el mismo número que los mejor dotados. De varios hechos, Darwin dedujo que la mayoría de los animales en los cuales los caracteres sexuales secundarios están bien desarrollados, los machos siempre exceden en número a las hembras. Si existiera una proporción 2:1 o 3:2 de machos y hembras, el asunto sería simple, los varones mejor dotados o más atractivos dejarían mayor descendencia. Pero después de investigar las proporciones numéricas de los sexos, consideró que no existía una gran desigualdad (Darwin, 1871).

En muchos casos los varones que dominan a sus rivales no logran la posesión de las hembras. El cortejo de los animales es muy complejo. Las hembras prefieren aparearse con machos adornados, buenos cantores o que hagan mejor cortejo, pero puede ser también que prefieran a los machos vigorosos. Así las hembras más vigorosas, serán las primeras en criar y podrán elegir entre varios machos, y aunque pueden no seleccionar siempre al más fuerte o al mejor armado, siempre seleccionará al más atractivo. Así que las parejas que arriban primero en la temporada reproductiva, tendrán mayores ventajas de aumentar su descendencia y esto no necesariamente va de la mano de la fuerza y la lucha sino de muchas otras atracciones (Darwin, 1871).

Hemos mencionado ya las generalidades que Darwin observó en la mayoría de las especies, sin embargo, también notó que aunque es poco común el caso de las especies en que los machos seleccionan a las hembras, existen y se aplican los mismo principios que cuando son las hembras las seleccionadoras (Darwin, 1871).

Concluye comentando que de las diversas leyes de la herencia, hemos aprendido que los caracteres de los padres, generalmente, tienden a desarrollarse en sus descendientes del mismo sexo, a la misma edad y periódicamente en la misma estación del año a la que aparecieron por primera vez en los padres. Pero estas reglas, debido a causas que él desconocía, no podían fijarse. Observó que durante la modificación de una especie, los cambios sucesivos fácilmente pueden ser transmitidos de formas diferentes; unos a un sexo y otros a ambos; unos al descendiente en una edad y otros al descendiente en cualquier edad. No sólo son las leyes de herencia sumamente complejas, sino también las causas que inducen y gobiernan la variabilidad. Las variaciones así inducidas, son conservadas y acumuladas por la selección sexual, que es en sí mismo un asunto sumamente complejo, que depende del enamoramiento, el coraje o la rivalidad de los machos, así como de la percepción y el gusto de la hembra. La selección natural también en gran parte, dominará la selección sexual que tiende hacia el bienestar general de la especie (Darwin, 1871).

La selección sexual nunca actúa en ninguna especie antes de que la edad reproductiva llegue. Es probable que los machos tiendan a variar hasta alcanzar la edad reproductiva, no sólo porque no requieran de esas características antes, sino también porque algunas de estas características pueden ser peligrosas durante la edad temprana, como puede ser adquirir colores muy vistosos que los hagan muy conspicuos ante sus enemigos o adquirir grandes estructuras como los cuernos que requieren gastar energía que se requiere durante el desarrollo. Que estas variaciones no aparecieran en organismos jóvenes debió haber sido eliminado a través de la selección natural. Aunque para los machos adultos existen estas mismas desventajas al desarrollar estos caracteres, el beneficio que les brinda reproductivamente es mayor en balance (Darwin, 1871).

Las variaciones que aparecen en los machos con la finalidad de someter a otros machos, encontrar, asegurar y conquistar a las hembras, pueden aparecer también en las hembras, sin embargo si estas características no son utilizadas por ellas se eliminan por medio de la selección natural. Darwin reunió evidencia en animales domésticos, mostrando que las variaciones de todo tipo, son cuidadosamente seleccionadas, a través de la recombinación genética y las muertes por accidentes. En consecuencia, en estado natural, si la variación aparece en la línea de las hembras y sólo se transmite en esa línea, es muy probable que esta variación desaparezca. Si en lugar de esto, la variación se transmite a ambos sexos, los caracteres que sean ventajosos para los machos pueden ser preservados por ellos a través de la selección sexual, y ambos sexos, por consecuencia se modificarían de la misma manera, aunque estos caracteres no sean usados por las hembras. Finalmente, las hembras pueden adquirir por transferencia, caracteres de los machos (Darwin, 1871).

Como las variaciones suceden a edad avanzada y se transmiten generalmente a uno de los sexos, han sido aprovechadas y acumuladas por la selección sexual en relación a la reproducción de la especie. Es entonces cuando aparece un hecho inexplicable: las variaciones similares no son acumuladas con la misma frecuencia por la selección natural en relación con los hábitos de vida. Si esto ocurriera, los dos sexos serían modificados de manera diferente para capturar a sus presas o para escapar de los peligros. Estas diferencias en realidad ocurren sobre todo en las especies "inferiores". Pero esto implica que los dos sexos siguen hábitos diferentes en sus luchas para la sobrevivencia, lo que es una circunstancia rara con los animales más complejos. Sin embargo, es muy diferente con respecto a las funciones reproductivas, en las cuales los sexos necesariamente se diferencian. Para las variaciones en estructuras relacionadas con esta función, regularmente sólo se transmiten a un sexo; y tales variaciones, así conservadas y transmitidas, han dado lugar a caracteres sexuales secundarios (Darwin, 1871).

CAPÍTULO II

Historia del concepto de selección sexual

La selección sexual fue la solución que Darwin dio al porqué han evolucionado caracteres tan conspicuos como, los colores brillantes, cuernos en machos de diversas especies, entre otras características. Él propuso dos tipos de selección sexual: competencia entre machos por acceso a las hembras (selección intrasexual) y la selección o preferencia de las hembras por algunos fenotipos machos sobre otros (selección intersexual) (Futuyma, 1998). Darwin no tenía una explicación real de porqué los machos compiten con más frecuencia por el acceso a las hembras de lo que lo hacen ellas por los machos, es decir, se observa que desde los insectos hasta los humanos en general, los machos cortejan y las hembras elijen (Darwin, 1871).

La selección sexual fue una idea radical por varias razones. Primero, era un concepto verdaderamente novedoso en el siglo XIX. Aunque la teoría de la selección natural fue predicha por muchos pensadores de los siglos XVIII y XIX como Jean-Baptiste de Lamarck, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, Frederic Cuvier, Thomas Malthus, y Robert Chambers, así como su codescubridor Alfred Russell Wallace (1870, 1889), la idea de que la selección de pareja pudiera moldear la forma física de un organismo no tenía precedente alguno. Además, la selección sexual incorporó la idea de Darwin de que la evolución era un asunto de reproducción diferencial más que de supervivencia diferencial. Finalmente, Darwin reconoció que los motores de la selección sexual son los cerebros y cuerpos tanto de los rivales sexuales como de las parejas potenciales y no las características de un hábitat físico o de un nicho ecológico (Miller, 1994; Miller y Todd, 1995).

Darwin observó que debido al papel selectivo que generalmente tienen las hembras en la copulación, éstas representan una parte fundamental en la evolución.

Estas observaciones incomodaron a muchos biólogos victorianos que aceptaban que la competencia masculina por acceso a las hembras era un proceso importante y necesario para la evolución, pero rechazaron completamente la posibilidad de que la selección femenina de la pareja diera origen a la forma humana (Cronin, 1991).

El propio codescubridor de la selección natural Alfred Russell Wallace estaba muy escéptico acerca de la selección a través de la selección femenina. Él dudaba que esta selección por parte de las hembras pudiera dar origen en los machos a ornamentos para el cortejo y que además, ellas tradujeran la presencia de estos ornamentos en características como fuerza, vitalidad y capacidad de gastar recursos en ellos sin perjuicio al organismo que los porta (Wallace, 1889). El escepticismo de Wallace es extraño, ya que sus análisis acerca de camuflaje y mimetismo, propusieron una forma de selección perceptiva por parte de las hembras (y machos) predatoras (Wallace, 1870, 1889). Si los predadores femeninos pueden provocar la evolución de colores brillantes de advertencia en sus presas, ¿Por qué no podrían dar origen a la evolución de colores brillantes para el cortejo en machos? Así, la teoría de Darwin (1871) acerca de la selección sexual fue recibida con un gran escepticismo, y fue ignorada por la mayoría de los investigadores de la época.

La síntesis moderna de la genética mendeliana y el darwinismo en los años 30's del siglo pasado vieron a la selección masculina como una subclase de la selección natural pero siguió ignorando a la selección por preferencias femeninas. Se asumió que los ornamentos sexuales existían para intimidar a otros machos o como marcadores para el reconocimiento de la especie y de esta manera evitar la copulación entre especies (Huxley, 1938; Cott, 1940). La selección sexual continuó olvidada por varias décadas, la psicología conductista ni siquiera se ocupaba de la evolución por lo que estaba lejos de realizar experimentos realistas sobre la selección de pareja. La idea de que el macho invirtiera recursos en ornamentos sólo para atraer a su pareja resultaba ridícula debido a los costos para el organismo. El sexismo dentro de la biología persistió negándole el poder que tenía a la selección por parte de las hembras hasta 1970 (Miller, 1993). Cuando algunos psicólogos evolucionistas como Edward

Westermarck (1894) y Havelock Ellis, la usaron para explicar muchos aspectos de la mente y el cuerpo humano.

Ronald A. Fisher (1915, 1930) fue uno de los pocos biólogos que estudió formalmente a la selección sexual. Él observó a la preferencia por ciertas parejas como un rasgo legítimamente biológico y susceptible a la variación hereditaria y esta idea lo condujo a postular un proceso llamado selección sexual “*runaway*” (*desbocado*) (*desbocado*); en este postulado se establece una retroalimentación positiva entre la preferencia de las hembras por ciertas características en los machos y el desarrollo de esas características en machos, esto dio un paso hacia el camino correcto a la explicación del desarrollo y mantenimiento en las poblaciones de características exageradas en machos de muchas especies. Pero Fisher no explicó el origen evolutivo de las preferencias femeninas hacia estos rasgos. Julian Huxley (1938) criticó la teoría de Fisher, lo que volvió a apagar el interés por la teoría de la selección sexual en general.

El renacimiento de la selección sexual fue rápido, dramático y único, una de las más grandes teorías, aceptada finalmente, un siglo después de su postulación. La publicación de “El Centenario de la Selección Sexual” (Campbell, 1972) nos muestra algunas ideas descuidadas por Darwin acerca del tema. Robert Trivers (1972) finalmente explica porque los machos cortejan y las hembras elijen. Él señaló que la inversión total que las hembras de casi todas las especies deben invertir en sus crías, las convierten en un recurso limitado por el que los machos deben competir: las diferencias en la inversión que hace cada sexo en sus crías conduce a que haya también diferencia en la selectividad de pareja. Zahavi (1975) intensificó el debate con su llamado “handicap” (principio de desventaja), sugiriendo que la extravagancia y el alto precio de contar con ornamentos sexuales son una muestra de calidad genética (ej. sólo los pavorreales sanos puedan permitirse tener enormes colas).

Surge la sociobiología, y dado que era una rama muy reciente en la ciencia existía un debate acerca de la delimitación de su campo de estudio. E. O. Wilson, (1975) consideraba que la sociobiología debía ser un campo independiente de estudio basado en la biología de poblaciones explicándolas principalmente desde el punto de

vista evolutivo. Este debate atrajo el interés hacia la evolución del comportamiento social y sexual. Los nuevos modelos de genética de poblaciones de O'Donald (1980), Lande (1981) y Kirkpatrick (1982) mostraron la viabilidad matemática del proceso de selección sexual "*runaway*" (*desbocado*) que Fisher postuló. Nuevos experimentos conductuales sobre animales mostraron que las hembras de muchas especies presentan una marcada preferencia hacia ciertos rasgos masculinos (Andersson, 1982; Catchpole, 1980; Moller, 1988; Ryan, 1985). Se hicieron importantes publicaciones corregidas de la teoría de la selección sexual de forma general (Bateson, 1983; Bradbury y Andersson, 1987), en insectos (Blum y Blum, 1979) y humanos (Betzig, et al. 1987). Eberhard (1985) argumentó que una explicación factible a la amplia variedad y complejidad en los genitales de diversas especies de machos es la preferencia femenina a ciertas clases de genitales, así como también consideró como explicación a este fenómeno al conflicto sexual. Finalmente, los expertos en primates comenzaron a apreciar el papel de la selección sexual en los sistemas sociales de primates (Byrne y Whiten, 1988, De Waal, 1982; Dunbar, 1988; Smuts, 1985) y Symons (1979) aplicó la teoría de selección sexual en humanos de una manera sin precedente. Una vez que los biólogos consideraron la posibilidad de que existiera una selección de pareja por parte de las hembras, surgieron pruebas que apoyaron su existencia y su importancia (Andersson, 1994; Cronin, 1991). Mas recientemente Parker en 1979 definió un nuevo tema dentro de la selección sexual, al que llamó conflicto sexual, este explica como ciertas estrategias de selección sexual y de reproducción exitosa para uno de los sexos puede a su vez limitar o disminuir el éxito del otro.

La selección sexual es un importante tema de la biología evolutiva y conductual que se ha pesar de su rápido desarrollo en la última décadas y sus importantes aportaciones para la comprensión de muchos procesos biológicos, aún quedan muchas preguntas sin contestar, lo que hace de esta área un amplio campo de estudio apasionante, que involucra no sólo a la biología sino a muchas disciplinas más, haciéndolo un campo de estudio con infinitas posibilidades de grandes descubrimientos.

CAPÍTULO III

Criterios de selección de pareja y mecanismos de selección sexual

De acuerdo con Darwin (1871) la selección sexual surge de las diferencias en el éxito reproductivo de los seres vivos causado por la competencia para obtener pareja. Esto requiere de reproducción sexual, es decir de la combinación de materiales genéticos de dos organismos. No necesariamente requiere de sexos diferentes, ya que se ha observado competencia para obtener pareja en organismos unisexuales que intercambian material genético. El resultado más evidente de la selección sexual en animales y plantas depende, de las diferencias entre las propiedades de sus gametos llamada anisogamia; dónde las hembras producen pocos gametos de gran tamaño y con gran cantidad de nutrientes, mientras que los machos producen un gran número de gametos pequeños y móviles, y es la base de las diferencias sexuales en conducta y morfología (Andersson, 1994).

Esto también provoca un conflicto entre las estrategias reproductivas de los sexos, mientras que los machos pueden copular con varias hembras y solamente sufrir una pequeña reducción en su adecuación en caso de copular con una hembra menor calidad genética, las hembras son fertilizadas por un solo macho, por lo tanto, su adecuación puede sufrir una grave reducción si se aparea con un macho de mala calidad genética. Además, comúnmente, las hembras son recurso limitado, dado el peligro que corre su inversión al hacer una mala selección de pareja, ellas deben ser muy cuidadosas, lo que las hace muy selectivas y por tanto no de tan fácil acceso para

los machos, por lo que éstos deben competir por aparearse (Andersson, 1994; Futuyma, 1998). En algunas especies, sin embargo, los machos son el recurso limitado para las hembras. Esto se puede observar en algunos peces aves dónde el macho es el encargado del cuidado de las crías. Las hembras presentan colores llamativos y en general caracteres sexuales secundarios más acentuados; así como también competencia entre ellas por el acceso a los machos (Andersson, 1994).

En algunas especies, como es común en insectos, el macho no sólo provee a la hembra de sus espermatozoides, sino también, con grandes y nutritivos espermátóforos que la hembra ingiere, esto le permite producir más gametos. Cuando el alimento es abundante, los machos pueden producir espermátóforos fácil y rápidamente, sin embargo, cuando hay escasez de alimento, las hembras buscan obtener más espermátóforos, muchas veces, esto lo logran apareándose con varios machos (Futuyma, 1998).

La forma más simple de revisar el estado actual de la teoría de la selección sexual es explorando los diferentes tipos de criterios usados por los animales para seleccionar a sus parejas. Esto es porque con frecuencia podemos observar competencia entre miembros del mismo sexo y selección entre sexos opuestos. Actualmente existen dos grandes escuelas de pensamiento acerca de los criterios de selección de pareja. El grupo de Zahavi (1975) que apoya "handicap" (principio de desventaja) que enfatiza la selección de indicadores genéticos, también llamado selección de "buenos genes" (good genes), "buen sentido" (good sense) o "descendencia saludable" (healthy offspring). Por otro lado está el grupo de R. A. Fisher (1930) que apoya el principio de "runaway" (desbocado) enfatizando la selección de demostraciones estéticas, también llamada selección del "good taste" o "hijo atractivo" (sexy son). En la biología evolutiva estos diferentes criterios de selección de pareja fueron considerados modelos en competencia para explicar cómo trabaja la selección sexual, pero ahora, existe evidencia que apoya a ambos e incluso se ha demostrado que son complementarios, ya que ambos mecanismos pueden ser importantes en la evolución de las preferencias femeninas por caracteres conspicuos en los machos, especialmente si la condición del carácter está directamente relacionado con la

nutrición y salud del individuo (Andersson, 1986, 1994; Pomiankowski, 1988; Grafen, 1990; Iwasa et al. 1991; Maynard Smith, 1991).

Por supuesto que la selección de pareja puede favorecer muchas otras importantes cualidades, como son la habilidad del cuidado parental, la inversión de recursos (Clutton-Brock, 1991; Hoelzer, 1989; Price et al. 1993), fertilidad (Bakery Bellis, 1995; Singh, 1993), distancia genética óptima, así como similitud de apariencia, comportamiento y personalidad (Buss, 1985; Rushton, 1989; Thiessen y Gregg 1980).

El origen de la selección de pareja.

La selección de pareja funciona, rechazando a algunas parejas potenciales y aceptando o solicitando a otras. En casi todas las especies, las hembras se oponen a cópulas con machos no deseados y solicitan activamente cópulas con machos deseados. De la misma manera, los machos persiguen a las hembras deseadas e ignoran a las solicitudes de cópula de hembras no deseadas (Brownmiller, 1975; Rodman y Mitani, 1987).

La explicación más básica para entender porqué se desarrollan estos mecanismos de selección de pareja, aún cuando implican un gran gasto de tiempo, energía y recursos que podrían incluso comprometer la supervivencia y la propia selección sexual al verse reducidos sus recursos (Pomiankowski, 1987; Reynolds y Gross, 1990) es que el apareamiento al azar es poco beneficioso, una pareja poco atractiva y poco saludable dará crías poco atractivas y poco saludables, lo que hace conveniente pagar por una selección más exigente que permita que las crías tengan una mayor calidad genética. Incluso dentro de la especie humana, las mujeres que rechazan el papel de los genes en el comportamiento humano, eligen con mucho cuidado a sus donantes de esperma (Scheib, 1994).

Darwin no logró explicar el origen de la selección femenina, sin embargo Ronald Fisher (1915) desarrolló una teoría coherente, en la que sugiere que la preferencia sexual por características particulares puede conferir alguna ventaja selectiva y así

fijarse en la especie. El concibió un proceso con dos pasos. Suponiendo que surgen características en los machos que le confieren alguna ventaja para la supervivencia, por otro lado las hembras elegirán a machos con diversas características, sin embargo aquellas que elijan a los machos con la característica ventajosa, tendrán una mayor progenie con mayores posibilidades de supervivencia, los machos de la progenie heredarán ese carácter beneficioso mientras que las hembras de la progenie heredaran la preferencia por machos con esas características (Andersson, 1994).

Los mecanismos de selección sexual pueden evolucionar de manera directa por la propia capacidad de seleccionar buenas parejas y por otros tres procesos menos predecibles y adaptables: (1) la mutación, (2) el flujo genético, y (3) la relación genética con otro rasgo que afecte al flujo genético, a la selección natural o a la selección sexual. Estos tres últimos procesos regularmente producirán cambios dañinos en los mecanismos de selección de pareja, por lo que serán eliminados. Pero algunos de estos cambios persistirán por el azar, la utilidad o el efecto *“runaway”* (*desbocado*). La falta de predicción de estos últimos tres procesos es importante en la explicación de la diversidad de ornamentos sexuales seleccionados dentro de una especie o incluso en especies muy cercanas (Eberhard, 1985; Miller y Todd, 1995).

Selección sexual por selección de la pareja

Darwin (1859) notó que los rasgos sexualmente seleccionados eran generalmente más complejos en los machos que en las hembras. Él desarrolló la hipótesis de que estas diferencias sexuales (dimorfismos) eran producto de la selección de pareja por parte de las hembras y de la competencia entre machos por el acceso a ellas. Ahora sabemos que Darwin tenía razón. Cuando la selección de pareja ocurre, las hembras generalmente hacen la selección. Trivers (1972) dijo en su teoría de la inversión parental, que el sexo que invierte más tiempo y energía en nutrir a sus descendientes será el recurso limitante en la población, y por tanto debe ser el que elija a la pareja. E inversamente, el sexo menos que hace menor inversión debe competir por el acceso al recurso limitante (típicamente hembras).

Los rasgos sexualmente seleccionados evolucionan por dos procesos diferentes. El primero, la competencia entre individuos del mismo sexo para lograr copular con el sexo opuesto, llamado "la competencia intrasexual". Los machos, por ejemplo, puede competir directamente para copular con hembras fértiles o competir indirectamente por alimento, territorio, estados de jerarquía o sociales que puede aumentar las probabilidades de acceso a hembras fértiles. En estas situaciones, las hembras no son exactamente las que elijen a los machos, sin embargo, éstas no consienten el sexo con machos que no posean alimento, territorio, o la jerarquía que ellos necesitan para reproducirse (Sefcek et al. 2007).

El segundo, los rasgos sexualmente seleccionados pueden surgir por la selección del compañero reproductivo que muestre los rasgos preferidos, no tiene que ser consciente, racional o deliberado. La selección del compañero se refiere tanto a los procesos conscientes como a los inconscientes que pueden ser psicológicos, fisiológicos o ambos (Miller, 1998). Es decir, la selección de pareja ocurre siempre que un organismo tenga mayor probabilidad de copular debido a que cuenta con características preferidas por el individuo seleccionador. Si el rasgo sexualmente favorecido es hereditario, el rasgo será transmitido a los descendientes. Si tanto el rasgo como la preferencia por ese rasgo son hereditarios, una retroalimentación positiva se presenta la selección por "runaway" (desbocado) de tal modo que las generaciones subsecuentes tanto el rasgo como la preferencia por él se intensifiquen (Miller, 1993; Fisher, 1958/ 1999). Si los rasgos seleccionados se presentan en uno de los sexo y la preferencia por él se presenta en el otro sexo, se desarrollará dimorfismo sexual en esa característica (Sefcek et al. 2007).

En algunas especies (como los pájaros socialmente monógamos), ambos sexos son seleccionadores. En estos casos la selección de pareja mutua conduce a diferencias sexuales pequeñas o ausentes en rasgos ornamentales, dado que cada sexo usa el mismo rasgo como criterio de selección. Miller (2000) dice que el tamaño cerebral y la inteligencia en humanos son resultado de una selección mutua.

Selección por beneficios directos

Casi todos los modelos de selección de pareja se centran en aspectos heredables del éxito reproductivo y la viabilidad, pero también los aspectos no genéticos pueden favorecer a la selección sexual (William, 1975; Searcy, 1982; Thornhill y Alcock, 1983, Reynolds y Gross, 1990). El punto aquí son los beneficios directos que la hembra puede recibir para ella o sus crías, como pueden ser alimento, cuidados parentales, buenos territorios, es decir todo aquello que ayude a la hembra a incrementar sus posibilidades de supervivencia inmediata así como un mayor éxito reproductivo. Bajo esas circunstancias existe una presión de selección en las hembras para reconocer a los machos que son mejores proveedores por medio de ciertas características correlacionadas con ello. Una vez que esta capacidad ha evolucionado en las hembras, solamente seleccionarán parejas que cumplan con éstas características (Andersson, 1994).

Las hembras pueden obtener ventajas no genéticas de la selección de la pareja favoreciendo a aquellos machos que ofrezcan beneficios materiales (Searcy, 1982). Los mejores ejemplos de tal abastecimiento se presentan en insectos machos que dan regalos nupciales como espermatozoides o presas (Thornhill y Alcock, 1983), los machos de aves monógamas aprovisionan a la descendencia (Clutton-Brock, 1991). El abastecimiento por parte del macho es útil a las hembras porque esto aminora la inversión alimenticia y energética de producir huevos, gestar a las crías y alimentarlas. Pero el abastecimiento del macho a hembras durante el cortejo o a las crías después del nacimiento no es común, con excepción de las aves, que en su mayoría (más del 90%) tienen un sistema reproductivo socialmente monógamas; la monogamia social, es el sistema de apareamiento en el cual los machos y las hembras son exclusivos durante tiempos variables, sin embargo se considera como tiempo mínimo el necesario para procrear al menos una cría. La mayoría de estas especies son monógamas sociales secuenciales, es decir se aparean con una pareja exclusivamente por un tiempo hasta que la pareja muere o se cambia por otra. (Lack 1968; Clutton-Brock, 1991). Por otro lado se ha observado que si las hembras muestran una preferencia por machos que han sido buenos proveedores con descendientes producto de copulas

previas, entonces esta conducta en los machos se ve reforzada, más por la búsqueda de la cópula que por el propio instinto de cuidado parental (Seyfarth, 1978; Smuts, 1985). Los biólogos a menudo confunden esta conducta con la de un padre comprometido con sus crías.

Los machos con habilidad parental resultan atractivos para las hembras en muchas especies, ya que esto reducirá a la hembra la inversión energética para criar a sus descendientes, es por esto que las hembras elegirán a machos de gran tamaño que proveas de protección a ellas y a sus crías, o bien que brinden cuidados parentales a sus descendencia. Otro beneficio indirecto por el cual las hembras pueden elegir a ciertos machos y rechazar a otros, es por la posesión de recursos y territorios, esto se presenta en especies en que los machos son territoriales, por lo que deben competir con otros machos por defender sus recursos y son éstos quiénes serán elegidos por las hembras. Por lo que la competencia entre machos y la selección por parte de las hembras trabajan en combinación, si la dominancia del macho es importante para que los machos tengan acceso a copulas con hembras, y esta dominancia es heredable en cierto grado, entonces las hembras tendrán una descendencia más éxito al copular con estos machos dominantes (Andersson, 1994).

Selección por indicadores genéticos

Es aún más difícil entender el proceso evolutivo de las especies dónde ni la hembra ni su descendencia obtienen un beneficio directo del macho sino que éste sólo contribuye con sus genes. Estas especies no tienen ningún tipo de relación tras la copulación (Futuyma, 1998).

Algunas características del organismo o de su comportamiento puede funcionar como un indicador de la edad, la salud, la nutrición, el tamaño, la fuerza, la agresividad dominante, el rango social, la resistencia a enfermedades y el vigor. Estos indicadores genéticos pueden revelar tanto los rasgos que puede heredar genéticamente a su progenie (selección por “buenos genes”), como la habilidad que tendrá de proveer a su

pareja de recursos, protección y apoyo para la progenie, selección por “buenos padres” (good parents) (Miller, 1998).

El modelo indicador para este fenómeno, dice que la preferencia de la hembra por machos con ornamentos se da en el caso de que el éxito reproductivo sea hereditario, si se presenta varianza genética en el éxito reproductivo esto favorecerá al paso de varias generaciones que la mutación que permite esta varianza se fije en la población por selección natural (Futuyma, 1998). Pero estos rasgos preferidos por las hembras en los machos, no sólo tienen una función reproductiva, sino que también son utilizados para establecer dominancia entre machos. Se cree que esta función fue la que evolucionó primero y debido a esto es que las hembras comenzaron a preferirlo (Futuyma, 1998).

Fisher en 1915, Williams en 1966 y Zahavi en 1975 remarcaron la importancia de los indicadores genéticos en la selección sexual. Estos indicadores genéticos están sujetos al “principio de desventaja” ya que deben ser costosos para ser confiables porque sí no pueden ser falsificados fácilmente (Zahavi, 1975, 1991). Los indicadores genéticos se desarrollan más fácilmente cuando son dependientes de cierta condición, por lo que animales más sanos desarrollan indicadores genéticos más grandes o mejores, o simplemente hacen el mejor empleo de los indicadores genéticos que tienen. Los análisis matemáticos de Iwasa et al. (1991) confirman que los indicadores genéticos pueden evolucionar bajo la selección sexual aun cuando sean costosos. Otros modelos sugieren que los indicadores genéticos de “buen padre” evolucionan para mostrar no sólo recursos heredables, sino también buenos territorios (Grafen, 1990; Heywood, 1989; Hoelzer, 1989; Price et al. 1993). Los indicadores genéticos frecuentemente evolucionan mejor cuando la selección sexual “runaway” (*desbocado*) opera en ellos y las preferencias por estos rasgos (Andersson, 1986; Heywood, 1989; Pomiankowski, 1988; Tomlinson, 1988). Sin embargo, los indicadores solos, aún sin el proceso “runaway”, pueden evolucionar (Grafen, 1990).

La idea de los indicadores genéticos ha sido criticada por la “paradoja lek” (campos de apareamiento) (Williams, 1975; Maynard Smith, 1976; Kirkpatrick, 1987; Pomiankowski, 1987, 1995; Reynolds y Gross, 1990). Los leks son grupos de animales

donde las hembras eligen a su pareja de entre docenas de machos, éstas solamente reciben el espermatozoides del que eligen. Por ejemplo, en el XX (sp) el macho más atractivo puede llegar a tener 30 copulas en una mañana mientras que los machos promedio solamente tienen una (Boyce, 1990). En esta selección tan intensa se podría esperar que los rasgos atractivos se fijan en la población rápidamente (Fisher, 1930) y una vez fijados las hembras dejarían de ser tan exigentes en su selección ya que todos los machos tendrían las mismas características y todos serían igual de atractivos y esto haría los indicadores genéticos irrelevantes. Sin embargo esto no sucede.

Mediante tres procesos se puede mantener la variación de estos rasgos genéticos: la variación temporal, la variación espacial y la presión por mutación (Andersson, 1994). La variación temporal puede ser el resultado de la coevolución entre competidores ecológicos como puede ser depredador-presa u hospedero-parásito (Hamilton y Zuk, 1982; Hamilton et al. 1990; Low, 1990). La variación espacial de la selección se mantiene gracias a la combinación de áreas geográficas diferentes con la migración. La presión de mutación también mantiene la variación en la adecuación hereditaria debido a que la mayoría de las mutaciones son dañinas y dan lugar a un gran número de individuos con baja adecuación (Lande, 1981; Charlesworth, 1987; Kondrashov, 1988; Rice, 1988). De hecho algunos estudios muestran que los indicadores genéticos evolucionan mejor bajo la presión de una mutación parcial (Iwasa et al. 1991). Algunos estudios recientes, incluso sugieren que los rasgos seleccionados sexualmente son mucho más heredables y tienen mayor variabilidad genética que los rasgos seleccionados naturalmente (Moller y Pomiankowski, 1993; Pomiankowski, 1995; Wilcockson et al. 1995). La importancia de la adecuación hereditaria también está confirmada por experimentos donde las hembras que tienen oportunidad de elegir a su pareja tienen una prole con mayor calidad fenotípica que aquellas que no eligen a su pareja (Partridge, 1980; Reynolds y Gross, 1992). Debido a la selección femenina, los machos se han visto forzados a desarrollar ventanas que permitan ver claramente la calidad de sus genes. De esta manera son las hembras quienes moldean a los machos a funcionar como un tamiz genético de la especie (Atmar, 1991; Michod y Levin, 1988).

Selección de rasgos estéticos

Los primeros modelos para estudiar la preferencia por ciertos rasgos físicos fueron propuestos por R. A. Fisher (1930), Peter O'Donald (1962), Russell Lande (1981) y Mark Kirkpatrick. Estos modelos describen lo que Fisher llama el proceso "*runaway*" (*desbocado*), en el que la evolución de rasgos en el macho y las preferencias de la hembra, se convierte en un proceso de retroalimentación, ya que los machos presentarán las características que las hembras prefieren y su descendencia tendrá el carácter que atrae a la hembra, de este modo, la frecuencia de ese carácter aumentará junto con la frecuencia de la preferencia por el mismo (Futuyma, 1998).

Algunos rasgos han tomado la forma de características estéticas funcionando como indicadores genéticos que ayudan a llamar la atención, provocando excitación y aumentando las posibilidades de copular. Es decir, los seductores manipulan las percepciones de sus parejas potenciales y regularmente lo hacen de dos maneras frecuentemente complementarias entre ellas: que ya existan como preferencias latentes o sea que son un resultado colateral de algún proceso evolutivo previo y que coevolucionan como un rasgo de cortejo preferido a través del proceso "*runaway*" (*desbocado*) explicado por Fisher (Miller, 1998).

Algunas especies han mostrado preferencias latentes por ornamentos particulares aun cuando estos no hayan evolucionado en la especie. Burley (1988) mostró que la hembra de zebra prefiere machos con piernas decoradas con bandas de plástico rojo, y que rechazan a aquellos machos cuya decoración sea con bandas azul. Basolo (1990) mostró que las hembras de pez espada prefieren machos con aletas plásticas muy vistosas en la parte final de sus colas, esta preferencia provocaría la evolución de este rasgo. Y como estos, existen varios ejemplos, los que han hecho que los estudiosos del campo den una gran importancia a la percepción estética en la selección sexual usando términos como "zambullida sensorial" (*sensory dive*) (Endler, 1992, 1993), "trampa sensorial" (*sensory trap*) (West-Eberhard, 1984), "explotación sensorial" (*sensory exploitation*) (Eberhard, 1985; Ryan, 1990; Ryan y Keddy-Hector,

1992), “selección de señales” (signal selection) (Zahavi, 1991), y “la influencia del receptor en la evolución de las señales” (Guilford y Dawkins, 1991; Enquist y Arak, 1993). Como se puede predecir, los animales típicamente prefieren características más escandalosas, más largas, más coloridas, más frecuentes, más variadas y más novedosas que las promedio (Ryan y Keddy-Hector, 1992; Miller, 1993). Pero estas preferencias perceptuales pueden variar substancialmente a través de las especies, de acuerdo con los especialistas. Por ejemplo, las aves que se alimentan de moras pueden desarrollar una sensibilidad visual al color azul y esto puede favorecer a los ornamentos azules, mientras que aquellas que se alimentan de grosellas desarrollan sensibilidad al color rojo y por tanto favorecen la aparición de ornamentos rojos. Esta especialización perceptual puede ayudar a explicar la rápida divergencia en la selección de características sexuales (Endler, 1992, 1993). La efectividad de características estéticas en la pareja apoyan la teoría de Dawkins y Krebs (1978) dónde explican que las señales animales evolucionan frecuentemente para manipular a los receptores interesados en éstas señales y no para comunicar información de confianza (como lo hacen los indicadores genéticos) que beneficien a ambos.

Pero las preferencias latentes no son necesarias de acuerdo a Fisher (1930) y su teoría del “*runaway*” (*desbocado*). Ya que aún cuando cambien las preferencias de pareja, combinado con la evolución por retroalimentación positiva, se pueden producir preferencias de pareja muy extremistas y características muy exageradas (Miller y Todd, 1993). Supongamos que las preferencias de pareja varían azarosamente dentro de una población de aves, de tal manera que en una generación en particular, algunas hembras puedan preferir colas largas en los machos, mientras que otras no están interesadas en ello. Supongamos que la longitud en la cola de los machos también varíe azarosamente. La posibilidad de que la preferencia y la característica de tener cola larga evolucionen juntas en un círculo de retroalimentación positiva fue considerada por primera vez por T. H. Morgan (1903) para ridiculizar la teoría de la selección sexual de Darwin. Mientras que Fisher (1930) creyó en esta teoría, “Las dos características afectadas por tal proceso, dígame el desarrollo de plumaje en machos y la preferencia de las hembras por éstas, así deben avanzar juntos y mientras que el

proceso es descontrolado por la contra selección severa, avanzará con una velocidad cada vez mayor. "

Estas preferencias por parte de la hembra tienen un costo ecológico, y el proceso "*runaway*" (*desbocado*) puede dar un equilibrio, permitiendo que tanto las características de los machos, cómo las preferencias de las hembras sean menos extremas. Además, el costo de la preferencia de las hembras puede causar una evolución cíclica, dónde tanto la preferencia como el rasgo evolucionan hacia una dirección, más tarde hacia otra dirección y finalmente regresan al curso tras varias generaciones (Futuyma, 1998).

Recientes modelos en genética de poblaciones (Lande, 1981; Kirkpatrick, 1982; Pomiankowski et al. 1991) lo han probado finalmente: "Las hembras que prefieren machos con colas largas se aparearán más frecuentemente con aquellos que tengan ésta característica que con los que no la tengan. La recombinación genética, resultado de este apareamiento dará origen a una correlación entre genes de preferencia de colas largas y los genes para cola larga: un individuo que tenga un gen para cola larga tenderá a cargar con un gen que corresponda a esta preferencia" (Kirkpatrick, 1987).

La única cosa que mantiene el "*runaway*" (*desbocado*) andando es "el ímpetu" conferido por el acoplamiento genético y el riesgo que tienen los individuos de fallar en mostrar rasgos exagerados o preferencias exigidas por aquel ímpetu. La cola del pavo real se pone más larga y más larga debido a una retroalimentación: "Cada pavo real hembra está sobre una rueda de retroalimentación y no saltará si esto, condena a sus hijos al celibato " (Ridley, 1993). La retroalimentación no continúa para siempre, tarde o temprano, el "*runaway*" (*desbocado*) será neutralizado por los gastos de supervivencia de ornamentos complicados (R. A. Fisher, 1930). Como un equilibrio evolutivo, los costos de supervivencia de un ornamento serán recompensados con una ventaja reproductiva (Kirkpatrick, 1982). El "*runaway*" (*desbocado*) puede suceder en cualquier modalidad sensorial, los ojos de los animales responden a colores y formas en colas y caras, los oídos responden a fuertes y complejos cantos por aves y ballenas, los olfatos responden a intensas feromonas, la piel responde al cepillado, caricias y estimulación genital (Kramer, 1990). Pero hay mucho más en la cognición animal que

la sensación de bajo nivel, por lo que los comportamientos de cortejo pueden haber evolucionado para aprovechar al máximo los procesos mentales de clasificación, simbolismo, memoria, expectativa, comunicación, y la curiosidad (Miller, 1993).

El “*runaway*” (*desbocado*) es una fuerza robusta y penetrante que surge aún en los modelos de indicadores genéticos (Pomiankowski et al. 1991; Kirkpatrick, 1992), pero también, un proceso sumamente estocástico, bastante sensible a las condiciones iniciales y por lo tanto, capaz de explicar la divergencia caprichosa de ornamentación sexual observada en las diferentes especies (Eberhard, 1985; Miller y Todd, 1993, 1995). Las tres suposiciones básicas del modelo de Fisher han sido bien apoyadas empíricamente (Andersson, 1994): los individuos con ornamentos sexuales grandes tienen mayor éxito copulativo pero menor supervivencia que aquellos con ornamentos más pequeños, los rasgos llamativos y las preferencias muestran variación genética hereditaria, y hay relación genética entre los rasgos llamativos y las preferencias por ellos (Bakker, 1993; Houde y Endler, 1990). El proceso de “*runaway*” (*desbocado*) también está apoyado por descubrimientos de que algunos animales se copian entre ellos las preferencias de pareja como una moda arbitraria más que por indicadores notables (Balmford, 1991; Dugatkin, 1992; Pruett-Jones, 1992).

Selección sexual por competencia (Selección intrasexual)

La selección intrasexual de parejas, se presenta si existe competencia entre individuos del mismo sexo dentro de la especie, y da como resultado la evolución de diferencias sexuales en rasgos que faciliten el triunfo en esta competencia (Andersson, 1994; Darwin, 1871). Los estudios de competencia intrasexual han revelado que las diferencias sexuales pueden ser físicas, conductuales o cognitivas y típicamente sólo afectan a aquellos rasgos realmente relacionados con la competencia (Andersson, 1994; Geary, 1998).

Darwin llamó a este tipo de selección “Law of battle”. Él argumentó que la selección intrasexual favoreció la presencia de caracteres muy vistosos o llamativos, y aunque algunas de estas estructuras pueden ser muy costosas, tanto energéticamente,

como en términos de riesgo de predación, no hay problema, siempre y cuando el éxito reproductivo sea mayor que cuando carece de estas estructuras (Harvey y Bradbury, 1990)

Una de las expresiones más comunes de la competencia intrasexual implica amenazas físicas y peleas por el acceso al sexo opuesto o por el control del territorio. Un resultado común es que los individuos físicamente más grandes, más sanos y más agresivos (generalmente se observa en los machos) monopolizan el potencial reproductivo de los miembros del sexo opuesto (generalmente las hembras). Lo que provoca una marcada diferencia en el éxito reproductivo entre los machos dominantes quienes tendrán una gran descendencia y el resto quienes no podrán reproducirse o tener poca descendencia (Geary, 2002).

A veces la competencia es principalmente conductual o cognoscitiva que física (Gaulin y Fitzgerald, 1986, 1989; Gilliard, 1969). En estas situaciones, los rasgos conductuales y cognoscitivos que facilitan la competencia intrasexual se desarrollarán de la misma manera que los rasgos físicos (Geary, 1998).

Garantía de la paternidad y competencia espermática

La selección sexual no termina cuando la cópula comienza. En realidad es en las gónadas y genitales dónde hay claras expresiones de selección sexual dado que ellos son los más directamente responsables de la fertilización y además no tienen funciones para la supervivencia (Andersson, 1994).

La competencia espermática no es más que una forma de selección sexual dentro del tracto genital de las hembras. En lugar de someterse a los procesos de selección sexual pre copuladora, las hembras pueden simplemente copular con la pareja que más prefieran y resolver la competencia entre machos y la selección de pareja dentro de su propio cuerpo. La competencia entre machos también tiene lugar cuando la hembra recibe espermatozoides de diferentes individuos y estos deben competir entre ellos por lograra la fecundación del óvulo, así como también existe

elección femenina por medio de mecanismos químicos o inmunológicos que le permitan a las hembras elegir el espermatozoide que las fecundará (Birkhead y Møller, 1993).

Esta forma de selección sexual incluye numerosas formas de operación mediante las cuales el macho aumenta sus probabilidades de fecundar los óvulos de la hembra y reduce las posibilidades de que otros machos fecunden a sus hembras. En muchas especies, las hembras se aparean frecuentemente con más de un macho, entonces la competencia espermática se vuelve más intensa: los machos desarrollan testículos más grandes, eyaculaciones más duraderas, espermatozoides más rápidos, varios utensilios para remover del tracto reproductivo de la hembra el esperma de competidores previos y varios tapones para mantener el esperma de los futuros competidores excluido completamente (Smith, 1984; Parker, 1984).

La selección femenina nunca ha terminado cuando inicia la cópula. Eberhard (1985) ha argumentado que los genitales masculinos funcionan como dispositivos de cortejo interno para estimular a las hembras a aceptar su esperma. La longitud, la variedad y el vigor de la cópula humana sugieren que este tipo de cortejo interno ha sido muy complejamente elaborado en nuestra especie. El orgasmo humano femenino puede funcionar para aspirar el esperma al útero, y esto favorece la fertilización por machos sexualmente apasionados (Baker y Bellis, 1995).

Los mecanismos más comunes para garantizar la paternidad, incluyen la defensa de las hembras dentro del territorio resguardado por el macho, cómo se observa en muchas ranas, crustáceos e insectos, en las cuales los machos se mantienen montando a la hembra por el tiempo que sea necesario para que se fertilicen los huevos. En algunas especies como las moscas *Drosophila*, serpientes y otros animales con fertilización interna, los machos depositan un tapón copulatorio en la vagina de la hembra para prevenir futuras copulaciones al menos por un tiempo (Futuyma, 1998).

En primates, el tamaño de los testículos incrementa con la intensidad de la competencia espermática y varía según la especie (Harcourt y Harvey, 1984); la

hembra de chimpancé es altamente promiscua por lo que los machos han desarrollado testículos de más de 100 gramos. Los machos de humano tienen testículos de tamaño medio y producen 400 millones de espermatozoides por eyaculación, sugiriendo que los ancestros femeninos tuvieron múltiples parejas (Baker y Bellis, 1995).

Dimorfismo sexual

En casi todos los tipos de reproducción sexual han evolucionado distintos sexos, considerando “machos” a aquellos que producen gametos pequeños llamados espermatozoides y “hembras” a aquellas que producen gametos grandes llamados huevos. Los machos compiten por la cantidad de hembras y las hembras compiten por la calidad de los machos. En pocas palabras, los machos hacen el cortejo y las hembras eligen (Daly y Wilson, 1983; Reynolds y Harvey, 1994; Trivers, 1985).

Así, el éxito reproductivo de un macho generalmente aumenta con su número de compañeras sexuales, mientras que una hembra alcanza su óptimo reproductivo independientemente del número de parejas que tenga. Esto es debido a que los machos pueden evadir la inversión parental de una manera que las hembras no pueden; la naturaleza no puede hacer cumplir las leyes de apoyo a las crías, incluso bajo condiciones difíciles, las hembras se practican abortos o cometen infanticidio (Hausfater y Hrdy, 1984),

Por otro lado, los machos en general hacen una mayor inversión antes de la cópula, desarrollan caracteres atractivos para las hembras, mientras que ellas se ahorran todos esos gastos tanto en crecimiento como en ornamentos. El resultado es el dimorfismo sexual: una diferencia entre los sexos tanto en el cortejo como en la reproducción. La más ancestral y principal diferencia sexual es cualitativa: los machos tienen testículos mientras que las hembras tienen ovarios. Más recientemente han evolucionado rasgos de cortejo que hacen sólo diferencias cuantitativas entre ambos sexos. Por ejemplo, muchos machos de aves tienen plumas más largas y brillantes que las hembras, las hembras de mamíferos tienen mamas, mientras que los machos tienen sólo pezones (Miller, 1998).

El dimorfismo sexual es común pero no necesario en la selección sexual. Hay dos grandes factores que limitan al dimorfismo sexual: la mutua selección de pareja y la relación genética entre ambos sexos. El efecto de la mutua selección es fácil de entender, si ambos sexos son un poco seleccionadores de sus parejas sexuales y sólo un poco competitivos entre miembros del mismo sexo, como en muchas especies monógamas, entonces la selección sexual trabajará de igual forma tanto en machos como en hembras y los ornamentos sexualmente seleccionados, así como los indicadores genéticos se desarrollarán en intensidades similares en cada uno (Miller, 1998).

Aunque existe la selección masculina, pues dado que ellos deben invertir tiempo, esfuerzo y energía durante el cortejo, tienen incentivos para ser al menos ligeramente exigentes sobre cuales hembras deciden cortejar, ésta ha sido estudiada sólo raras veces y a menudo ha sido pasada por alto. Por ejemplo, Trail (1990) observó que al menos en un cuarto de aves criadoras lek (que proveen las mayores probabilidades para la selección femenina), los ornamentos son igualmente complicados en machos y hembras, sugiriendo que la selección masculina funciona también (Miller, 1998).

Sobre todo en la monogamia, la selección mutua de la pareja puede dar lugar a una fuerte selección sexual sin presentar un gran dimorfismo sexual. La selección sexual puede trabajar en las especies monógamas si la proporción sexual es sesgada, si las cópulas fuera de la pareja minan la monogamia supuesta o más importante aún, si los compañeros se diferencian en la calidad genética (Darwin, 1871; Fisher, 1930). Por ejemplo si los individuos se aparean con otros de calidad parecida a la suya (ej. un saludable con otro igualmente saludable, no dejan otra opción al no saludable, más que aparearse con otro igual o menos saludable), entonces los indicadores de calidad genética todavía se pueden desarrollar bajo la selección sexual (Darwin, 1871). Así los caracteres que aumentan la capacidad de competir por una pareja serán favorecidos aún en especies estrictamente monógamas (Jones y Hunter, 1993; Kirkpatrick et al. 1990). La competencia femenina por sus parejas será más fuerte en la monogamia, entonces, pueden desarrollar ornamentos tan extravagantes como los de los machos.

La selección de pareja también debe ser mutua en las especies que usan cortejos interactivos, como bailes coordinados, dúos de canción y conversaciones (Miller, 1993).

El acoplamiento genético entre los sexos también lleva a la evolución del dimorfismo sexual. Ya que los machos y las hembras dentro de una especie nacen de genes y mecanismos de desarrollo muy parecidos, la mayor parte de los rasgos son homólogos en ambos sexos y los rasgos masculinos al principio, no puede desarrollarse separadamente de los rasgos femeninos. Esto favorece la conservación de rasgos cuantitativos sobre el dimorfismo sexual cualitativo. Los hijos tenderán a heredar las preferencias de pareja de sus madres y las hijas tenderán a heredar los rasgos sexualmente seleccionados de sus padres. Darwin (1871) llamó a esto "La ley de la herencia equitativa": si todo lo demás es igual, incluso si sólo un sexo se selecciona a sus parejas, tanto los rasgos seleccionados como las preferencias de selección tenderá a ser expresada en ambos sexos. Por ejemplo, si la selección femenina favoreció penes grandes en muchas generaciones de alguna especie, el clítoris (homologo femenino del pene) tenderá a crecer con el pene, no asumiendo ninguna otra selección manejada sobre el clítoris (Miller, 1998).

Lande (1980, 1987) mostró que este tipo de acoplamiento genético entre los sexos hace de la evolución del dimorfismo sexual un proceso muy lento. El dimorfismo sexual se desarrolla un poco más despacio que los rasgos sexualmente seleccionados. Por ejemplo, Rogers y Mukherjee (1992) aplicaron el modelo de Lande a datos sobre la herencia de la altura humana y otras dimensiones de cuerpo, encontrado que si la selección femenina solo favoreciera machos altos y los machos no seleccionaran a las hembras por la altura, el dimorfismo sexual en la altura se desarrollaría alrededor de 65 veces más despacio que la misma altura de los machos. Esto es, el peso de la hembra podría aumentar 98% tan rápido como el del macho, como una respuesta correlacionada con la selección de machos. Este argumento también es aplicable a la conducta sexualmente seleccionada y a las características mentales: cada hembra selecciona al macho por la capacidad que tenga de cortejarla, por lo que se podría esperar una respuesta correlacionada en las hembras. Darwin reveló la idea de la

importancia de la selección de las hembras en la evolución mental humana así como la importancia de la relación genética entre ambos sexos:

"Es afortunado que la ley de herencia equitativa de caracteres a ambos sexos prevalece en mamíferos; de otra manera es probable que el hombre se hubiera hecho tan superior en la dotación mental a la mujer, como el pavo real lo es en el plumaje ornamental a la pava real. " (Darwin, 1871).

Conflicto Sexual

Darwin en 1871 habló implícitamente acerca de nociones muy básicas del conflicto sexual, él notó que las hembras eran generalmente muy selectivas en sus parejas y que los machos desarrollaban características muy exageradas sin más utilidad aparente que atraer a las hembras, el desarrollo de estos caracteres implica un gran costo energético y una debilidad ante depredadores.

Trivers (1972) notó que los sexos generalmente difieren en la inversión parental, y que esta diferencia les confiere roles sexuales diferentes, la asimetría tiene origen en la ancestral anisogamia y se extiende a la inversión parental durante la gestación y la crianza de los descendientes. Él destacó que el sexo que hace una mayor inversión en sus crías es más selectivo en sus parejas. Estos roles sexuales son el reflejo de la divergencia de intereses entre sexos.

Parker (1979) dio el concepto más claro y definido de conflicto sexual. Él reconoció que el hecho de que los intereses genéticos en el apareamiento sean diferentes, significa un conflicto entre los sexos en el apareamiento y otras decisiones relacionadas con la reproducción. Por tanto, la selección puede actuar en direcciones opuestas en ambos sexos y el conflicto sexual puede presentarse siempre que haya diferencias en los intereses individuales de ambos sexos. Un "conflicto de intereses evolutivos" es equivalente a un potencial de generar una selección sexualmente antagonista (Lessells, 2006) esto puede o no resultar en un conflicto conductual entre machos y hembras, dependiendo de la forma y de cómo se solucione el conflicto. En términos de lo que observamos, es teóricamente posible tanto que, un sexo gané y el otro pierda o que haya un compromiso intermedio (Parker, 2006).

Como ya hemos visto, los modelos tradicionales de selección sexual explican la evolución de características sexuales y preferencias por cierto tipo de parejas para la reproducción que muestran la evolución de esos caracteres sexuales. Los genes que confieren ventajas reproductivas en los machos se traducen simultáneamente en ganancia de adecuación para los machos y para las hembras que sean fertilizadas por esos machos. Entonces la coevolución entre los caracteres en los machos preferidos por las hembras y la propia preferencia de las hembras por ellos es claramente mutualista, simultáneamente aumenta la adecuación de cada uno de los sexos dirigida por la selección natural.

Una visión alternativa de la selección sexual es suponer una evolución de modo antagonista en lugar de mutualista. Esta visión sugiere que los caracteres sexuales pueden evolucionar en respuesta al conflicto entre sexos sobre la decisión reproductiva. Algunos genes que brindan una ventaja reproductiva a los machos puede traducirse en una adecuación negativa para las hembras que fertilicen sus huevos con ellos.

El conflicto sexual resulta de la diferencia genética de las parejas reproductoras (Lessells, 1999); una mutación en una de las parejas no estará presente en la otra a no ser que tengan parentesco en cuyo caso la probabilidad de compartir al alelo mutante es todavía más baja. Debido a que se pueden presentar diferencias en los intereses genéticos para heredar un rasgo dado, los dos sexos pueden tener grados óptimos diferentes para poder llevar a cabo esa herencia. Tener diferentes grados óptimos para heredar ciertos rasgos no tienen que implicar un conflicto de interés entre los sexos, debido a que los dos grados óptimos pueden ser alcanzados simultáneamente. Por ejemplo, la selección sexual a menudo tiene como resultado que los machos sean más grandes que las hembras. Allí no se encuentra ningún conflicto de interés entre los sexos, debido a que la adecuación de una parte de la pareja es una estrategia independiente de la otra parte. El conflicto requiere alguna interacción o actividad común entre machos y hembra que genera la coacción de que los grados óptimos ideales para cada sexo no pueden ser alcanzados simultáneamente. Aquí, la

adecuación de un individuo es tanto una parte de su propia estrategia como de la de su compañero (Parker, 2006).

La selección sexual es una fuerza selectiva que surge por la competencia entre miembros de un sexo por el acceso al sexo opuesto. El conflicto sexual no es equivalente a la selección sexual, es una forma de conflicto evolutivo que puede o no ser resultado de la selección sexual. Por ejemplo, la competencia entre machos puede conducir a desarrollar adaptaciones masculinas (ej. relacionadas con la búsqueda de compañero) que no tiene ninguna influencia sobre la adecuación femenina. El conflicto sexual es un motor para generar procesos selectivos, pero no es el propio proceso selectivo. Las presiones selectivas que esto genera pueden convertirse en parte de o modificar la acción de la selección sexual. Por lo que el conflicto sexual no es equivalente a la coevolución sexualmente antagonista, aunque esto pueda ser un producto de ello (Parker, 2006).

La hipótesis del *chase-away* (ahuyentamiento) muestra la relación explícita entre el conflicto sexual y la selección sexual. Ésta hipótesis provee una alternativa a los modelos tradicionales de selección sexual, proponiendo que los caracteres sexuales han evolucionado como respuesta de una selección sexual antagónica y no mutualista. Cuando un incremento en el promedio de adecuación de uno de los sexos se traduce en la reducción del promedio de adecuación del otro, el conflicto sexual actúa como un corredor de la selección sexual operando a través del antagonismo intersexual. *Chase-away* predice que los machos manipulan la decisión reproductiva de la hembra de manera que sea benéfico para la adecuación del macho pero reduce la adecuación de la hembra a través de la expresión de genes exclusivos del sexo masculino. (Rice and Holland 1997; Holland and Rice 1998). La manipulación antagónica de la decisión reproductiva de la hembra a su vez selecciona genes exclusivos de las hembras que permitan la resistencia a dicha manipulación y a una subsecuente selección de machos que desarrollen formas extremas o diferentes de manipulación de la pareja. Por lo que se crea un proceso cíclico de *chase-away* entre los sexos. En cualquier punto del ciclo, el modelo predice que el promedio de adecuación de uno de los sexos se incrementará a expensas del otro sexo (Parker, 2006).

CAPÍTULO IV

Selección sexual en primates

Como una primera aproximación, las circunstancias ecológicas determinan el sistema de apareamiento en primates. Generalmente, la distribución de alimento determina la distribución de hembras y la distribución de hembras determina la distribución de machos (Emlen y Oring 1977). Cuando las hembras deben buscar alimento por ellas mismas, los machos se dispersan para aparearse con las hembras

solitarias, dando lugar a la monogamia; este modelo es muy raro en primates, sólo se observa en gibones, algunos lémures y algunos monos africanos y sudamericanos. Cuando las hembras buscan alimento en pequeños grupos para protegerse unas a las otras contra competidores femeninos, depredadores (Dunbar, 1988), o contra el infanticidio por machos extraños (Hrdy, 1979), un macho solo puede excluir a otros machos de cada grupo femenino, dando lugar al sistema de harén de hembras y un solo macho, como en papiones, babuinos, monos colobus, algunos langures y gorilas. La poligamia con un solo macho impone una selección sexual muy estricta por agresividad, tamaño, fuerza, y armamento del macho, causando altos grados de dimorfismo sexual en el tamaño del cuerpo y el comportamiento. Cuando las hembras buscan alimento en grandes grupos (más de 10), los machos deben formar coaliciones para excluir a otros machos del grupo de hembras, esto da como resultado un sistema de poligamia con múltiples machos como en algunos papiones, macacos, lémures de cola anillada, monos aulladores y chimpancés. En la poligamia con múltiples machos, los machos compiten en diferentes niveles: la promiscuidad femenina da lugar a la competencia espermática y las preferencias femeninas por los machos dominantes provoca competencia por la jerarquía, la agresividad, la formación de coaliciones y la preferencia de las hembras por machos agradables que las acaricien, protejan a sus crías y los resguarden de otros machos (De Waal, 1989). Los homínidos y el humano, probablemente evolucionaron en grandes grupos de poligamia con múltiples machos, por lo que en este capítulo nos enfocaremos a la selección sexual en grupos de grandes primates.

Los machos de primates pelean más frecuentemente y con mayor intensidad durante el periodo de estro de las hembras dentro de su grupo. Estas peleas por lo general causan una jerarquía de predominio lineal entre los machos, los machos de alto rango por lo general son los que obtienen más cópulas porque ellos pueden ahuyentar a otros que estén en una categoría más abajo (Silk, 1987). Sin embargo, los machos en categorías más bajas pueden usar estrategias de acoplamiento alternativas, porque las hembras a menudo prefieren a machos nuevos, parejas con quienes han tenido relaciones largas y a los más viejos (ex-dominantes) por encima del macho actualmente dominante (Smuts, 1985, 1987). A veces, estas estrategias alternativas

son tan acertadas como alcanzar el mayor rango de predominio. Los machos también pueden formar coaliciones para formar grupos, alejar a machos exteriores, alcanzar el rango más alto dentro del grupo y adquirir hembras durante su periodo de estro (Smuts 1987). Los primates masculinos a menudo usan estrategias diferentes según su edad y según como su fortaleza física y social (Dunbar, 1988).

En los primates las hembras pueden elegir grupos que contienen machos con características favorables, copulando con ellos durante el periodo estral, apoyándolos durante conflictos y desarrollando relaciones sociales a largo plazo con ellos. Las hembras pueden rechazar a machos que no presentan las características preferidas no cooperando durante las tentativas de cópula o ahuyentando a esos machos del grupo. Los primates hembras raras veces favorecen a los machos capaces de proporcionar recursos o cuidado paternal a los descendientes. El cuidado paterno parece más representar un esfuerzo para lograr la cópula, que una inversión paternal (Seyfarth, 1978; Smuts, 1985), ya que a menudo lo hacen con crías que muy improbablemente sean suyas, pero con cuyas madres desean copular. Las únicas preferencias observadas en las hembras son: machos de alto rango capaces de proteger a las hembras y sus descendiente de otros machos, machos específicos con quién ha habido una relación especial a corto plazo o amistad a largo plazo y nuevos machos en el grupo, para evitar endogamia y que protejan a los descendientes de otros machos que pudieran descubrir que no son sus crías. Estos criterios de selección en ocasiones son excluyentes unos con otros, ya que los machos de alto rango no pueden dar suficiente tiempo ni atenciones a todas las hembras de su grupo y con machos nuevos por definición aún no puede haber una amistad a largo plazo, ni ellos alcanzar la jerarquía más alta inmediatamente. Además, las hembras pueden escoger a su pareja promiscuamente y así, maximizar la competencia espermática y confundir la paternidad, induciendo a varios machos a proteger al descendiente contra el infanticidio (Hrdy, 1979; Small, 1993).

Aunque los primates sigan el modelo general de la competencia entre machos y la selección femenina, la competencia femenina y la selección de pareja masculina son también importantes (Smuts, 1987). En los primates monógamos de la familia

Callitrichidae como son, monos títies y tamarinos, la hembra compete para formar pareja con machos de calidad. En sistemas polígamos de un solo macho, el esperma del macho dominante se hace un recurso limitado y las hembras de alto rango alejan a hembras de rango más bajo evitando que copulen con él (Small, 1988). En grupos con múltiples machos, las hembras compiten para formar consorcios y amistades con machos preferidos. Tal modelo de competencia femenina sugiere algún grado de selección de pareja masculina. Cuando los gastos de competencia sexual y cortejo son altos, como lo son para la mayor parte de los primates, los machos tienen incentivos para ser exigentes. Los machos compiten mucho más por hembras que muestran signos de fertilidad como la madurez sexual, el comportamiento del ciclo estral, la ausencia de lactancia y la presencia de descendientes (Smuts, 1987).

Selección sexual en homínidos

Es difícil reconstruir el modelo de selección sexual de animales extintos ya que las preferencias de pareja y las conductas de cortejo no se fosilizan. Sin embargo, es razonable suponer que la selección sexual dentro de grupos sociales grandes existía en nuestros ancestros homínidos quienes vivían en grandes grupos con relaciones complejas. Somos producto de la herencia primate de hábitats y nichos ecológicos (Foley, 1987), combinados con los efectos impredecibles de la competencia social “runaway” (desbocado) por la inteligencia maquiavélica (Byrne y Whiten, 1988; Dunbar, 1992) y la selección “runaway” (desbocado) de varios comportamientos de cortejo (Miller, 1993).

Los fósiles y los marcadores genéticos sugieren que los homínidos divergieron de otros monos antropoides hace alrededor de 6 millones de años, permitiendo que se desarrollara el bipedalismo, el tamaño de los grupos y la omnivoría en la secuencia: *Australopithecus ramidus*, *A. afarensis*, y *A. africanus*. Hace dos millones de años, los homínidos se dividieron en dos ramas principales (Foley, 1987): *Paranthropus* (también conocido como *Australopithecus*), que incluye a *P. robustus* y *P. boisei*, y *Homo*, que a su vez incluye, *Homo habilis* (hace 2.0- 1.8 millones de años), *Homo erectus* (hace

1.8-0.5 millones de años) y *Homo heidelbergensis* (hace 400,000-120,000 años). Este último tipo se dividió en dos especies (Stringer y Gamble, 1993): el Neanderthal (*Homo neanderthalensis*, hace 200,000-40,000 años) y *Homo sapiens* moderno (hace 120,000 años al presente). Debido a que el período Pleistoceno abarca desde hace dos millones de años hasta hace poco y el *Homo sapiens* probablemente se desarrolló y emigró de África bastante recientemente (Gamble, 1993), entonces los homínidos y los humanos son en gran parte, un producto de África del Pleistoceno.

El apareamiento entre nuestros antepasados probablemente ocurrió en el contexto de tribus pequeñas, nómadas, cazadores y recolectores. Como con la mayor parte de los primates, la vida social probablemente fue centrada en matriarcados, con machos que en gran parte se defienden ellos mismos, registrando la periferia y tratando de insinuarse a las hembras (Dunbar, 1988). Bajo estas condiciones, el problema central para los machos en la copulación es la inseminación de hembras fértiles, viables, atractivas y maduras (Buss y Schmidt, 1993). Mientras que el problema central para las hembras es obtener buen esperma con buenos genes de machos con alta calidad y de ser posible obtener provisiones y protección. Al Pleistoceno se le conoce como una era brutal, dominada por luchas continuas, violencia y anarquía (Ardrey, 1976), dónde también se presentó la monogamia y la inversión paternal (Lovejoy, 1981). Existieron científicos poco dispuestos a reconocer que, en gran parte, los homínidos machos adultos desarrollaron rasgos sexualmente seleccionados por hembras por el valor que éstos tenían como atractivo o que cumplieran con alguna función como ocurrió con otros mamíferos.

Los homínidos probablemente no vivían en tribus bien definidas con parejas exclusivas, en territorios definidos o migraciones coherentes. La organización social era más compleja que en otros primates (Dunbar, 1988). Así, las parejas debían ser seleccionadas no dentro de los pequeños grupos de forrajeo cotidiano, sino de grupos mucho más grandes formados durante ciertas estaciones, carnavales de alimentación o sitios con muchos recursos dónde concurrían muchos homínidos. Las relaciones sociales y de pareja fueron probablemente tan complejas como ahora, con poligamia seguida de la monogamia y la infidelidad (Fisher, 1992; Ford y Beach, 1951; Lockard

y Adams, 1991; Shostak, 1981). ¿Sin matrimonio, hipotecas o dinero, para qué permanecer con una sola pareja por el resto de la vida? Considerando esta complejidad social, cada sexo probablemente desarrolló una gran cantidad de estrategias variables para conseguir sus objetivos de apareamiento (Buss y Schmidt, 1993; Simpson y Gangestad, 1992). Una estrategia individual tal vez dependió de los atributos personales como la edad, la salud, la belleza, sus habilidades paternas, sociales y de cortejo, el rango jerárquico de la familia y varias condiciones ecológicas y demográficas.

Los primates y especialmente los homínidos son un taxa de selección tipo K: ya que tenemos un desarrollo muy lento, cuerpos grandes, camadas pequeñas y rangos de supervivencia altos, lo que requiere mecanismos de reproducción específicos que favorezcan estas características (Harvey et al. 1986). Este tipo de selección K es producto mayormente de la selección sexual por encima de la selección natural. Esta selección K reduce las demandas de energía de reproducción de las hembras y casi elimina la necesidad de ayuda del macho. De cualquier manera, el cerebro humano creció tanto que los infantes debían nacer relativamente inmaduros para poder pasar por el canal pélvico femenino: la gestación humana tiene realmente una duración de 21 meses, 9 meses en el útero seguidos de 12 meses de cuidados maternos (Martin, 1992). La vulnerabilidad y el costo de los infantes humanos favorece tener ventajas no genéticas y genéticas para la cópula: la selección de machos capaces de dar aprovisionamiento y protección reduce la carga energética que debe invertir la hembra pero además seleccionar machos con características que muestren calidad genética garantiza tener crías saludables y capaces de reproducirse. Aunque la dependencia de los infantes favorece a los machos proveedores, el alto costo de los infantes favorece a los machos con buenos genes y buenos indicadores genéticos. Los infantes humanos al no utilizar más energía por mes para su crecimiento que otros infantes de mono, tardan más tiempo en desarrollarse. Tales datos contradicen la suposición común que la caza realizada por los machos era de algún modo importante para alimentar a los infantes, para dar a luz y para apoyar los gastos energéticos de encefalización (Buss, 1992, 1994; Lovejoy, 1981; Knight et al., 1995).

Muchas personas piensan que la oportunidad de elegir a la pareja fue limitada en las condiciones ancestrales debido al predominio de los matrimonios arreglados, el intercambio de mujeres como bienes entre las familias y tribus, las reglas culturales concernientes al incesto, el matrimonio, la monogamia, el adulterio y la situación general de las mujeres bajo el patriarcado. Pero existe una buena evidencia arqueológica y etnológica de que muchos de estos factores se presentaron dentro de los pasados 10,000 años (Fisher, 1992). Las demandas económicas y geográficas de agricultura deformaron el modelo de selección de pareja en el humano, debido a que la agricultura requiere de la inversión a largo plazo en preparación y el mantenimiento de un terreno y así reduce la movilidad física y social que fue la base de la selección de pareja sexual en tribus nómadas. Las conductas de apareamiento moderno no pueden reflejar el modelo hereditario de selección sexual con exactitud que ocurrió en los inicios de la humanidad. Pero analizaremos la morfología humana moderna que ha sido la menos influida por la cultura y dónde podemos encontrar más evidencia de los patrones de selección sexual ancestral.

CAPÍTULO V

Selección sexual y dimorfismo en humanos

Los humanos muestran dimorfismo sexual en varios rasgos. Comparados con las hembras, los machos tienen una mayor altura y peso, una mayor fuerza en la parte superior del cuerpo, rangos metabólicos más altos, más pelo facial y corporal, voces más gruesas, cerebros más grandes e historias de vidas con mayores riesgos, mayores probabilidades de muerte juvenil, madurez sexual más tardía y en general su muerte es

más temprana (Ankney, 1992; Daly y Wilson, 1983, 1988; Ghesquiere et al.1985; Rushton, 1995; Short y Balaban, 1994). Nuestro dimorfismo moderado de tamaño es consistente con que nuestra especie evolucionó de un sistema polígamo moderado con mayor competencia sexual entre machos que entre hembras (Fleage et al.1980; Martin et al. 1994).

Pero el cuerpo humano revela mucho más que un grado de poligamia ancestral, este indica una amplia serie de criterios de selección de pareja usados por nuestros antepasados masculinos y femeninos.

Comparado a otros monos antropoides, los humanos tenemos menos pelo sobre nuestros cuerpos, más sobre nuestras cabezas, ojos más blancos, nariz más larga, lóbulos de oído más grandes, labios más expuestos, dientes más pequeños, caras más expresivas, manos más diestras y mejor desarrollado el sistema de feromonas (Margulis y Sagan, 1991; Miller, 1993; Morris, 1985; Napier,1993; Stoddart, 1990). También los machos humanos tienen penes más largos, gruesos y flexibles que otros primates, barbas más grandes y a veces calvicie en etapas avanzadas de la vida; los humanos hembras tienen muy desarrolladas las mamas y las nalgas, una mayor capacidad orgásmica y una continua receptividad sexual durante el ciclo menstrual. Muchos de estos rasgos dan muestras de haber evolucionado bajo el caprichoso poder de la selección sexual: son exclusivos de nuestra especie, muestran un dimorfismo sexual considerable, se desarrollan sólo tras la pubertad, son evidentemente valorados como señales sexuales y son criterio selectivo (Millar, 1993; Morris, 1985). Estos rasgos probablemente evolucionaron tanto como marcadores genéticos de fertilidad, viabilidad, edad y salud, así como rasgos estéticos favorecidos por una base de percepción preexistente o coevolucionada. La investigación de la selección sexual se ha enfocado en particular en la cara humana, los pechos, las nalgas, el pene y el clítoris.

La cara humana es uno de los principales criterios para seleccionar a las parejas durante todas las etapas del cortejo. Los estudios en los rasgos estéticos de la cara del humano han tenido mucho auge en los últimos años (Alley y Cunningham, 1991; Brown y Perrett, 1993; Langlois y Roggman, 1990; Perrett et al. 1994), revelando que tipo de

caras resultan atractivas en el promedio de hombres, se observa que las hembras con caras infantiles, con ojos grandes, nariz pequeña y labios carnosos son las más atractivas, así como en los machos lo atractivo son los rasgos agrandados por la testosterona, grandes pómulos, mandíbula y barbilla fuerte, y nariz grande (R. Thornhill y Gangestad, 1993). La simetría bilateral es otra determinante importante para la estética facial, ya que la simetría se correlaciona con la competencia evolutiva, es decir la resistencia a enfermedades, daños o mutaciones que provoquen cambios en la simetría durante el desarrollo (Møller y Pomiankowski, 1993). Darwin también en 1872 enfatizó la importancia de la musculatura facial para mostrar expresiones, muchas de ellas usadas en el cortejo.

Darwin en 1871 asumió que los genitales son resultado por completo de la selección natural por su capacidad de fertilización, pero Eberhard (1985, 1991) ha demostrado el papel sustancial de la selección femenina en la evolución de los genitales masculinos. El pene humano es un ejemplo: los hombres tienen los penes más largos, más gruesos y más flexibles que cualquier otro primate. Los gorilas, orangutanes y chimpancés tienen penes muy delgados de menos de 7 cm de largo cuando están completamente erectos y logran la rigidez por control muscular combinado con un baculum (hueso del pene). Por el contrario, los penes humanos miden alrededor de 12 cm. de largo y alrededor de 3 cm. de diámetro, además utiliza un sistema inusual de vasoconstricción para lograr la erección (Sheets-Johnstone, 1990; Short, 1980). El tamaño y la flexibilidad del pene humano es más probablemente un resultado de la selección femenina (ya que estas características le brindan una mayor estimulación sexual a la hembra), que de la competencia espermática, debido a que esta última generalmente favorece grandes testículos y penes pequeños como se observa en el chimpancé (Backer y Bellis, 1995; Harcourt y Harvey, 1884; Parker, 1984; Smith, 1984).

El clítoris femenino es anatómicamente análogo al pene masculino y aunque su estructura con seguridad no evolucionó de la selección masculina de pareja, el orgasmo clitoral tiene dos importantes papeles en la selección sexual. Primero, es un mecanismo de selección de pareja femenino, el orgasmo clitoral favorece a los machos

capaces de proveer altos niveles de estimulación sexual. A corto plazo, existe la sugerencia de que al momento en que se produce el orgasmo, se promueven contracciones vaginales y uterinas que absorben el esperma al interior del útero y minimiza la pérdida del mismo al terminar el coito (Baker y Bellis, 1995). A largo plazo, el placer del orgasmo aumentará la posibilidad de futuras copulaciones con machos con quienes además se refuerza el aprendizaje y los lazos emocionales. Algunos científicos (Gould, 1987; Symons, 1979) han cuestionado la idea de que el orgasmo femenino humano sea una adaptación en sí, ya que puede ser difícil de alcanzar. Pero tiene sentido que un clítoris sea muy selectivo para producir un orgasmo sustancial, ya que esto reforzaría sólo el sexo con machos que tienen la buena voluntad y la habilidad de proporcionar los correctos estímulos sexuales. Así, el dimorfismo sexual entre el pene y el clítoris podría ser visto como una manifestación física directa de los dos componentes del proceso *"runaway"* (*desbocado*) de Fisher: un rasgo masculino sumamente elaborado (el pene) diseñado para estimular y lograr la preferencia femenina (el orgasmo clitoral). También se ha sugerido como papel del orgasmo anunciar la felicidad a los amantes. Dado que los orgasmos vienen con fuerza sólo cuando el sexo es prolongado, variado y excitante, pueden servir como indicadores confiables de satisfacción sexual femenina, del compromiso y la fidelidad. Así, algunos aspectos del orgasmo femenino pueden haber evolucionado a través de la selección masculina para garantizar la paternidad. Si es así, entonces podemos comprender porque las hembras anuncian sus orgasmos de manera clara por medio de señales táctiles, visuales o auditivas, como son las contracciones vaginales y movimientos de cadera y el sonrojo en las mejillas y la barbilla (Morris, 1985).

Los senos femeninos humanos y las nalgas han sufrido cambios por la selección sexual de los machos. Estos órganos almacenan cantidades sustanciales de grasa, que podrían funcionar como indicadores del estado alimenticio y de la fertilidad femenina (Low et al. 1987; Szalay y Costello, 1992). Singh (1993) mostró que los machos prefieren a las mujeres que muestran una proporción de cintura pequeña y caderas amplias que indican suficientes reservas de grasa y una cintura pequeña indica la ausencia de embarazo. Los senos permanentemente agrandados y las caderas ocultan la ovulación (Margulis y Sagan, 1991). Las hembras que no revelan

sus ciclos menstruales o lactantes, y que tienen receptividad sexual continua pueden beneficiarse de la incertidumbre masculina, siendo capaces de llamar su atención e incluso su inversión aún cuando no son realmente fértiles (Margulis y Sagan, 1991). Las características morfológicas seleccionadas sexualmente son importantes para el estudio de la evolución y la conducta humana por tres principales razones. Primero, no hay ninguna división definitiva entre el cuerpo y el cerebro: las adaptaciones corporales al parecer simples también tienen rasgos fisiológicos, neurológicos, y psicológicos. Segundo, los mecanismos de selección de pareja que evalúan rasgos corporales son fáciles de estudiar experimentalmente y pueden conducir a entender la selección de pareja en lo que concierne a rasgos más complejos mentales y conductuales. Finalmente, las características del cuerpo revelan patrones ancestrales de selección de pareja relevante para el entendimiento de la evolución mental humana. La selección de pareja por hombres, a través de la selección, ha moldeado los senos, las nalgas y los orgasmos femeninos, mientras que la selección femenina ha dado forma al tamaño del cuerpo, la barba y el pene del hombre. La mutua selección de pareja ha probablemente influido en el cabello, los ojos, los labios, las orejas, la forma de la cara y manos y las feromonas. Si nuestros ancestros seleccionaban rasgos corporales en una pareja es muy probable que también seleccionaran rasgos mentales y conductuales.

Selección sexual y evolución de la mente humana

La mayoría de los antropólogos evolutivos creen que los cerebros grandes contribuyeron al éxito reproductivo permitiendo a los hombres burlar a otros hombres (y a las mujeres burlar a otras mujeres), o bien que fueron utilizados para el cortejo. (Ridley, 1993). ¿Podría la selección sexual haber dado forma no sólo al cuerpo humano, sino también a la mente humana? Darwin (1871) claramente pensó en ello, pero la mayor parte de los teóricos de siglo XX tienen una visión de la selección natural como el único director de la evolución mental humana. Incluso quienes aceptaron el papel de la selección sexual se enfocaron más en la competencia masculina que en la selección de pareja femenina. Chance (1962) sugirió que la selección sexual hubiera

favorecido a machos jóvenes que mostraran la inteligencia y la precaución al desafío de machos dominantes, así como quiénes formaban coaliciones para tomar territorios e intimar con las hembras. Fox (1972) argumentó siguiendo líneas similares, que la selección sexual habría favorecido al macho cazador, líder y fabricante de herramientas. Alexander (1971) observó que las batallas organizadas para la posesión de hembras y de recursos para el acoplamiento son una fuerza importante en evolución humana. Caspari (1972) consideró la oratoria como un campo de competencia masculina un papel para la selección sexual en la evolución del lenguaje. S. Parker (1987) propuso con bases incompletas, que la selección sexual pudiera ayudar a explicar la evolución de bipedalismo, la reducción de los caninos, la fabricación de instrumentos, el uso del fuego y el lenguaje. Este énfasis sobre la competencia masculina tuvo sentido cuando la teoría de Darwin de selección femenina todavía era considerada como infundada.

¿Pero por qué tomar en cuenta a la selección sexual? ¿En qué se equivoca la historia tradicional de que la selección natural favoreció la inteligencia, el aprendizaje, la fabricación de instrumento y la cultura? El problema es que la evolución de cerebros grandes es muy rara, reciente, tan caprichosa y aparentemente ajena a las demandas de hábitat (Miller, 1993). El tamaño cerebral en nuestro linaje se ha triplicado durante los últimos dos millones de años, dando como resultado la evolución de capacidades mentales y conductuales sin precedentes. Hace más de tres millones de años, nuestros antepasados eran recolectores y cazadores, de conductas sociales, completamente bípedos, hacían instrumentos y tenían cerebros sólo ligeramente más grande que los chimpancés. Entonces, hace dos millones de años, sin ninguna razón evidente, el tamaño cerebral comenzó a crecer exponencialmente solamente en nuestro linaje, ningunas otra especie de homínidos lo presentó, ni siquiera en aquellos que compartían hábitat como *Paranthropus boisei* y *Robustus*. La encefalización se detuvo de manera aparente hace 100 mil años, otra vez sin ninguna razón evidente, mucho antes de la revolución tecnológica y artística en el Neolítico hace 40 mil años. La encefalización extrema también sucedió en algunas especies de cetáceos que viven en ambientes totalmente diferentes, sin presentarse en otros primates que viven en ambientes bastante similares (Miller 1993).

La velocidad, la originalidad y lo caprichoso de este proceso de encefalización, ha incitado a muchos teóricos a aceptar que la evolución mental humana debe haber sido conducida por algún proceso de retroalimentación positiva sensible a las condiciones iniciales. Dos modelos compiten por explicar esto. En el modelo de competencia social *"runaway"* (*desbocado*) (Byrne y Whiten, 1988; Humphrey, 1976; Whiten, 1991), los homínidos llegaron a ser más inteligentes para predecir y manipular el comportamiento de los otros, permitiendo una carrera de armamentos de inteligencia social por medio de la telepatía y el engaño. En el modelo de co-evolución de cultura génica *"runaway"* (*desbocado*), los homínidos se hicieron más inteligentes para aprender y usar el material cultural que se desarrollaba (Dirham, 1991, Lumsden y Wilson, 1982; Wills, 1993). El proceso *"runaway"* (*desbocado*) es consistente a los datos de evolución humanos porque comienza y termina impredeciblemente, sin mucha relación con el ambiente externo pero es sumamente poderoso y direccional una vez que inicia (Miller, 1993; Miller y Todd, 1993).

Como ya mencionamos, la vida social en los homínidos probablemente dio lugar a la selección de pareja tanto por machos como por hembras. Nuestros antepasados vivieron en tribus recolectoras y de cazadores, con acoplamientos complejos y polígamos, bastante diferente de los ideales modernos de monogamia para toda la vida y la familia nuclear. Los patrones de selección de pareja en la vida tribal debieron favorecer diversas clases de conductas de cortejo que funcionaran como indicadores de viabilidad mostrando salud, energía, edad, fertilidad, estado jerárquico, agresividad, comunicación, capacidad mental de percepción, atención, memoria, capacidad de planeación y creatividad y ausencia de enfermedades, malformaciones o mutaciones deletereas. Además, las bases preceptuales para la selección de pareja favorecieron los rasgos estéticos, las conductas complejas e innovadoras correlacionadas con la adecuación. Todas estas formas de selección de pareja podrían haberse establecido por la selección *"runaway"* (*desbocado*) dando lugar a conductas de cortejo más complejas como historias, mitos, bromas, rituales, baile, música y arte.

Los dos rasgos del cerebro seleccionados por *"runaway"* (*desbocado*) son la creatividad (Bonden, 1991, 1994; Campbell, 1960; Freyd, 1994) y la neofilia o

preferencia de lo novedoso (Zuckerman, 1984). Quizás la creatividad sea en sí un rasgo sujeto a la selección sexual por neofilia. Es decir, la capacidad de generar formas de cortejo impredecibles pueden ser resultado de la preferencia neofílica (Driver y Humphries, 1988).

La neofilia influencia la selección sexual en muchas especies. Darwin en 1871 observó que la simple novedad o ligeros cambios resultaban atractivos para ciertas aves como para nosotros los cambios en la moda. Los machos de muchas especies son más atraídos sexualmente por hembras nuevas (Dewsbury, 1981). Las hembras de diversas especies de aves prefieren a machos con un repertorio de cantos variado, duraderos y novedosos (Catchpole, 1980, 1987; Podos et al.1992). Small (1993) enfatizó la neofilia en la selección sexual de primates, la neofilia es uno de los cinco rasgos principales en la personalidad en humanos (Buss, 1991). Por supuesto, en las sociedades modernas, la neofilia humana es la base del arte, la música, la televisión, el cine, la publicidad, las drogas, la pornografía, la moda, la industria y una parte sustancial de la economía global. Antes de que la industria del entretenimiento nos asombrara, nosotros teníamos que asombrar a otros en la sabana africana, lo que demandaba una demostración de mayor creatividad a nuestras parejas. Esta hipótesis puede explicar el misterio de las capacidades culturales universales y exclusivas del humano, tales como el lenguaje, la música, el baile, el humor, la creatividad intelectual y los juegos sexuales innovadores. Todo esto es muy valorado en la selección de pareja y fuertemente utilizado durante el cortejo, ya que permite no solamente excitar los sentidos del otro, sino también para nuevas ideas y emociones dentro de sus mentes.

La gradual evolución del lenguaje fue muy importante, ya que esto permitió que los homínidos mostraran ideas e imágenes complejas a otros (Pinker, 1994). El lenguaje les dio una potente ventana a las mentes de los otros, permitiendo una selección sexual más directa de la mente. También, el lenguaje permite el chisme, que puede transformar la selección de pareja, de una decisión individual a una decisión social que integra la información de la familia y los amigos. Con el lenguaje y el chisme, las demostraciones de cortejo no tienen que ser observadas directamente; solamente

se necesitan testimonios que pueden ser comunicados más tarde a las parejas potenciales. La retroalimentación entre la selección sexual y la complejidad del lenguaje y la mente fue probablemente la fuente de la evolución mental humana.

Se esperaría que tanto hombres como mujeres tuvieran mentes similares dado el acoplamiento genético entre los sexos. Pero ¿cómo se podría demostrar que una adaptación mental es resultado de la selección de pareja? como ya mencionamos los rasgos corporales humanos sexualmente seleccionados pueden ser identificados porque son criterios valorados en la selección sexual y muestran dimorfismo. Estos criterios también pueden ser aplicados a rasgos mentales y conductuales. Bajo estos criterios adaptativos muchos aspectos humanos serían conductas de cortejo: lenguaje, arte, música, humor, actuación, imitación, metáfora, deportes, juegos, rituales, mitos, ideología, religión, política, y ciencia. Tales adaptaciones también pueden ser identificadas por el método comparativo (Harvey y Pagel, 1991) examinando la distribución de rasgos a través de las especies relacionada filogenéticamente y de esta manera distinguir cuando y donde surgieron las innovaciones evolutivas. También nuevos métodos en la neurociencia cognoscitiva (Gazzaniga, 1995) permiten localizar estas adaptaciones.

A simple vista se puede comprobar si estas adaptaciones son resultado de la selección sexual, ya sea, si se observa variación hereditaria en el rasgo (Moller y Pomiankowski, 1993), o si los individuos que exponen una forma del rasgo tienen mayor adecuación que otros individuos que muestran otras formas. Otra manera de mostrar que los individuos pueden (deliberadamente o inconscientemente) discriminar algunas variantes del rasgo y realmente tener una preferencia para alguna variante. Para establecer que un rasgo funciona como un indicador, hay que mostrar que las variantes del rasgo tienen correlación con alguna indicación de calidad como la edad, la salud, la fertilidad, o el rango social. Para establecer que un rasgo se desarrolla al menos parcialmente por el proceso *“runaway”* (*desbocado*), hay que mostrar que existe una relación genética entre el rasgo y su preferencia correspondiente.

Selección sexual y cultura humana

Las teorías de la evolución mental son teorías de la naturaleza humana, por lo tanto también son base de la psicología, las ciencias sociales y las humanidades (Tooby y Cosmides, 1992). Entonces, si la selección sexual tiene un papel importante en la modelación de la evolución humana y si los rasgos sexualmente seleccionados son centrales y distintivos de la mente humana, el modelo estándar utilizado en las ciencias sociales y humanidades probablemente está demasiado enfocado en la economía de la supervivencia y no lo suficiente, en la demandas mentales, materiales y culturales del cortejo. La competencia sexual probablemente es la base de muchos fenómenos políticos, económicos, sociológicos, antropológicos, criminológicos, culturales, ideológicos, religiosos, morales, y artísticos (Barkow, 1989; Betzig, 1986, 1992; Daly y Wilson, 1988; Ellis, 1993; Frank, 1985; Ridley, 1993; Wright, 1994), pero casi completamente ha sido pasada por alto como un principio explicativo de la conducta humana. En cambio, la cultura se ha convertido en la explicación dominante de todo el comportamiento social y comunicativo, a pesar de su imprecisión como un concepto científico (Cosmides y Tooby, 1994; Sperber, 1994; Tooby y Cosmides, 1992). En lugar de ver la cultura como la razón del comportamiento humano, deberíamos de ver el comportamiento como un fenómeno impredecible que proviene de la competencia sexual entre los individuos que persiguen el acoplamiento. Por ejemplo, sólo la selección sexual puede explicar coherentemente el dimorfismo cultural, ¿Por qué los hombres dominan en la política, la economía y la cultura? La mayoría de las teorías feministas del patriarcado simplemente se apegan al principio de que el poder masculino es una tradición autosostenible sin ofrecer alguna explicación plausible de sus orígenes. Las ideas religiosas tradicionales y sexistas apoyan la inexplicable idea de que las diferencias sexuales son resultado divino. Pero si la mayor parte del comportamiento económico son esfuerzos de los machos para adquirir recursos materiales para atraer y aprovisionar a las hembras y si la mayor parte del comportamiento cultural tiene como finalidad dar demostraciones de cortejo, entonces el dimorfismo cultural es fácilmente explicado por la selección sexual. Los datos demográficos muestran que los hombres producen más arte, música, literatura y muertes violentas que las mujeres, y sobre todo lo producen durante la juventud. Esto

sugiere que, así como la competencia sexual violenta, el arte, la música y la literatura tienen como función principal ser muestras de cortejo. Como el éxito reproductivo masculino puede ser prácticamente ilimitado, entonces la cantidad de energía y tiempo que los hombres talentosos son motivados a invertir en demostraciones culturales debería ser prácticamente ilimitado. Pero para las hembras, las ventajas genéticas de demostraciones públicas culturales son más pequeñas, porque su éxito reproductivo es directamente proporcional a su capacidad maternal no al número de apareamientos que puedan tener. Para una hembra será más eficaz mostrar interés por machos capaces de darle cuidados, atención y recursos. A esto se le podría llamar la estrategia Scheherezade, en honor a la mujer que conservó la atención intelectual de un sultán, su compromiso sexual y la inversión paternal inventando historias fantásticas a lo largo de mil y una noches. Así, el dimorfismo cultural con mucha mayor probabilidad refleja una diferencia en la motivación y la estrategia sexual que una diferencia en la capacidad básica mental (Miller, 1998).

Patrones de selección sexual en humanos

Todas las estrategias de apareamiento del humano actual son resultado de nuestra historia evolutiva, ya que pertenecemos a una larga e ininterrumpida línea de ancestros que tuvieron apareamientos exitosos. Tener apareamientos exitosos implica sortear algunos problemas adaptativos, tales como elegir a una pareja fértil, competir con rivales del mismo sexo para atraer a la pareja, alejar a cazadores de parejas, impedir que la pareja se vaya, en fin, participar de todos los comportamientos necesarios sexuales y sociales para que la concepción tenga éxito.

Como consecuencia de la cantidad y complejidad de los seres humanos, hemos tenido recurrentes problemas de apareamiento a lo largo de la historia evolutiva humana, por lo que podemos anticipar, que los humanos hemos desarrollado una amplia y compleja gama de adaptaciones específicas para el apareamiento.

El deseo de apareamiento varía entre la gente, pues lo que ciertos humanos buscan, otros lo rechazan. El deseo es central en todas las facetas del apareamiento, ya que esto determina por quiénes somos atraídos y a quiénes atraemos, así como el

mecanismo de apareamiento que será exitoso en cada situación. Además ese éxito debe ser extensivo a la retención de ese deseo de apareamiento, pues cuando este desaparece se presentan los divorcios y la desintegración. En cada paso del apareamiento, el deseo determina las reglas.

El humano no utiliza una sola estrategia para aparearse, una de las estrategias del menú es el apareamiento comprometido, algunas veces caracterizado por el compromiso público llamada matrimonio. Ambos sexos invierten mucho en su descendencia, como consecuencia y en concordancia con la teoría de “inversión parental” (Trivers 1972) la selección sexual ha formado en ambos sexos altos niveles de selectividad. Finalmente para ambos sexos es de gran importancia hacer la selección correcta ya que está de por medio un gran inversión.

No todos los apareamientos humanos son muy duraderos, algunos son temporales o hasta instantáneos, a éstos se les llama apareamientos de corto tiempo (short-term mating) (Buss y Schmitt, 1993). Estas diferencias en el tiempo de duración, producen grandes variaciones en los componentes del apareamiento, tal vez ninguno más importante que las cualidades deseadas. Sin embargo, los humanos mezclan y hacen coincidir sus diferentes estrategias de apareamiento. Por ejemplo, es muy común que una persona involucrada en un compromiso de larga duración haga una gran inversión en los niños producto de esa relación, mientras sostiene relaciones extramaritales por otro lado (Buss, 2006).

Los seres humanos, definitivamente no son ni completamente monógamos, ni promiscuos o polígamos. Es por esto que el menú de estrategias de apareamiento varía según las circunstancias, como son la proporción entre los sexos, el valor del apareamiento para una persona así como la influencia cultural (Buss, 2004).

La selección femenina

En el nivel más básico, la selección femenina en todas las especies está basada en los beneficios reproductivos que éstas recibirán de los machos. Estos beneficios

pueden ser genéticos, por aprovisionamiento, soporte social, cuidados parentales o alguna combinación. Las mujeres muestran el mismo patrón básico y se observa al preferir el matrimonio con hombres de buena salud física, quienes tengan recursos culturales importantes, con influencia social y dispuestos a invertir en las mujeres y sus niños. Esta combinación de rasgos masculinos resulta en niños sanos y el incremento del acceso de la mujer a recursos culturalmente importantes mejora la influencia social (Buss, 2006).

Debido a que las mujeres deben hacer una gran inversión en cuidados parentales para producir niños, deben ser discriminadoras al elegir a su pareja, las parejas potenciales varían de muchas maneras, tanto física como adaptativamente, el punto es que la hembra elegirá al que le da posibilidad de tener una mayor descendencia (Buss 1993, 2003):

- Que sea capaz de invertir recursos en ella y sus hijos.
- Que sea capaz de proteger físicamente a ella y a sus hijos.
- Que sea prometedor como buen padre.
- Que sea compatible en metas y valores que permitan tener una estrategia sin dejar de invertir recursos en ella y sus hijos.

Elecciones preferidas

La pareja ideal para matrimonio y la verdadera pareja no son siempre el mismo, debido a la competencia con otras mujeres y las preferencias de los hombres. Estudios en psicología social de las preferencias por parejas para matrimonio son importantes para encontrar las elecciones de matrimonio actuales. Estas preferencias aparecen para capturar o aclarar el proceso asociado con la evolución de mecanismos sociales y psicológicos que influyen las conductas reproductivas (Buss, 1996; Geary, 1998; Kenrick et al. 1990).

Varias características son universalmente deseadas en ambos sexos. Mundialmente hombres y mujeres buscan parejas, inteligentes, lindas, comprensivas,

fiable y saludable. El amor surge de la mutua atracción. Y en la mayoría de las culturas también se observa atracción por parejas que comparten misma ideología política y religiosa (Buss, 2006).

A pesar de estas variaciones comunes y universales, tanto hombres como mujeres buscan ciertas cualidades en su pareja como lo predijo la teoría de la evolución. Significativamente, las mujeres desean más que los hombres buena perspectiva financiera así como cualidades que son conocidas por estar vinculadas a la adquisición de recursos, como la ambición, laboriosidad, condición social y edad. Los hombres de manera significativa desean más que las mujeres, parejas de físico atractivo. La apariencia física como lo han demostrado varios estudios, brinda señales de salud de la mujer, la fertilidad y el valor de la reproducción. Contrariamente a lo que se ha pensado las normas de belleza no son arbitrarias ni infinitamente variables. La psicología evolutiva ha proporcionado la teoría de la evolución de normas de características bellas, éstas son señales relacionadas con la fertilidad (concepción inmediata) o el valor reproductivo (concepción a futuro). Entre ellas están, la juventud, labios carnosos, piel suave, cabello brillante, baja proporción entre la cintura y la cadera, piel sin manchas, ausencia de heridas, dientes blancos y simetría. La belleza es la adaptación a la vista, los hombres valoran el aspecto físico debido a la gran información que proporciona acerca de una mujer (Buss, 2006).

Universalmente, el hombre busca parejas más jóvenes que ellos, lo que confirma la hipótesis de que los hombres desean señales de fecundidad. Esta regla se rompe en el caso de los adolescentes quienes prefieren mujeres un poco mayores que ellos, no rechazan las citas con las mujeres de su edad pero encuentran más atractiva a una mayor, esto se explica con el hecho de que las mujeres un poco mayores que un adolescente son más fértiles que las de su edad. Sin embargo estas mujeres no muestran interés en salir con chicos adolescentes. En conclusión los hombres muestran una marcada preferencia por la edad de la mujer debido a su estrecha relación con la fertilidad (Kenrick et al. 1996).

El estudio más extenso de esto incluye 10,000 personas en 37 culturas a través de 6 continentes y 5 islas (Buss, 1989). En todas las culturas las mujeres prefieren

prospectos con buenas finanzas. En 29 culturas, la ambición y la industrialización de un prospecto fue más importante para las mujeres que para los hombres, presumiblemente porque estas características son indicadores de su habilidad para alcanzar el éxito cultural. Hatfield y Sprecher (1995) encontraron el mismo patrón en estudiantes de universidad en Estados Unidos, Japón y Rusia. En cada cultura, las mujeres evaluaron prospectos de pareja por su potencial de éxito, salario y rango social, con mayor rigidez que los hombres. Un meta análisis publicado entre 1965 y 1986 confirma estos patrones (Feingold, 1992). A través de estudios, 3 de cada 4 mujeres evalúan el estado socioeconómico como más importante que como lo hacen los hombres. Estudios conducidos en 1965 muestran el mismo patrón, como lo hizo un estudio más reciente en Estados Unidos (Sprecher, Sullivan y Hatfield, 1994). A través de la edad, el estado étnico y socioeconómico, las mujeres prefieren esposos quienes tengan mejor educación que ellas y que tengan mejores ingresos que ellas. Buunk y sus colegas encontraron el mismo patrón en mujeres de entre 20 y 60 años (Buunk et al.2002). Estas preferencias se ven muy claramente cuando las mujeres hacen una evaluación costo-beneficio entre un matrimonio con un compañero culturalmente exitosos contra otras importantes características, como son el atractivo físico (Li et al.2002; Waynforth, 2001).

Las preferencias de las mujeres por el éxito cultural son también encontradas en estudios de anuncios y novelas de ficción. En un estudio de 1,000 "lonely hearts" editado por Greenlees y McGrew (1994) encontraron que la mujeres británicas son tres veces más propensas que los hombres a buscar la seguridad financiera en su prospecto de pareja. Oda (2001) encontró que las mujeres japonesas son 31 veces más propensas a buscar esta estabilidad financiera que los hombres, así como también el rango social. Whissell (1996) encontró lo mismo en 25 novelas de romance contemporáneas y seis novelas clásicas que son tradicionalmente más solicitadas por mujeres que por hombres, incluyendo dos historias escritas hace 3,000 años. En estas historias el protagonista hombre es casi siempre, mayor, dominante social y con salario alto, el que finalmente se casa con la mujer (Buss, 2006).

En el estudio de Bereczkei y Csanaky (1996) de más de 1,800 hombres y mujeres húngaros quienes tenían 35 años de edad, encontraron que las mujeres quienes se habían casado con hombres mayores y mejor educados, en promedio, tenían más hijos y eran menos propensas a divorciarse, además, se reportaron niveles más altos de satisfacción que en las mujeres casadas con otros hombres. En resumen, los hombres con mayor éxito cultural proveen a las mujeres con beneficios sociales, psicológicos y reproductivos (Geary, 2000; Low, 2000).

Es importante confirmar los resultados de estos estudios de manera independiente por lo que se realizó un estudio en matrimonios de 29 diferentes culturas, de éste se obtuvo la confirmación de que los hombres eligen mujeres más jóvenes. En las 29 culturas se observó un promedio de 3 años de diferencia, además si el matrimonio fracasa y el hombre vuelve a casarse entonces buscará mujeres aún más jóvenes dónde el promedio es de 5 años y 8 para el tercer matrimonio. (Buss, 1994, 2003).

Estudios en los anuncios personales también confirman esta información ya que las mujeres citan atractivo físico y edad como parte de su auto descripción en el caso de las jóvenes; las mujeres mayores no mencionan nada de su atractivo físico. En cambio los hombres mencionan sus recursos financieros como parte de su auto descripción (Bayeta y Schroeder, 1995).

En resumen las diferencias entre los sexos radica en lo previsto, adaptación a problemas relacionados con el sexo, en particular la selección de parejas con la capacidad de invertir recursos (preferido por las mujeres) y señales de juventud y belleza (preferido por los hombres), a pesar de estas diferencias, hay preferencias que comparten ambos sexos, la belleza, la inteligencia y la salud. Pero también se observan importantes diferencias culturales en estos deseos (Buss, 2006).

Hombres culturalmente exitosos

El rango social del hombre es una importante consideración en la selección de pareja para el matrimonio por parte de las mujeres, debido a que estos hombres pueden ofrecer a las mujeres recursos que puede utilizar en su propio beneficio o para sus hijos (Buss, 1994). Aunque los indicadores de rango social pueden variar de una cultura a otra (Irons, 1979), la relación básica es la misma, los hombres culturalmente exitosos serán preferidos como parejas para el matrimonio. La razón para esto es clara, en todas las culturas en las que han estudiado los hijos de un hombre culturalmente importante tienen rangos de mortalidad más bajos que los hijos de otros hombres. (Geary, 2000, 2005). Aún en culturas en que los rangos de mortalidad son bajos, los hijos de hombres culturalmente exitosos se benefician en términos psicológicos y de salud física, así como en longevidad (Adler et al. 1994). Estas son las condiciones que resultan de la evolución de las preferencias femeninas por parejas para el matrimonio dominantes cultural o socialmente. Las preferencias actuales para elegir pareja no son siempre las mismas, sin embargo, debido a la competencia de otras mujeres, provoca elecciones complicadas de hombres que tienen rasgos deseados pero que carecen de otros (Geary, 2004).

En muchas culturas, las elecciones femeninas de pareja son complicadas por la influencia de los intereses familiares (Daly y Wilson, 1983; Flinn, 1988). El modelo de matrimonio del Kipsigis, un grupo pastoral en Kenia, proporciona un ejemplo (Borgerhoff Mulder, 1988, 1990, 2000). La selección de parejas técnicamente es hecha por la familia de la joven, pero en la mayoría de los casos la decisión de los padres es bajo la influencia de las preferencias de sus hijas. Estas decisiones conjuntas están bajo la influencia de la cantidad de tierra disponible para sus futuros niños (Geary, 2004).

En esta sociedad, la tierra y el ganado son controlados por hombres y el acceso a estos recursos tiene consecuencias importantes reproductivas para las mujeres. El acceso a la tierra esta correlacionado con el éxito reproductivo de las mujeres, y puede ser un importante factor de las diferencias reproductivas, dándole la mayor disponibilidad de alimento a las mujeres de casas "ricas" una menor incidencia de enfermedad en ella y su descendencia (Borgerhoff, 1990). Debido a que esta tierra será

dividida entre sus hijos, quiénes eventualmente usarán la tierra para atraer a sus esposas, las mujeres que tengan acceso a grandes espacios de tierra a través del matrimonio tienen mayor supervivencia de nietos que aquellas con tierras pequeñas (Borgerhoff, 2000). Dada esta relación, no es sorprendente que a través de un periodo de 18 años, Borgerhoff (1990) encontró que dos hombres que ofrecían la mayor tierra fueron elegidos como esposos por 13 de 29 novias y sus familias, y al menos uno o los dos se casaron por 11 de los 15 años una o más veces. Los dos hombres con rangos más bajos fueron elegidos por 1 de estos 15 años.

Así, los hombres de Kipsigis culturalmente exitosos son preferidos como parejas para matrimonio, debido a que proveen recursos que las mujeres necesitan para conservar a sus hijos vivos y saludables. Esta conducta es encontrada a través de todo el mundo, al menos en las sociedades en que los recursos materiales pueden ser acumulados o dónde los hombres proveen recursos de alta calidad pero perecederos, como la carne obtenida por medio de la cacería (Buss, 1996; Irons, 1983; Symons, 1979). La decisión de una mujer de continuar casada o no, está influenciada por la cantidad y calidad de los recursos provistos por su esposo (Betzig, 1989; Buckle et al. 1996; Campbell, 2002). En el estudio más extenso a través de varias culturas, de los patrones de disolución del matrimonio Betzig encontró que la falta de recursos es la causa de divorcio en 21 sociedades (Betzig, 1989).

Cuando los recursos materiales no son acumulados, las preferencias de las mujeres son influidas por el rango social de la potencial pareja para matrimonio, como ejemplo podemos mencionar los indios Yanomamo de Venezuela (Chagnon, 1997). Los Yanomamo se caracterizan por la invasión entre diferentes tribus (Chagnon, 1988). Bajo esas condiciones, los hombres con la cualidad de la negociación política o que son grandes guerreros, gozan de un rango social más alto que el resto de los hombres aunque no difieran unos de otros en sus riquezas materiales (Hames, 1996). Estos hombres con un rango social más alto, tienen más esposas que otros hombres, y reciben alimento como tributo de otras familias de la villa (Hames, 1996). El resultado es que las mujeres junto con sus hijos que se hayan casado con estos hombres no sufren por falta de alimento y reciben un mejor trato por otros miembros del grupo como

consecuencia de su matrimonio (Hames, 1992, 1996). Por supuesto, muchas de estas mujeres pueden preferir el matrimonio monógamo con estos hombres de alto rango social pero no son capaces de alcanzar los intereses reproductivos de sus esposos.

Atributos personales y de conducta

Una preferencia por parejas con éxito cultural no es una estrategia reproductiva lo suficientemente exitosa para la mujer. Los hombres culturalmente exitosos regularmente son arrogantes, egoístas y tienen la capacidad de elegir entre múltiples parejas a diferencia del resto de los hombres (Betzig, 1986; Pérusse, 1993; Pratto, 1996). Como resultado, las características personales y de conducta son importantes en la selección de parejas para las mujeres. Éstas características dan información acerca de la habilidad y disponibilidad del hombre para hacer inversiones por largo tiempo a su mujer y a sus hijos (Buss, 1994).

Lo esencial es que las mujeres quieren parejas culturalmente exitosas y además tener algún nivel de influencia sobre el comportamiento de estos hombres. Además de la ambición, la industrialización y la dominancia social, las mujeres tienden a valorar la estabilidad emocional y la orientación de la familia más de lo que los hombres lo hacen (Oda, 2001; Waynforth, 2001).

Estos patrones indican que las mujeres prefieren esposos con recursos y con atributos sociales que sugieren que él invertirá sus recursos en la familia. Las mujeres también prefieren hombres con quienes se sienten seguras físicamente (Geary y Flinn, 2001; Hill y Hurtado, 1996; Surbey y Conohan, 2000)

Muchas mujeres prefieren hombres que puedan dar una relación emocionalmente satisfactoria (Buss, 1994; MacDonald, 1992), aunque esto parece ser más un lujo que una necesidad. De acuerdo con la distinción entre el lujo y la necesidad, la preferencia de este tipo de relación es más común en la clase media y superior Occidental que en muchas otras culturas (Hewlett, 1992). No es que el no sea importante o no preferido por mujeres en culturas no occidentales, solamente no es de

alta prioridad (McDonald, 1992). En muchos contextos no occidentales, las mujeres están más concentradas en el cuidado de sus niños que en la intimidad con su marido. Incluso en culturas Occidentales, el modelo de selección de pareja por mujeres está bajo la influencia de circunstancias locales y sus oportunidades (Argyle, 1994). En áreas económicamente reducidas dónde pocos hombres son exitosos culturalmente, algunas mujeres favorecen los atributos de una relación a largo plazo por encima de la riqueza, mientras que otras mujeres parecen adaptar múltiples estrategias (Vigil, Geary y Byrd-Craven, 2006). Estas últimas mujeres prefieren el compromiso de largo plazo, pero pueden elegir parejas de corto plazo basadas en el atractivo físico.

Atractivo físico y buenos genes

En la literatura clásica y en las novelas románticas, los hombres protagonistas, casi siempre son socialmente dominantes, ricos y guapos (Whissell, 1996). La preferencia por el atractivo físico tiene sentido biológico (Fink y Penton-Voak, 2002; Gangestad, 1993; Gangestad y Buss, 1993). No sólo son maridos atractivos sino que estos hombres y sus niños pueden ser físicamente más sanos que otros hombres (Gangestad et al.1994; Grammer y Thornhill, 1994; Singh, 1995; Thornhill y Gangestad, 1993, 1994), aunque la relación entre la belleza y la salud en hombres no es siempre confiable, especialmente en contextos occidentales, dónde la mayoría de los individuos son en general saludables (Geary, 2005; Grammer et al.2005; Weeden y Sabini, 2005).

Sin embargo, los atributos físicos que las mujeres encuentran atractivos en hombres pueden ser indicadores de la salud física y genética del hombre (Gangestad y Simpson, 2000). Las mujeres prefieren hombres del tipo de talla alta comparados con los demás machos, cuerpo atlético y simétrico, con una cintura poco menor que su cadera, pero con hombros amplios (Barber, 1995; Beck, Ward-Hull y McClear, 1976; Cunningham et al.1990; Hatfield y Sprecher, 1995; Oda, 2001; Pierce, 1996; Singh, 1995). Las características faciales que resultan más atractivas para la mujer incluyen ojos de tamaño mayor al promedio, amplia sonrisa y mandíbulas y barbillas prominentes (Barber, 1995; Scheib et al.1999; Cunningham et al. 1990). Éstas

características parecen ser buenos indicadores genéticos y de buena salud (Barber, 1995; Thornhill y Gangestad, 1993).

Shackelford y Larsen (1997) encontraron que los hombres con menor simetría facial son menos activos físicamente, además, manifiestan más síntomas de depresión y ansiedad, y reportan más problemas físicos leves (ej. resfriados, dolores de cabeza, etc.). los hombres con caras y cuerpos asimétricas también tienen rangos metabólicos más altos y tienen menos compañeras sexuales (Furlow, Armijo-Prewitt, Gangestad y Thornhill, 1997; Gangestad y Simpson, 2000; Gangestad y Thornhill, 1997; Manning et al. 1997). Philips et al.(2001) así como Nettle (2002) encontraron que el físico pequeño y menos robusto en hombres es menos elegido como pareja para matrimonio.

Hay también evidencia de que la preferencia femenina por su pareja está influenciada por los genes del sistema inmune del hombre (Wedekind et al.1995), es decir que las hembras eligen a su pareja tomando en cuenta si inmunocompetencia (Hamilton y Zuk, 1982). Las mujeres por supuesto, no son plenamente conscientes de estas diferencias genéticas. Los genes del sistema inmunológico se muestran en las feromonas y las mujeres son sensibles y responden a estos olores, sobre todo durante la segunda semana de su periodo menstrual, es decir cuando son más fértiles (Gangestad y Thornhill, 1998). Se ha observado una clara preferencia de las mujeres por hombres que expongan una variedad de rasgos físicos y feromonales, correlacionados con su inmunocompetencia, como es la simetría facial, sugiriendo que los hombres de alta calidad presentan estas características que los distinguen de otros hombres e influyen la selección femenina (Thornhill y Gangestad, 1999).

No es simplemente la calidad de los genes del sistema inmunológico del hombre sino como se conjuntan con los de la mujer. En términos de resistencia de enfermedad, lo mejor para el descendiente ocurre cuando hay mucha variabilidad en los genes del sistema inmunológico (Hamilton et al. 1990). Además de las mutaciones, la variabilidad se da cuando los padres tienen versiones diferentes de estos genes. Wedekind et al. (1995) encontraron que las mujeres que no toman anticonceptivos orales (estos cambian la sensibilidad a las feromonas) calificaron los olores de hombres con genes del sistema inmunológico diferentes a los suyos, como más agradables y atractivos que

los olores de hombres con genes de sistema inmunológico similares. En un estudio de fertilidad durante cinco años, Ober y sus colegas encontraron que las parejas con genes del sistema inmunológico distintos concebían más rápidamente (2 contra 5 meses) y tenían menos abortos espontáneos que las parejas con genes similares (Ober et al.1992; Ober et al. 1997).

La evidencia apoya que la selección de pareja para matrimonio por las mujeres está bajo la influencia de los indicadores del físico, y quizá, la salud genética de los hombres, reflejado en parte, en el atractivo físico del hombre y el olor (Thornhill y Gangestad, 1993). Sin embargo, en una serie de estudios realizados por Graziano y sus colegas (Graziano et al.1993) observaron que la evaluación que hicieron las mujeres del atractivo físico de los hombres fue influenciada por la opinión de sus compañeras, sobre todo si era negativa. Otros estudios sugieren que las evaluaciones femeninas del atractivo físico de los hombres están también bajo la influencia de su rango social (Townsend et al. 1995) y por la edad del padre de la mujer cuando ella era una niña (Perrett et al., 2002).

Estrategias reproductivas

Los estudios de las tácticas de los hombres y las mujeres para atraer y conservar a sus parejas así como ahuyentar a sus rivales muestran que corresponden muy cercanamente a los deseos del sexo opuesto. Las mujeres, por ejemplo, ponen más esfuerzo en mejorar su apariencia física y para ahuyentar a sus rivales, se centran en sus defectos físicos; por el contrario los hombres tienden a mostrar y dar recursos a las mujeres que están tratando de atraer y retener, ellos denigran a sus oponentes desde la perspectiva profesional como mencionar que el rival es flojo, la falta de ambición o carecer de objetos caros en la vida. Cuando los hombres y mujeres tratan de engañarse entre ellos lo hacen precisamente en la línea de deseos del sexo opuesto (Buss, 2006).

Cabe señalar que no siempre hay correspondencia entre los deseos expresados y el comportamiento de apareamiento por la sencilla razón de que no siempre se puede

obtener lo que se quiere. La conveniencia de una persona será limitada por la capacidad que tenga para traducir sus preferencias idealizadas a una pareja real. La mayoría de la gente debe conformarse con alguien que es menos que el ideal que quieren. Sin embargo, la evidencia disponible converge en que los deseos fundamentales de hombres y mujeres difieren y afectan a las conductas de apareamiento (Buss, 2006).

La teoría de la inversión proporcionada por los padres es una sólida base para predecir las diferencias entre los sexos acerca de la búsqueda de acoplamientos de corto plazo. Los hombres, con mayor frecuencia que las mujeres, han evolucionado a un mayor deseo de relaciones sexuales ocasionales. El mismo acto del sexo hace que las mujeres deban invertir 9 meses en el embarazo, mientras que el hombre tiene sólo obligación de un poco o ninguna inversión. Durante un año, un hombre ancestral lograba tener relaciones de corto plazo con decenas de mujeres que resultaban en muchos embarazos. Una mujer ancestral que tuviera relaciones con docenas de hombres en ese mismo año sólo producía un niño. Los beneficios reproductivos que brindaban las relaciones de corto plazo a los hombres habrían ido en aumento directo a la producción de niños. Por ejemplo, un hombre casado con dos hijos, habría aumentado en un 50% su éxito reproductivo al tener una relación a corto plazo de la que hubiera resultado el nacimiento de un niño más (Buss, 2006).

La evidencia acerca de las diferencias entre los sexos y de la preferencia de relaciones de corto plazo está apoyada en cientos de estudios científicos. Cuando se les preguntó cuantas parejas sexuales preferían idealmente, los hombres contestaron que 18 a lo largo de su vida, mientras que las mujeres dijeron en promedio que de 4 a 5 a lo largo de su vida (Buss y Schmitt, 1993).

Otra solución al problema de obtener acceso a una variedad de parejas es dejar pasar un pequeño tiempo entre el momento en que se conoce a la pareja y la búsqueda de las relaciones sexuales. En el caso del hombre transcurre menos tiempo antes de buscar las relaciones sexuales, ya que esto les permitirá tener un mayor éxito copulativo. En un estudio ampliamente replicado, se observó la probabilidad de consentimiento de tener relaciones sexuales con alguien que se considera deseable si

lo hubieran conocido por una hora, un día, un mes, y así sucesivamente. Tanto hombres como mujeres dicen que probablemente tienen relaciones sexuales después de conocer a la pareja potencial por un periodo de 5 años (Buss, 2006).

Un estudio confirmó la gran diferencia entre comportamientos de ambos sexos realizado por Clarke y Hatfield en 1989, dónde hombres y mujeres se acercaban a completos desconocidos en el campus de una universidad y dijeron “Hola, te he visto por el campus y me parece muy atractivo/a” luego se les preguntaba una de las siguientes tres preguntas: ¿Te gustaría tener una cita conmigo? ¿Te gustaría ir a mi departamento conmigo? ¿Te gustaría tener sexo conmigo? Los investigadores registraron el porcentaje de personas que respondieron positivamente a cada una de las solicitudes, así como los comentarios verbales que estos hicieron. De las mujeres abordadas en los experimentos por el sexo masculino, el 50% accedió a salir con él, el 6% estuvo de acuerdo en ir a su departamento y el 0% accedió a tener relaciones sexuales. Algunas mujeres a las que se les solicitó tener sexo insultaron al experimentador y otras pensaron que era extraño. De los hombres abordados por una mujer, el 50% estuvo de acuerdo en salir con ella de forma similar que las mujeres. Sin embargo el 69% estuvo de acuerdo en ir a su departamento y el 75% estuvo de acuerdo en tener sexo con ella. De los hombres que rechazaron la solicitud de sexo, se disculparon diciendo que tenían una cita previa con los padres o su prometida. Estas diferencias han sido replicadas en estudios posteriores (Buss, 2000).

En resumen, la evidencia es muy clara, los hombres han evolucionado psicológicamente desarrollando mecanismos dedicados a resolver los complejos problemas para el éxito reproductivo en apareamientos a corto plazo. Estos incluyen el deseo de la variedad sexual, la tendencia a dejar transcurrir poco tiempo antes de buscar relaciones sexuales, la voluntad de dar consentimiento al sexo con desconocidas. Además los hombres bajan dramáticamente sus estándares en relaciones de corto plazo, mostrando una marcada disminución de la atracción hacia la pareja después de la relación sexual, esto tal vez con el fin de facilitar la graciosa huida (Haselton y Buss, 2001) exageran la profundidad de sus sentimientos con el fin de

tener acceso al sexo y señalan que tendrían una relación extramarital si nadie pudiera averiguarlo (Buss, 2006).

Aunque de la evidencia empírica se desprende la idea de que los hombres, con mucho más intensidad que las mujeres, tienen un gran deseo por la variedad sexual, el hombre no habría evolucionado hacia tal deseo de haber habido ausencia de mujeres dispuestas (excluyendo el engaño o la cópula forzada). En realidad, matemáticamente el número promedio de compañeros sexuales para hombres y mujeres debería de ser idéntico, asumiendo una proporción sexual igual en la población. Siempre que un hombre tiene sexo con una mujer con la que no había tenido sexo, simultáneamente esa mujer está teniendo sexo con un hombre con el que nunca lo había hecho (Buss 2006).

Debido a que la lógica evolutiva del hombre indica que ha desarrollado un deseo por la variedad sexual para así tener mayor éxito reproductivo, la lógica en la mujer ha sido descuidada. El hecho es que una relación de corto plazo a menudo lleva costos sustanciales para las mujeres. Las mujeres más que los hombres se arriesgan al daño de sus reputaciones, a que baje su valor como pareja y la posibilidad de violencia por un novio o marido celoso. Considerando estos costos, es improbable que la selección haya forjado una psicología de acoplamiento femenino a corto plazo en ausencia de ventajas y presencia de gastos de gran peso (Buss, 2006).

En un esfuerzo para encontrar cuáles pueden ser las ventajas, Greiling y Buss (2000) extrajeron de la literatura y formularon un número de hipótesis sobre ventajas potenciales que las mujeres podrían obtener del acoplamiento a corto plazo. Estas incluyen hipótesis de recurso (ej., el incremento de recursos inmediatos), hipótesis genéticas (ej., producir descendientes genéticamente más diversos), hipótesis de conmutación de compañero (ej., usando un acoplamiento a corto plazo como medio para salir de una relación pobre), hipótesis de adquisición de habilidad de compañero (ej., clarificando preferencias del compañero), e hipótesis de manipulación de compañero (ej., disuadiendo la futura infidelidad de un compañero) (Buss, 2006).

Greiling y Buss (2000) condujeron una serie de cuatro estudios empíricos para identificar cuales hipótesis eran viables y cuáles no. Aunque limitados en el alcance, estos estudios fueron diseñados para examinar la probabilidad de que una mujer recibiría ventajas particulares por un acoplamiento a corto plazo; la magnitud de las ventajas; los contextos en los cuales las mujeres acceden al acoplamiento a corto plazo; y diferencias individuales entre mujeres en la propensión para perseguir acoplamientos a corto plazo (Buss, 2006).

Las hipótesis que recibieron más apoyo a través de estudios fueron las de adquisición de recursos y la conmutación de compañero. Las mujeres juzgan que es sumamente probable obtener de una relación a corto plazo joyas, dinero, cenas gratis, etc. Además las mujeres consideran como asunto de corto plazo las relaciones con un compañero que no puede conservar un trabajo. Las mujeres que acceden a relaciones de corto plazo, en contraste con sus colegas más monógamas, juzgan este tipo de relaciones de “más beneficiosas” (Buss, 2006).

“La conmutación de pareja” en un acoplamiento de corto plazo sólo aplicaría en el contexto de una relación extra pareja o en el contexto en que una mujer juzga sumamente probable que haya posibilidad de encontrar a alguien más compatible que el compañero actual. Además, las mujeres piensan que de esta forma pueden descubrir a un compañero sexual que esté interesado en un compromiso y dispuesto a pasar tiempo con ellas y que sea capaz de sustituir a su compañero actual (Buss, 2006).

Otra investigación apoya la hipótesis de los “buenos genes” (Gangestad y Thornhill, 1997). Las características simétricas y los rasgos faciales masculinos son marcadores de buenos genes. Las mujeres muestran preferencia especial por hombres que son simétricos y masculinos cuando están ovulando, justo el momento en que pueden concebir un niño (Gangestad et al., 2005). En resumen, la conmutación de compañero, la adquisición de recursos y los buenos genes son los tres competidores más fuertes para ser las razones por las que ha evolucionado la preferencia de los acoplamientos de corto plazo de las mujeres. Se requiere mayor investigación para probar estas hipótesis (Buss, 2006).

La existencia de mujeres ya con una pareja que acceden a cópulas con otros hombres es un problema adaptativo al que se enfrentan los hombres. La usurpación de compañero puede ser definida como un comportamiento diseñado para engañar a alguien que ya se encuentra en una relación romántica, ya sea temporalmente para un breve enlace sexual o permanentemente para un acoplamiento a largo plazo. Hace poco tiempo, no se sabía nada acerca de la usurpación del compañero. Según un estudio (Schmitt y Buss, 2001) este comportamiento es un fenómeno frecuente. Usando una muestra relativamente madura de participantes americanos, de un promedio de 41 años de edad (30-65), el 60% de los hombres y el 53% de las mujeres dijeron que intentaban usurpar a alguien como compañero de largo plazo que estaba ya en una relación afianzada. Aquellos que intentaban atraer a una persona para un enlace sexual a corto plazo eran 60% hombres y 38% mujeres (Buss, 2006).

La mayoría de esta muestra, también dijo ser blanco de usurpación por otros con su pareja actual. En el contexto de acoplamiento a largo plazo se encontró que el 93% eran hombres y el 82% eran mujeres. El 87% de los hombres y el 94% de las mujeres dijo ser blanco de usurpación para breves acoplamientos sexuales (Buss, 2006).

Más tarde se preguntaron si realmente los hombres habían copular con mujeres que ya tienen una pareja y encontraron que el 67% de los hombres y el 41% de las mujeres se habían sentido atraídos a una relación de largo plazo. Mientras que el 40% de los hombres y el 31% de las mujeres dijeron haber sido seducidos por un usurpador para un enlace sexual a corto plazo. Se obtuvieron resultados similares en Turquía, Israel, Grecia, Croacia, Eslovenia, Polonia, Portugal, Alemania, Francia, Inglaterra, y Canadá (Schmitt et al., 2004).

Es probable que el compañero usurpador sea una estrategia de copulación desarrollada por la simple razón de que los compañeros deseables atraen a muchos pretendientes y esto aumente su éxito copulativo. Así que para obtener a un compañero deseable a menudo es necesario intentar con aquellos que ya han sido tomados. Las tácticas de usurpación, tales como esperar en las alas la oportunidad y abrir una brecha en la relación nos muestra hasta dónde se puede llegar con tal de lograr la usurpación (Buss, 2006).

La infidelidad y el compañero usurpador como estrategias de acoplamiento representan un serio problema para las víctimas. Si estas estrategias se han repetido a lo largo de la historia evolutiva humana, como la evidencia sugiere, el principio de co-evolución dicta que se desarrollaran estrategias para defenderse contra estos problemas y los costos que implican. Una solución posible implica la evolución de los celos (Buss et al., 1992; Daly y Wilson, 1983; Symons, 1979). Los celos son una emoción que se activa siempre que haya una amenaza ante la relación que se valora (Daly et al., 1982). Las amenazas pueden venir de muchas formas, tales como la pérdida de recursos sexuales, financieros o emocionales del compañero. Las amenazas pueden darse desde dentro de la relación de parte de un compañero que tiene la intención de apartarse o desde fuera de la relación bajo la forma de un usurpador que intenta alejar a la pareja (Buss, 2006).

Los problemas de adaptación varían entre hombres y mujeres (Daly et al., 1982). Debido a que en los humanos la fertilización se da dentro de las mujeres, los hombres pueden carecer de certeza en su paternidad. En cambio para las mujeres la certeza de maternidad siempre es del 100%. La infidelidad sexual, por supuesto, es el acontecimiento que puede comprometer la paternidad, en el caso de las mujeres la infidelidad de su pareja no compromete su maternidad pero si puede ser extremadamente perjudicial. La mujer cuya pareja es desleal pierde tiempo y recursos que podría conseguir si no existieran su rival y sus niños. Por estas razones los teóricos evolutivos han predicho que para los hombres es más significativa la infidelidad sexual y para las mujeres la emocional, puesto que la implicación emocional es un indicador de la dispersión de estos recursos (Buss et al., 1992).

Docenas de estudios, utilizando varias metodologías han probado estas diferencias entre los sexos (Buss y Haselton, 2005). En un estudio se pidió a los participantes que imaginaran a su pareja romántica implicada sexual y emocionalmente con otra persona. Entonces pidieron que indicaran en que aspecto la traición era más desconcertante. En la muestra americana el 61% de los hombres y sólo el 39% de las mujeres juzgaron la infidelidad sexual como una traición más importante. Mientras que el 39% de los hombres y el 87% pensaban que era más importante la infidelidad

emocional. Se observaron los mismos resultados en Corea y Japón (Buss et al., 1999), China (Geary et al., 1995), y Suecia (Wiederman y Kendall, 1999). En estudios de memoria, los hombres recordaban con mayor facilidad los detalles de infidelidades sexuales al contrario de las mujeres que recordaban con mayor facilidad las infidelidades emocionales. Los resultados de estos estudios apoyan la teoría de que los celos se desarrollaron como protección a las amenazas de las infidelidades y los usurpadores (Buss, 2006).

Hombres y mujeres parecen también ser amenazados por las cualidades de sus rivales. Las predicciones fueron probadas por un estudio intercultural que incluyó Corea, los países Bajos y EUA (Buss y al., 2000). Hombres coreanos, holandeses y americanos, con mayor frecuencia que las mujeres correspondientes, mostraron mayores señales de angustia cuando un rival sobrepasaba sus perspectivas financieras, de trabajo y fuerza física estaba interesado en su pareja. En cambio las mujeres coreanas, holandesas y americanas mostraron una mayor angustia que los hombres ante una rival de mayor atracción física facial y corporal. Aunque ambos sexos fueron igual de celosos, los sexos difieren tanto en la clase de infidelidad como de las características de sus rivales que activan esta emoción (Buss, 2006).

Si los celos son una emoción desarrollada y la evidencia la apoya, el siguiente paso es explorar el comportamiento que da salida a esta emoción. Tres diversos estudios han explorado “la táctica de retención de la pareja” usando parejas de casados y parejas que sólo salían juntos (Buss, 1988; y de Buss; Shackelford, 1997; Shackelford et al., 2005). Las tácticas de retención son comportamientos específicos diseñados para ahuyentar a sus rivales o para disuadir a la pareja del abandono. Éstas tácticas van desde la vigilancia (ej. Él llamó en horas inesperadas para saber con quién esta su pareja) la violencia (ej. Él golpeó al individuo que se le acercó a su pareja). Los hombres casados tienden a hacer esfuerzos vigorosos por la retención de su pareja cuando esa pareja es joven y atractiva. En cambio las mujeres hacen grandes esfuerzos cuando están casadas con hombres de buen trabajo, altos ingresos y que dedican mucho tiempo a la relación. En este sentido también se observan diferencias en los tipos de tácticas utilizadas por cada uno de los sexos. Los hombres muestran

recursos y ahuyentan violentamente a sus rivales. Las mujeres realzan su aspecto físico como estrategia de la retención del compañero. Así como también despierta los celos de su pareja intencionalmente para aumentar su deseo (Buss, 2006).

Competencia entre hombres (machos)

Hay muchas diferencias sexuales en los humanos consistentes con una historia evolutiva de competencia entre machos (Geary, 1998). Los machos tienen una ventaja de tamaño físico, musculatura, capacidad cardiovascular, densidad ósea entre otras diferencias físicas y fisiológicas (Tanner, 1990). Los estudios de una de la especie de homínido, *Australopithecus afarensis*, sugieren que los machos fueron entre un 50% más pesados (McHenry, 1991) y un 100% que las hembras (Fruyer y Wolpoff, 1985). Estudios recientes sugieren este mismo dimorfismo sexual en *A. anamensis* (Leakey et al. 1995; Leakey et al. 1998). El registro fósil y las diferencias sexuales actualmente encontradas, sugieren al menos cuatro millones de años de historia evolutiva de competencia física entre machos en homínidos (Geary, 2006).

Pero las diferencias en el tamaño y una historia evolutiva de competencia entre machos no significan que las hembras no hayan sido físicamente agresivas. Los estudios comparativos de especies de primates indican que la agresión entre hembras es de hecho tan común como la agresión física entre machos (Silk, 1987, 1993). Sin embargo, la agresión entre hembras es típicamente motivada por el control del alimento o del territorio que contiene fuentes de alimento, mientras que la agresión entre machos es típicamente por el control de hembras o el territorio que contenga hembras para reproducirse (Wrangham, 1980). En una revisión de diferencias sexuales de la agresión, Smuts (1987) encontró que la agresión entre machos causó heridas más severas que la agresión entre hembras en la 16 especies de primates estudiadas, con esta información queda claro que la agresión intrasexual incluye tanto a machos como a hembras. Si este modelo fuera también común en homínidos primitivos, entonces las diferencias sexuales en el tamaño físico simplemente quieren decir que la competencia

entre machos era más intensa y causó diferencias mayores en los resultados reproductivos entre machos que entre hembras (Geary, 2006).

Dado que las diferencias sexuales son comunes entre las diversas especies y la evolución y expresión de estas diferencias pueden ser entendidas en términos de la selección sexual y la acción de las hormonas sexuales respectivamente, entonces es lógico que estos mismos mecanismos expliquen muchas de las diferencias sexuales humanas. La mejor evidencia de que la selección sexual ha operado durante la evolución humana son el tamaño físico, la musculatura en la parte superior del cuerpo y los patrones de desarrollo físico, hormonal y de respuesta psicológica a estresantes y a la competencia (Tanner, 1990). Estas diferencias sexuales respaldan firmemente la propuesta de que la competencia entre machos fue importante durante la evolución humana (Geary, 2006).

Como se describió antes, la competencia física entre machos para el predominio social como el acceso a las hembras o el control de los recursos es común a través de la especie (Andersson, 1994; Darwin, 1871). Un resultado típico es la evolución de machos más grandes que las hembras, así como las diferencias asociadas con las conductas sexuales, como la agresividad. La consideración de competencia entre machos durante la evolución humana es compleja por los cuidados parentales que brinda el macho a su crías (que los provee de modos diferentes de atraer a una compañera), las alianzas y las influencias culturales sobre la expresión de esta competencia (Geary, 1998).

Beneficios reproductivos de la competencia

Como se ha observado en otras especies, la agresión entre machos humanos está a menudo relacionada con el establecimiento y mantenimiento del predominio social y la adquisición de recursos que lo ayuden a la reproducción o la captura directa de mujeres (Chagnon, 1979; Daly y Wilson, 1983; Trivers, 1972). Esta competencia puede ser uno a uno o en coaliciones. Frecuentemente la competencia uno a uno está relacionada con el establecimiento del dominio del grupo, mientras que la competencia

en coalición es más común entre grupos. Independientemente del tipo de competencia, las ventajas reproductivas para los machos pueden ser considerables. Estas ventajas causaron la evolución de los rasgos físicos y conductuales que facilitan la competencia entre machos y mantiene esta competencia en muchas sociedades (Geary, 2006).

De hecho la agresión uno a uno o en coalición es una característica común en sociedades cazadoras, horticultoras, pastoras o agricultoras. Las emboscadas, incursiones y batallas ocasionales de escala más grande entre grupos familiares masculinos de pueblos vecinos son comunes en aproximadamente el 90 % de estas sociedades (Ember, 1978; Keeley, 1996); muchas de las sociedades restantes están relativamente aisladas o políticamente subyugadas a grupos más grandes (Keeley, 1996). En más que la mitad de estas sociedades, el conflicto intergrupo ocurre más o menos continuamente, es decir al menos una vez al año y en última instancia causa la muerte aproximadamente del 30 % de los jóvenes del grupo (Chagnon, 1988; Keeley, 1996; White y Burton, 1988). Se ha observado que en todas estas sociedades los motivos para estos conflictos incluyen "la venganza de sangre", el beneficio económico, la captura de mujeres y el prestigio personal. El fin típicamente implica la acumulación de trofeos culturalmente importantes, que influyen en la reputación del hombre y el rango social dentro de la comunidad, que a su vez tiene influencias en su éxito reproductivo (Geary, 2006).

El modelo de agresión intergrupo no puede ser atribuido a la interferencia de sociedades modernas, ya que la guerra es menos frecuente después de que estos grupos tienen contacto con sociedades modernas (Keeley, 1996). Tampoco puede ser considerado un fenómeno relativamente reciente, las pruebas arqueológicas sugieren frecuentes agresiones intergrupo al menos hace 20 o 30 mil años (Keeley, 1996). Betzig ha argumentado que en cada una de las seis primeras civilizaciones - Mesopotamia antigua, Egipto, Mexica (México), Inca (Perú) e India imperial y China- "El hombre poderoso hacía pareja con cientos de mujeres, además pasa su poder al hijo concebido con la esposa legítima y toma las vidas de los hombres que entran su camino" (Betzig, 1993; y Betzig, 1986). En el Yanomamö, aproximadamente 2 de cada 5 hombres han participado en al menos un asesinato y los que han matado tienen un

rango social más alto que los hombres que no han matado, con dos a tres veces más mujeres y niños (Chagnon, 1988). En el Ache una sociedad recolectora-cazadora (en Sudamérica), aproximadamente 1 de cada 5 hombres han participado en al menos un asesinato y estos hombres tienen más niños que sobreviven que los hombres que no han asesinado (Hill y Hurtado, 1996).

Variación cultural en la competencia entre machos (machos)

Un estudio comparativo de estos patrones de competencia entre machos en comunidades tradicionales con los patrones existentes en las sociedades Occidentales industriales proporciona una visión de la variación cultural en la competencia entre machos así como los cambios históricos. En relación con el modelo encontrado en muchas sociedades tradicionales, el nivel de violencia física entre machos es relativamente bajo en sociedades industriales (Daly y Wilson, 1988; Ember, 1978; Keeley, 1996). Cuando la agresión entre machos de sociedades industriales llega al homicidio generalmente es motivada por eventos de celos sexuales o competencia por el rango social, tal como se observa en sociedades tradicionales (Daly y Wilson, 1988). Sin embargo, en las sociedades industriales con la monogamia socialmente impuesta, es decir donde la poligamia es ilegal, la competencia entre machos se da generalmente más enfocada a la adquisición de indicadores de éxito social y material que les permitirá tener acceso a las hembras (Geary, 2006).

Antes de la industrialización a gran escala, parece que la relación entre el éxito cultural y el éxito reproductivo era igual en sociedades modernas como en sociedades tradicionales (Betzig, 1995). Basándose en los registros de nacimiento tanto de la iglesia como del gobierno, así como los de matrimonio y defunción entre 1760 y 1810, Klindworth y Volland (1995) fueron capaces de reconstruir la relación entre el rango social y el éxito reproductivo a largo plazo en los hombres de Krummhörn en Alemania. Los expedientes de impuestos indicaron diferencias grandes en la riqueza de diversas familias. Con respecto a otros hombres, los hombres más ricos de Krummhörn engendraron a más niños, sobre todo porque se casaron con esposas más jóvenes, y

tenían más niños que sobrevivieron hasta la edad adulta. Con respecto a hombres de rango social alto, los hombres de un estado más bajo eran cuatro veces más propensos a experimentar una extinción de su linaje, es decir, alcanzar un punto donde no había descendientes directos supervivientes (Geary, 2006).

Sin embargo, en naciones industriales actualmente hay poco o a veces una relación negativa entre el éxito cultural y el éxito reproductivo (Kaplan et al.1995). Los hombres con ganancias más altas y todas las características del éxito cultural, tales como una educación universitaria y una ocupación profesional, no engendran a más niños que sus pares menos exitosos. Este patrón ha llevado a algunos investigadores a argumentar que cualquier tendencia desarrollada asociada con la competencia entre machos no es relevante en las sociedades tecnológicamente avanzadas (Vining, 1986). Pérusse (1993, 1994), en cambio, sostuvo que la combinación de la monogamia impuesta y la anticoncepción oculta la relación entre el éxito cultural y el éxito de acoplamiento en estas sociedades. Un estudio de la relación entre el estado socioeconómico y el comportamiento sexual en más de 400 hombres de Québec apoyó esta posición (Pérusse, 1993, 1994). Aquí, el éxito cultural fue definido en términos de ingresos, nivel de educación y ocupación mientras que la conducta sexual se definió en términos del número de parejas sexuales y la frecuencia del sexo. La combinación del número de parejas sexuales y la frecuencia del sexo fue utilizada para hacer una estimación de la probabilidad de la paternidad en ausencia del control de la natalidad. Para los hombres solteros de 30 años de edad o mayores, el éxito cultural estaba relacionado fuerte y positivamente con la probabilidad de la paternidad. Esta relación era más baja, pero aún positiva en hombres solteros más jóvenes, como era de esperarse dado el largo tiempo necesario para adquirir indicadores del éxito cultural en las sociedades modernas (Geary, 2006).

De esta manera, los hombres en sociedades industriales compiten en términos de indicadores del éxito en sus culturas, mientras que los hombres en otras sociedades compiten en términos del éxito cultural en sus sociedades (por ejemplo el control del ganado o haber asesinado). Y en ambos casos se observa que este éxito influye en su capacidad de atraer y de conservar a sus compañeras (Irons, 1993). Parece que en

términos de competencia entre machos, la principal diferencia entre las sociedades industriales y las otras sociedades es que la combinación de control de la natalidad con la imposición de la monogamia elimina la relación entre el éxito cultural y el éxito reproductivo en sociedades industriales (Townsend et al. 1995). Además, hay controles legales que suprimen la violencia entre machos, que ha reducido en gran medida el homicidio entre hombres y la agresión física en estas sociedades, aunque aún se presente tal violencia en cierto grado (Daly y Wilson, 1988). Cuando se debilitan estos controles legales o el gobierno central no puede contener el conflicto, los hombres retoman a menudo los patrones descritos en sociedades tradicionales (Geary, 2006).

Genética poblacional

Los estudios en genética poblacional han ayudado a entender mejor las dinámicas sociales humanas y proporcionan apoyo a un modelo de competencia entre machos en coalición, al menos durante la historia evolutiva reciente del humano. Básicamente han encontrado que un grupo de machos emparentados reproductivamente desplaza a otro grupo. Uno de los resultados más determinantes fue descrito por Carvajal-Carmona y sus colegas (Carvajal-Carmona et al. 2000). Probaron los patrones de DNA mitocondrial (heredado sólo de la madre) y el cromosoma Y (heredado sólo del padre) en una población colombiana que fue establecida en los siglos XVI y XVII. Estos resultados revelaron que el ancestro maternal de esta población era mayormente (más del 90%) nativa de sudamérica, mientras que el ancestro paternal era mayormente europeo. Cuando se combina esta información con registros históricos, el modelo genético muestra una competencia entre machos en la cual los machos europeos desplazaron a los nativos (Geary, 2006).

Zerjal y sus colegas analizaron los genes del cromosoma "Y" de 2,123 hombres de regiones asiáticas (Zerjal et al. 2003) y encontraron que el 8% de los hombres en esta zona del mundo tienen un solo ancestro común que emergió de Mongolia y vivió hace mil años. La distribución geográfica de estos genes coincide bien con las fronteras del imperio de Genghis Khan, quién se sabe tuvo cientos de esposas y niños. Ellos

estimaron que Genghis Khan y sus parientes cercanos masculinos son los antepasados directos de 16 millones de hombres en Asia, desde el noreste de China hasta Uzbekistán, y los antepasados aproximadamente del 0.5 % de la población mundial total. Estudios relacionados han encontrado similitudes aunque menos extremas en otras poblaciones sudamericanas y norteamericanas (Bortolini et al. 1999; Merriwether et al. 1997). Un análisis relacionado de genes de cromosoma Y en 1,062 hombres de varias partes del mundo sugiere que este es un modelo que se repite, dónde una población de hombres substituyen otra población de hombres en África, Europa, y Asia (Underhill et al. 2000).

Filopatría

Una parte importante para entender la ecología social de la evolución humana, así como la evolución de la competencia entre machos en coaliciones, es la filopatría o la tendencia de los miembros de un sexo a permanecer en su grupo natal mientras que los miembros del otro sexo migran a otros grupos. La vía de filopatría masculina en sociedades tradicionales de chimpancés, bonobos y humanos sugiere que durante la evolución humana fue el hombre quién realizó filopatría (Foley y Lee, 1989; Ghiglieri, 1987; Goodall, 1986). Por supuesto que hay variabilidad en los patrones de migración entre las comunidades de chimpancés, bonobos y humanos, pero en general se observa que son las hembras quiénes migran y los machos quiénes permaneces en el grupo natal (Geary y Flinn, 2001; Pasternak et al. 1997; Seielstad et al. 1998). El 67% de las sociedades tradicionales son patriarcales, esto significa que las mujeres migran a la comunidad de su esposo, mientras que el 15% de éstas sociedades son matriarcales, dónde se observa que es el hombre quién migra a la comunidad de su esposa (Pasternak et al. 1997). Aún cuando los hombres migran, ellos comunmente viven cerca y comprometido con las costumbres sociales y políticas de su familia, incluso viven dentro de la misma villa, mientras que las mujeres que migran difícilmente pueden conservar los lazos con su familia. Esto no significa que las mujeres no tengan una disposición desarrollada para mantener sus lazos con la familia (MacDonald, 1992).

Se han encontrado pruebas adicionales de filopatria masculina en estudios de genética de poblaciones humanas. La mayor parte de estos estudios revelan que los hombres, en la mayoría de las comunidades están más estrechamente relacionados entre ellos que las mujeres, pero las mujeres tienen más lazos de familia con otras comunidades en la región, (Seielstad et al. 1998; Wells et al. 2001; Wilson et al. 2001). Los registros genéticos e históricos también sugieren que las migraciones más distantes son típicamente masculinas (Hammer et al. 2001; Semino et al. 2000). Las coaliciones entre hombres de comunidades cercanas son por lo general temporales y no persiguen el matrimonio con mujeres de otras comunidades, sino explorar en busca de rutas comerciales o en busca de otros modos de ganar recursos materiales y reproductivos (Geary, 2006).

Las bases de la filopatria masculina son importantes para entender la evolución de la competencia entre machos, porque esto proporciona la ecología social en la cual se formaron los grupos masculinos. Así como sucede con las coaliciones de leones, las coaliciones entre hombres pueden ser más grandes y más estables que las de otros grupos (Geary, 2006).

Orientación y selección sexual

Conocemos como orientación sexual a la inclinación o preferencia hacia miembros del sexo opuesto (heterosexualidad), del mismo sexo (homosexualidad) o de ambos sexos (bisexualidad). Para la teoría de la selección sexual la investigación en este campo ha ido adquiriendo cada vez mayor interés, ya que como hemos dicho en páginas anteriores, la evolución está basada en fijar conductas o caracteres que favorecen la supervivencia y garantizan el éxito reproductivo. Pero en el caso de la homosexualidad no favorece la supervivencia ni existe éxito reproductivo alguno, entonces ¿Por qué se conserva esta conducta? Como lo menciona McKnight (1997), la homosexualidad es un problema para la teoría evolutiva, pues cuestiona cómo una preferencia sexual no reproductiva puede sobrevivir.

La orientación sexual ha sido estudiada por disciplinas como la biología, la sociología, la psicología y la antropología, con el objetivo de encontrar sus causas y explicar qué ventajas puede brindar esta conducta a un organismo o a una especie. A lo largo de la historia el concepto y la manera de concebir la homosexualidad ha cambiado tanto social como científicamente, esto refleja los cambios en los paradigmas sobre las causas de la conducta humana (Muscarella et al., 2001).

Por ejemplo, hasta los años 60s se creyó que la homosexualidad era resultado de influencias patógenas durante la niñez en las que se involucraba a ambos padres y cuyo tratamiento fue el psicoanálisis con resultados infructuosos (Bullough, 1994). En la segunda mitad del siglo XX un considerable número de investigadores en sexualidad humana hizo énfasis en la actividad hormonal (Gorski, et al.1978; Gladue et al. 1984; Newmark et al.1979; Dorner, 1978; Barr y Bertram, 1949; Young et al. 1964); ellos pensaron que las causas de la homosexualidad se relacionaban con desbalances hormonales. Ellos propusieron un tratamiento basado en hormonas para dar cura a esta anormalidad, sin embargo, el tratamiento no tuvo éxito. (Barker, 1965; Blakemore et al. 1963). Más recientemente, se ha estudiado la influencia de los genes sobre la orientación sexual. La terapia génica ya se usa para ciertas condiciones médicas, sin embargo, su influencia en la conducta continua sin explorarse (Nesse, 2001).

La teoría darwiniana de la evolución ha extendido su influencia a las ciencias sociales, surgiendo así disciplinas como la psicología evolutiva, que sostiene que la conducta humana puede ser entendida en términos de su valor adaptativo; así, la conducta exhibida por los humanos ha contribuido a la supervivencia y reproducción en el pasado evolutivo por lo que se han perpetuado los genes que influyen esa conducta. Este paradigma evolutivo ha incrementado visiblemente su influencia a muchas áreas de estudio de la conducta humana, y la orientación sexual no puede ser la excepción; sin embargo, es claro que históricamente la homosexualidad no puede ser explicada bajo un solo modelo, dado la complejidad de los factores que influyen en su desarrollo. Este tipo de orientación sexual ha sido recientemente estudiado desde la neuroendocrinología, la genética y la fisiología (Muscarella et al., 2001).

Evolución de la conducta homosexual

Se han hecho varios intentos por reconciliar la existencia de la homosexualidad con la teoría de la selección tradicional por medio de explicaciones que generalmente caen en tres amplias categorías, (I) la conducta homosexual proporciona el equilibrio, así como también mantiene y refuerza las relaciones sociales. (II) La conducta homosexual proporciona un conducto para intensificar o disminuir la agresión intrasexual y los conflictos. Esta diversidad en el comportamiento agresivo dentro de la conducta de cortejo proporciona mayores oportunidades de los varones subordinados de hacer cópulas con las hembras (Macías-García y Valero, 2001). (III) Los encuentros homosexuales pudieron servir a los jóvenes como práctica para el cortejo, la copulación y otras conductas relacionadas con la reproducción, de esta manera al llegar el momento de encontrar una pareja heterosexual su éxito reproductivo mejoraría (Muscarella et al., 2001).

En años recientes, se han realizado estudios para entender las causas de la conducta homosexual a través de una perspectiva evolutiva. Se han realizado estudios conductuales en aves y se ha concluido que la conducta homosexual entre machos es muy común en especies polígamas, mientras que entre hembras es más común en especies monógamas. Ellos sugieren que la conducta homosexual entre machos puede ser facilitada por la proximidad, como ocurre en los leks. Gavrillets y Rice 2006 desarrollaron predicciones teóricas acerca de que la arquitectura genética puede influenciar a la homosexualidad humana. Los resultados de este estudio teórico hicieron grandes aportaciones al entendimiento de la evolución de la homosexualidad tanto en humanos como en otras especies. Por ejemplo, sus modelos indicaron una sorprendentemente amplia gama de condiciones genéticas en las cuales los genes que influyen esta condición pueden propagarse y persistir (Gavrillets, y Rice, 2006). Los casos que no tienen explicación adaptativa son a menudo atribuidos a una identidad equivocada, sobre todo en invertebrados (Ambrogio y Pechenik, 2008).

La primera y más aprobada teoría evolutiva de la homosexualidad es propuesta por Wilson (1987) y conocida como *kin-selection*; está basada en el concepto sociobiológico de la conducta altruista. Esta teoría sostiene que durante el curso de la evolución humana los individuos homosexuales pudieron haber ayudado a miembros de la familia a través de la provisión directa o indirecta de recursos; favoreciendo así la reproducción de éstos, y propagando los genes de la conducta homosexual indirectamente a través de sus parientes. La teoría ha sido criticada y rechazada como un modelo explicativo (Muscarella et al., 2001).

El consenso general de los teóricos en el campo de la psicología evolutiva ha sido que la conducta homosexual en humanos no tiene valor adaptativo. Algunos autores consideran que esta conducta es biológicamente desadaptativa, porque no implica asociación con un suceso potencialmente reproductivo (Archer, 1996). En muchos casos se ha considerado mejor explicada como resultado de la plasticidad en el cerebro y como resultante la variabilidad sexual humana (McKnight, 1997).

Miller (2000) ha sugerido que los machos homosexuales son producto de una feminización del cerebro asociada con rasgos de personalidad que hacen más atractivos y mejores padres a los machos. En esta teoría, la orientación sexual es considerada un rasgo poligénico, es decir, influenciado por varios genes, algunos hacia lo masculino y la conducta hacia la dirección femenina. Aunque la feminización contribuye al éxito reproductivo de los machos, en exceso podría ser contraproducente para la misma reproducción. Debido a variaciones genéticas normales, un pequeño porcentaje de hombres puede estar muy feminizado por lo tanto mostrar cerebro, conducta y quizá cuerpo femenino; sin embargo, no hay evidencia científica que apoye esta asociación hipotética entre el desarrollo cerebral, la conducta y la morfología en hombres homosexuales (Muscarella et al., 2001).

Ross y Wells (2000) nos dicen que la explicación evolutiva a la homosexualidad siempre se ha basado en sociedades occidentales contemporáneas, pero que se han dejado a un lado las condiciones ambientales ancestrales en las cuales la conducta podría haber evolucionado. Es por esto que ellos proponen que la conducta homosexual es una explicación de la conducta homosocial; una explicación que no es

producto directo de la evolución natural, pero sí una variación de la conducta. Ellos afirman que la conducta homosexual de los machos podría haber contribuido a su supervivencia a través del apoyo social y el acceso a recursos. Esta conducta podría haber reforzado alianzas y así podría haber actuado por selección natural. Vasey (1995) propone que algunos aspectos de la conducta homosexual en primates, como los contactos genitales homosexuales, pueden haber sido favorecidos por la selección natural por su función en términos de estabilizar las relaciones sociales. Además, se ha argumentado que la homosociabilidad de los machos conduce a la conducta homosexual (Ross y Wells, 2000). Kirkpatrick (2000) y Muscarella (1999) argumentan que el estudio evolutivo de la homosexualidad debe estar basado y enfocado en la conducta homosexual y no sobre un concepto inestable de homosexualidad. Ellos afirman que la homosexualidad ha sido sumamente frecuente en la historia de la humanidad. Esta perspectiva evolutiva de la conducta homosexual postula su valor adaptativo en humanos; así proponen que durante el curso de la evolución humana la conducta homosexual podría haber reforzado alianzas con el mismo sexo, las cuales contribuyeron directamente a la supervivencia e indirectamente a la reproducción.

Kirkpatrick (2000) apoya que la conducta homosexual es producto de la selección individual por altruismo recíproco, el cual podría haber contribuido al intercambio de recursos y a la reducción de la agresión entre machos; Muscarella (2000) a su vez argumenta muy probablemente la conducta homosexual ayudó a los adolescentes y adultos jóvenes homínidos que fueron aislados socialmente y que esta conducta fue reforzada por alianzas que contribuyeron directamente a su supervivencia y a subir en la jerarquía social brindándoles acceso a hembras y oportunidades reproductivas.

Las teorías de Kirkpatrick (2000) y Muscarella (1999) están enfocadas a la selección de una conducta asumiendo que ésta tiene una base genética que varía entre individuos: así algunos tendrán mayor grado de predisposición que otros.

CONCLUSIONES

Darwin revolucionó a la ciencia en todo el mundo, ya que con la teoría de la selección natural pudimos observar nuestra realidad desde otra perspectiva nunca antes explorada, bajamos de nuestro pedestal para darnos cuenta que sólo somos una especie más en las intrincadas y complejas rutas de la evolución.

La teoría de la selección sexual es un complemento de la teoría de la selección natural, ya que la primera da explicación al desarrollo de caracteres que no tienen una relación directa con la supervivencia como individuo, sino que son caracteres que incluso a veces comprometen esta supervivencia. Pero que, a cambio, le permiten al individuo aumentar su adecuación y por tanto preservar sus genes en la especie. Es por esto que es tan importante el estudio de la selección sexual, ya que nos brinda herramientas para dar explicación a muchas características y conductas presentes en todas las especies las cuales han sido estudiadas tradicionalmente desde el enfoque de la supervivencia cuando realmente se relacionan con la reproducción. Para el caso de los humanos el estudio de la selección sexual nos ha permitido explicar muchas características anatómicas y fisiológicas, además de conductas individuales y procesos sociales desde un enfoque totalmente diferente, ya que la mayoría de las conductas humanas se consideraban producto de la cultura, dejando de lado la importancia que la reproducción y sus implicaciones tienen para todas las especies y por lo tanto la influencia que esta debe tener en cada aspecto de la vida humana.

Darwin fue capaz de percatarse de pequeños detalles que le brindaron las claves para entender los procesos que han permitido nuestra evolución y magistral adaptación al medio. Tales como la fijación de caracteres beneficiosos en diversas poblaciones de distintas especies, el dimorfismo sexual como resultado de las preferencias de uno de los sexos que va moldeando las características del otro en un proceso de retroalimentación positiva, es un ejemplo lo que hemos hecho con los animales domésticos durante toda nuestra historia, seleccionando aquellos rasgos que nos parecen más atractivos y fijándolos en esos organismos.

La teoría de la evolución por selección natural cambió radicalmente la ideología social y científica acerca de la humanidad, es por esto que se encuentra clasificada entre las teorías que revolucionaron drásticamente el pensamiento durante los siglos XIX y XX. Concebir al humano como una especie más, sin toque divino, fue un gran impacto sumamente difícil de aceptar, sin embargo la evidencia era tan clara que poco a poco se le dio credibilidad a esta idea, sin llegar a la total aceptación pues el contexto religioso y creacionista aún persiste. Para el caso de la selección sexual, sucedió algo similar, la resistencia a su aceptación tuvo origen en el patriarcalismo que nos ha caracterizado durante toda la historia de la humanidad. Aún para aquellos científicos para quienes la selección natural tenía veracidad, la selección sexual estaba descartada. No podían dar crédito a la mujer como responsable de la evolución fisiológica, morfológica y conductual del hombre. Así que también debió pasar por un largo proceso de pruebas y análisis antes de ser aceptada.

Es importante entender la historia de la teoría de la selección sexual porque prácticamente toda la psicología del siglo XX, la biología evolutiva, la antropología, la paleontología, la primatología, la ciencia cognoscitiva y las ciencias sociales, no se habrían desarrollado bajo los marcos teóricos que las conocemos sin reconocer que la selección sexual juega un papel importante en la evolución del cuerpo, la mente, el comportamiento y la cultura del humano. Desde que los biólogos aceptaron la teoría de la selección sexual, se enfrentaron a la posibilidad de que ideas y dogmas ya aceptados del comportamiento humano y su cultura podían no ser correctos debido a la subestimación del papel de la competencia sexual, el cortejo y la selección de parejas en humanos.

Se han realizado múltiples estudios para conocer la amplia diversidad de mecanismos por los cuáles opera la selección sexual, estos varían de manera radical de una especie a otra e incluso dentro de una misma especie encontramos diversas preferencias y estrategias reproductivas. Quiero rescatar de este amplio tema la explicación a grandes rasgos de porque surge esta fuerza selectiva en la vida.

Las hembras producen pequeñas cantidades de gametos, a diferencia de los machos que tienen la capacidad de producirlos en grandes cantidades, además, son

las hembras quienes deben hacer una inversión mayor durante la gestación y crianza de sus descendientes, mientras que el macho prácticamente está absuelto de estos gastos de energía (Este es el proceso común en la mayoría de las especies, aunque también se presenta la situación contraria). Es por esto que la evolución ha favorecido a aquellas hembras que sean capaces de elegir machos con características que brinden ventajas a ellas y a sus crías de manera directa e indirecta. Mientras que para el caso de los machos la selectividad no es una prioridad, al contrario ellos buscan dar su material genético al mayor número de hembras posibles, dado que esto aumentará las probabilidades de éxito reproductivo y de adecuación. Por estos motivos es aceptado de manera general en diversas especies, incluso la nuestra, que las hembras elijen y los machos cortejan.

Considero importante resaltar cuáles son las estrategias de selección de pareja en nuestros parientes primates y específicamente de los homínidos, dado que en ellos encontraremos los orígenes de los mecanismos de selección sexual presentes en los humanos. La gran mayoría de las especies primates, incluidas las especies homínidas se distribuyeron espacialmente de acuerdo a la disposición de alimento, esto determina la distribución de hembras lo que a su vez determina la distribución de machos. Cuando las hembras buscan alimento en pequeños grupos para protegerse unas a las otras contra competidores femeninos, depredadores e infanticidio por machos extraños, un macho puede excluir a otros machos de cada grupo femenino, dando lugar al sistema de harén de hembras y varios machos, es decir la poligamia, esta es la forma de reproducción característica de los primates.

La poligamia conlleva a la evolución de una amplia gama de conductas y mecanismos reproductivos tanto en hembras como en machos, como son la agresividad entre machos para defender territorios con todos sus recursos incluidas las hembras, y la preferencia de las hembras por machos que sean capaces de brindarles seguridad y recursos para ellas y sus crías, esto conlleva al dimorfismo sexual que surge a partir de la preferencia de ciertas características por ambos sexos, así como también de las necesidades físicas de cada organismo para cortejar, conservar y defender a sus parejas sexuales; la competencia espermática, producto de la

promiscuidad de las hembras; el surgimiento de una organización social, que forma jerarquías según la capacidad de acceso a los recursos así como también alianzas y coaliciones para mejorar la defensa de esos recursos, son fenómenos que pueden explicarse no sólo a partir de procesos económicos.

Los homínidos conservaron un patrón similar de conductas reproductivas, sin embargo el desarrollo excepcional del cerebro homínido le permitió una cognición mucho más desarrollada y por lo tanto conductas y sociedades más complejas que dieron origen a la cultura. Para lograr este desarrollo cerebral se requirió un cambio en varios aspectos de los procesos reproductivos, primero, el gran tamaño del cerebro requiere un mayor tiempo para lograr su madurez, lo que llevó a que las crías nacieran con un cerebro aún inmaduro, lo que implica mayores cuidados parentales por un tiempo más prolongado, esto provocó que los grupos homínidos dejaran de conformarse con sólo buscar características de salud y fertilidad para el caso de los machos; y de protección y seguridad para el caso de las hembras, en sus respectivas parejas, ahora, para los machos surge la necesidad de tener la mayor confianza posible en la paternidad de las crías, con lo que se desarrolla un modelo “monógamo” de apareamiento que disminuye el peligro de invertir tiempo y recursos en crías con las que no se comparten genes, y para las hembras es de gran ayuda contar con la protección y los recursos del macho durante los cuidados parentales. Estas conductas surgen del conflicto sexual que implica la promiscuidad, ya que para ambos sexos puede provocar una disminución en su adecuación. A la par del modelo monógamo, también surgen el matrimonio, la censura tanto del incesto como del adulterio y la pérdida aparente de selección femenina, ya que socialmente se le resta importancia a la opinión de la mujer, incluso en muchas culturas fue la familia quién eligió la pareja para las mujeres.

El matrimonio fue una estrategia exitosa que permitió uniones más prolongadas entre machos y hembras que beneficiaban una crianza de mayor calidad y por tanto mayor adecuación en ambos sexos. Debemos recordar que las tribus homínidas tenían una organización patriarcal, lo que restaba o anulaba aparentemente la decisión femenina, desde mi punto de vista, el patriarcado es una estrategia surgida del conflicto

sexual; para los machos la paternidad no podía ser garantizada e involucrarse en una relación a largo plazo con fines reproductivos requiere una inversión muy fuerte de su parte, por lo que debió buscar las estrategias que le ayudaran a tener un mejor control de las hembras y así evitar el adulterio. Recordemos que el conflicto sexual siempre dará lugar a estrategias que beneficien la adecuación de uno de los sexos aunque ello implique el perjuicio del otro, en este caso la agresividad y fuerza del hombre, así como su papel de proveedor, le permitió someter a la mujer y manipular sus estrategias reproductivas, esta situación se conservó durante siglos y hasta la fecha, aunque en menor grado, se observa en muchas culturas contemporáneas. El dominio masculino, permite que las hembras sean consideradas como un recurso más para la reproducción masculina; Marvin Harris postula que la censura del incesto puede ser producto de la necesidad de evitar los lazos emocionales entre miembros de una familia, ya que esto entorpecía el intercambio de mujeres a cambio de otros recursos o servicios.

Todas estas condiciones sociales surgen por la necesidad de delimitar territorios y garantizar la paternidad, sin embargo, son conductas originadas por la cultura y sólo benefician al macho. Como ya se dijo anteriormente, toda conducta surgida del conflicto sexual da lugar a otra conducta que contrarresta a la primera. Las hembras tuvieron que desarrollar conductas que les permitieran obtener recursos y protección por parte de los machos, y al mismo tiempo elegir a las parejas que les resultaran atractivas. Se ha estudiado que muchas hembras tienen mayor preferencia ya sea, por machos nuevos, machos con quienes han desarrollado lazos emocionales o machos que fueron dominantes en lugar de sentirse atraídas por el macho dominante actual. Para lograr esta amalgama las mujeres debieron someterse a las condiciones sociales que los hombres establecieron, pero esto no las privó del beneficio de elegir con quién aparearse. Aunque culturalmente el humano practicó la monogamia, en su material genético se preservó el instinto polígamo, aunque de forma reprimida; especialmente se reprimió a la mujer, pues aunque el hombre tenía el poder físico y social, la mujer conservaba el poder de elegir la paternidad de sus crías.

Estos son los orígenes de la conducta reproductiva en humanos y vale la pena destacar, que tenemos preferencias compartidas con otras especies pero también

preferencias únicas en nuestra especie. La selección sexual ha causado un dimorfismo en los humanos; estas características físicas nos guían en el camino evolutivo de los caracteres sexuales, ya que de todos los aspectos humanos, el físico, es el único que se ha visto menos afectado por el desarrollo de la cultura. En las características físicas de hombres y mujeres podemos observar marcadas diferencias en aspectos, anatómicos, fisiológicos y conductuales. Todas estas características nos brindan pistas acerca de las ventajas y desventajas que encontraremos en parejas potenciales y nos permiten, de esta manera, seleccionar a los mejores candidatos. La mujer elegirá al que le da posibilidad de tener una mayor descendencia; que sea capaz de invertir recursos en ella y sus hijos, de brindar protección y que sea compatible en metas y valores que permitan tener una estrategia sin dejar de invertir recursos en ella y sus hijos. Mientras que los hombres desean parejas de físico atractivo. La psicología evolutiva ha proporcionado la teoría de la evolución de normas de características bellas, éstas son señales relacionadas con la fertilidad (concepción inmediata) o el valor reproductivo (concepción a futuro).

Pero la selección sexual en los humanos ha tenido una influencia más allá de lo que estamos acostumbrados a observar. A lo largo de la historia humana se ha relacionado al desarrollo cultural y social con el desarrollo mental del hombre, sin embargo existen razones de peso para pensar que tanto el desarrollo mental, como el cultural y social han sido impulsados por la selección sexual.

Pensemos en nuestros ancestros, los machos agresivos y fuertes dominarían los territorios, recursos y hembras pero los machos no dominantes debían desarrollar estrategias que les permitieran acceso a las hembras, así que pensemos en las grandes ventajas que habrían obtenido aquellos primeros individuos capaces de anticiparse a las conductas de los demás, aquellos que lograron hacer cortejos más complejos y creativos para atraer a sus parejas, aquellos que fueron capaces de crear nuevas conductas, adornos, rituales y todo aquello que los diferenciara del resto. Aquellos individuos que desarrollaron lenguajes cada vez más complejos para comunicar con mayor claridad ideas e imágenes, pensamientos y sensaciones.

Entonces la selección de pareja ya no se limitaba a buscar ciertas características físicas y conductuales sino también mentales.

Con todo lo estudiado previamente, es fácil apoyar la idea de que todas estas características fueron seleccionadas por las preferencias de pareja. Finalmente está demostrado que a las mujeres les gustan aquellos hombres que sean capaces de triunfar culturalmente, que se distingan del resto y esto los lleve a obtener jerarquías importantes dentro de las sociedades humanas y con ello poder brindar todo aquello que la mujer requiere para criar a sus hijos exitosamente. Esto lo podemos ver claramente en el dimorfismo cultural que hemos presenciado a lo largo de los siglos, los hombres han buscado el éxito cultural, político, económico, artístico, religioso, etc. Mientras que la mujer se ha ocupado de ser atractiva físicamente para el hombre y mostrar de la mejor manera posible sus atributos de buena madre. Para el hombre cuya participación en la crianza de los hijos es menor que la de la mujer, y dado que su éxito reproductivo puede aumentar con el número de cúpulas que logre establecer, invertir energía y recursos en el cortejo le dará beneficios significativos, es por ello que buscan el éxito cultural. Por otro lado para las hembras el cortejo no les dará tantos beneficios como el ser buena madre y elegir al hombre adecuado como padre de sus hijos, por lo que el éxito cultural no es algo que ambicionen. De modo que idea “políticamente incorrectas” y prácticamente desterradas por la cultura, tienen que ser reconsideradas a la luz de estos puntos de vista.

Este dimorfismo cultural se ha desvanecido con el paso del tiempo, desde mi punto de vista está relacionado al desarrollo cultural, pues con la tecnología, la distribución del trabajo, los métodos anticonceptivos y los cambios ideológicos basados en el uso de la razón, los roles sociales ya no son tan delimitados. Esto ha permitido que las mujeres ocupen espacios culturales antes inaccesibles y que los hombres se involucren de manera más activa y profunda en las labores domésticas y de paternidad antes destinadas totalmente a las mujeres, es por esto que ahora podemos ver incluso roles absolutamente invertidos sin peligro a dañar de manera aparente el éxito reproductivo. Sin embargo creo que existe un límite en esta homogeneidad cultural, ya que no podemos borrar la información genética que nos sigue impulsando a los más

primitivos instintos de reproducción y la preservación de la especie. Para que los humanos sigamos reproduciéndonos de manera exitosa se requiere de la inversión paternal y a largo plazo, dónde la mujer debe hacer una inversión directa de tiempo y energía para sus crías, mientras que el hombre puede seguir haciendo una inversión menos celosa de su presencia. Es por esto que el éxito cultural de la mayoría de las mujeres sigue teniendo como limitante no rebasar la línea en que ya no puede hacerse cargo de sus crías y participar en su óptimo desarrollo, así como también conservar los cuidados y recursos que el hombre le brinda. Mientras que los machos requieren desplegar conductas y características novedosas y atractivas, así como obtener recursos para seguir alimentando el instinto de buscar el mayor número de copulas posibles con el mayor número de mujeres posible, lo que los frena a renunciar a esta búsqueda para limitarse a labores domésticas. Obviamente estas nuevas variantes en las culturas humanas abren puertas a nuevas conductas y estrategias que van haciendo cada vez más diversas y complejas las interacciones humanas y las necesidades de reproducción. Como se puede ver, estas conductas no están determinadas sólo por la cultura y los intereses económicos.

El dimorfismo cerebral no es tan marcado en los humanos como lo es el físico y el cultural, sin embargo se observa que tenemos conductas, preferencias e instintos diferentes, sin embargo el grado de inteligencia parece ser que no es mayor en uno u otro sexo, sólo se observa una distinción en el desarrollo de ciertas habilidades, por ejemplo los hombres tienden a tener personalidades más agresivas, aventureras y arriesgadas que las mujeres, así como también a un mayor despliegue de aptitudes artísticas, deportivas y de liderazgo. Cuando un hombre quiere exaltar sus atributos y rebajar los de sus rivales, tiene que vanagloriarse de sus logros económicos y sociales. Mientras que las mujeres se ven más ocupadas del despliegue de belleza y aptitudes como buenas madres, parejas fieles y administradoras de los recursos que el hombre provee, y son estas características las que enaltecerá en su persona y degradará en sus rivales. Otra diferencia interesante entre hombres y mujeres son los mecanismos para conservar a sus parejas, un mecanismo muy conspicuo fue el desarrollo de los celos, cuya función es doble, para el celador tiene la función de alejar a la pareja de posibles rivales, lo que evita la atracción entre ellos, pero para el celado permite

despertar un mayor interés en su actual pareja, ya que al ser deseado(a) por otros individuos, su valor como pareja aumenta y su capacidad de exigencia también, por lo que puede obtener mayores beneficios por parte del sexo opuesto. Además varios estudios han demostrado que en hombres es más común que sientas celos sexuales más que emocionales, es decir, se ocupan más de resguardar la fidelidad sexual de sus parejas, mientras que en las mujeres se observa lo contrario, esto claramente es producto de las grandes desventajas que este tipo de infidelidades trae a cada uno de los sexos, para los hombres implica la inversión en crías ajenas y para las mujeres implica la división de los cuidados y recursos que ella y sus crías obtienen del hombre. Otro mecanismo para conservar a las parejas es brindar lo que el otro busca, por ejemplo se ha observado que las mujeres que se casan con hombres exitosos, además de tener mayor número de hijos, son poco propensas al divorcio, así como se observa que las mujeres que muestran conductas de fidelidad y buenas madres conservan por más tiempo a sus parejas. Con lo anterior podemos decir que el dimorfismo cerebral existe en los humanos, mientras que el dimorfismo en la inteligencia no se da por que unos sean más inteligentes que otros, sino porque cada sexo desarrolla habilidades diferentes que les permiten aumentar su adecuación, éxito reproductivo y supervivencia.

Como ya mencionamos antes, la monogamia surge como una estrategia que garantiza la paternidad al macho y los cuidados y recursos a la hembra, sin embargo condiciones dentro de las sociedades como son la proporción de sexos, los valores morales y la cultura hacen que las estrategias monógamas varíen dando lugar a la alternancia con la poligamia lo que resulta en sinfín de estrategias reproductivas en los humanos con múltiples matices y combinaciones diferentes, pero todas estas se pueden englobar en dos grandes grupos: aquellas utilizadas para elegir parejas a corto plazo y las usadas para parejas de largo plazo. Considero importante analizar este tema, dado que es aquí dónde encuentro una separación considerable entre las estrategias de selección sexual en humanos y el resto de las especies.

Debido al control natal, los avances tecnológicos, la homogenización de roles entre hombres y mujeres y la relajación en las reglas sociales que rigen las relaciones

de pareja. La selección sexual en los humanos ha tomado caminos diversos, de los cuáles no todos tienen fines reproductivos, tal como el placer sexual, entonces los factores a considerar para esta selección se vuelven diversos y matizados. En el caso de la selección de parejas a corto plazo, no se busca la reproducción, por lo que se observa que los parámetros de selección son poco estrictos, dado que no hay pérdidas energéticas, sólo se busca satisfacer los deseos sexuales, por lo que en este tipo de relaciones sólo se pone énfasis en la atracción física, pero este hecho, la selección por atracción física, también tiene fundamentos de selección sexual libre de cultura. Por otro lado en la selección de pareja a largo plazo, se lleva a cabo una selección mucho más minuciosa y ocupada de los detalles, debido a que en este tipo de relaciones si se busca la reproducción, por lo que es considerado una pareja que brinde estabilidad, confianza, comprensión, atributos físicos y una buena salud física y mental, dado que es con esa pareja con quien se establecerá un lazo de mayor duración para el arduo trabajo de criar a los hijos.

Las relaciones a corto plazo brindan ventajas reproductivas a ambos sexos, los machos se ven favorecidos por la oportunidad de establecer un mayor número de cúpulas, mientras que las hembras pueden recibir recursos de los machos o incluso probar nuevas parejas cuyas características sean suficientemente buenas para reemplazar a la actual pareja. Se ha estudiado que el placer sexual que un hombre pueda causar a una mujer es determinante en la selección de pareja, ya que las mujeres preferirán a hombres capaces de excitarlas sexualmente, por estos motivos las mujeres buscarán repetir los encuentros sexuales con este tipo de hombres. Además el orgasmo femenino desencadena mecanismos que favorecen la fertilización, lo que le brinda ventajas reproductivas al hombre ya que una mujer satisfecha aumenta las probabilidades de fidelidad y por tanto de una paternidad segura. Se ha observado que el deseo sexual es básico en las relaciones de pareja, ya que cuando este se pierde es motivo de rupturas y divorcios, esto nos indica la gran importancia de este factor en la duración de las parejas. Por otro lado existe un grado alto de neofilia en los humanos, lo que les hace sentirse atraídos por características novedosas, este es un gran motor la búsqueda constante de nuevas parejas así como del desarrollo de características y conductas novedosas que sean atractivas para el sexo opuesto. Considerando estos

factores, me parece lógico pensar que el surgimiento de relaciones a corto plazo sin fines reproductivos, puede ser una forma de conocer nuevas parejas y ensayar relaciones y así elegir de manera más acertada a la parejas que tengan potencial para establecer una relación a largo plazo con fines reproductivos. Pero si ambos sexos se ven beneficiados ¿por qué los estudios realizados en este campo indican que es más común que los hombres se enrolen en una relación a corto plazo que las mujeres? Cada vez que un hombre se ve involucrado en una relación a corto plazo, una mujer también lo hace, lo que contradice los resultados obtenidos en estos estudios, entonces ¿Qué pasa? Las mujeres deben cuidar su reputación mucho más que los hombres, si lo analizamos desde el punto de vista biológico y evolutivo, que la mujeres sean descubiertas en relaciones a corto plazo por el resto de sus parejas puede reducir notablemente los beneficios que estas obtengan de ellos, e incluso ver afectada una potencial relación a largo plazo. Problema que no existe en el caso de los hombres ya que éstos sólo deben cuidarse de no ser descubiertos en las relaciones a largo plazo, dónde si tienen que perder. Ahora que si lo analizamos desde el punto de vista social e histórico (cuya relación con la evolución ya hemos analizado) podemos notar que también es la mujer quién tiene más que perder si su reputación de mujer fiel y buena madre es manchada por su preferencia a las relaciones de corto plazo, problema prácticamente nulo en el caso de los hombres, quienes han gozado de una gran tolerancia social al respecto.

Los indicadores de rango social, los valores estéticos y la atracción por ciertas características varían de una cultura a otra. Por ejemplo se ha observado que según rango social y edad del padre de la mujer son las preferencias que ella tendrá para elegir pareja, además cada nivel social aún dentro de un mismo grupo, busca parejas con características diferentes. En la selección de pareja existen niveles en la importancia de características, primero se deben cubrir las necesidades básicas que comprenden todo aquello de lo que hemos hablado, cuidados, recursos, paternidad segura, etc. Y luego se cubren necesidades como es la satisfacción sexual y finalmente la satisfacción emocional que podría ser considerada como un lujo, se ha estudiado que a este último aspecto sólo grupos de clase media y alta en sociedades occidentales le dan gran importancia. ¿Qué podemos observar en estas sociedades a

diferencia de las demás? Desde mi punto de vista estos grupos han resultado sus necesidades básicas teniendo la posibilidad de un desarrollado intelectual más complejo por medio de la educación, se tiene un conocimiento más profundo de nuestros orígenes como humanos y como sociedades, lo que nos lleva a reflexiones más profundas acerca de la igualdad, el sentido de la vida, las emociones, los placeres, etc. Y así surge la necesidad de buscar parejas que cubran todas las necesidades básicas, pero que también brinden placer emocional, asunto que no les preocupa a grupos que deben conformarse con cubrir las necesidades básicas para la reproducción y la supervivencia. Para este tipo de grupos humanos es común que no se elijan parejas con características ideales, sino que surja un conformismo, ya que dentro de estos grupos sociales el número de hombres culturalmente exitosos y de mujeres con despliegues de belleza y salud es reducido. Creo que entre más fácilmente cubrimos nuestras necesidades básicas desarrollamos mayor capacidad de mitigar nuestros instintos y acercarnos cada vez más a la reflexión y el control de nuestras conductas, nos hacemos más racionales y menos pasionales.

Por último quiero analizar un aspecto que considero muy importante. Con el surgimiento de la tecnología, el hombre ha sido capaz de alterar su medio y su organismo para adecuarlo a sus propias necesidades de supervivencia, pero estas modificaciones también se han presentado con la finalidad de aumentar la atracción del sexo opuesto. Desde la forma de vestir, el uso de accesorios e incluso la alteración física por medios quirúrgicos. ¿Cómo afecta esto a la selección sexual? Se ha observado que otras especies alteran su físico, utilizando herramientas ajenas a su organismo con el fin de resultar más atractivos para el sexo opuesto. En el caso de los humanos estas alteraciones han alcanzado altos grados de complejidad. Considero que estas alteraciones pueden ser indicadores de dos características de gran preferencia, la creatividad o novedad y la posibilidad de gastar recursos en caracteres que no aumentarán su supervivencia, es decir la capacidad de darse lujos. Por lo que considero que estas alteraciones no son más que otras conductas surgidas de la necesidad de aumentar la adecuación y así tener un mayor éxito reproductivo y que no modifican los mecanismos de selección sexual, solamente los enriquece.

Quiero cerrar esta conclusión mencionando que definitivamente nuestros mecanismos para elegir pareja están modificados y aún en constante cambio influenciados por nuestro instinto, cultura, creencia y racionalidad. Pero aún los instintos ancestrales grabados en nuestra información genética continúan ejerciendo un papel muy importante en estos mecanismos, logrando así una especie de equilibrio que preserva la especie y nos caracteriza en el comportamiento.

REFERENCIAS

A

- Adler, N.E., Boyce, T., Chesney, M.A., Cohen, S., Folkman, S., Kahn, R.L., & Syme, S.L. (1994). Socioeconomic status and health: The challenge of the gradient. *American Psychologist*, 49, 15-24.
- Alexander, R. D. (1971). The search for an evolutionary philosophy of man. *Proc. Royal Society of Victoria*, 84(1), 99-120.
- Alley, T. R., & Cunningham, M. R. (1991). Averaged faces are attractive, but very attractive faces are not average. *Psychological Science*, 2(2), 123-125.
- Ambrogio, O.V. and Pechenik, J.A. (2008) When is a male not a male? Sex recognition and choice in two sex-changing species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62, 1779–1786
- Andersson, M. (1982). Sexual selection, natural selection, and quality advertisements. *Biological J Linn. Soc.*, 17, 375-393.
- Andersson, M. (1986). Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: Sexual selection based on viability differences. *Evolution*, 40, 804-820.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Ankney, C. D. (1992). Sex differences in relative brain size: The mismeasure of woman, too? *Intelligence*, 16,329-336.
- Archer, J. (1996). Attitudes toward homosexuals: An Alternative Darwinian View. *Ethology and Sociobiology*. 17:275-280.
- Ardrey, R. (1976). *The hunting hypothesis*. New York: Atheneum.
- Argyle, M. (1994). *The psychology of social class*. New York: Routledge.
- Arnold, A.P., & Gorski, R.A. (1984). Gonadal steroid induction of structural sex differences in the central nervous system.
- Arnold, A.P., Xu, J., Grisham, W., Chen, X., Kin, Y.-H., & Itoh, Y. (2004). Sex chromosomes and brain sexual differentiation. *Endocrinology*, 145, 1057-1062.
- Atmar, W. (1991). On the role of males. *Animal Behavior*, 41, 195-205.

B

- Baker, R. R., & Bellis, M. A. (1995). *Human sperm competition*. London: Chapman & Hall.
- Bakker, T. C. M. (1993). Positive genetic correlation between female preferences and preferred male ornament in sticklebacks. *Nature*, 363, 255-257.
- Balmford, A. (1991). Mate choice on leks. *Trends in Ecology and Evolution*, 6, 87-92.
- Barber, N. (1995). The evolutionary psychology of physical attractiveness: Sexual selection and human morphology. *Ethology and Sociobiology*, 16, 395-424.
- Barker, J. C. (1965). Behavior therapy for transvestism: a comparison of pharmacological and electrical aversion techniques. *British Journal of Psychiatry*, 111, 268.
- Barkow, J. (1989). *Darwin, sex, and status*. U. Toronto Press.
- Barr, M. L. and Bertram, E. G. (1949). A morphological distinction between neurons of the male and female, and the behavior of the nucleolar satellite during accelerated nucleoprotein synthesis. *Nature*, 163, 676.
- Basolo, A. L. (1990). Female preference predates the evolution of the sword in swordfish. *Science*, 250, 808-810.
- Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredia*, 2, 349-368.
- Bateson, P. (Ed.). (1983). *Mate choice*. Cambridge U. Press.
- Batten, M. (1992). *Sexual strategies: How females choose their mates*. New York; Putnam.
- Beck, S.P., Ward-Hull, C.I., & McClearn, P.M. (1976). Variables related to women's somatic preferences of the male and female body. *Journal of Personality and Social Psychology*, 34, 1200-1210.
- Behavior and Evolution Society Seventh Annual Meeting, U. C. Santa Barbara, June 1995.
- Berezkei, T., & Csanaky, A. (1996). Mate choice, marital success, and reproduction in a modern society. *Ethology and Sociobiology*, 17, 17-35.
- Betzig, L. (1989). Causes of conjugal dissolution: A cross-cultural study. *Current Anthropology*, 30, 654-676.
- Betzig, L. (1992). Roman Polygyny. *Ethology and Sociobiology*, 13, 309-349.
- Betzig, L. (1993). Sex, succession, and stratification in the first six civilizations: How powerful men reproduced, passed power on to their sons, and used power to defend their wealth, women, and children. In L. Ellis (Ed.), *Social stratification and socioeconomic inequality, Volume 1: A comparative biosocial analysis* (pp. 37-74). Westport, CT: Praeger.

- Betzig, L. (1995). Medieval monogamy. *Journal of Family History*, 20, 181-216.
- Betzig, L., Borgerhoff Mulder, M., & Turke, P. (Eds.) (1988). *Human reproductive behaviour: A Darwinian perspective*. Cambridge U. Press.
- Betzig, L.L. (1986). *Despotism and differential reproduction: A Darwinian view of history*. New York: Aldine Publishing Company.
- Blakemore, C. B., Thorpe, J. G., Barker, J. C., Conway, C. G. y Lavin, N. (1963). The application of faradic aversion conditioning in a case of transvestism. *Behavior Research and Therapy*, 1, 29.
- Blum, M. S., & Blum, N. A. (Eds.). (1979). *Sexual selection and reproductive competition in insects*. New York: Academic Press.
- Boden, M. (1991). *The creative mind*. New York: Basic Books.
- Boden, M. (Ed.). (1994). *Explorations in creativity*. MIT Press.
- Borgerhoff Mulder, M. 1988. "Kipsigis bridewealth payments," in *Human reproductive behavior: A Darwinian perspective*. Edited by L. Betzig, M. Borgerhoff Mulder, and Paul Turke, pp. 65-82. Cambridge: Cambridge University Press.
- Borgerhoff Mulder, M. (1990). Kipsigis women's preferences for wealthy men: Evidence for female choice in mammals? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 255-264.
- Borgerhoff Mulder, M. (2000). Optimizing offspring: the quantity–quality trade off in agropastoral Kipsigis. *Evolution and Human Behavior*, Volume 21, Issue 6, Pages 391-410.
- Bortolini, M.C., Silva Junior, W.A.D., Castro de Guerra, D., Remonato, G., Mirandola, R., Hutz, M.H., Weimer, T.A., Silva, M.C.B.O., Zago, M.A., & Salzano, F.M. (1999). African-derived South American populations: A history of symmetrical and asymmetrical matings according to sex revealed by bi- and uni-parental genetic markers. *American Journal of Human Biology*, 11, 551-563.
- Boyce, M. S. (1990). The Red Queen visits sage grouse leks. *American Zoologist*, 30,263-270.
- Bradbury, J. W., & Andersson, M. B. (Eds.). (1987). *Sexual selection: Testing the alternatives*. New York: John Wiley.
- Brown, E., & Perrett, D. I. (1993). What gives a face its gender? *Perception*, 22, 829-840.
- Brownmiller, S. (1975) *Against our will: Men, women, and rape*. New York: Simon& Schuster.
- Buckle, L., Gallup, G.G., Jr., & Rodd, Z.A. (1996). Marriage as a reproductive contract: Patterns of marriage, divorce, and remarriage. *Ethology and Sociobiology*, 17, 363-377.
- Bullough, V. (1994). *Science in the bedroom: a history of sex research*. New York: Basic Books.

Burley, N. (1988). Wild zebra finches have band-color preferences. *Animal Behavior*, 36, 1235-1237.

Buss, D. M. (1985). Human mate selection. *American Scientist*, 73, 47-51.

Buss, D.M. (1988). From vigilance to violence: Tactics of mate retention. *Ethology and Sociobiology*, 9, 291-317.

Buss, D.M. (1989). Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral & Brain Sciences*, 12, 1-49.

[Buss, D. M. \(1991\). Conflict in married couples: Personality predictors of anger and upset. *Journal of Personality*, 59:4, 663-703.](#)

Buss, D. M. (1992). Mate preference mechanisms: Consequences for partner choice and intrasexual competition. In J. H. Barkow, L. Cosmides, & J. Tooby (Eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture* (pp. 249-266). Oxford U. Press.

Buss, D. M., Schmitt, P. (1993). Sexual strategies theory: An evolutionary perspective on human mating. *Psychological Review*, 100(2), 204-232.

Buss, D. M. (1994). *The evolution of desire: Human mating strategies*. New York: Basic Books.

Buss, D. M., & Malamuth, N. (Eds.). (1996) *Sex, power, and conflict: Evolutionary and feminist perspectives*. Oxford U. Press.

Buss, D.M. (1994). *The evolution of desire: Strategies of human mating*. New York: Basic Books.

Buss, D.M. (1996). The evolutionary psychology of human social strategies. In E.T. Higgins & A.E. Kruglanski (Eds.), *Social psychology: Handbook of basic principles* (pp. 3-38). New York: The Guilford Press.

Buss, D.M. (2000). *The dangerous passion: Why jealousy is as necessary as love and sex*. New York: Free Press.

Buss, D.M. (2004). *Evolutionary psychology: The new science of the mind* (2nd edition). Boston: Allyn & Bacon.

[Buss, D.M. \(2006\). Strategies of human mating. *Psychological Topics*, 15, 239-260.](#)

Buss, D.M., & Haselton, M.G. (2005). The evolution of jealousy. *Trends in Cognitive Science*, 9, 506-507.

Buss, D.M., & Schmitt, D.P. (1993). Sexual strategies theory: An evolutionary perspective on human mating. *Psychological Review*, 100, 204-232.

Buss, D.M., & Shackelford, T.K. (1997). From vigilance to violence: Mate retention tactics in married couples. *Journal of Personality and Social Psychology*, 72, 346-361.

Buunk, B.P., Dijkstra, P., Fetchenhauer, D., & Kenrick, D.T. (2002). Age and gender differences in mate selection criteria for various involvement levels. *Personal Relationships*, 9, 271-278.

Byrne, IL, & Whiten, A. (Ms.). (1988). *Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*. Oxford U. Press.

C

Campbell, A. (2002). *A mind of her own: The evolutionary psychology of women*. New York: Oxford University Press.

Campbell, B. (Ed.). (1972). *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. Chicago: Aldine Atherton.

Campbell, D. (1960). Blind variation and selective retention in creative thought as in other knowledge processes. *Psychological Review*, 67,380-400.

Carvajal-Carmona, L.G., Soto, I.D., Pineda, N., Ortíz-Barrientos, D., Duque, C., Ospina- Duque, J., McCarthy, M., Montoya, P., Alvarez, V.M., Bedoya, G., & Ruiz-Linares, A. (2000). Strong Amerind/ White sex bias and a possible Sephardic contribution among the founders of a population in northwest Columbia. *American Journal of Human Genetics*, 67, 1287-1295.

Caspari, E. (1972). Sexual selection in human evolution. In B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man* (pp. 87-104). Chicago: Aldine.

Catchpole, C. K. (1980). Sexual selection and the evolution of complex song among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behavior*, 74, 149-166.

Catchpole, C. K. (1987). Bird song, sexual selection and female choice. *Trends in Evolution and Ecology*, 2, 94-97.

Chagnon, N.A. (1979). Is reproductive success equal in egalitarian societies? In N.A.

Chagnon, N. (1983). *Yanomamo: The fierce people* (3rd cd.). New York: Holt, Rinehart, & Winston.

Chagnon, N.A. (1988). Life histories, blood revenge, and warfare in a tribal population. *Science*, 239, 985-992.

Chagnon, N.A. (1997). *Yanomamö* (fifth edition). Fort Worth, TX: Harcourt.

Chance, M. R. A. (1962). Social behavior and primate evolution. In M. F. A. Montagu (Ed.), *Culture and the evolution of man* (pp. 84-130). Oxford U. Press.

Charlesworth, B. (1987). The heritability of fitness. In Bradbury, J. W., & Andersson, M. B. (Eds.), *Sexual selection: Testing the alternatives* (pp. 21-40). New York: John Wiley.

Clarke, R.D., & Hatfield, E. (1989). Gender differences in receptivity to sexual offers. *Journal of Psychology and Human Sexuality*, 2, 39-55.

Clutton-Brock, T.H. (1989). Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 236, 339-372.

Clutton-Brock, T.H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Clutton-Brock, T.H., & Vincent, A.C.J. (1991). Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature*, 351, 58-60.

Cosmides, L., & Tooby, J. (1994). Origins of domain specificity: The evolution of functional organization. In L. A. Hirschfeld & S. A. Gelman (Eds.), *Mapping the mind: Domain specificity in cognition and culture* (pp. 85-116). Cambridge U. Press.

Cott, H. B. (1940). *Adaptive coloration in animals*. London: Methuen.

Cronin, H. (1991). *The ant and the peacock: Altruism and sexual selection from Darwin to today*. Cambridge U. Press.

Cunningham, M.R., Barbee, A.P., & Pike, C.L. (1990). What do women want? Facial metric assessment of multiple motives in the perception of male facial physical attractiveness. *Journal of Personality and Social Psychology*, 59, 61-72.

D

Daly, M., & Wilson, M. (1983). *Sex, evolution and behavior* (2nd. ed.). Boston, MA: Willard Grant.

Daly, M., & Wilson, M. (1988). *Homicide*. New York: Aldine de Gruyter.

Darwin, C. (1859). *The origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.

Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray.

Davies, N. B. (1991). Mating systems. In J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds.), *Behavioral ecology: An evolutionary approach* (3rd Ed) (pp. 263-294). London: Blackwell Scientific.

Dawkins, R., & Krebs, J. R. (1978). Animal signals: information or manipulation? In J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds.), *Behavioral ecology: An evolutionary approach* (pp. 282-309). Oxford: Blackwell Scientific.

de Waal, F. (1989). *Peacemaking among primates*. Cambridge, MA: Harvard U. Press.

de Waal, F.B.M. (1982). *Chimpanzee politics: Power and sex among apes*. New York: Harper & Row.

Dewsbury, D. A. (1981). Effects of novelty on copulatory behavior: The Coolidge effect and related phenomena. *Psychological Bulletin*, 89, 464-482.

Dorner G. (1978). Hormones and sexual differentiation of the brain. *Ciba Foundation Symposium*, 62, 81-112.

Driver, P. M. & Humphries, D. A. 1988 *Protean behaviour. The biology of unpredictability*. Oxford: Clarendon Press

Dugatkin, L. (1992). Sexual selection and imitation: Females copy the mate choice of others. *American Naturalist*, 139, 1384-1389.

Dunbar, M. (1988). *Primate social systems*. London: Croom Helm.

Dunbar, R. (1992). Neocortex size as a constraint on group size in primates. *J Human Evolution*, 22(6), 469-493.

Durham, W. H. (1991). *Convolution*. Stanford U. press.

E

Eberhard, W. G. (1985). *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard U. Press.

Eberhard, W. G. (1991). Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. *Biological Review*, 66, 1-31.

Ellis, H. (1905). *Sexual selection in man*. Philadelphia: F. A. Davis.

Ellis, H. (1934). *Man and woman: A study of secondary and tertiary sexual characters* (8th cd.). London: W. Heinemann.

Ellis, L. (Ed.). (1993). *Social stratification and socioeconomic inequality*. Vol. 1. A comparative biosocial analysis. London: Praeger.

Ember, C.R. (1978). Myths about hunter-gatherers. *Ethnology*, 17, 439-448.

Endler, J. A. (1992). Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *American Naturalist*, 139, S125-S153.

Endler, J. A. (1993). Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* (340), 215-225.

Enquist, M., & Arak, A. (1993). Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses. *Nature*, 361, 446-448.

F

Feingold, A. (1992). Gender differences in mate selection preferences: A test of the parental investment model. *Psychological Bulletin*, 112, 125-139.

Fink, B., & Penton-Voak, I. (2002). Evolutionary psychology of facial attractiveness. *Current Directions in Psychological Sciences*, 11, 154-158.

Fisher, H. (1992). *Anatomy of love: The natural history of monogamy, adultery, and divorce*. New York: Simon & Schuster.

Fisher, R. A. (1915). The evolution of sexual preference. *Eugenics review*, 7, 184-192.

Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press.

Fleagle, J. G., Kay, R. F., & Simons, E. L. (1980). Sexual dimorphism in early anthropoids. *Nature*, 287, 328-330.

Flinn, M.V. (1988). Parent-offspring interactions in a Caribbean village: Daughter guarding. In L. Betzig, M. Borgerhoff Mulder, & P. Turke (Eds.), *Human reproductive behaviour: A Darwinian perspective* (pp. 189-200). Cambridge, England: Cambridge University Press.

Foley, R. (1987). Another unique species: Patterns in human evolutionary ecology.

Foley, R.A., & Lee, P.C. (1989). Finite social space, evolutionary pathways, and reconstructing hominid behavior. *Science*, 243, 901-906.

Ford, C. S., & Beach, F. A. (1951). *Patterns of sexual behavior*. New York: Harper & Row.

Fox, R. (1972). Alliance and constraint: Sexual selection in the evolution of human kinship systems. In B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971* (pp. 282-311). Chicago: Aldine Atherton.

Frank, R. (1985). *Choosing the right pond*. Oxford U. Press.

Freyer, D.W., & Wolpoff, M.H. (1985). Sexual dimorphism. *Annual Review of Anthropology*, 14, 429-473.

Freyd, J. J. (1994). Circling creativity. *Psychological Science*, 5(3), 122-126.

Furlow, F.B., Armijo-Prewitt, T., Gangestad, S.W., & Thornhill, R. (1997). Fluctuating asymmetry and psychometric intelligence. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264, 823-829.

Futuyma, D.J. 1998. *Evolutionary Biology*. 3rd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. (dated 1998, published 1997)

G

Gamble, C. (1993). *Time-walkers: The prehistory of global colonization*. Phoenix Mill, England: Alan Sutton.

Gangestad, S.W. (1993). Sexual selection and physical attractiveness. *Human Nature*, 4, 205-235.

Gangestad, S.W., & Buss, D.M. (1993). Pathogen prevalence and human mate preferences. *Ethology and Sociobiology*, 14, 89-96.

Gangestad, S.W., & Simpson, J.A. (2000). The evolution of human mating: Trade-offs and strategic pluralism. *Behavioral and Brain Sciences*, 23, 573-644.

Gangestad, S.W., & Thornhill, R. (1997). The evolutionary psychology of extrapair sex: The role of fluctuating asymmetry. *Evolution and Human Behavior*, 18, 69-88.

Gangestad, S.W., & Thornhill, R. (1998). Menstrual cycle variation in women's preferences for the scent of symmetrical men. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265, 927-933.

Gangestad, S.W., Thornhill, R., & Yeo, R.A. (1994). Facial attractiveness, developmental stability, and fluctuating asymmetry. *Ethology and Sociobiology*, 15, 73-85.

Gavrilets S, Rice WR. 2006. Genetic models of homosexuality: generating testable prediction.. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 273:3031–3038.

Gazzaniga, M. (1995). *The cognitive neuroscience*. MIT Press.

Geary, D.C. (1998). *Male, female: The evolution of human sex differences*. Washington, DC: American Psychological Association.

Geary, D.C. (2000). Evolution and proximate expression of human paternal investment. *Psychological Bulletin*, 126, 55-77.

- Geary, D. C. (2002). Sexual selection and human life history. In R. Kail (Ed.), *Advances in child development and behavior* (Vol 30, pp. 41-101). San Diego, CA: Academic Press.
- Geary, D.C. (2005). Evolution of life history trade-offs in mate attractiveness and health: Comment on Weeden and Sabini (2005). *Psychological Bulletin*, 131, 654-657.
- Geary, D.C., & Flinn, M.V. (2001). Evolution of human parental behavior and the human family. *Parenting: Science and Practice*, 1, 5-61.
- Geary, D.C., Rumsey, M., Bow-Thomas, C.C., & 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.
- Ghesquiere, J., Martin, R. D., Newcombe, F. (Eds.) (1985). *Human sexual dimorphism*. Taylor and Francis.
- Ghiglieri, M.P. (1987). Sociobiology of the great apes and the hominid ancestor. *Journal of Human Evolution*, 16, 319-357.
- Gladue, B., Green, R. y Hellman, R. (1984). Neuroendocrine response to estrogen and sexual orientation. *Science*, 225, 1496- 1499.
- Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior*. Cambridge, MA: The Belknap Press.
- Gorski, R., Gordon, J., Shryne, J. y Southam, A. (1978). Evidence for a morphological sex difference in the medial preoptic area of the rat brain. *Brain Research*, 148, 2, 333-346.
- Gould, S. J. (1987). Freudian slip. *Natural History*, Feb., 14-19.
- Grafen, A. (1990). Biological signals as handicaps. *J Theoretical Biology*, 144, 517-546.
- Grammer, K., & Thornhill, R. (1994). Human (*Homo sapiens*) facial attractiveness and sexual selection: The role of symmetry and averageness. *Journal of Comparative Psychology*, 108, 233-242.
- Grammer, K., Fink, B., Møller, A.P., & Manning, J.T. (2005). Physical attractiveness and health: Comment on Weeden and Sabini (2005). *Psychological Bulletin*, 131, 658-661.
- Graziano, W.G., Jensen-Campbell, L.A., Shebilske, L.J., & Lundgren, S.R. (1993). Social influence, sex differences, and judgments of beauty: Putting the interpersonal back in interpersonal attraction. *Journal of Personality and Social Psychology*, 65, 522-531.
- Greenlees, I.A., & McGrew, W.C. (1994). Sex and age differences in preferences and tactics of mate attraction: Analysis of published advertisements. *Ethology and Sociobiology*, 15, 59-72.
- Greiling, H., & Buss, D.M. (2000). Women's sexual strategies: The hidden dimension of extra-pair mating. *Personality and Individual Differences*, 28, 929-963.

Guilford, T., & Dawkins, M. S. (1991). Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behavior*, 42, 1-14.

H

Hames, R. (1992). Variation in paternal care among the Yanomamö. In B.S. Hewlett (Ed.), *Father-child relations: Cultural and biosocial contexts* (pp. 85-110). New York: Aldine de Gruyter.

Hames, R. (1996). Costs and benefits of monogamy and polygyny for Yanomamö women. *Ethology and Sociobiology*, 17, 181-199.

Hamilton, W.D., & Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science*, 218, 384-387.

Hamilton, W.D., Axelrod, R., & Tanese, R. (1990). Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (A review). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 87, 3566-3573.

Hammer, M.F., Karafet, T.M., Redd, A.J., Jarjanazi, H., Santachiara-Benerecetti, S., Soodyall, H., & Zegura, S.L. (2001). Hierarchical patterns of global human Ychromosome diversity. *Molecular Biology and Evolution*, 18, 1189-1203.

Handbook of Evolutionary Psychology: Ideas, Issues and Applications edited by Charles Crawford and Dennis L. Krebs. Lawrence Erlbaum Associates, 1998.

Haraway, D. (1989). *Primate visions; Gender, race, and nature in the world of modern science*. New York: Routledge.

Harcourt, A. H., & Harvey, P. H. (1984). Sperm competition, testes size, and breeding systems in primates. In R. Smith (Ed.), *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. New York: Academic Press.

Harvey, P. H., & Bradbury, J. W. (1993). Sexual selection. In J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds.), *Behavioral ecology: An evolutionary approach* (3rd ed.) (pp. 203-233). London: Blackwell Scientific.

Harvey, P. H., & Pagel, M. D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford U. Press.

Harvey, P. H., Martin, R., & Clutton-Brock, T. (1986). Life histories in comparative perspective. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struthsaker (Eds.), *Primate societies* (pp. 181-196). U. Chicago Press.

Harvey, P.H. & J.W. Bradbury. 1991. Sexual selection. En J.R. Krebs y N.B. Davies, *Behavioural Ecology* (3rd ed.), Blackwell

Haselton, M., & Buss, D.M. (2001). The affective shift hypothesis: The functions of emotional changes following sexual intercourse. *Personal Relationships*, 8, 357-369.

Hatfield, E., & Sprecher, S. (1995). Men's and women's preferences in marital partners in the United States, Russia, and Japan. *Journal of Cross-Cultural Psychology*, 26, 728-750.

Hausfater, G., & Hrdy, S. B. (Eds.). (1984). *Infanticide: Comparative and evolutionary perspectives*. New York: Aldine.

Hewlett, B.S. (1992). Husband-wife reciprocity and the father-infant relationship among Aka pygmies. In B.S. Hewlett (Ed.), *Father-child relations: Cultural and biosocial contexts* (pp. 153-176). New York: Aldine de Gruyter.

Heywood, J. S. (1989). Sexual selection by the handicap mechanism. *Evolution*, 43, 1387-1397.

Hill, K., & Hurtado, A.M. (1996). *Ache life history: The ecology and demography of a foraging people*. New York: Aldine de Gruyter.

Hoelzer, G. A. (1989). The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour*, 38(6), 1067-1078.

Houde, A. E., & Endler, J. A. (1990). Correlated evolution of female mating preferences and male color patterns in the guppy *Poecilia reticulata*. *Science*, 248, 1405-1408.

Hrdy, S. B. (1979). Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*, 1, 13-40.

Hrdy, S. B. (1981). *The woman that never evolved*. Harvard U. Press.

Humphrey, N. (1976). The social function of intellect. Reprinted in Byrne, R., & Whiten, A. (Eds.) (1988). *Machiavellian intelligence*, pp. 13-26. Oxford U. Press.

Hunter, J. *Observations on Certain Parts of the Animal Anatomy*, 1786.

Huxley, J. S. (1938). The present standing of the theory of sexual selection. In G. R. de Beer (Ed.), *Evolution: Essays on aspects of evolutionary biology* (pp. 11-42). Oxford: Clarendon Press.

I

Irons, W. (1979). Cultural and biological success. In N.A. Chagnon & W. Irons (Eds.), *Natural selection and social behavior* (pp. 257-272). North Scituate, MA: Duxbury Press.

Irons, W. (1983). Human female reproductive strategies. In S. Wasser & M. Waterhouse (Eds.), *Social behavior of female vertebrates* (pp. 169-213). New York: Academic Press.

Irons, W. (1993). Monogamy, contraception and the cultural and reproductive success hypothesis. *Behavioral and Brain Sciences*, 16, 295-296.

Iwasa, Y., Pomiankowski, A., & Nee, S. (1991). The evolution of costly mate preferences. II. The 'handicap' principle. *Evolution*, 45(6), 1431-1442.

J

Jaffe, K., Urribarri, D., Chacon, G.C., Diaz, G., Torres, A., & Herzog, G. (1993). Sex-linked strategies of human reproductive behavior. *Social Biology*, 40, 61-73.

Jones, I. L., & Hunter, F. M. (1993). Mutual sexual selection in a monogamous seabird. *Nature*, 36, 238-239.

K

Kaplan, H.S., Lancaster, J.B., Bock, J.A., & Johnson, S.E. (1995). Does observed fertility maximize fitness among New Mexican men? A test of an optimality model and a new theory of parental investment in the embodied capital of offspring. *Human Nature*, 6, 325-360.

Keeley, L.H. (1996). *War before civilization: The myth of the peaceful savage*. New York: Oxford University Press.

Kenrick, D. T., Sadalla, E. K., Groth, G. R., and Trost, M. R. (1990). Evolution, traits, and the stages of human courtship: Qualifying the parental investment model. *Journal of Personality*, 58, 97-117.

Kenrick, D.T., Keefe, R.C., Gabrielidis, C., & Cornelius, J.S. (1996). Adolescents' age preferences for dating partners: Support for an evolutionary model of life-history strategies. *Child Development*, 67, 1499-1511..

Kirkpatrick, M. (1982). Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution*, 1-12.

Kirkpatrick, M. (1987). The evolutionary forces acting on female preferences in polygynous animals. In Bradbury, J. W., & Andersson, M. B. (Eds.), *Sexual selection: Testing the alternatives* (pp. 67-82). New York: John Wiley.

Kirkpatrick, M. (1992). Direct selection on female mating preferences: Comments of Grafen's models. *Theoretical Biology*, 154:127-129.

Kirkpatrick, R. (2000). The evolution of human homosexual behavior. *Current anthropology*, 41, 385-414.

Klindworth, H., & Volland, E. (1995). How did the Krummhörn elite males achieve above average reproductive success? *Human Nature*, 6, 221-240.

Knight, C., Power, C., & Watts, I. (1995). The human symbolic revolution: A Darwinian account. *Cambridge Archaeological Journal*, 5(1), 75-114.

Kondrashov, A. (1988). Deleterious mutations as an evolutionary factor III. Mating preference and some general remarks. *J Theoretical Biology*, 131,487-496.

Kramer, B. (1990) Sexual signals in electric fish. *Trends in Ecology and Evolution*, 5,247-250. . .

Krebs, C. J. 1978. *Ecology. The Experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row. New York. 678 p.

L

Lancaster, J. B. (1991). A feminist and evolutionary biologist looks at women. *Yearbook of Physical Anthropology*, 34, 1-11.

Lande, R. (1980). Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters *Evolution*, 34,292-305.

Lande, R. (1981). Models of speciation by sexual selection on polygenic characters. *Proc. Nat. Acad. Sciences USA*, 78,3721-3725.

Lande, R. (1987). Genetic correlation between the sexes in the evolution of sexual dimorphism and mating preferences. In J. W. Bradbury & M. B. Andersson (Eds.), *Sexual selection: Testing the alternatives*. New York: John Wiley.

Langlois, J. H., & Roggman, L. A. (1990). Attractive faces are only average. *Psychological Science*, 1(2), 115-121.

Leakey, M.G., Feibel, C.S., McDougall, I., & Walker, A. (1995). New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, 376, 565-571.

Leakey, M.G., Feibel, C.S., McDougall, I., Ward, C., & Walker, A. (1998). New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*. *Nature*, 393, 62-66.

Li, N.P., Bailey, J.M., Kenrick, D.T., & Linsenmeier, J.A.W. (2002). The necessities and luxuries of mate preferences: Testing the tradeoffs. *Journal of Personality and Social Psychology*, 82, 947-955.

Lockard, J. S., Adams, R. M. (1991). Human serial polygyny: Demographic, reproductive, marital, and divorce data. *Ethology and Sociobiology*, 2, 177-186.

Lovejoy, C. O. (1981). The evolution of man. *Science*, 211,341-350.

Low, B. (1990). Marriage systems and pathogen stress in human societies. *American Zoologist*, 30,325-339.

Low, B., Alexander, R. M., & Noonan, K. M. (1987). Human hips, breasts, and buttocks: Is fat deceptive? *Ethology & Sociobiology*, 8, 249-257.

Low, B.S. (2000). *Why sex matters: A Darwinian look at human behavior*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Lumsden, C. J., & Wilson, E O. (1982). *Precis of Genes, Mind, and Culture*. Behavioral and Brain Sciences, 5, 1-37.

M

M.R. Kauth (Ed.). *On the Evolution of Sexual Attraction [Special Issue]*. *Journal of Psychology & Human Sexuality*, 18(2/3), 125-182.

MacDonald, K. (1992). Warmth as a developmental construct: An evolutionary analysis. *Child Development*, 63, 753-773.

Macías Garcia, C. & Valero, A. (2001) Context-dependent sexual mimicry in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Ethol. Ecol. Evol.* 13(4):331-339.

Manning, J.T., Koukourakis, K., & Brodie, D.A. (1997). Fluctuating asymmetry, metabolic rate and sexual selection in human males. *Evolution and Human Behavior*, 18, 15-21.

Margulis, L., & Sagan, D. (1991). *Mystery dance: On the evolution of human sexuality*. New York: Summit Books.

Martin, R. (1992). Primate reproduction. In S. Jones, R. Martin, & D. Pilbeam (Eds.), *The Cambridge encyclopedia of human evolution* (pp. 86-90). Cambridge U. Press.

Martin, R. D., Winner, L. A., & Dettling, A. (1994). The evolution of sexual size dimorphism in primates. In R. V. Short & E. Balaban (Eds.), *The differences between the sexes* (pp. 159-200). Cambridge U. Press.

Maynard Smith, J. (1976). Sexual selection and the handicap principle. *J Theoretical Biology*, 57, 239-242.

McEwen, B.S., Biron, C.A., Brunson, K.W., Bulloch, K., Chambers, W.H., Dhabhar, F.S., Goldfarb, R.H., Kitson, R.P., Miller, A.H., Spencer, R.L. & Weiss, J.M. (1997). The role of adrenocorticoids as modulators of immune function in health and disease: Neural, endocrine and immune interactions. *Brain Research Reviews*, 23, 79-133.

McHenry, H.M. (1991). Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, 20, 21-32.

McKnight, J. (1997). *Straight Science? Homosexuality, evolution, and adaptation*. New York: Routledge.

Merriwether, D.A., Huston, S., Iyengar, S., Hamman, R., Norris, J.M., Shetterly, S.M., Kamboh, M.I., & Ferrell, R.E. (1997). Mitochondrial versus nuclear admixture estimates demonstrate a past history of directional mating. *American Journal of Physical Anthropology*, 102, 153-159.

Michod, R. E., & Levin, B. R. (Eds.). (1988). *The evolution of sex: An examination of current ideas*. Sinauer.

Miller, E. (2000). Homosexuality, birth order, and evolution: toward an equilibrium reproductive economics of homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, 29, 1-34.

Miller, G. F. (1993). Evolution of the human brain through runaway sexual selection: The mind as a protean courtship device. Ph.D. thesis, Stanford University Psychology Department. (Available through UMI Microfilms; Book in preparation for MIT Press/Bradford Books).

Miller, G. F. (1994). Exploiting mate choice in evolutionary computation: Sexual selection as a process of search, optimization, and diversification. In T. C. Fogarty (Ed.), *Evolutionary Computing: Proceedings of the 1994 Artificial Intelligence and Simulation of Behavior (AISB) Society Workshop* (pp. 65-79). Springer-Verlag.

Miller, G. F. (1995). Darwinian demographics of cultural production. Talk at the Human

Miller, G. F. & Todd, P. M. (1993). Evolutionary wanderlust: Sexual selection with directional mate preferences. In J.-A. Meyer, H. L. Roitblat, & S. W. Wilson (Eds.), *From Animals to Animats 2: Proc Second Int'l Conf on Simulation of Adaptive Behavior* (pp. 21-30). MIT Press.

Miller, G. F., & Todd, P. M. (1995). The role of mate choice in biocomputation: Sexual selection as a process of search, optimization, and diversification. In W. Banzaf & F. Eeckman (Eds.), *Evolution and biocomputation: Computational models of evolution. Lecture notes in computer science 899*. (pp. 169-204). Springer-Verlag.

Miller, G.F. (1998) How mate choice shaped human nature: A review of sexual selection and human evolution. In: C. Crawford & D. Krebs (Eds.) *Handbook of evolutionary psychology: Ideas, issues, and applications*. Lawrence Erlbaum, pp. 87-129.

Moller, A. P. (1988). Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*, 332(6165), 640-642.

Moller, A. P., & Pomiankowski, A. (1993). Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Genetica*, 89, 267-279.

Morgan, T. H. (1903). *Evolution and adaptation*. New York: Macmillan.

Morgan, T. H. (1903). Recent Theories in Regard to the Determination of Sex, *Popular Science Monthly*, 64, 97-116. Cfr Gilbert (1978); Brush (1978); Maienschein (1984).

Morris, D. (1985). *Bodywatching: A field guide to the human species*. New York: Crown Books.

Morris, J.A., Jordan, C.L., & Breedlove, S.M. (2004). Sexual differentiation of the vertebrate nervous system. *Nature Neuroscience*, 7, 1034-1039.

Muscarella, F. (1999). The homoerotic behavior that never evolved. *Journal homosexual*, 37, 1-18.

Muscarella, F., Fink, B., Grammer, K. y Kirk-Smith, M. (2001). Homosexual Orientation in Males: Evolutionary and Ethological Aspects. *Neuroendocrinology letters*, 22, 393-400.

Napier, J. (1993). *Hands* (Rev. ed.). Princeton U. Press.

N

Nesse, R. (2001). How is Darwinian medicine useful?. *West Journal Medicine*, 174, 358-360.

Nettle, D. (2002). Height and reproductive success in a cohort of British men. *Human Nature*, 13, 473-491.

Newmark, S., Rose, L., Todd, R., Birk, L y Naftolin, F. (1979). Gonadotropin, estradiol, and testosterone profiles in homosexual men. *American Journal Psychiatry*, 136, 767-771

O

O'Donald, P. (1980). *Genetic models of sexual selection*. Cambridge U. Press.

Ober, C., Elias, S., Kostyu, D.D., & Hauck, W.W. (1992). Decreased fecundability in Hutterite couples sharing HLA-DR. *American Journal of Human Genetics*, 50, 6-14.

Ober, C., Weitkamp, L.R., Cox, N., Dytch, H., Kostyu, D., & Elias, S. (1997). HLA and mate choice in humans. *American Journal of Human Genetics*, 61, 497-504.

Oda, R. (2001). Sexual dimorphic mate preference in Japan: An analysis of lonely hearts advertisements. *Human Nature*, 12, 191-206.

O'Donald, P. 1962. *Ecology and evolution in the Arctic Skua*. Ph.D. thesis, University of Cambridge.

P

Parker, G. A. (1984). Sperm competition. In R. L. Smith (Ed.) Sperm competition and animal mating systems. New York: Academic Press.

Parker, S. T. (1987). A sexual selection model for hominid evolution. *Human Evolution*, 2(3), 235-253.

Partridge, L. (1980). Mate choice increases a component of offspring fitness in fruit flies.

Pasternak, B., Ember, C.R., & Ember, M. (1997). Sex, gender, and kinship: A cross-cultural perspective. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall. *Nature*, 283,290-291.

Perrett, D. I., May, K. A., & Yoshikawa, S. (1994). Facial shape and judgments of female attractiveness. *Nature*, 368 (March 17), 239-242.

Perrett, D.I., Penton-Voak, I.S., Little, A.C., Tiddeman, B.P., Burt, D.M., Schmidt, N., Oxley, R., Kinloch, N., & Barrett, L. (2002). Facial attractiveness judgements reflect learning of parental age characteristics. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269, 873-880.

Perrot-Sinal, T.S., Innes, D., Kavaliers, M., & Ossenkopp, K.-P. (1998). Plasma testosterone levels are related to various aspects of locomotor activity in wild-caught male meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Physiology & Behavior*, 64, 31-36.

Pérusse, D. (1993). Cultural and reproductive success in industrialized societies: Testing the relationship at the proximate and ultimate levels. *Behavioral and Brain Sciences*, 16, 267-322.

Pérusse, D. (1994). Mate choice in modern societies: Testing evolutionary hypotheses with behavioral data. *Human Nature*, 5, 255-278.

Phillips, D.I.W., Handelsman, D.J., Eriksson, J.G., Forsén, T., Osmond, C., & Barker, D.J.P. (2001). Prenatal growth and subsequent marital status: Longitudinal study. *British Medical Journal*, 322, 771.

Pierce, C.A. (1996). Body height and romantic attraction: A meta-analytic test of the male-taller norm. *Social Behavior and Personality*, 24, 143-150.

Pinker, S. (1994). *The language instinct: The new science of language and mind*, London, Allen Lane, The Penguin Press [(1995), *El instinto del lenguaje*, Madrid, Alianza Editorial]. Podos, J., Peters, S., Rudnicki, T., Marler, P., & Nowicki, S. (1992). The organization of song repertoires in song sparrows: Themes and variations. *Ethology*, 90(2), 89-106.

Pomiankowski, A. (1987). The costs of choice in sexual selection. *J Theoretical Biology*, 1+78, 195-218.

Pomiankowski, A. (1988). The evolution of female mate preferences for male genetic quality. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 5, 136-184.

Pomiankowski, A. (1995). A resolution of the lek paradox. *Proc. R. Soc. London B*, 260(1357), 21-29.

Pomiankowski, A., Iwasa, Y., & Nee, S. (1991). The evolution of costly mate preferences. I. Fisher and biased mutation. *Evolution*, 45(6), 1422-1430.

Pratto, F. (1996). Sexual politics: The gender gap in the bedroom, the cupboard, and the cabinet. In D.M. Buss & N.M. Malamuth (Eds.), *Sex, power, conflict: Evolutionary and feminist perspectives* (pp. 179-230). New York: Oxford University Press.

Price, T. D., Schluter, D., & Heckman, N. E. (1993). Sexual selection when the female directly benefits. *Biol. J. Linn. Soc.*, 48, 187-211.

Pruett-Jones, S. (1992). Independent versus non-independent mate choice: Do females copy each other? *American Naturalist*, 140, 1000-1009.

R

Reynold, J.D. y Gross, M. R. 1990 Cost and benefits of female mate choice: is there a lek paradox? *Am. Nat.* 136, 230-243.

Reynolds, J. D., & Gross, M. R. (1990). Costs and benefits of female choice: Is there a lek paradox? *American Naturalist*, 136,230-243.

Reynolds, J. D., & Gross, M. R. (1992). Female mate preference enhances offspring growth and reproduction in a fish, *Poecilia reticulata*. *Proc. R. Soc. London B*, 250,57-62.

Reynolds, J. D., & Harvey, P. H. (1994). Sexual selection and the evolution of sex differences. In R. V. Short & E. Balaban (Eds.), *The differences between the sexes* (pp. 53-70). Cambridge U. Press.

Rice, W. R. (1988). Heritable variation in fitness as a prerequisite for adaptive female choice: The effect of mutation-selection balance. *Evolution*, 42, 817-820.

Ridley, M. (1993). *The red queen: Sex and the evolution of human nature*. New York: Viking.

Rodman, P. S., & Mitani, J. C. (1987). Orangutans: Sexual dimorphism in a solitary species. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struthsaker (Eds.), *Primate societies* (pp. 146-154). U. Chicago Press.

Rogers, A. R., & Mukherjee, A. (1992). Quantitative genetics of sexual dimorphism in human body size. *Evolution*, 46(1), 226-234.

Ross, M. y Wells, A. (2000). The modernist fallacy in homosexual selection theories: homosexual and homosocial exaptation in South Asian society. *Psychology, Evolution and Gender*, 2, 3, 253-262.

Rowsemitt, C.N. (1986). Seasonal variation in activity rhythms of male voles: Mediation by gonadal hormones. *Physiology & Behavior*, 37, 797-803.

Rushton, J. P. (1989). Genetic similarity, human altruism, and group selection. *Behavioral and Brain Sciences*, 12, 503-559.

Rushton, J. P. (1995). *Race, evolution, and behavior: A life history perspective*. New Brunswick, NJ: Transaction Pubs.

Ryan, M. J. (1985). *The Tungara Frog: A study in sexual selection and communication*. u. Chicago Press.

Ryan, M. J. (1990). Sexual selection, sensory systems, and sensory exploitation. *Oxford Surveys of Evolutionary Biology*, 7, 156-195.

Ryan, M. J., & Keddy-Hector, A. (1992). Directional patterns of female mate choice and role of sensory biases. *American Naturalist*, 139, S4-S35.

S

Sapolsky, R.M. (1991). Testicular function, social rank and personality among wild baboons. *Psychoneuroendocrinology*, 16, 281-293.

Scheib, J. (1994). Sperm donor selection and the psychology of female choice. *Ethology and sociobiology*, 15(3), 113-129.

Scheib, J.E., Gangestad, S.W., & Thornhill, R. (1999). Facial attractiveness, symmetry and cues of good genes. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266, 1913-1917.

Schmitt, D.P., & Buss, D.M. (2001). Human mate poaching: Tactics and temptations for infiltrating existing relationships. *Journal of Personality and Social Psychology*, 80, 894-917.

Searcy, W. A. (1982). The evolutionary effects of mate selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 57-85.

Sefcek, J. A., Brumbach, B. H., Vásquez, G., & Miller, G. F. (2006). The Evolutionary Psychology of Human Mate Choice: How Ecology, Genes, Fertility, and Fashion Influence our Mating Behavior. In

Seielstad, M.T., Minch, E., & Cavalli-Sforza, L.L. (1998). Genetic evidence for a higher female migration rate in humans. *Nature Genetics*, 20, 278-280.

Semino, O., Passarino, G., Oefner, P.J., Lin, A.A., Arbuzova, S., Beckman, L.E., De Benedictis, G., Francalacci, P., Kouvatsi, A., Limborska, S., Marcikiai, M., Mika, A., Mika, B., Primorac, D., Santachiara-Benerecetti, A.S., Cavalli-Sforza, L.L., & Underhill, P.A. (2000). The genetic legacy of Paleolithic Homo sapiens in extant Europeans: A Y chromosome perspective. *Science*, 290, 1155-1159.

Seyfarth, R. M. (1978). Social relationships among adult male and female baboons, 1: Behavior during sexual courtship. *Behaviour*, 64,204-226.

Shackelford, T.K., & Larsen, R.J. (1997). Facial asymmetry as an indicator of psychological, emotional, and physiological distress. *Journal of Personality and Social Psychology*, 72, 456-466.

Shackelford, T.K., Goetz, A., Buss, D.M., Euler, H.A., & Hoier, S. (2005). When we hurt the ones we love: Predicting violence against women from men's mate retention. *Personal Relationships*, 12, 447-463.

Sheets-Johnstone, M. (1990) *The Roots of Thinking*. Philadelphia: Temple University Press

Sheets-Johnstone, M. (1990). Hominid bipedality and sexual selection theory. *Evolutionary Theory*, 9(1), 57-70.

Short, R. V. (1980). The origins of human sexuality. In C. R. Austin & R. B. Short (Eds.), *Reproduction in mammals*, 8 (PP. 1-33). Cambridge U. press.

Short, R. V., & Balaban, E (Eds.) (1994). *The differences between the sexes*. Cambridge U. Press.

Shostak, M. (1981). *Nisa. The life and words of a Kung woman*. Harvard U. Press.

Silk, D. (1987). Social behavior in evolutionary perspective. In B. B. Smuts, D.L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struthsaker (Eds.), *Primate societies* (pp. 318-329). U. Chicago Press.

Silk, J.B. (1987). Social behavior in evolutionary perspective. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham, & T.T. Struhsaker (Eds.), *Primate societies* (pp. 318-329). Chicago, IL: The University of Chicago Press.

Simpson, J. A., & Gangestad, S. W. (1992). Sociosexuality and romantic partner choice. *J. personality*, 60,31-52. . . .

Singh, D. (1993). Waist-to-hip ratio (WHR): A defining morphological feature of health and female attractiveness. *L Personality and Social Psychology*, 65(2), 293-307.

- Singh, D. (1995). Female judgment of male attractiveness and desirability for relationships: Role of waist-to-hip ratio and financial status. *Journal of Personality and Social Psychology*, 69, 1089-1101.
- Small, M. (1988). Female primate sexual behavior and conception: Are there really sperm to spare? *Current Anthropology*, 29(1), 81-100.
- Small, M. (1993). *Female choices: Sexual behavior of female primates*. Cornell U. Press.
- Smith, R. (1984). Human sperm competition. In R. Smith (Ed.), *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. New York: Academic Press.
- Smuts, B. B. (1985). *Sex and friendship in baboons*. New York: Aldine.
- Smuts, B. B. (1991). Male aggression against women: An evolutionary perspective. *Human Nature*, 3, 1-44.
- Smuts, B.B. (1987). Sexual competition and mate choice. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham, & T.T. Struhsaker (Eds.), *Primate societies* (pp. 385-399). Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Sperber, D. (1994). The modularity of thought and the epidemiology of representations. In L. A. Hirschfeld & S. A. Gelman (Eds.), *Mapping the mind: Domain specificity in cognition and culture* (pp. 39-67). Cambridge U. Press.
- Sprecher, S., Sullivan, Q., & Hatfield, E. (1994). Mate selection preferences: Gender differences examined in a national sample. *Journal of Personality and Social Psychology*, 66, 1074-1080.
- Stoddart, D. M. (1990). *The scented ape: The biology and culture of human odour*. Cambridge U. Press.
- Stringer, C., & Gamble, C. (1993). *In search of the Neanderthals: Solving the puzzle of human origins*. London: Thames and Hudson.
- Surbey, M.K., & Conohan, C.D. (2000). Willingness to engage in casual sex: The role of parental qualities and perceived risk of aggression. *Human Nature*, 11, 367-386.
- Symons, D. (1979). *The evolution of human sexuality*. New York: Oxford University Press.
- Szalay, F. S., Costello, R. K. (1991). Evolution of permanent estrus displays in hominids. *J Human Evolution*, 20,439-464.

T

Tanner, J.M. (1990). *Foetus into man: Physical growth from conception to maturity*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Tanner, N. M. (1981). *On becoming human*. Cambridge U. Press.

Thiessen, D., & Gregg, B. (1980). Human assortative mating and genetic equilibrium: An evolutionary perspective. *Ethology and Sociobiology*, 1, 111-140.

Thornhill R, Alcock J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press.

Thornhill, R., & Gangestad, S.W. (1993). Human facial beauty: Averageness, symmetry, and parasite resistance. *Human Nature*, 4, 237-269.

Thornhill, R., & Gangestad, S.W. (1994). Human fluctuating asymmetry and sexual behavior. *Psychological Science*, 5, 297-302.

Thornhill, R., & Gangestad, S.W. (1999). The scent of symmetry: A human sex pheromone that signals fitness? *Evolution and Human Behavior*, 20, 175-201.

Tomlinson, I. P.M. (1988). Diploid models of the handicap principle. *Heredity*, 60,283-293.

Tooby, J., & Cosmides, L. (1990). The past explains the present: Emotional adaptations and the structure of ancestral environments. *Ethology and sociobiology*, 11(4/5), 375-424.

Tooby, J., & Cosmides, L. (1992). The psychological foundations of culture. In J. H. Barkow, L. Cosmides, & J. Tooby (Eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture* (pp. 19-136). Oxford U. Press.

Townsend, J.M., Kline, J., & Wasserman, T.H. (1995). Low-investment copulation: Sex differences in motivations and emotional reactions. *Ethology and Sociobiology*, 16, 25-51.

Trail, P. W. (1990). Why should lek-breeders be monomorphic? *Evolution*, 44(7), 1837-1852.

Trivers, R. (1985). *Social evolution*. Menlo Park, California: Benjamin/Cummings.

Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man 1871-1971* (pp. 136-179). Chicago, IL: Aldine Publishing.

Turner, B.N., Iverson, S.L., & Severson, K.L. (1983). Seasonal changes in open-field behavior in wild male meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Behavioral and Neural Biology*, 39, 60-77.

U

Underhill, P.A., Shen, P., Lin, A.A., Jin, L., Passarino, G., Yang, W.H., Kauffman, E., Bonn -Tamir, B., Bertranpetit, J., Francalacci, P., Ibrahim, M., Jenkins, T., Kidd, J.R., Mehdi, S.Q., Seielstad, M.T., Wells, R.S., Piazza, A., Davis, R.W., Feldman, M.W., Cavalli-Sforza, L.L., & Oefner, P.J. (2000). Y chromosome sequence variation and the history of human populations. *Nature Genetics*, 26, 358-361.

V

Vasey, P. (1995). Homosexual behavior in primates: a review of evidence and theory. *International Journal of Primatology*, 16, 173-203.

Vigil, J.M., Geary, D.C., & Byrd-Craven, J. (2006). Trade-offs in low income women's preferences for long-term and short-term mates: Within-sex differences in reproductive strategy. *Human Nature*, 17.

Vining, D.R., Jr. (1986). Social versus reproductive success: The central theoretical problem of human sociobiology. *Behavioral and Brain Sciences*, 9, 167-216.

W

Wallace, A. R. (1870). *Contributions to the theory of natural selection*. London: Macmillan.

Wallace, A. R. (1889). *Darwinism: An exposition of the theory of natural selection, with some of its applications*. London: Macmillan.

Waynforth, D. (2001). Mate choice trade-offs and women's preference for physically attractive men. *Human Nature*, 12, 207-219.

Wedekind, C., Seebeck, T., Bettens, F., & Paepke, A.J. (1995). MHC-dependent mate preferences in humans. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 260, 245-249.

Weeden, J., & Sabini, J. (2005). Physical attractiveness and health in Western societies: A review. *Psychological Bulletin*, 131, 635-653.

Wells, R.S., Yuldasheva, N., Ruzibakiev, R., Underhill, P.A., Evseeva, I., Blue-Smith, J., Jin, L., Su, B., Pitchappan, R., Shanmugalakshmi, S., Balakrishnan, K., Read, M., Pearson, N.M., Zerjal, T., Webster, M.T., Zholoshvili, I., Jamarjashvili, E., Gambarov, S., Nikbin, B., Dostiev, A., Aknazarov, O., Zalloua, P., Tsoy, I., Kitaev, M., Mirrakhimov, M., Chariev, A., & Bodmer, W.F. (2001). The Eurasian heartland: A continental perspective on Y-chromosome diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98, 10244-10249.

- West-Eberhard, M. J. (1984). Sexual selection, competitive communication, and species specific signals in insects. In T. Lewis (Ed.), *Insect communication* (pp. 283-324). New York: Academic Press.
- Westermarck, E. (1894). *The history of human marriage* (2nd ed.). London.
- Whissell, C. (1996). Mate selection in popular women's fiction. *Human Nature*, 7, 427-447.
- White, D.R., & Burton, M.L. (1988). Causes of polygyny: Ecology, economy, kinship, and warfare. *American Anthropologist*, 90, 871-887.
- Whiten, A. (Ed.). (1991). *Natural theories of mind*. Basil Blackwell.
- Wiederman, M.W., & Kendall, E. (1999). Evolution, gender, and sexual jealousy: Investigation with a sample from Sweden. *Evolution and Human Behavior*, 20, 121-128.
- Wilcockson, R. W., Crean, C. S., & Day, T. H. (1995). Heritability of a sexually selected character in both sexes. *Nature*, 374(6518), 158-159.
- Williams, G. C. (1975). *Sex and evolution*. Princeton U. Press.
- Williams, G.C. (1966). *Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Wills, C. (1993). *The runaway brain: The evolution of human-uniqueness*. New York: Basic Books.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard U. Press.
- Wilson, G. D. (1987). An ethological approach to sexual deviation. In G.D.Wilson (Ed.) *Variant sexuality: research and theory*. London: Croom-Helm.
- Wilson, J.F., Weiss, D.A., Richards, M., Thomas, M.G., Bradman, N., & Goldstein, D.B. (2001). Genetic evidence for different male and female roles during cultural transitions in the British isles. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98, 5078-5083.
- Wrangham, R.W. (1999). Evolution of coalitionary killing. *Yearbook of Physical Anthropology*, 42, 1-30.
- Wright, R. (1994). *The moral animal: Evolutionary psychology and everyday life*. New York: Pantheon Books.

Y

Young, W. C., Goy, R. W. y Phoenix, C. H. (1964) Hormones and sexual behavior. *Science*, 143, 212-218.

Z

Zahavi, A. (1975). Mate selection: A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53, 205-214.

Zahavi, A. (1991). On the definition of sexual selection, Fisher's model, and the evolution of waste and of signals in general. *Animal Behaviour*, 42(3), 501-503.

Zerjal, T., Xue, Y., Bertorelle, G., Wells, R.S., Bao, W., Zhu, S., Qamar, R., Ayub, Q., Mohyuddin, A., Fu, S., Li, P., Yuldasheva, N., Ruzibakiev, R., Xu, J., Shu, Q., Du, R., Yang, H., Hurles, M.E., Robinson, E., Gerelsaikhan, T., Dashnyam, B., Mehdi, Q., & Tyler-Smith, C. (2003). The genetic legacy of the Mongols. *American Journal of Human Genetics*, 72, 717-721. Received: 13. 05. 2006.

Zuckerman, M. (1984). Sensation seeking: A comparative approach to a human trait. *Behavioral and Brain Sciences*, 7,413-471.