

Ambrosio García Leal

Sesgos ideológicos en las teorías sobre la evolución del sexo

Tesis doctoral.

Codirectores: Jorge Wagensberg y Magí Cadevall.

Departament de Filosofia.

Facultat de Filosofia i Lletres.

Universitat Autònoma de Barcelona.

Curso 2004-2005.

Índice

	página
Introducción.....	5
I.1 <i>Objetivos de esta tesis</i>	5
I.2 <i>Selección genético</i>	7
I.3 <i>El programa adaptacionista</i>	12
I.4 <i>La reacción antiadaptacionista</i>	14
I.5 <i>La sociobiología: ¿biología o biologismo?</i>	17
I.6 <i>Diseño y designio</i>	22
 1. Sexo y egoísmo genético.....	28
1.1 <i>La asimetría macho-hembra</i>	30
1.2 <i>Inversión de roles y conflicto sexual</i>	34
1.3 <i>El error de Trivers</i>	37
1.4 <i>Por qué hay dos sexos</i>	40
1.5 <i>Pero, ¿por qué existe el sexo?</i>	45
1.6 <i>Sexo reparador</i>	47
1.7 <i>El trinquete de Muller</i>	49
1.8 <i>La lotería del sexo</i>	51
1.9 <i>Sexo contra parásitos</i>	54
1.10 <i>Sexo como altruismo genético</i>	58
1.11 <i>Independencia de la incertidumbre</i>	60
1.12 <i>Sexo conservador y sexo progresista</i>	66
 2. La falacia de la guerra de sexos.....	70
2.1 <i>El alto precio de los óvulos</i>	71
2.2 <i>El mito de la hembra monógama</i>	76
2.3 <i>El mito del macho promiscuo</i>	79
2.4 <i>Monogamia y disimetría de roles</i>	81

2.5	<i>La infidelidad como táctica femenina</i>	85
2.6	<i>Adulterio masculino versus adulterio femenino</i>	88
2.7	<i>La paternidad no importa</i>	93
2.8	<i>Sociobiología y asuntos humanos</i>	96
3.	<i>Sexualidad humana</i>	100
3.1	<i>Sexo como cebo conyugal</i>	101
3.2	<i>Sexo contra infanticidio</i>	104
3.3	<i>Ovulación encubierta, monogamia y adulterio</i>	108
3.4	<i>Sexo a cambio de carne</i>	114
3.5	<i>La división sexual del trabajo</i>	116
3.6	<i>La caza como ostentación masculina</i>	122
3.7	<i>La evolución de la familia nuclear monógama</i>	130
3.8	<i>Orgasmo femenino: ¿adaptación o exaptación?</i>	136
3.9	<i>La función del orgasmo femenino</i>	140
3.10	<i>Orgasmo como mecanismo vinculador</i>	144
4.	<i>Selección sexual</i>	152
4.1	<i>Selectividad femenina</i>	154
4.2	<i>El principio del hándicap</i>	160
4.3	<i>Publicidad engañosa y publicidad honesta</i>	163
4.4	<i>Dimorfismo sexual y monogamia</i>	166
4.5	<i>Simetría y atractivo sexual</i>	172
4.6	<i>El efecto halo</i>	175
4.7	<i>El tamaño sí importa</i>	178
4.8	<i>Monogamia e intimidad sexual</i>	186
4.9	<i>Los machos también son selectivos</i>	191
4.10	<i>¿Son fraudulentas las curvas femeninas?</i>	193
4.11	<i>Monogamia y fetichismo mamario</i>	200
4.12	<i>Belleza y juventud</i>	205
4.13	<i>Selección sexual y humanidad moderna</i>	208

5. Homosexualidad.....	218
5.1 <i>Homosexualidad como desarreglo hormonal.....</i>	219
5.2 <i>Homosexualidad como feminización cerebral.....</i>	221
5.3 <i>¿Cómo puede perpetuarse un gen gay?.....</i>	224
5.4 <i>El homosexual como intersexo.....</i>	231
5.5 <i>Cambios de sexo espontáneos.....</i>	236
5.6 <i>La construcción social del homosexual.....</i>	240
5.7 <i>¿En qué consiste ser bisexual?.....</i>	248
5.8 <i>La asimetría homosexual-heterosexualidad.....</i>	251
5.9 <i>Homosexualidad como herramienta social.....</i>	255
6. Sexo y violencia.....	261
6.1 <i>El mito del depredador sexual.....</i>	263
6.2 <i>¿Violación o cortejo sadomasoquista?.....</i>	266
6.3 <i>¿Un impulso violador instintivo?.....</i>	270
6.4 <i>Sociobiología del maltrato conyugal.....</i>	275
6.5 <i>¿Es machista la selección natural?.....</i>	280
6.6 <i>El descubrimiento de la paternidad.....</i>	289
6.7 <i>Sexismo horizontal y sexismo vertical.....</i>	295
Conclusiones.....	298
Referencias.....	307

Introducción

I.1 *Objetivos de esta tesis*

La presente tesis tiene como objetivos principales:

(1) Poner de manifiesto los sesgos ideológicos que impregnan las explicaciones adaptacionistas de la evolución del sexo, la diferenciación de los sexos masculino y femenino, las estrategias de apareamiento y las conductas sexuales de machos y hembras.

(2) Demostrar la inadecuación de los argumentos adaptacionistas ideológicamente sesgados en los que se fundamentan dichas explicaciones.

(3) Demostrar que tales sesgos ideológicos no son producto de una carga teórica inherente a la metodología adaptacionista, sino que pueden purgarse mediante una aplicación más rigurosa y correcta de dicha metodología.

(4) Reinterpretar la evolución del sexo, la diferenciación de las poblaciones sexuales en machos y hembras, los sistemas de apareamiento y las conductas masculina y femenina en términos puramente darwinistas, una vez purgados los sesgos ideológicos.

La influencia de los sesgos ideológicos en el contexto del descubrimiento es tan notoria como poco conflictiva. Por eso me concentraré en la carga ideológica (menos obvia pero más insidiosa) en el contexto de la justificación.

La irrupción de la sociobiología en los años setenta provocó una violenta reacción de la «izquierda» del evolucionismo. Gould, Lewontin y otros proclamaron que la sociobiología pretendía ofrecer una justificación

adaptacionista de la injusticia social, el racismo y el sexism, y la acusaron de ser una versión moderna de la misma filosofía que inspiró las políticas eugenésicas que desembocaron en los campos de exterminio nazis. No puede negarse que la utilización ideológica del darwinismo tiene un amplio y sombrío historial, y que la sociobiología es un campo abonado para ello. Pero el que un programa de investigación sea peligroso o políticamente incorrecto no significa que sea científicamente espurio. La física nuclear ha demostrado sobradamente su peligrosidad, pero ello no le resta ninguna validez científica.

Por supuesto, la sociobiología es una disciplina mucho más «blanda» que la física nuclear, cosa que la hace mucho más susceptible de deformación ideológica. Aun así, pienso que la ciencia espuria debe refutarse respetando las reglas del juego científico (tal como pretendo hacer en esta tesis) y no descalificarse sobre la base de prejuicios ideológicos. Por eso me propongo refutar los argumentos adaptacionistas inadecuados mediante contraargumentos igualmente adaptacionistas.

La sexualidad humana merece un capítulo aparte. La naturalización de la conducta sexual humana y las relaciones entre varones y mujeres sobre la base de argumentos adaptacionistas simplistas que las explican como consecuencia de diferencias innatas entre las naturalezas masculina y femenina ha sido justamente cuestionada por los antropólogos culturales. Pero las objeciones de estos críticos tienden a ser más ideológicas que científicas. Este tipo de crítica, que apenas incide en la componente estrictamente darwinista del discurso sociobiológico, ha tenido poco impacto entre los biólogos profesionales (salvo los antiadaptacionistas declarados). Pero un análisis evolucionista riguroso y profundo de las relaciones sociales entre los sexos no tiene por qué entrañar un determinismo genético rígido, ni conducir a conclusiones sustentadoras del *statu quo*, como me propongo demostrar en las páginas que siguen.

I.2 Selecciónismo genético

Aunque el evolucionismo se remonta a más de un siglo antes de la publicación de *El origen de las especies*, fue la obra de Darwin la que convenció al grueso de la comunidad científica de la realidad de la evolución. La tradición evolucionista decimonónica ya incluía las nociones de adaptación y herencia, pero Darwin añadió un tercer ingrediente clave: la selección natural. Inspirándose en la tesis de su contemporáneo Thomas Malthus sobre el crecimiento demográfico, Darwin postuló que las poblaciones de organismos tienden a crecer en progresión geométrica, mientras que los recursos disponibles son necesariamente limitados. Ello conduce a una lucha por la vida en la que sólo sobreviven los individuos cuyas características se adaptan mejor a las circunstancias. Esta selección natural se traduce en la emergencia gradual de nuevas formas de vida a partir de las preexistentes. En la visión de Darwin, la herencia y la adaptación por selección natural son los ingredientes fundamentales de una biología histórica y unificadora, en la que todos los organismos están conectados por un árbol genealógico común.

La principal debilidad de la teoría de la evolución darwiniana era la ausencia de una teoría complementaria de la herencia. El redescubrimiento de los resultados de Mendel (publicados sólo siete años después que *El origen de las especies*) tuvo que esperar treinta años. Las leyes de la herencia mendeliana indicaban que los rasgos heredables dependían de factores hereditarios discretos, que recibieron el nombre de «genes». Este carácter «cuántico» de la variación heredable no casaba bien con el gradualismo darwiniano, pero la conciliación de ambas teorías se formalizó en la década de 1930, cuando los británicos Ronald Fisher y J.B.S. Haldane, junto con el norteamericano Sewall Wright, fundaron la

disciplina de la genética de poblaciones, destinada a convertirse en el subcuerpo teórico principal del neodarwinismo.

Fue precisamente el sexo lo que permitió que ambas teorías congeniaran, al comprobarse que la recombinación de los genotipos parentales permitía una variación individual tan grande que podía considerarse prácticamente continua. Los trabajos de los bioestadísticos y genéticos de la nueva generación convergieron en la llamada «teoría sintética» de la evolución, una propuesta de explicación unitaria del proceso evolutivo con la selección natural como principio explicativo preferente. De acuerdo con la tesis neodarwinista, mutación y selección son procesos complementarios: ni uno ni otro se bastan para impulsar la evolución; la selección natural dirige el proceso evolutivo al podar la variabilidad individual producto de la mutación y/o la recombinación génica y conducirla por canales adaptativos. El neodarwinismo también coincide con el darwinismo clásico en su extrapolación de la «microevolución» (la evolución al nivel poblacional) a la «macroevolución» (la evolución a escala geológica). La selección natural puede así dar cuenta de todos los hechos de la evolución sin tener que recurrir a ningún otro principio explicativo, o al menos eso pretende el «programa adaptacionista» (Gould y Lewontin 1979).

El pensamiento darwinista gira en torno al individuo, sobre el cual se ejerce la selección natural. Son los individuos los que dejan más o menos descendencia según la adecuación de sus rasgos físicos y comportamentales a sus condiciones y modo de vida. El individuo es la unidad de selección. Pero la evolución requiere variación individual heredable, y la causa última de esta variación es la mutación génica. La unidad de variación, por lo tanto, es el gen. Ahora bien, la evolución en el sentido darwiniano es un proceso a escala poblacional, consecuencia del éxito reproductivo

diferencial de los individuos. La unidad de evolución, por lo tanto, es la población. En resumen, los genes mutan y se recombinan, los individuos se reproducen más o menos eficazmente y las poblaciones evolucionan.

Los organismos individuales no obran para perpetuar la especie o mantener el equilibrio ecológico, sino para perpetuar su propia estirpe. Toda armonía o estabilidad de orden superior es un producto secundario de este hecho. Pero, a diferencia de los genéticos de poblaciones, los naturalistas y los ecólogos siempre han tendido a pensar en términos de selección supraindividual. El propio Darwin apeló al bien de la comunidad para explicar la existencia de castas estériles en diversas especies de insectos sociales. A comienzos de los sesenta, el escocés Vero Wynne-Edwards se atrevió a desafiar abiertamente la ortodoxia darwinista al proclamar que la unidad de selección es el grupo y no el individuo (Wynne-Edwards 1962). Su planteamiento era el siguiente: si los individuos sólo atienden a su propia reproducción, ¿por qué hay tantas especies que mantienen sus poblaciones dentro de unos límites razonablemente ajustados a los recursos disponibles? Para el darwinismo ortodoxo esto tenía una explicación obvia: la limitación de los recursos y las presiones selectivas del clima y la depredación eliminaban cualquier exceso de población. Pero esta respuesta no satisfacía a Wynne-Edwards, quien argumentó que los grupos en los que evolucionara alguna suerte de altruismo demográfico conseguirían mantenerse tanto en los buenos como en los malos tiempos, lo cual sería favorecido por la selección natural. Así pues, la evolución sería más una lucha entre grupos que una lucha entre individuos.

Ante la «herejía» del seleccionismo de grupo, los defensores de la ortodoxia darwinista contraatacaron demostrando que los ejemplos de altruismo aportados por Wynne-Edwards o bien eran reinterpretables en términos individualistas o bien eran producto de lo que William Hamilton llamó «selección de parentesco» (Hamilton 1964). En este último

caso los genes del altruista se perpetúan indirectamente a través de los parientes que se reproducen a su costa. Aunque sacrifique su propia reproducción, el altruista obra en su propio interés genético. El concepto de aptitud inclusiva (*inclusive fitness*) se refiere al éxito en la propagación de los genes propios a través de los parientes con genes compartidos. Las conductas altruistas y la ayuda mutua serán favorecidas por la selección natural siempre que se incremente la aptitud inclusiva media de los individuos emparentados, aun a costa de la reproducción de los altruistas. Así pues, la selección de parentesco no es más que un caso particular de la selección individual darwiniana; o así quisieron verlo los seleccionistas «ultraortodoxos».

Sin embargo, el argumento de que la selección natural puede favorecer una suerte de reproducción transindividual es un arma de doble filo. El primero en apreciar las implicaciones de esta idea fue el norteamericano George Williams. Las reflexiones de Williams en torno al problema del envejecimiento (que adquiere sentido evolutivo cuando se interpreta como una obsolescencia genéticamente planificada) le llevaron a puntualizar que para la selección natural lo que cuenta no es la supervivencia del individuo, sino la de los genes del individuo. Aunque las presiones selectivas se ejercen sobre los organismos individuales, lo que de hecho se selecciona son sus genes, pues sólo éstos pasan a la siguiente generación. Basándose en este argumento, Williams propuso que la auténtica unidad de selección no es el organismo individual, sino el gen (Williams 1966).

Si la intención de Wynne-Edwards había sido desplazar al individuo de su posición central en el pensamiento darwinista, en cierto modo se salió con la suya, aunque justo al revés de como él había pretendido. El nuevo «selecciónismo génico» insiste en que los organismos obran no en interés propio, sino en interés de sus genes. Esta puntualización puede parecer ociosa, pero no lo es tanto si se piensa que el bien del

organismo individual no siempre es compatible con la óptima propagación de sus genes. En caso de conflicto, es el interés de los genes el que priva. A veces la supervivencia de los genes requiere que los individuos se sacrifiquen por su descendencia o por sus parientes cercanos. Pero todas estas conductas se han seleccionado porque contribuyen a la perpetuación de los genes del altruista de turno.

El principal paladín del seleccionismo génico es Richard Dawkins. En su libro *El gen egoísta* (1989), Dawkins llega a afirmar que los organismos no son más que «máquinas de supervivencia» para sus genes. Los genes que persisten son precisamente aquellos que crean máquinas de supervivencia capaces de perpetuarlos. Los genes se hacen así depositarios de las propiedades que antes caracterizaban a los organismos individuales: se multiplican autocopiándose, varían por mutación y compiten entre sí de manera que las variantes más aptas aumentan de número a expensas de las menos aptas. De esta manera el seleccionismo génico ha restaurado el proverbial individualismo del discurso darwinista, pero, paradójicamente, lo ha hecho a costa de la individualidad organísmica.

También aquí el sexo tiene un papel relevante. Si no existiera la reproducción sexual, el seleccionismo génico no supondría ninguna ruptura conceptual con el darwinismo clásico. Los organismos asexuales producen clones exactos de sí mismos (salvo mutación aleatoria), de manera que la identidad genética del individuo (su genotipo) se perpetúa en su descendencia. Pero los organismos que se reproducen sexualmente pierden sin remedio su identidad al reproducirse. Al mezclarse los genes de ambos progenitores, sus identidades genéticas se confunden en la descendencia, de manera que los hijos nunca son genéticamente idénticos a sus padres. Las individualidades de los organismos sexuales son transitorias e irrepetibles; en cambio los genes (es decir, los paquetes de información codificada en el DNA) son potencialmente inmortales. La reproducción sexual hace que selección génica y selección

individual dejen de ser conceptos equivalentes, lo que, a ojos de los seleccionistas génicos, justifica el cambio de unidad de selección.

Hay que señalar, sin embargo, que los evolucionistas aplican el término «gen» a dos conceptos diferentes. Para referirse a las distintas variantes de un mismo gen, los genéticos han acuñado el término «alelo». Pero la distinción entre gen y alelo suele obviarse, lo que hace que se tienda a olvidar que, aunque la reproducción sexual no es conservativa en lo que respecta al genotipo, sí lo es en cuanto al genoma (el conjunto de genes característico de la forma de vida en cuestión). La controversia en torno a la unidad fundamental de selección se deriva del hecho de que, mientras que la selección natural se ejerce sobre los organismos, los genotipos favorecidos no perduran porque sus alelos componentes vuelven a barajarse en cada generación. Pero el carácter transitorio de los genotipos individuales no impide que los hijos engendrados sexualmente pertenezcan a la misma especie que sus padres. Aunque pensar en términos de selección de genes (o, mejor dicho, de alelos) pueda ser conveniente, el nivel organísmico no ha perdido su relevancia evolutiva.

I.3 *El programa adaptacionista*

Aunque el individualismo al nivel de los genes (la idea que pretende transmitir la metáfora del «gen egoísta») no necesariamente implica individualismo al nivel organísmico, los seleccionistas génicos tienden a olvidar este punto, quizá porque la principal motivación de esta corriente de pensamiento ha sido reafirmar el individualismo fundamental de la teoría darwiniana en contra del seleccionismo de grupo. Pero, como ha señalado Sober (1993), el seleccionismo genético y el seleccionismo de grupo no tienen por qué ser mutuamente incompatibles. Esta cuestión es especialmente relevante para el

problema del sexo, pues el propio Ronald Fisher ya reconoció que la evolución de la sexualidad quizá requería una interpretación en términos de selección de grupo, aunque consideraba que esto era la excepción y no la regla (Fisher 1930).

Junto a la reafirmación del individualismo y el rechazo de la idea de selección de grupo, los seleccionistas génicos se caracterizan por una concepción adaptacionista radical de la evolución. Para un adaptacionista militante, la mayoría de rasgos fenotípicos de los individuos de la mayoría de poblaciones puede explicarse mediante un modelo seleccionista que ignore cualquier otro factor no selectivo (Sober 1993). Si se admite, por ejemplo, que la velocidad de carrera es una «adaptación», se está asumiendo que dicho rasgo se ha fijado en la población como producto de alguna presión selectiva. La explicación adaptacionista es que la velocidad de carrera se ha seleccionado porque los individuos más rápidos tienen más posibilidades de escapar a los predadores. Este razonamiento omite las complicaciones derivadas de la transmisión sexual del rasgo en cuestión y asume sin más que una mayor velocidad de carrera se traduce en un incremento de la descendencia efectiva (es decir, la fracción de la prole que sobrevive y se reproduce a su vez).

Los adaptacionistas tienden a confiar en que si un argumento darwiniano simple puede explicar la prevalencia de un rasgo, entonces cualquier complicación añadida no modificará sustancialmente la predicción final. Esto no es tan obvio, pues un rasgo que contribuya a la supervivencia puede ir en detrimento de la descendencia efectiva. Este exceso de confianza es aún más temerario cuando se trata de rasgos cuyo valor adaptativo se mide directamente en términos reproductivos y no en términos de supervivencia. Un error frecuente en este contexto es razonar en términos de descendencia producida en vez de descendencia efectiva. Pero la selección natural no favorece necesariamente a los que producen más descendencia. No

tiene objeto engendrar más hijos si es improbable que lleguen a reproducirse. Los adaptacionistas son conscientes de esto, por supuesto, pero tienden a asumir que un incremento de la descendencia producida se traduce sin más en un incremento de la descendencia efectiva, sin pararse a considerar las posibles consecuencias de un cambio de estrategia reproductiva sobre la supervivencia de la prole.

I.4 La reacción antiadaptacionista

Los excesos explicativos de los adaptacionistas han llevado a algunos autores a cuestionar la validez del adaptacionismo como programa de investigación. Aunque ningún evolucionista negaría que la selección natural ha dirigido la evolución de rasgos tan complejos e improbables como, por ejemplo, el ojo de los vertebrados, los detractores del adaptacionismo tienden a mostrarse sistemáticamente escépticos ante las justificaciones adaptativas de rasgos cuyo valor selectivo no es tan obvio. El representante más conocido de este sector crítico del evolucionismo es el paleontólogo Stephen Jay Gould. En un artículo ya clásico escrito en colaboración con Richard Lewontin (Gould y Lewontin 1979), Gould hace una aguda crítica del carácter «panglossiano» del programa adaptacionista y defiende una concepción pluralista de la teoría evolutiva que reconozca la importancia de las ligaduras históricas y estructurales para comprender la evolución de las formas orgánicas.

Los antiadaptacionistas insisten en que las soluciones evolutivas nunca son las mejores concebibles, y en que las rutas que conducen a ellas reflejan esquemas ancestrales heredados que restringen los grados de libertad del proceso evolutivo. Ahora bien, el hecho de que un rasgo no se explique sólo por su función adaptativa no quita que ésta sea su principal razón de ser. Es cierto que las explicaciones

adaptacionistas no siempre se comprueban con el debido rigor, pero en evolución pocas veces es factible un contraste de hipótesis riguroso. Aun así, tales explicaciones no son triviales. El adaptacionismo radical de los proponentes de la teoría sintética resulta hoy demasiado ingenuo. Es ilusorio esperar que la selección natural pueda dar cuenta de todos los hechos de la evolución. Pero ello no invalida el adaptacionismo como método de razonamiento evolucionista, siempre que tenga una vocación ecléctica y autocrítica. Coincido con Dan Dennett en que el razonamiento adaptacionista es el núcleo del pensamiento evolucionista. Aunque no es infalible y debe complementarse con la consideración de las ligaduras biológicas e históricas, no puede desplazarse de su posición central en la biología evolutiva (Denett 1995). Para Gould y Lewontin el problema es que no hay baremos para medir cuándo un argumento adaptacionista concreto es algo más que una buena idea. Pero hay reglas de sentido común aplicables (Williams 1966): (1) no invocar la adaptación si existe alguna explicación alternativa de nivel inferior (como los efectos de leyes físicas); (2) no invocar la adaptación cuando se puede apelar a alguna ligadura ontogénica general; 3) no invocar la adaptación para productos colaterales de otras adaptaciones.

El reconocimiento de las ligaduras históricas es un ingrediente esencial del buen adaptacionismo. La evolución de las estrategias reproductoras es un terreno abonado para la especulación adaptacionista desbocada, pero ni siquiera los antiadaptacionistas declarados niegan que las estrategias reproductoras se explican mayormente como producto de la selección natural; a fin de cuentas, es indiscutible que el comportamiento sexual incide de manera decisiva en la reproducción diferencial de los individuos. Ahora bien, el carácter adaptativo de una estrategia reproductora concreta dependerá en cada caso de parámetros biológicos y ecológicos. La evolución sexual, como la evolución en general, está condicionada por las ligaduras biológicas heredadas y la

historia evolutiva previa de cada especie. (En los mamíferos, por ejemplo, la fecundación tiene lugar dentro del cuerpo de la hembra y ésta da a luz crías en un estadio de desarrollo avanzado pero inmaduro, que requieren una alimentación especial a base de leche materna. Esto implica tantas adaptaciones ligadas que los mamíferos han permanecido atados a esta solución evolutiva durante más de cien millones de años. Son estas ligaduras heredadas las que explican por qué no hay mamíferos cuyos machos asuman en solitario el cuidado de las crías, tal como ocurre en numerosos peces y anfibios, así como en algunas aves.)

Otro factor que ha distorsionado la interpretación de la evolución de las estrategias reproductivas es la tendencia de los seleccionistas génicos a traducir el individualismo al nivel genético en individualismo al nivel organísmico. Este sesgo ideológico ha contribuido a enfatizar el antagonismo y a rebajar la cooperación «honrada» entre los progenitores. Así, se ha argumentado que la estrategia óptima para el macho casi nunca es igualmente óptima para la hembra, y viceversa. En los capítulos que siguen criticaré extensamente la idea de la existencia de un conflicto de intereses fundamental entre los sexos. Si se piensa que la reproducción sexual obliga a los individuos a depender de otros individuos (usualmente de sexo complementario) para perpetuar sus genes, la evolución de la cooperación entre los progenitores no me parece más problemática que la evolución de la cooperación entre individuos genéticamente emparentados. En ambos casos se trata de propagar los propios genes de la mejor manera posible. Así como el altruismo aparente de los individuos que se sacrifican por sus parientes puede justificarse mediante el argumento adaptacionista de una aptitud inclusiva aumentada, considero que la evolución de estrategias reproductoras aparentemente subóptimas para uno de los dos progenitores es igualmente justificable en términos de selección génica. Quiero remarcar,

por lo tanto, que no pretendo cuestionar el programa adaptacionista como tal. Una cosa son los sesgos ideológicos y los errores metodológicos de los adaptacionistas y otra muy distinta que el adaptacionismo sea inadecuado como método de razonamiento evolucionista. En consonancia con esta postura, mi crítica de las justificaciones incorrectas de rasgos y comportamientos presuntamente adaptativos se basará en contraargumentos igualmente adaptacionistas.

I.5 *La sociobiología: ¿biología o biologismo?*

A la hora de explicar la conducta sexual humana pueden adoptarse dos enfoques mutuamente excluyentes. El enfoque «ultraambientalista» asume que la totalidad de nuestra psique sexual está configurada por el entorno social del individuo. El otro enfoque, que podemos llamar «ultrainnativista», asume que nuestra conducta sexual está preprogramada en el cerebro y no depende de influencias externas. Está claro que ambos extremos son inadecuados. El cerebro no es ni una calculadora no reprogramable ni una *tabula rasa*. Como animales que somos, venimos al mundo equipados con una batería de instintos básicos. Esto es algo que nadie niega, pero mientras que la nueva psicología evolucionista tiende a asumir que nuestro comportamiento es en gran parte producto de la selección natural darwiniana y, por ende, innato y heredado, los psicólogos de la vieja escuela continúan suscribiéndose a una concepción básicamente ambientalista de la conducta.

La psicología evolucionista es hija de la sociobiología, cuyo advenimiento amplió el dominio de aplicación de la teoría de la evolución darwiniana a los campos de la etología, la psicología y las ciencias sociales. La sociobiología es un programa de investigación que pretende ofrecer explicaciones darwinistas de los aspectos sociales, psicológicos y comportamentales de las especies animales, incluida la humana

(Wilson 1975). Su objetivo más ambicioso, y el más cuestionado, es la reformulación de las ciencias humanas en términos darwinistas. En esta parcela, la sociobiología es esencialmente una extensa especulación adaptacionista acerca de la determinación genética de aspectos concretos de la conducta humana (Sober 1993).

La vocación decididamente innatista de esta nueva «ecología del comportamiento» (como prefieren llamarla hoy los continuadores de la sociobiología de los ochenta) choca frontalmente con el ambientalismo de la psicología heredera del conductismo, y en este aspecto viene a constituir un auténtico cambio de paradigma (en el sentido de Kuhn). Pero este radical cambio de enfoque no está exento de riesgos. Como han señalado los críticos, el pensamiento evolucionista siempre ha sido susceptible de sesgo ideológico, y más cuando se trata de explicar la naturaleza humana. Por otra parte, la extensión de la teoría darwiniana al dominio de la psicología y la etología tropieza con dificultades que conviene tener presentes. El olvido de estas cuestiones, especialmente a la hora de aplicar la metodología adaptacionista, hace que, con demasiada frecuencia, los psicólogos evolucionistas caigan en los mismos abusos explicativos que los psicoanalistas clásicos.

Difícilmente puede dudarse de que los genes que determinan los instintos, como los que determinan los rasgos físicos, están o han estado en algún momento sujetos a la selección natural. Los genes implicados en conductas que promueven la reproducción de sus portadores, así como la supervivencia de la prole portadora de esos mismos genes, tenderán a establecerse en el acervo genético de la especie. La idea de que la conducta humana pueda estar regida por instintos «animales» incomoda a muchos, lo cual es atribuible en parte al prejuicio corriente (incluso entre los científicos) de que las conductas instintivas son automáticas e inflexibles. Sin embargo, hay una buena razón para dudar de la determinación genética estricta de

cualquier conducta, y es que se ha comprobado que rasgos comportamentales básicos para la supervivencia o la reproducción resultan ser, de hecho, adquiridos. Por ejemplo, una grajilla que haya sido criada por un ser humano cortejará a las personas y no a sus congéneres (Schein 1963), y los macacos machos que crecen privados del contacto con sus congéneres, aunque se sienten instintivamente atraídos por las hembras en estro, no saben copular de adultos (Goy et al. 1974). Incluso los dos rasgos más definitorios de nuestra especie, la postura erguida y el lenguaje, son en parte adquiridos y no innatos. Así pues, el que una conducta concreta pueda explicarse en términos adaptacionistas no significa que esté codificada al cien por cien en los genes. Para confirmar su carácter innato habría que diseñar un experimento adecuado, lo que no siempre es factible. (En el caso humano, además, tales experimentos están vedados por razones éticas obvias, aunque de vez en cuando la naturaleza hace el experimento por nosotros, como veremos en su momento a propósito de los cambios de sexo espontáneos.)

El comportamiento animal es un conglomerado de rasgos innatos y rasgos adquiridos, pero ello no implica que cualquier explicación adaptacionista de algún rasgo etológico sea sospechosa. La sociobiología asume que si una conducta prevaleciente en una población dada es adaptativa, entonces es producto de la selección natural darwiniana; y dado que ésta sólo puede actuar sobre los rasgos heredables, entonces debe tener una base genética. La validez de este razonamiento depende de lo que se entienda por «base genética»: si se asume que la conducta en cuestión está codificada al cien por cien en los genes y preprogramada en el cerebro, entonces la conclusión es obviamente falsa; si se entiende que la conducta pertenece al dominio de posibilidades comportamentales de la especie considerada, entonces es trivial. Por ejemplo, la adquisición del lenguaje requiere una arquitectura cerebral cuyo desarrollo está (al menos en parte) codificado en nuestro genoma. Pero

esto no significa que todos los idiomas habidos y por haber estén codificados en nuestros genes.

En cualquier caso, entiendo que la exigencia de que un rasgo conductual sea innato para que pueda considerarse un producto adaptativo de la selección natural es demasiado restrictiva. El que un gen sea favorecido por la selección natural raras veces depende sólo de sí mismo. Un gen puede influir en más de un rasgo, y un rasgo puede involucrar muchos genes. Pensemos, por ejemplo, en nuestro bipedalismo. Además de requerir cierta configuración neuronal, el bipedalismo implica numerosas adaptaciones anatómicas. Aunque la coordinación necesaria para la marcha bípeda no sea del todo innata y deba adquirirse a base de práctica, el bipedalismo ha condicionado la selección de numerosos genes implicados en las adaptaciones anatómicas necesarias para esta forma de locomoción. En este caso la anatomía es inseparable de la conducta, y sería absurdo afirmar que el bipedalismo no es producto de la selección natural sólo porque los bebés deben aprender a andar sobre dos piernas. Un razonamiento parecido podría aplicarse al lenguaje. Otro tanto puede decirse de nuestros hábitos alimentarios. Aun suponiendo que nuestra apetencia de carne fuera adquirida y no innata, ésta ha condicionado la evolución de nuestro aparato digestivo hasta hacer que se asemeje más al de un carnívoro típico que al de nuestro pariente cercano el gorila. Nuestro tubo digestivo corto y poco especializado, adaptado a una alimentación rica en calorías, altamente nutritiva y fácilmente digerible, sólo puede ser producto de la selección natural, pero este rasgo es inseparable de nuestra inclinación carnívora.

Más conflictivas son las conductas atribuibles a la evolución cultural. Al igual que los organismos, las culturas prosperan o se extinguen según su adecuación. Toda cultura que se oponga a algún aspecto fundamental de nuestra biología está condenada a desaparecer. Por ejemplo, si los miembros de una secta deciden renunciar al sexo o autoimponerse una dieta

deficitaria, lo más probable es que la comunidad acabe extinguiéndose. Estas doctrinas *contra natura* son a la evolución cultural lo que las mutaciones deletéreas a la evolución biológica.

Más frecuente es que los rasgos culturales refuerzen o suplan tendencias innatas adaptativas, como es el caso de la evitación del incesto. Así pues, los rasgos adquiridos de índole cultural pueden ser adaptativos por la misma razón que sus equivalentes instintivos. Hay, sin embargo, una importante diferencia entre ambas categorías. Cuando un rasgo adaptativo es innato, entonces se da una selección de los genes directamente implicados en su expresión. Los rasgos culturales, en cambio, no están codificados genéticamente. Aun así, si una conducta adquirida contribuye a la supervivencia y fomenta la reproducción, entonces quienes la adopten dejarán más descendencia que quienes no lo hagan, y sus genes prosperarán. En tal caso se dará una selección génica efectiva, aunque los genes seleccionados no estén directamente implicados en la conducta en cuestión. Por eso considero que las explicaciones adaptacionistas de la conducta humana pueden ser iluminadoras, con independencia del carácter innato o adquirido de los comportamientos pretendidamente adaptativos.

Los psicólogos evolucionistas tienden a asumir que todo rasgo justificablemente adaptativo es innato mientras no haya un buen motivo para pensar lo contrario. Esta postura me parece legítima siempre y cuando no pase de ser una hipótesis de trabajo y no implique un compromiso dogmático con la tesis de la determinación genética estricta de los rasgos psicológicos y comportamentales para los cuales se ofrecen explicaciones adaptacionistas.

A modo de entrenamiento dialéctico, piénsese en un rasgo psicológico específicamente humano (hasta donde sabemos) como es el deseo de tener hijos. Ningún anhelo puede contribuir más directamente a la perpetuación de los propios genes que éste. Sin embargo, en este caso hay un buen motivo para descartar su

carácter innato, y es que su realización implica el conocimiento consciente de la conexión entre inseminación y embarazo. En los otros mamíferos, los instintos que llevan a los individuos a engendrar descendencia y criarla son el apetito sexual por un lado y el vínculo afectivo que establece la madre (o el padre, o ambos) con el recién nacido por otro. No se requiere ningún instinto de maternidad o paternidad (que no debe confundirse con el instinto maternal o paternal). De hecho, si tenemos en cuenta que en nuestra especie el parto es un proceso doloroso y en ocasiones fatal (hasta el punto de que las complicaciones del parto han sido una causa habitual de muerte entre las mujeres jóvenes durante la mayor parte de la historia humana), quizá no sea descabellado pensar que fue el impacto negativo de este conocimiento lo que propició la evolución cultural de un anhelo reproductor capaz de contrarrestar la reticencia de las mujeres a quedarse embarazadas. En nuestra especie, el conocimiento consciente de la conexión entre sexo y reproducción contribuye a exacerbar el conflicto entre el interés personal y el interés de nuestros genes, hasta el punto de que somos los únicos animales que renunciamos voluntariamente a nuestra propia reproducción. No sabemos en qué momento de la historia humana se advirtió por vez primera dicha conexión, pero es evidente que este conocimiento ha condicionado sobremanera la evolución reciente de nuestra conducta sexual (un hecho que los psicólogos evolucionistas tienden a pasar por alto).

I.6 Diseño y designio

La observación del diseño de un artefacto permite predecir su comportamiento sin preocuparse demasiado por la física subyacente. Adoptando lo que Daniel Dennett llama la «posición intencional», es decir, tratando el artefacto como el producto del desarrollo racional de un designio a través de una serie de

elecciones entre diversas alternativas de las que los diseñadores seleccionaron las que juzgaron más adecuadas, se puede deducir lo que los diseñadores concibieron (Dennett 1995). Postular funciones para los distintos componentes del artefacto es hacer hipótesis acerca de las razones de su presencia, lo que a menudo permite dar saltos gigantescos mediante deducciones que soslayan la ignorancia de la física subyacente o la estructura fina a más bajo nivel. La posición intencional es igualmente poderosa cuando se trata de organismos.

Los biólogos en general, y los adaptacionistas en particular, acostumbran a hablar de la «función» de un rasgo anatómico, fisiológico o conductual. Por ejemplo, la función del corazón es bombear sangre. Los enunciados acerca de la función de un artefacto tienen sentido porque existe un propósito en su diseño. Esto plantea la pregunta de qué sentido tiene atribuir funciones a cosas no diseñadas por el ser humano. Si el diseño de los organismos obedeciese a un designio inteligente, sería legítimo atribuir una función al corazón. Pero una interpretación puramente naturalista de la vida despojaría a la idea de función de su sentido literal. Puede parecer, por lo tanto, que esto implica un antropomorfismo inaceptable que debería purgarse de la biología, tal como se ha hecho en la física.

Es la noción de adaptación la que da sentido a la idea de que sólo uno o algunos de los efectos de un mecanismo son funciones. Por otra parte, asignar una función a algo no requiere ningún antropomorfismo ilícito ni contemplar a los organismos como artefactos. Decir que algo es una adaptación es afirmar algo sobre su historia. El corazón es una adaptación porque evolucionó en respuesta a una presión selectiva tal que la posesión de un órgano bombeador de sangre era una ventaja. El resultado de tal presión selectiva fue un mecanismo que, además, producía ruido; pero no hubo selección para la producción de ruido (Sober 1993).

Para algunos filósofos, adscribir una función a algún dispositivo equivale a proponer una explicación de su presencia (Wright 1976). En lo que respecta a los organismos, la asignación de funciones se refiere a la evolución por selección natural. Cuando se atribuye una función a un artefacto, se describe por qué se diseñó así. Esta es la perspectiva etiológica de la función: la asignación de una función es una hipótesis sobre su origen. Para otros, la función no es equiparable a la adaptación. Si una tortuga marina usa sus patas para excavar y ello incrementa la eficacia biológica, entonces ésa es una función de las patas de las tortugas (Cummins 1975). Otros autores cuestionan la equivalencia entre los enunciados funcionales y las explicaciones de la presencia de un rasgo (Boorse 1976). Estas dificultades pueden soslayarse restringiendo los enunciados funcionales a las explicaciones en términos de selección, de manera que el concepto de función aplicado a los organismos se entienda como el resultado de la adaptación por selección natural.

En toda justificación adaptacionista está implícita la hipótesis de optimización. La posición intencional implica distinguir lo mejor de lo peor, así como las razones por las que tal distinción es relevante para la selección natural. Si se emplea como es debido, la posición intencional proporciona un sistema de descripción que permite hacer predicciones fiables no sólo acerca de las concepciones de diseñadores humanos, sino del proceso «racional» que ha diseñado los organismos. Si no hubiera una suerte de «designio» en la biosfera (un designio que no reside en la mente de ningún diseñador, sino en el carácter no aleatorio de la selección natural) entonces la posición intencional no sería aplicable a los diseños organísmicos.

La razón por la que el concepto de adaptación funcional es aplicable a los organismos y no a las piedras no reside en ninguna «fuerza vital». Los procesos de selección natural son la causa de la presencia de ciertos rasgos porque en el pasado

fueron ventajosos en términos de eficacia biológica. (La eficacia biológica puede definirse formalmente así (Sober 1993): «El rasgo *X* es más eficaz que el rasgo *Y* si y sólo si *X* confiere una probabilidad de supervivencia mayor y/o una mayor expectativa de éxito reproductivo que *Y*». Ahora bien, aunque es obvio que no puede haber reproducción sin supervivencia, sí puede haber supervivencia sin reproducción, y ésta es irrelevante para la selección natural. Sólo la supervivencia que se traduce en una mayor expectativa de éxito reproductivo cuenta a efectos evolutivos. Cualquier incremento de la eficacia biológica debe traducirse en un incremento de la descendencia efectiva, pues a efectos de selección natural no tiene sentido incrementar la probabilidad de supervivencia a costa de la propia reproducción. Por ejemplo, una cebra que invierta más energía y recursos en incrementar su potencia muscular puede tener más capacidad para escapar de los predadores, pero si ello se consigue a costa de los recursos destinados a la gestación y la lactancia, entonces sus crías nacerán subdesarrolladas y tendrán menos posibilidades de llegar a adultas. La selección natural no favorece necesariamente a los más capaces de sobrevivir, sino a los que dejan más descendencia efectiva.)

Ningún físico diría que una piedra que rueda pendiente abajo lo hace *para* reducir su energía potencial gravitatoria. En cambio, un fisiólogo no tendrá reparos en decir que, cuando corremos, nuestro corazón late más rápido *para* bombear más sangre y suministrar oxígeno a los músculos. No hace falta decir que esto no significa que el corazón tenga más intencionalidad consciente que una piedra. Podríamos formular la misma idea diciendo que el trabajo muscular extra durante la carrera provoca un déficit de oxígeno que induce una aceleración de los pulsos generados por las células marcapasos del corazón, lo cual se traduce en un bombeo aumentado de sangre a los músculos que compensa el consumo extra de oxígeno, pero esto sólo serviría para complicar innecesariamente el

discurso. Igualmente, cuando un adaptacionista dice que un organismo *opta* por una u otra táctica reproductora *para* incrementar su descendencia, lo que quiere decir es que los genes implicados en rasgos particulares que contribuyen a producir más descendencia o asegurar su supervivencia serán favorecidos por la selección natural y tenderán a establecerse en el acervo génico de la población. La necesidad de condensar enunciados enrevesados de este estilo hace que los biólogos adopten rutinariamente la posición intencional.

Esta intencionalidad metafórica es poco problemática cuando se aplica a rasgos anatómicos o fisiológicos; uno no corre demasiado riesgo de ser malinterpretado si dice que las hembras de los mamíferos «optaron» por la gestación interna de las crías, mientras que las aves «optaron» por poner huevos protegidos con una cubierta calcárea y provistos de una abundante reserva de vitelo. Pero la intencionalidad metafórica característica del discurso adaptacionista es bastante más susceptible de malinterpretación cuando se aplica a la conducta. Esta forma de hablar no debe interpretarse como una atribución de intenciones conscientes a los animales (y menos aún a los genes). Está claro que los animales no «deciden» después de haber evaluado las posibles alternativas para elegir la que mejor se ajuste a sus «intereses genéticos». Las «opciones» en cuestión están (al menos parcialmente) codificadas en los genes.

La posición intencional no debe confundirse con el antropomorfismo. Desde los inicios de la sociobiología han menudeado las explicaciones darwinianas de conductas descritas como «homosexualidad», «infidelidad» o «violación» en otras especies. La elección de las palabras no es ideológicamente neutra y tiende a reflejar nuestros prejuicios culturales. El uso de términos antropomórficos es fuente de malinterpretación y sesgo ideológico, pero no tiene por qué ser ilícito siempre que se precise debidamente su significado. Otra cosa es la atribución a los animales (o a los genes mismos) de «anhelos»

análogos a los humanos. Éste sí es un antropomorfismo ilícito, incluso como recurso metafórico, y una fuente principal de argumentaciones falaces, como me propongo mostrar en las páginas que siguen.

Sexo y egoísmo genético

Los antecedentes evolutivos de la reproducción sexual se remontan hasta antes de la aparición de los primeros animales y plantas. Es probable que la formación de zigotos diploides (es decir, con dos juegos de cromosomas, uno de cada progenitor) fuera originariamente una estrategia de respuesta a las adversidades del entorno, que podría haber evolucionado a partir de una suerte de canibalismo no consumado conducente a la fusión del material genético de dos células (la devoradora y la devorada) dentro de un solo cuerpo celular (Margulis y Sagan 1997). Así lo sugiere el ciclo vital de algunos microbios, cuya versión más simple la encontramos en *Polytoma*, un alga verde unicelular habitante de las charcas. En condiciones normales, estos microorganismos forman poblaciones de células flageladas que se reproducen asexualmente por división. Pero cuando las condiciones empeoran (cuando la charca comienza a secarse en verano o a congelarse en invierno) las células nadan las unas hacia las otras y se fusionan por pares. Los zigotos resultantes desarrollan una gruesa pared celular aislante y se convierten en quistes que se depositan en el lecho de la charca. Cuando las condiciones vuelven a ser lo bastante favorables, cada quiste experimenta una división celular especial –la meiosis– que produce cuatro células flageladas haploides (es decir, con un solo juego de cromosomas) que comienzan a multiplicarse por división ordinaria y restauran la fase nadadora activa.

El siguiente paso evolutivo es la transición de la isogamia (gametos iguales) a la anisogamia (gametos diferentes). Una manera de asegurar la perpetuación de los propios genes es legar a la descendencia cierto capital

energético y nutritivo que incremente sus posibilidades de supervivencia. Pero la producción de zigotos provistos de una reserva de alimento plantea algunos problemas. Necesariamente, las células precursoras de estos zigotos tendrán que dedicar parte de sus recursos materiales y energéticos a fabricar y almacenar sustancias de reserva, lo que irá en detrimento tanto de su tasa de multiplicación como de su movilidad. Si todas las células sexuales se consagraran a esta tarea, el resultado sería una población dispersa de células grandes y lentas que tendrían muchas dificultades para encontrarse en el medio líquido. En vez de eso, la selección natural favoreció la diferenciación de las células sexuales en dos tipos: uno grande y estático, especializado en acumular reservas, y otro pequeño, profuso y activo, especializado en nadar al encuentro del anterior (Parker 1982). Cuando la diferencia entre ambos tipos celulares es sólo de tamaño se habla de «macrogametos» y «microgametos». En el límite de este proceso evolutivo los macrogametos pierden toda movilidad y los microgametos quedan reducidos a apenas una bolsa de material genético con una cola impulsora; estas células sexuales altamente diferenciadas se conocen como óvulos y espermatozoides.

En los microorganismos formadores de quistes el zigoto no pasa de ser una fase de transición inactiva. Pero en los ancestros de los organismos pluricelulares complejos la fase diploide fue adquiriendo un protagonismo creciente. La culminación de este proceso es el ciclo biológico de los animales, cuyos zigotos, en lugar de limitarse a experimentar una meiosis para regenerar la fase haploide, se desarrollan hasta convertirse en organismos diploides muy complejos que pueden llegar a contener billones de células, mientras que las células sexuales haploides, incapaces de multiplicarse por sí mismas, han pasado a ser la fase de transición entre generaciones sucesivas.

1.1 *La asimetría macho-hembra*

Aunque la existencia de dos categorías de gametos (óvulos y espermatozoides) no implica la existencia de dos categorías de organismos, en la mayoría de especies sexuales los individuos se diferencian en machos, especializados en producir espermatozoides, y hembras, especializadas en producir óvulos con una reserva nutritiva suficiente para cubrir al menos las primeras fases del desarrollo embrionario. Pero mientras los espermatozoides resultan relativamente baratos, los óvulos son caros y de producción necesariamente limitada. Por el precio de un óvulo, un macho estándar puede producir millones de espermatozoides. Un óvulo de mamífero estándar tiene una masa del orden de 1 millón de veces mayor que la del espermatozoide correspondiente, mientras que en las aves la diferencia puede ser del orden del billón. Por otra parte, en muchas especies la inversión en la descendencia no se limita a la reserva de los óvulos. Esta «inversión parental» puede definirse como cualquier contribución de un progenitor que incremente las posibilidades de supervivencia de un descendiente a expensas de la producción de otro descendiente (Trivers 1972). Son legión las especies en las que algún progenitor ofrece alimento, cuidados y protección a las crías en los primeros años de vida. Al hacerlo así, el progenitor renuncia a la ventaja inmediata de producir más descendencia, asegurándose a cambio que una fracción mayor de la misma sobreviva y se reproduzca a su vez.

La anatomía, la fisiología y las conductas implicadas en la inversión parental son productos de la selección natural. Es obvio que las crías que reciban protección y/o alimento tienen más posibilidades de sobrevivir, pero también es cierto que el progenitor que se consagra a dicha tarea pierde oportunidades de aparearse más veces. Por ejemplo, si uno de cada cien embriones consigue llegar a adulto sin cuidados de ninguna clase, y si la inversión de tiempo y recursos necesaria para asegurar la supervivencia de un embrión puede emplearse en

producir otros mil huevos fecundados, entonces los progenitores saldrán ganando si abandonan los huevos a su suerte. Pero si la producción adicional de huevos sólo sirve para engordar a los predadores, entonces será mejor para ambos progenitores invertir parte de su energía y recursos en proteger y alimentar a las crías hasta que hayan alcanzado un estadio de desarrollo suficiente. La selección natural favorecerá la estrategia reproductora más conveniente, que será una solución de compromiso entre fecundidad e inversión parental, ajustada a la ecología y la biología particulares de cada especie.

Ahora bien, aunque ambos progenitores están igualmente interesados en que su prole sobreviva, pocas veces existe una inversión parental equitativa. Por lo general son las hembras las que hacen una inversión mayor. La razón última de esto es que la selección natural tiende a amplificar la asimetría inicial entre óvulos y espermatozoides. Por ejemplo, la inmovilidad de los óvulos hace que la fecundación interna, cuando existe, tenga lugar invariablemente (con la sola excepción conocida del caballito de mar) dentro del cuerpo femenino, de manera que cualquier inversión adicional en los embriones tenderá a ser asumida por la hembra que los alberga antes que por el macho. Las hembras de reptiles y aves producen gametos femeninos de tamaño descomunal provistos de gran cantidad de vitelo (la yema del huevo) y una cáscara protectora calcificada, lo que representa una inversión material considerable; y las hembras mamíferas no se contentan con soportar la prolongada gestación interna de uno o más fetos que requieren un suministro constante de recursos extraídos del cuerpo materno a través de la placenta, sino que después del parto continúan alimentando a sus crías con la leche que producen durante un tiempo más o menos largo.

La consecuencia fundamental de la inversión parental femenina es que, por regla general, el número máximo de hijos que puede tener una hembra estándar representa sólo una minúscula fracción de la descendencia potencial de un macho

estándar. El potencial reproductor femenino está limitado fundamentalmente por la inversión parental, mientras que el masculino lo está más por la accesibilidad a las hembras fértiles de la población. Un solo apareamiento basta en teoría para proporcionar a cualquier hembra el esperma necesario para fecundar todos sus óvulos maduros. Pueden pasar meses, incluso años, antes de que vuelva a necesitar otra inseminación, y hasta puede que no vuelva a aparearse en toda su vida (como es el caso de muchos insectos que almacenan el esperma en su cuerpo). Para un macho estándar, en cambio, un apareamiento adicional siempre puede reportar descendencia extra. Así pues, un exceso de hembras en la población sería una situación ventajosa para un macho típico. Pero esta situación es intrínsecamente inestable (Fisher 1930). Supongamos que en una población dada hay un exceso de hembras. Dado que todo vástago tiene necesariamente un padre y una madre, ambos sexos dejarán en conjunto el mismo número de descendientes en cada generación; pero, al haber menos machos que hembras, el promedio de hijos por macho será mayor que el promedio de hijos por hembra. En estas condiciones, aquellos que produzcan más hijos que hijas tendrán también más nietos que sus vecinos, con lo que sus genes se irán propagando en el seno de la población. Ahora bien, al ir disminuyendo el número de hembras por macho en cada generación, la ventaja de tener más hijos que hijas se irá diluyendo. Al final, el número de machos y hembras de la población tenderá a igualarse. En consecuencia, los progenitores tenderán a invertir lo mismo en hijos que en hijas. Ahora bien, en una población en la que haya tantas hembras como machos nunca habrá hembras suficientes para que un macho pueda sacar el máximo partido de su potencial reproductor sin entrar en conflicto con los otros machos presentes. La competencia masculina por las hembras se hace inevitable.

Mientras que la fecundidad de las hembras está limitada principalmente por su fisiología, la de los machos lo está por los competidores. La primera demostración experimental de este

hecho la ofreció el genético británico A.J. Bateman, quien confirmó la predicción de que un solo apareamiento bastaba para fecundar toda la puesta de una hembra de *Drosophila*. Pero Bateman hizo otro hallazgo más interesante: la varianza del éxito reproductivo resultó ser significativamente mayor entre los machos que entre las hembras (Bateman 1948). Mientras que la fecundidad de las hembras mostraba poca variación individual, algunos machos tenían mucha descendencia y otros ninguna. Bateman concluyó que la fecundidad masculina dependía en gran medida del número de apareamientos, lo que necesariamente se traducía en una competencia intensificada por el acceso a las hembras.

Las hembras también compiten entre sí, por supuesto, pero pocas veces lo hacen por los machos. En la mayoría de especies, la fecundidad femenina está limitada más que nada por el espacio y los recursos disponibles, pues el esfuerzo reproductor de las hembras rivales se concentra en la inversión parental y no en la competencia por los apareamientos. Cualquier inversión parental adicional por parte femenina encarece aún más el precio de los óvulos, lo que contribuye a exacerbar la competencia masculina por las hembras.

Así pues, entre los sexos masculino y femenino existe una asimetría fundamental cuyo origen último es la ruptura de simetría inicial en gametos femeninos y gametos masculinos. Esta asimetría implica, al menos en primera instancia, una mayor inversión parental por parte femenina, de lo cual se deriva un modelo bastante general de crianza intensiva a cargo de las hembras y maximización del número de apareamientos por parte masculina. Los animales disponen de unos recursos, una energía y un tiempo limitados para invertir en su reproducción. Las hembras suelen hacer una mayor inversión parental por descendiente, lo que reduce su potencial reproductivo. Los machos tienen una fecundidad potencial mayor, pero su éxito reproductivo individual es mucho más variable. Hay machos que en una sola temporada tienen más hijos de los que puede criar

una hembra en toda su vida, y los hay que mueren sin dejar descendencia. La causa de esto es la competencia masculina por los óvulos, que se hace tanto más intensa cuanto mayor es la inversión parental femenina. Mientras que las hembras raramente tienen que competir por los espermatozoides, los óvulos constituyen el principal factor limitante de la fecundidad masculina.

1.2 *Inversión de roles y conflicto sexual*

Pero este cuadro general de inversión parental femenina y competencia masculina por los óvulos no es universal, ni mucho menos. En las aves la regla es que ambos progenitores se repartan la inversión parental. No es raro que el macho se encargue de construir el nido (lo que compensa hasta cierto punto la inversión femenina en los huevos) y luego colabore con la hembra en la incubación y la alimentación de la prole. Es más, en unas cuantas especies de aves limícolas (falaropos, andarríos y jacanas) es el macho quien se encarga de la crianza en solitario, mientras la hembra se dedica a cortejar a otros machos. Esta inversión de los roles masculino y femenino habituales es más frecuente en las especies con fecundación externa. Los machos de diversos peces y anfibios guardan los huevos en un nido, en la boca, en la espalda o en una bolsa. El caso más extraordinario de inversión de roles es el del caballito de mar, cuya hembra posee un seudopene mediante el cual inyecta sus huevos en una bolsa ventral del macho. La fecundación de los huevos tiene lugar en el interior del cuerpo del padre, que al cabo de tres semanas de «embarazo» expulsa los alevines que se han desarrollado en su vientre. ¿Cómo se explica esta inversión de roles sexuales?

Las diferencias entre machos y hembras en cuanto a fecundidad potencial y competencia por los apareamientos son consecuencia directa o indirecta de la asimetría en la

inversión parental de uno y otro sexo. Como ya he señalado, una cría que reciba cuidados tiene más posibilidades de sobrevivir, pero también es cierto que el progenitor que se consagra a las crías pierde oportunidades de aparearse más veces y producir una descendencia más numerosa. El que la selección natural favorezca o no la evolución de una inversión parental suplementaria por parte de uno u otro progenitor estará en función de la ecología y la biología particulares de cada especie.

A principios de los setenta, Robert Trivers propuso que la inversión parental asimétrica conduce a un «conflicto de intereses» entre machos y hembras. De acuerdo con esta idea, la estrategia reproductiva óptima para un macho no tiene por qué ser la más conveniente para su consorte, y viceversa. Dado que ambos progenitores aspiran a propagar al máximo sus genes en la generación siguiente, ambos se beneficiarán de cualquier inversión parental suplementaria que incremente la descendencia efectiva de la pareja. Pero si uno de ellos se las arregla para que sea el otro quien haga todo el trabajo, entonces quedará libre para engendrar más descendencia con otro consorte. Es esperable, por lo tanto, que cada progenitor intente «explotar» al otro forzándole a completar la crianza en solitario. En la visión de Trivers, la reproducción sexual tiene mucho de explotación mutua. Desde el momento en que un macho y una hembra se aparean, se entabla entre ellos una «batalla» para ver quién obliga al otro a pagar su parte de la inversión parental (Trivers 1972; Dawkins 1989).

Por supuesto, para un progenitor sólo será ventajoso desentenderse de su descendencia si puede contar con que su consorte no hará lo propio. Si ambos abandonan a su prole, ambos saldrán perdiendo. ¿Cuál de ellos es más probable que ceda? Parece razonable pensar que el más reacio a correr el riesgo de perder lo invertido será aquel que más se juegue en el envite. Además, el progenitor que asuma una mayor inversión parental tendrá que pagar un precio más alto para reemplazar

cada embrión perdido. Dada la gran diferencia de tamaño entre un óvulo estándar y el espermatozoide que lo fecunda, parece que la hembra tiene las de perder de entrada. Si no quiere echar en saco roto su inversión previa, será ella quien tenga que asumir los deberes maternales que le imponga la selección natural; y cuanto más aumente su inversión parental, mayor será su compromiso adquirido con la prole, para ventaja del macho deserto de turno.

Ahora bien, cuando la fecundación es externa, como sucede en el medio acuático, la cosa cambia. En este caso la inversión femenina obligada acaba con la expulsión de los óvulos. Por otra parte, la fecundación en el agua suele requerir la producción de muchos millones de espermatozoides por cada óvulo, lo cual representa una inversión no desdeñable. Si no quiere malgastarla, el macho debe esperar a que su consorte haya terminado de desovar, porque si eyacula demasiado pronto corre el riesgo de que los espermatozoides, mucho más ligeros que los óvulos, se dispersen antes de completar su misión. En teoría, esta circunstancia proporciona a la hembra la oportunidad de escabullirse mientras su consorte fecunda la puesta, lo que obligaría al macho a asumir su custodia, de manera que en este caso serían los intereses femeninos los que prevalecerían. Este argumento se ha esgrimido como explicación de la evolución frecuente de «padres niñera» en peces y anfibios (Dawkins y Carlisle 1976).

Pero la fecundación interna no deja opción a la hembra: por muy pronto que se desprenda de sus óvulos, siempre lo hará después de que su consorte los haya fecundado. Nada podrá retener al macho si éste decide rehuir sus deberes paternales para engendrar más descendencia con otras hembras. La fecundación interna obliga al sexo femenino a una inversión parental cada vez mayor. Esta «cruel atadura» (la expresión es de Trivers) propicia la explotación reproductiva del sexo femenino por el masculino, y el origen último de esta

«injusticia» evolutiva es la asimetría inicial entre óvulos y espermatozoides.

1.3 *El error de Trivers*

La metáfora de la guerra de los sexos es seductora porque entra en resonancia con algunos de nuestros estereotipos culturales más arraigados (en particular, el que contempla los sexos como «opuestos»). Pero la tesis sociobiológica de la existencia de un conflicto de intereses fundamental entre los sexos masculino y femenino no resiste un análisis crítico mínimamente riguroso.

Para empezar, el argumento económico en el que se basa la idea de la explotación de las hembras por los machos es más que dudoso. Una inversión previa no obliga necesariamente a seguir invirtiendo. Por mucho dinero que uno haya invertido ya en un negocio, es absurdo empeñarse en mantenerlo a flote si aceptar la pérdida nos compensa más adelante. Del mismo modo, la inversión inicial de la hembra, aunque sea grande, no le garantiza al macho desertor que la madre de sus hijos terminará de criarlos. A la hembra podría compensarle más empezar de cero con un macho «honrado» que le permita dejar la misma descendencia a un coste total más bajo. Pensemos, por ejemplo, en una pareja de aves. Si el macho abandona a la hembra después de la puesta, a ésta le espera la ardua tarea de incubar los huevos y alimentar a los polluelos en solitario. Pero si la hembra tiene opción de emparejarse con otro macho que comparta con ella la totalidad de la crianza, entonces tendrá que producir otra puesta, lo que representa un gasto añadido, pero se ahorrará buena parte de la inversión parental posterior. Siempre que el mayor rendimiento de la crianza compartida compense el gasto extra, la hembra saldrá ganando si da por perdida la primera puesta y se une a un macho de confianza.

Este contraargumento es el recíproco de otro vertido por Dawkins para refutar la sugerencia de Trivers de que una hembra podría prevenir la deserción de su consorte obligándole a una inversión importante antes de copular (haciéndole construir un nido o alimentarla durante el cortejo, por ejemplo) de manera que el compromiso adquirido disuada al macho de abandonarla después de la cópula. Dawkins objeta que la inversión del macho no bastará para impedir su deserción siempre que haya suficientes hembras dispuestas a aparearse con él. La única manera de evitar que la selección natural favoreciera a los desertores sería que las hembras acordaran no aparearse con ellos; pero, según Dawkins, la evolución de una cooperación femenina de esta índole es improbable, porque en la naturaleza impera el individualismo (Dawkins 1989). He invertido deliberadamente las tornas para mostrar que el mismo argumento puede esgrimirse para refutar la idea de la «cruel atadura»; hay que decir, sin embargo, que a la hembra sólo le convendrá más abandonar sus huevos si tiene garantías de que encontrará otro macho dispuesto a compartir la crianza.

Otra objeción a la retórica del conflicto de intereses es que transmite la falsa idea de que la reproducción sexual es un juego de suma cero, en el que un jugador gana a expensas de lo que pierde el otro. Ahora bien, no debe olvidarse que machos y hembras dependen los unos de los otros para perpetuar sus genes. La reproducción sexual es una empresa cooperativa en la que el egoísmo no necesariamente es la mejor estrategia. Si uno de los jugadores intenta pasarse de listo, ambos pueden acabar perdiendo la partida. El propio Dawkins, principal divulgador de las ideas de Trivers, admite este punto en la segunda edición de *El gen egoísta* (1989) y reconoce que en un principio acentuó excesivamente su concepción cínica y egoísta de la reproducción sexual, lo que justifica aduciendo que el clima científico de principios de los setenta, en el que se daba por sentado que las parejas siempre cooperarían a la hora de

reproducirse, hacía necesario enfatizar el aspecto individualista del tema (Dawkins 1989, nota 44).

Pero la objeción más fundamental a mi juicio es que ninguna estrategia reproductiva que se base en la explotación efectiva de un sexo por el otro (y, por ende, ventajosa para uno y desventajosa para el otro) puede ser evolutivamente estable en el sentido de Maynard Smith (es decir, tal que, una vez adoptada por una población, no puede ser suplantada por ninguna otra estrategia mutante por influencia de la selección natural; Maynard Smith 1982) porque en tal caso la selección natural debería favorecer la producción de más hijos del sexo explotador, que propagarían más eficazmente los genes de los progenitores a un precio más bajo, que del sexo explotado. Ahora bien, por el argumento de Fisher, esta situación sería intrínsecamente inestable y, en consecuencia, no podría mantenerse.

Como subrayan insistentemente los seleccionistas génicos, en las especies con reproducción sexual los individuos como tales no se perpetúan. Las identidades genéticas de los progenitores se confunden en su descendencia. Los que pasan a la siguiente generación no son los genotipos individuales, sino los genes (o, precisando más, las variantes alélicas) de los individuos. Así, decir que el sexo masculino explota reproductivamente al femenino equivale a decir que los genes de los machos se propagan a expensas de los genes de las hembras. Pero esto es engañoso, porque la inmensa mayoría de genes no tiene sexo. Los adeptos a la metáfora de la batalla de los sexos gustan de equiparar la relación macho-hembra a una relación depredador-presa. Pero ni los zorros engendran conejos ni los conejos engendran zorros. Los genes de un zorro nunca se encontrarán en un cuerpo de conejo en la generación siguiente, ni los de conejo en un cuerpo de zorro. En cambio, en su viaje a través de las generaciones, un gen ordinario estará ora en un cuerpo masculino, ora en un cuerpo femenino. La eficacia de

cualquier estrategia debe evaluarse promediando sus beneficios sobre todos los contextos en que se aplica. Esto quiere decir que los genes que más se propagarán no serán necesariamente los más prósperos en un contexto masculino o femenino, sino los que sean capaces de prosperar en ambos contextos. No tiene sentido, por lo tanto, hablar de una estrategia reproductora masculina y otra femenina. Las tácticas reproductoras de uno y otro sexo deben contemplarse como aspectos complementarios de una estrategia común y no como estrategias antagónicas.

1.4 Por qué hay dos性os

Como subrayan insistentemente los seleccionistas génicos, en las especies con reproducción sexual los individuos como tales no se perpetúan. Las identidades genéticas de los progenitores se confunden en su descendencia. Los que pasan a la siguiente generación no son los genotipos individuales, sino los genes (o, precisando más, las variantes alélicas) de los individuos. Así, decir que el sexo masculino explota reproductivamente al femenino equivale a decir que los genes de los machos se propagan a expensas de los genes de las hembras. Pero esto es engañoso, porque la inmensa mayoría de genes no tiene sexo. Los adeptos a la metáfora de la batalla de los sexos gustan de equiparar la relación macho-hembra a una relación depredador-presa. Pero ni los zorros engendran conejos ni los conejos engendran zorros. Los genes de un zorro nunca se encontrarán en un cuerpo de conejo en la generación siguiente, ni los de conejo en un cuerpo de zorro. En cambio, en su viaje a través de las generaciones, un gen ordinario estará ora en un cuerpo masculino, ora en un cuerpo femenino. La eficacia de cualquier estrategia debe evaluarse promediando sus beneficios sobre todos los contextos en que se aplica. Esto quiere decir que los genes que más se propagarán no serán necesariamente los más prósperos en un contexto masculino o femenino, sino los que

sean capaces de prosperar en ambos contextos. No tiene sentido, por lo tanto, hablar de una estrategia reproductora masculina y otra femenina. Las tácticas reproductoras de uno y otro sexo deben contemplarse como aspectos complementarios de una estrategia común y no como estrategias antagónicas.

De hecho, lejos de propiciar la explotación reproductora de un progenitor por otro, la existencia de dos性 previene esta posibilidad. Durante mucho tiempo los evolucionistas se han preguntado por qué hay machos y hembras. Ésta no es una condición necesaria para la reproducción sexual, como lo prueba la existencia de especies hermafroditas en las que todos los individuos son hembra y macho a la vez (o ni una cosa ni otra). Si todos los individuos de una población son hermafroditas simultáneos (es decir, que cada cual produce tanto óvulos como espermatozoides) el número de consortes potenciales se multiplica por dos, lo que en teoría no deja de facilitar las cosas a la hora de aparearse. ¿Por qué, entonces, la división en dos性 es la regla y no la excepción? La respuesta es que el hermafroditismo es una estrategia evolutivamente inestable, y la causa última de ello es, una vez más, la asimetría fundamental entre óvulos y espermatozoides.

Si por el precio de un óvulo pueden producirse millones de espermatozoides, entonces un hermafrodita que renuncie a su parte femenina y lo invierta todo en espermatozoides podrá repartir su capital reproductor entre más consortes y propagar sus genes a expensas de los óvulos ajenos; el resultado es que los «tramposos» se propagarán como una plaga hasta que el déficit de óvulos frene su expansión. Esta situación será favorable a los que opten por la vieja estrategia de «si no puedes vencerles, únete a ellos». Aparearse con un tramposo es un mal negocio para un hermafrodita «honrado», pues este último estará desperdiando parte de su capital reproductor en espermatozoides destinados a fecundar óvulos ausentes. Pero un mutante que renuncie a su parte masculina para invertir todo su capital en óvulos podrá sacar más partido de los apareamientos

con «tramposos». De esta forma los especialistas en producir espermatozoides contribuyen a la expansión de los especialistas en producir óvulos, y viceversa.

La asimetría fundamental al nivel de las células sexuales tiende a romper la simetría al nivel de las poblaciones de organismos, y el resultado final es la segregación de las funciones masculina y femenina. Para que el hermafroditismo se convierta en una estrategia evolutivamente estable debe existir alguna presión selectiva contraria a la segregación sexual. (A diferencia de los animales móviles, las plantas y los animales sésiles son en su mayoría hermafroditas. Este hecho se ha explicado por la menor movilidad de las semillas en relación al polen, o de los óvulos en relación a los espermatozoides, cosa que limitaría la dispersión de los individuos de sexo femenino más allá de su entorno local; la producción simultánea de gametos femeninos y masculinos elimina esta limitación.)

Acabamos de ver que la ausencia de sexos al nivel de los genes hace que la idea de la explotación reproductiva de un sexo por el otro carezca de sentido. Ahora bien, hay una ínfima minoría de genes que sí tiene «identidad de género». Las mitocondrias (los «pulmones» de la célula) y otros orgánulos celulares tienen su propio material genético. Los genes de este DNA extranuclear se heredan exclusivamente por vía materna, pues sólo el núcleo del espermatozoide penetra en el óvulo. Todas las mitocondrias de todas las células de nuestro cuerpo proceden en última instancia de nuestra madre. Los genes extranucleares sólo se propagan de madres a hijas; para ellos un cuerpo masculino es una «vía muerta». Éstos son, pues, los únicos genes propiamente femeninos. Aquí sí puede hablarse de conflicto de intereses, pues la mejor estrategia de propagación para estos genes será la que más favorezca al sexo femenino, aunque sea en detrimento del masculino. Esto se opondrá casi siempre a los intereses de los genes nucleares, que no estarán

dispuestos a desaprovechar el mayor potencial reproductor masculino.

Podría pensarse que la mejor manera de evitar este conflicto de intereses es eliminar la separación de sexos, como ocurre en las especies hermafroditas. Sin embargo, el hermafroditismo no elimina la asimetría óvulo-espermatozoide, de manera que el conflicto entre genes nucleares y extranucleares se mantiene; estos últimos siempre obtendrán un beneficio inmediato de la desviación de los recursos del individuo hacia la producción de óvulos a expensas de los espermatozoides (aunque ello suponga una amenaza para la continuidad de la especie a largo plazo; pero los genes no tienen visión de futuro). Esto no es sólo una posibilidad teórica. Se han identificado genes «antimasculinos» en más de 140 especies de plantas hermafroditas. Tales genes se encuentran invariablemente en el DNA extranuclear (Frank 1989). Lejos de evitar el conflicto de intereses entre genes nucleares y genes extranucleares, el hermafroditismo lo exacerba.

La presencia de genes antimasculinos se reconoce por la división de la población en dos categorías de individuos: hermafroditas y feminizados. Un ejemplo familiar es el tomillo, que además de flores hermafroditas produce flores con estambres abortados. Obviamente, los casos detectables como éste son aquellos en los que los genes antimasculinos no han conseguido feminizar toda la población. La explicación de este hecho es la evolución de genes restauradores de la espermatogénesis. A medida que se propagan los genes feminizadores, la falta de espermatozoides se convierte en un factor limitante de la reproducción, de manera que los individuos que consigan conservar la capacidad de fabricarlos serán favorecidos por la selección natural. Esto quiere decir que, allí donde surja un gen feminizador, es de esperar que también aparezca un gen nuclear capaz de bloquearlo. En ese caso lo más probable es que la partida acabe en empate, pero nada impide que el proceso vuelva a repetirse. En el tabaco se conocen hasta ocho genes

feminizadores extranucleares, cada uno con su represor nuclear correspondiente (Gouyon y Couvet 1987).

Los genes bloqueadores no son la única consecuencia posible de la existencia de genes extranucleares conflictivos. Como ya hemos visto, en una población mayoritariamente feminizada los espermatozoides pasan a ser el principal factor limitante de la reproducción. Puesto que hay óvulos de sobra, un hermafrodita saldrá ganando si renuncia a su parte femenina y se consagra a la producción de espermatozoides. Es de esperar, por lo tanto, que surja algún gen «antifemenino». Una vez aparecen individuos masculinizados en la población, los escasos hermafroditas supervivientes están condenados a desaparecer: la mayor parte de los óvulos y espermatozoides en oferta es portadora de genes antimasculinos por un lado y genes antifemeninos por otro, de manera que su progenie estará abocada a feminizarse o masculinizarse. El resultado final es una población formada por machos y hembras (Hurst y Hamilton 1992). A menos que la selección natural promueva el hermafroditismo, la asimetría macho-hembra será la resolución más frecuente del conflicto entre genes nucleares y extranucleares.

La supresión de la parte masculina sólo beneficia a los genes extranucleares si con ello se desvían recursos hacia la parte femenina. En un organismo hermafrodita, la supresión de la espermatogénesis puede fomentar la ovogénesis, pero en una especie dioica la supresión de los machos no tiene por qué traducirse en un incremento de la producción de óvulos por parte de sus hermanas. Aun así, los genes extranucleares todavía pueden monopolizar la inversión parental si consiguen que las madres sólo engendren hijas (abortando el desarrollo de los zigotos de genotipo masculino, por ejemplo). Sin embargo, esto no eliminaría la mutua dependencia reproductiva de ambos sexos, por lo que cualquier gen bloqueador que contribuyese a restaurar la proporción normal de machos y hembras siempre sería favorecido por la selección natural.

1.5 *Pero, ¿por qué existe el sexo?*

Adoptando el lenguaje metafórico de Dawkins, podríamos decir que la reproducción sexual obliga a los genes extranucleares a reprimir su interés egoísta de prosperar a expensas del sexo masculino. Pero si la reproducción no requiriese la fusión de un óvulo con un espermatozoide extraño, entonces sus intereses no colisionarían con los de los genes nucleares. Esto implica prescindir de la reproducción sexual. La partenogénesis (es decir, el desarrollo espontáneo de un embrión a partir de un óvulo sin necesidad de fecundación previa por un espermatozoide) es bastante frecuente en los invertebrados. En cambio, es muy rara entre los vertebrados: sólo se conocen linajes de hembras partenogenéticas en dos géneros de peces óseos, una salamandra, una rana y cinco géneros de saurios pequeños (lagartijas y gecos) (Maslin 1971; Crews 1994).

La existencia de lagartijas y gecos partenogenéticos prueba que la partenogénesis es una posibilidad viable para las formas de vida complejas. ¿Por qué, entonces, no hay más reptiles, ni ningún ave, ni ningún mamífero cuyas poblaciones estén formadas exclusivamente por hembras partenogenéticas? Si fuese correcto afirmar que el sexo masculino «explota» al femenino, entonces sería esperable que la selección natural favoreciera a las hembras que optaran por la partenogénesis. Dado que la casi totalidad de vertebrados, la mayoría de invertebrados y la mayoría de plantas y hongos (así como muchos protoctistas) se reproducen sexualmente, parece razonable pensar que las hembras ganan más que pierden al optar por la vía sexual.

La prevalencia de la reproducción sexual en las formas de vida pluricelulares es una de las grandes cuestiones evolutivas aún no zanjadas. El planteamiento del problema es el siguiente:

dado que la reproducción sexual tiene ciertos costes (como el tiempo y la energía invertidos en la búsqueda de pareja, o la confusión de los genotipos parentales en la descendencia, con la consiguiente pérdida de combinaciones génicas óptimas), la selección natural debería favorecer la alternativa asexual. Teóricamente, la tasa de natalidad de una población de hembras partenogenéticas sería dos veces mayor que la de una población dioica. Parece razonable, pues, conjeturar que la reproducción sexual debe tener alguna ventaja que compense lo que Maynard Smith ha llamado «el coste de los machos» (Maynard Smith 1978).

El sexo es, en esencia, recombinación más cruzamiento. Así, cada descendiente engendrado sexualmente hereda una mezcla de los genes de sus cuatro abuelos (en virtud de la recombinación) y una dotación cromosómica doble, una paterna y otra materna (en virtud del cruzamiento). Cualquiera que sea la ventaja del sexo, debe estar ligada a esta mezcla de genes. La hipótesis clásica es que la reproducción sexual se mantiene porque genera variación, lo cual incrementa la adaptabilidad de las formas de vida a los cambios del entorno. En las especies sexuales, las mutaciones pueden compartirse, cosa que no ocurre en las especies asexuales. Una especie sexual no tiene que esperar a que se produzcan dos eventos de mutación, cada uno infrecuente de por sí, para que dos mutaciones surgidas por separado confluyan en el genotipo de un mismo individuo. El sexo acelera el proceso evolutivo, y en ello residiría su principal ventaja (Crow y Kimura 1965).

El problema con esta explicación clásica es que implica un seleccionismo de grupo, porque demanda que los progenitores compartan sus genes de manera altruista a fin de generar la innovación requerida para garantizar la adaptabilidad de la población, renunciando con ello a perpetuar sus identidades genéticas individuales. Por eso incomoda sobremanera a los darwinistas «ultraortodoxos», que la encuentran inconciliable con el teórico individualismo de los actores del drama

evolutivo. Si el sexo se mantiene, objetan, es porque debe ser ventajoso para los *individuos*, no para las poblaciones. Ahora bien, ¿cuál es la ventaja del sexo en términos de éxito reproductivo diferencial? La respuesta definitiva a esta pregunta se ha demostrado tan esquiva que el mismo Williams, el padre del seleccionismo génico, acabó decantándose por la idea de que el sexo quizá no sea más que un «accidente congelado» evolutivo (Williams 1975). En otras palabras, aunque pasarse a la reproducción asexual pudiera reportar alguna ventaja a efectos de selección individual, en la práctica esto no es evolutivamente factible. Así como los cetáceos siguen respirando aire a pesar de haberse adaptado a vivir permanentemente en el agua, aun a riesgo de ahogarse, porque es la única manera que tienen de oxigenar su sangre, los organismos pluricelulares están atados a la reproducción sexual porque es la única manera que tienen de producir embriones (Margulis y Sagan 1997).

Ahora bien, como acabamos de ver, la existencia de linajes de hembras partenogenéticas en algunos géneros de vertebrados evidencia que la reproducción asexual es una opción evolutiva factible también para las formas de vida complejas. Decir que el sexo es una ligadura histórica ineludible es obviar la cuestión. Pero no faltan propuestas de solución a este dilema. La primera que consideraré establece que la función básica de la sexualidad es la restauración de la información genética.

1.6 Sexo reparador

Cada gen codificado en el DNA consiste en una doble secuencia de bases (las «letras» del código genético), cada una complementaria de la otra. La radiación ultravioleta y los radicales libres deterioran el DNA; por eso hay enzimas encargados del mantenimiento del material genético que recorren la doble hélice y reparan cualquier desperfecto de la secuencia

de bases, utilizando la secuencia complementaria como plantilla para restaurar el tramo dañado. Pero a veces el deterioro local afecta a ambas secuencias (como ocurre cuando las dos cadenas de la doble hélice se fusionan, lo que impide la transcripción y replicación de la región afectada) y en tal caso los enzimas reparadores necesitan una plantilla externa. El sexo proporciona esta copia de seguridad en la forma de una secuencia de bases procedente de un congénere (cruzamiento) o de otro cromosoma (recombinación).

Una evidencia en favor de esta hipótesis es que las cepas mutantes de *Drosophila* con una capacidad de recombinación disminuida resisten peor la irradiación ultravioleta que las normales, y lo mismo puede decirse de los organismos diploides en relación a los haploides. Por otra parte, es difícil explicar por qué las células precursoras de los gametos duplican sus cromosomas y los entrecruzan antes de la reducción meiótica que da lugar a cuatro gametos haploides, si no es para restaurar y «rejuvenecer» la dotación génica destinada a la futura descendencia (Bernstein 1983; Michod 1995).

Una debilidad de esta hipótesis es que, si de lo que se trata es de disponer de copias de seguridad para recuperar la información genética perdida, entonces parece que la mejor solución es recurrir al propio genoma y no a uno extraño. De hecho, muchas plantas hermafroditas han renunciado al sexo biparental y han optado por la autogamia, que viene a ser un apareamiento consigo mismo. La automixis, una forma de partenogénesis, también consiste en la fusión de dos núcleos gaméticos del mismo individuo. Algo distinta es la variante descrita en las lagartijas partenogenéticas antes mencionadas: aquí la diploidía no se restaura mediante la fusión de dos núcleos haploides, sino que los oocitos experimentan una duplicación cromosómica previa a la meiosis, con lo que al final se obtienen huevos con el número cromosómico parental, que se desarrollan sin necesidad de autofecundación (Cuéllar 1971).

La autogamia y la partenogénesis meiótica prescinden de la biparentalidad, pero no de la recombinación al nivel cromosómico, que sigue siendo imprescindible para el rejuvenecimiento del material genético legado a la descendencia. Pero algunos organismos asexuales se ahorran incluso este trámite mediante el simple expediente de mantener varias copias de seguridad de cada cromosoma. Bastantes plantas, y unos cuantos animales, son poliploides, y algunos autores sospechan que la poliploidía es una alternativa al sexo, sobre todo en las plantas propias de latitudes y altitudes elevadas (Kondrashov y Crow 1991; Perrot et al. 1991). En cualquier caso, sólo los organismos haploides necesitan incorporar genes ajenos como plantilla para restaurar los genes propios. En teoría, y aunque no puedan prescindir de la meiosis para restaurar su material genético, las hembras diploides podrían pasar sin machos, como han hecho las lagartijas partenogenéticas.

En resumen, aunque es innegable que la recombinación génica permite restaurar el DNA, y parece claro que los mecanismos del sexo meiótico se derivan de los mecanismos de reparación del material genético, es más que dudoso que ésta sea la razón principal de la prevalencia de la reproducción sexual en los organismos pluricelulares.

1.7 *El trinquete de Muller*

A diferencia del deterioro debido a la radiación y los radicales libres, los errores de copia durante la replicación del DNA no son reconocidos por los enzimas de reparación. La mayoría de estas mutaciones no tiene efectos fenotípicos significativos, y casi todas las que sí los tienen son perjudiciales en mayor o menor medida. Pero ocasionalmente surge una mutación que contribuye de alguna manera al éxito reproductivo de su portador. El sexo no sólo propaga estas

mutaciones beneficiosas por la población, sino que permite combinarlas de manera sinérgica, y durante mucho tiempo se pensó que ésa era su principal ventaja.

El problema es que el sexo deshace las combinaciones óptimas de genes tan pronto como las crea. Por eso los biólogos teóricos han vuelto la mirada hacia las mutaciones deletéreas, y han desempolvado una hipótesis propuesta por el genético Hermann Muller en los años sesenta, conocida informalmente como «el trinquete de Muller». La idea es que en los linajes asexuales los defectos genéticos se acumulan de manera irreversible. Si fotocopiámos un documento, luego fotocopiámos la copia, y así sucesivamente, la fidelidad de la imagen se irá empobreciendo. Si el original se pierde, nunca podremos recuperarlo en todos sus detalles. En la reproducción asexual no hay vuelta atrás. Pero el sexo desbloquea el trinquete y permite, en virtud de la recombinación génica, recuperar genotipos prístinos (Muller 1964).

Una hipótesis que viene a ser la inversa de la anterior argumenta que, en una población asexual, cada vez que un individuo muere por culpa de una mutación deletérea la población se libra de esa mutación pero no más. En una población sexual, en cambio, unos individuos heredan muchas mutaciones y otros pocas. Si los primeros mueren, entonces el sexo permite purgar mutaciones del acervo génico de la población, lo que contribuye a mantener desbloqueado el trinquete. Puesto que la gran mayoría de mutaciones son perjudiciales, ahí residiría la ventaja del sexo (Kondrashov 1982, 1988). Ahora bien, ¿por qué purgar mutaciones de esta manera en vez de procurar no cometer errores de copia? La respuesta es que aquí rige una ley de rendimientos decrecientes: el coste de los mecanismos moleculares de corrección se hace prohibitivo cerca de la perfección, por lo que es más barato dejar que se deslicen algunos errores y purgarlos más tarde mediante el sexo (Michod 1995).

En cualquier caso, y aunque la tasa de mutaciones deletéreas sea lo bastante alta en la mayoría de especies sexuales para que la purga sexual tenga alguna relevancia, ello sólo demostraría que el sexo es útil para purgar mutaciones, no por qué se mantiene frente a la alternativa asexual. A ojos de los darwinistas ortodoxos, las hipótesis basadas en el trinque de Muller tienen el mismo defecto que la idea de que el sexo acelera la evolución: los beneficios del sexo sólo se dejarían sentir a largo plazo, por lo que la reproducción asexual parece seguir siendo la opción más conveniente a una generación vista.

1.8 *La lotería del sexo*

Ninguna teoría formulada exclusivamente en los términos de la genética de poblaciones puede explicar de manera plenamente satisfactoria la prevalencia de la reproducción sexual entre los organismos pluricelulares. Pero otros biólogos han propuesto hipótesis de signo más ecológico. La consecuencia más inmediata del sexo es que los hijos no son idénticos a sus progenitores (a diferencia de la reproducción asexual, que produce clones). De acuerdo con la convención imperante hasta los años sesenta, éste es el propósito del sexo. Pero, como ya hemos visto, Williams puntualizó que esta explicación contraviene la lógica darwiniana, porque requiere que los individuos renuncien a un beneficio genético inmediato en aras de una ventaja a más largo plazo, algo que, en teoría, sólo podría evolucionar en circunstancias muy particulares. Williams advirtió que, en las especies que alternan ambas formas de reproducción, el sexo suele ir ligado a la dispersión. Muchas gramíneas se reproducen localmente por estolones, pero se dispersan mediante semillas arrastradas por el viento, mientras que los áfidos sexuados desarrollan alas, a diferencia de las hembras partenogenéticas ápteras. La implicación más inmediata

es que, si la descendencia va a dispersarse, entonces es mejor que sea variada, porque así es más probable que pueda prosperar en un hábitat distinto del natal. Otra manera de verlo es que, si la mayor parte de la descendencia que se dispersa está destinada a morir, entonces lo que cuenta no es su aptitud media, sino incrementar la probabilidad de que una fracción de la progenie esté excepcionalmente bien dotada para salir adelante (Williams 1966, 1975).

El juego de la vida es como una lotería: los organismos asexuales lo apuestan todo a un solo número, mientras que la reproducción sexual permite diversificar la apuesta, lo que incrementa las posibilidades de acertar. Así pues, el sexo sería la mejor opción reproductora incluso a corto plazo cuando la progenie debe enfrentarse a un destino incierto. Mientras las condiciones sean favorables y predecibles, es mejor ahorrarse los costes del sexo. Pero cuando la próxima generación debe emigrar o el entorno cambia de manera impredecible, entonces es más conveniente diversificar la descendencia.

Sin embargo, los modelos matemáticos sugieren que el argumento de la lotería sólo tiene peso si el premio es muy grande. Sólo si una fracción muy pequeña de la descendencia dispersada sobrevive y prospera de manera espectacular vale la pena recurrir al sexo (Bell 1982). Pero esta limitación no debilitó la fe de los biólogos en la presunta correlación entre sexualidad e incertidumbre ecológica, hasta que alguien se decidió a verificarla. Los modelos inspirados en la idea de la lotería predicen que el sexo debería imperar allí donde las fluctuaciones del entorno tengan un mayor impacto sobre los organismos: en las latitudes altas más que en las bajas, en las aguas dulces más que en el mar, en los hábitats perturbados más que en los ecosistemas maduros, y en las escalas espaciotemporales pequeñas más que en las grandes. Pero esta predicción ha resultado ser demasiado simplista. Los estudios biogeográficos demuestran que la correlación observada entre

sexualidad e incertidumbre ambiental es, en contra de lo esperado, negativa: son los animales que se reproducen asexualmente los que tienden a ser pequeños y de vida corta y a residir en ambientes inestables, mientras que la reproducción sexual obligada es la norma entre las criaturas de ciclo vital largo y en los ambientes estables (Bell 1982).

Es más, los áfidos, las pulgas de agua y otros organismos facultativamente sexuales abandonan la partenogénesis y se pasan al sexo biparental no tanto en respuesta a las fluctuaciones del medio ambiente físico como en respuesta a la superpoblación. Este hecho ha inspirado otra hipótesis que pone el énfasis en la competencia más que en la incertidumbre del entorno físico. Puesto que los competidores más inmediatos de la mayoría de individuos son sus propios hermanos, cuanto más se diferencien entre sí menos competirán por los recursos locales, y más de ellos podrán mantenerse. Así como en una economía saturada es conveniente diversificarse, en una situación de competencia intensa por unos recursos limitados es mejor que los hijos no sean clones exactos de los padres, para atenuar la competencia por el mismo nicho ecológico (Ghiselin 1974; Maynard Smith 1976).

El principal inconveniente de esta idea es que, una vez más, huele a selección de grupo. Si cierto genotipo se ha demostrado el más competitivo en la generación previa, en virtud de la superioridad adaptativa del fenotipo correspondiente, ¿por qué no trasmitirlo fielmente a la descendencia? En otras palabras, si algo funciona más que bien, ¿por qué cambiar de modelo? Una objeción más empírica es que la hipótesis de la evitación de la competencia predice que el sexo predominará entre los organismos que dejan una descendencia muy numerosa que luego compite entre sí (especies *R* en la jerga ecológica) más que entre los organismos que controlan su natalidad ajustándola a los recursos disponibles (especies *K*). Pero no parece que exista ninguna correlación entre estrategia *R* o *K* y sexualidad (Burt y Bell 1987).

1.9 Sexo contra parásitos

Las hipótesis sobre la prevalencia de la reproducción sexual basadas en la diversificación de la descendencia sólo se tienen en pie si diferenciarse de los progenitores es lo bastante ventajoso. En otras palabras, si lo que es apto para una generación deja de serlo para la siguiente, lo que es tanto más cierto cuanto más largo es el tiempo de generación (y, por ende, más probable es que las cosas hayan cambiado de una generación a otra). Acabamos de ver que las observaciones parecen contradecir la idea de que la generación sexual de variantes es un requerimiento obligado para la persistencia y evolución de cualquier forma de vida en un entorno cambiante. Pero ésta es una conclusión apresurada. Los evolucionistas siempre han tendido a subestimar el entorno biótico de los organismos y a sobreestimar los factores físicos. Pero el fracaso o éxito reproductivo de un individuo pocas veces depende primariamente de factores no bióticos. Además de los depredadores, la presión de los competidores y, sobre todo, los parásitos de toda clase suelen ser factores más determinantes del éxito reproductivo que cualquier variable medioambiental (Hamilton et al. 1990).

Los organismos deben adaptarse a un entorno biótico en constante evolución. Esto vale especialmente para los parásitos, que ejercen una presión selectiva más intensa que la de los predadores. Para empezar, son más numerosos. Cualquier hervíboro típico tiene muchos más parásitos que predadores. Los conejos, por ejemplo, son víctima de rapaces, mustélidos y zorros (además de perros y personas), bastante poco en comparación con la hueste de insectos, ácaros, gusanos, protozoos, bacterias, hongos y virus que los infestan. El virus de la mixomatosis, por ejemplo, mata muchos más conejos que los zorros o cualquier otro depredador natural. Pero lo más

relevante aquí es que los parásitos suelen tener un ciclo vital mucho más corto que sus huéspedes, de manera que por cada generación del huésped pueden sucederse muchas generaciones de parásitos (lo que es especialmente cierto en el caso de los microbios). Parásitos y huéspedes están enlazados en un bucle retroactivo evolutivo. Cuanto más eficaz es el parásito (cuanto más huéspedes infecta o más recursos explora) más favorecerá la selección natural a los huéspedes capaces de inventar una defensa; y cuanto mejores sean las defensas del huésped, más favorecerá la selección natural a los parásitos capaces de vencerlas o burlarlas. En el lapso de una generación del huésped, los parásitos de ciclo vital más corto pueden tener tiempo de evolucionar y «aprender» a vencer unas defensas hasta entonces efectivas, de manera que un genotipo que antes confería resistencia puede quedar obsoleto de una generación a otra. Así pues, los parásitos pueden proporcionar el incentivo para diversificar los genotipos de la descendencia que parece requerir la explicación de la prevalencia del sexo.

Para abrirse paso hasta el interior de las células del huésped, los microbios y virus se fijan a la superficie celular mediante proteínas que encajan como llave y cerradura. Los parásitos encuentran la llave que abre la cerradura, los huéspedes cambian la cerradura, y así sucesivamente. De nuevo, la ventaja del sexo puede justificarse fácilmente por selección de grupo: una población sexual siempre tendrá multitud de cerraduras, mientras que los miembros de un clon asexual tendrán todos la misma. Así, un parásito que dé con la llave que abre la cerradura del clon asexual puede acabar en poco tiempo con la población entera, mientras que en el caso sexual siempre habrá cerraduras que el parásito no podrá abrir.

Las especies sexuales disponen de un banco de cerraduras del que no disponen las especies asexuales. En términos más técnicos, en las especies sexuales hay heterosis y polimorfismo. Dicho de otra manera, tanto a nivel poblacional (polimorfismo) como a nivel individual (heterosis) hay

distintos alelos para cada gen. La presión selectiva que mantiene este polimorfismo es, casi con seguridad, las enfermedades infecciosas. Tan pronto como una cerradura se hace poco común, la llave correspondiente también se hace rara, y en tales condiciones la rareza se convierte en una ventaja. Esta ventaja pasa continuamente de un alelo a otro, lo que contribuye a mantener el polimorfismo. Esta idea se remonta a Haldane, quien fue el primero en advertir que el parasitismo, más que la predación, podía contribuir a mantener el polimorfismo, sobre todo si el éxito incrementado del parásito en atacar una nueva variedad de huésped va aparejado a un éxito reducido contra la variedad vieja, lo que sería congruente con la dinámica de llaves y cerraduras (Clarke 1979).

Para una forma de vida cuyo ciclo vital se completa en cuestión de días, la variabilidad fruto de errores de copia y otras fuentes de mutación aleatoria puede bastar para proporcionar a sus poblaciones una adaptabilidad suficiente para evitar la extinción, sobre todo si la impredecibilidad del entorno obliga a producir el mayor número posible de descendientes en el menor tiempo posible; en esas condiciones la partenogénesis será muchas veces una estrategia mejor que la reproducción sexual. Pero cuando el tiempo de generación se alarga, la mayor inercia evolutiva de las poblaciones hace necesaria una fuente adicional de variación. La recombinación génica permite obtener genotipos nuevos a partir del acervo génico existente sin tener que esperar a que surjan novedades por mutación, lo que puede explicar la prevalencia de la sexualidad en las especies con tiempos de generación largos. En consonancia con esta idea, se ha constatado que, en los mamíferos, la magnitud de la recombinación génica por entrecruzamiento (es decir, el intercambio de genes entre cromosomas homólogos durante la meiosis) tiene una correlación nula con el tamaño de la prole, débil con el tamaño corporal y fuerte con la edad de la madurez sexual. En otras palabras, la magnitud de la recombinación génica es mayor en los mamíferos

de vida larga y desarrollo lento que en los de ciclo vital corto, con independencia del tamaño o la fecundidad (Burt y Bell 1987).

Pero incluso la recombinación génica producto del sexo puede ser insuficiente para vencer la inercia evolutiva poblacional en la carrera contra los parásitos cuando el tiempo de generación del huésped es muy largo en comparación con el de sus parásitos. El sistema inmunitario es una innovación reciente a escala evolutiva, inventada por los reptiles y ausente en anfibios, peces e invertebrados. Básicamente consiste en una batería de unos 10 millones de tipos de glóbulos blancos, cada uno con una «cerradura» (anticuerpo) correspondiente a una «llave» (antígeno). Si la llave encaja en la cerradura, el glóbulo blanco correspondiente se multiplica frenéticamente para producir una fuerza de choque contra los cuerpos extraños. No hay un gen para cada anticuerpo, sino que cada «cerradura» viene dada por una combinación de proteínas modulares, lo que permite obtener una gama muy amplia de anticuerpos a partir de un único complejo de genes. De este modo el sistema inmunitario puede anticiparse a los antígenos cambiantes de los parásitos.

Para evitar que el sistema inmunitario ataque las células del propio organismo, éstas se reconocen entre sí mediante una contraseña (el llamado «antígeno principal de histocompatibilidad»). Así, para salirse con la suya, el parásito puede adoptar una de las siguientes estrategias: infectar a otro huésped por contagio antes de que el sistema inmunitario de su portador reaccione y lo elimine, o modificar sus propios antígenos a menudo, o esconderse dentro de las células del huésped, o adivinar su contraseña, y aquí es donde vuelve a entrar en juego el sexo. Los genes de histocompatibilidad, responsables tanto de las contraseñas celulares como de la susceptibilidad a las infecciones, son altamente polimórficos (con más de cien alelos cada uno en el

caso humano, de los que cada persona posee una combinación única), un polimorfismo cuyo mantenimiento requiere del sexo (Bremermann 1987). Así pues, aunque evolucionara para suplir la insuficiente adaptabilidad darwiniana de los organismos de tiempo de generación largo, el sexo sigue siendo necesario para garantizar la eficiencia del sistema inmunitario.

1.10 *Sexo como altruismo génico*

Cuando se tiene en cuenta el entorno biótico siempre cambiante de los organismos, la conjetura de que el valor selectivo de la sexualidad reside en la generación de nuevas variantes genotípicas vuelve a ser la más plausible. Los parásitos quizá puedan resolver la paradoja que ha venido confundiendo a los biólogos teóricos: la aparente ausencia de una ventaja adaptativa de la reproducción sexual a corto plazo que pueda compensar los presuntos beneficios inmediatos de la alternativa asexual. Pero, aun aceptando que la reproducción sexual pueda ser adaptativa incluso a una generación vista, sigue siendo difícil de conciliar con el presunto «egoísmo» de los genes.

Los partidarios de una concepción radicalmente individualista de la selección natural suelen obviar el hecho de que en la naturaleza no existen genes que hagan la guerra por su cuenta. Hasta los virus más pequeños son asociaciones de decenas de genes que cooperan para reproducirse, y no hay ningún organismo de reproducción autónoma cuyo genoma contenga menos de 600 genes (el tamaño del genoma de los micoplasmas más pequeños). En el nivel génico, el más fundamental de todos los niveles de selección, la cooperación es la norma y no la excepción.

La omnipresencia de los colectivos de genes cooperantes en la naturaleza sugiere que el egoísmo a ultranza no es una estrategia evolutivamente estable, al menos al nivel génico.

Para salvar los muebles, Dawkins, el padre de la metáfora del gen egoísta, argumenta que la cooperación a cualquier nivel es una resolución particular del conflicto de intereses fundamental al nivel génico que se ve favorecida por el hecho de que el entorno de cada gen está dominado por otros genes (Dawkins 1998). En otras palabras, los genes cooperan, sí, pero sólo porque obtienen un beneficio individual de ello; es un estilo de cooperación «anarquista» en el que cada gen atiende sólo a sus propios intereses egoístas.

Si todo lo que quiere decir Dawkins es que los genes nunca obrarán en perjuicio de su propia reproducción, entonces es difícil estar en desacuerdo con él. Se puede criticar su uso (o abuso) del término «egoísmo». Pero, cuestiones semánticas aparte, es innegable que los genes también compiten entre sí de manera excluyente. En lo que Dawkins se equivoca es en generalizar el principio de la exclusión competitiva más allá de su dominio de aplicación. La competencia al nivel génico es fundamentalmente una competencia entre alelos (es decir, variantes de un mismo gen), no entre genes no homólogos. Editores e impresores cooperan en la producción de libros, pero esto es independiente de la competencia entre editores, o entre impresores, por dominar el mercado. La competencia fundamental es la que se entabla entre alelos que aspiran al mismo puesto (un mismo locus cromosómico) en la sociedad de los genes. Individualismo y cooperación son principios evolutivos compatibles, porque rigen a niveles distintos.

Así pues, la cooperación a nivel de genoma no compromete la concepción individualista de la selección a nivel de alelos de un mismo gen. Pero la reproducción sexual sí que la compromete, porque implica que dos alelos de cada gen, uno materno y otro paterno, no necesariamente idénticos, pasan juntos a la siguiente generación. Al hacerlo así, los genes renuncian al beneficio selectivo inmediato de excluir a sus competidores directos, por lo que el sexo puede contemplarse como una forma de altruismo recíproco al nivel génico.

Un ejemplo favorito de Dawkins es el alelo *t* del ratón, un gen que favorece su propia propagación a expensas de los otros alelos de su mismo locus. Tales genes se conocen como distorsionadores de la segregación, porque distorsionan la segregación mendeliana de los caracteres mediante lo que se conoce como *impulso meiótico*, un proceso que altera la meiosis, favoreciendo un genotipo determinado en la descendencia. El alelo distorsionador segrega en los heterocigotos con una frecuencia superior al 50% esperado, lo que le confiere una mayor aptitud a nivel gamético, contrarrestada a nivel genotípico por la letalidad, baja viabilidad o esterilidad de los homocigotos para el alelo distorsionador. Esta situación conduce a un polimorfismo génico que puede mantenerse mucho tiempo (más de 3 millones de años en los ratones; Fontdevila y Moya, 1999, 2003).

Lo que hacen los distorsionadores de la segregación es impedir la heterosis y, con ello, anular el principal efecto del sexo: la generación de genotipos nuevos por recombinación génica. Pero tales alelos «tramposos» son bastante raros (Lyttle et al. 1991). Si los genes fueran egoístas en el sentido de Dawkins, entonces los distorsionadores de la segregación deberían ser la norma y no la excepción. Si convenimos en que el gen es la unidad de selección, entonces debemos aceptar que, en el nivel más fundamental de la materia viva, la cooperación se impone al egoísmo incluso entre alelos que deberían competir por un mismo locus cromosómico.

1.11 *Independencia de la incertidumbre*

Lo que aporta el sexo a los organismos de tiempo de generación largo es una ganancia de *independencia de la incertidumbre del entorno*. Esta idea puede formalizarse en términos de la teoría de la información (Wagensberg 2000). Cualquier objeto real divide el mundo en dos partes: él mismo y

el resto del universo. Ambas partes se influencian mutuamente a través de una frontera real o imaginaria, de manera que los cambios en una parte inducen cambios en la otra. Los objetos vivos se caracterizan por su tendencia a independizarse de la incertidumbre del entorno, lo que equivale a la perpetuación de alguna identidad. Llamemos *individualidades* a estos objetos vivos: *una individualidad viva es una parte del mundo con cierta identidad que tiende a independizarse de la incertidumbre del resto del mundo.*

Una individualidad viva es un sistema abierto que intercambia materia, energía e información con su entorno. Lo que nos interesa aquí es la tercera de estas magnitudes. Si la termodinámica del no equilibrio nos proporciona una ecuación fundamental para el intercambio de materia y energía, la teoría matemática de la comunicación nos proporciona una ecuación fundamental para el intercambio de información. Para simplificar, supondremos un conjunto finito de estados a los que puede acceder un sistema vivo observable. Un sistema abierto es una partición particular del universo que puede describirse mediante la tripleta

$$\langle B, E, \Xi \rangle$$

donde B es el conjunto de probabilidades de los estados del sistema, E es el conjunto de probabilidades de los estados del entorno, y Ξ es el esquema de transición a través de la frontera del sistema, es decir, la matriz de probabilidades conjuntas de los estados de sistema y entorno (Conrad 1983), a saber

$$B = \{p(\beta_i)\} \quad i = 1, \dots, n$$

$$E = \{p(\varepsilon_j)\} \quad j = 1, \dots, m$$

$$\Xi = \{p(\beta_i, \varepsilon_j)\}$$

Las consabidas relaciones entre estas probabilidades son

$$p(\beta_i, \varepsilon_j) = p(\beta_i / \varepsilon_j)p(\varepsilon_j) = p(\varepsilon_j / \beta_i)p(\beta_i) = p(\varepsilon_j, \beta_i) \geq 0$$

$$p(\beta_i) = \sum p(\beta_i / \varepsilon_j)p(\varepsilon_j) \geq 0$$

$$p(\varepsilon_j) = \sum p(\varepsilon_j / \beta_i)p(\beta_i) \geq 0$$

siendo todos números positivos que satisfacen las condiciones de normalización

$$\sum p(\beta_i) = \sum p(\varepsilon_j) = \sum p(\beta_i / \varepsilon_j) = \sum p(\varepsilon_j / \beta_i) = 1$$

La matriz de transición Ξ define el canal de información que puede establecerse entre el sistema vivo y su entorno. El caso extremo de ruido nulo corresponde a una matriz de probabilidades condicionadas que viene dada por la delta de Kronecker

$$p(\beta_i / \varepsilon_j) = \delta_{ij} \quad \text{con } \delta_{ij} = 0 \text{ para } i \neq j \text{ y } \delta_{ij} = 1 \text{ para } i = j$$

y el extremo opuesto de incomunicación absoluta viene dado por

$$p(\beta_i / \varepsilon_j) = p(\beta_i) \quad \text{para todo } \varepsilon_j$$

Un canal real, de ruido no nulo, quedará representado por una matriz de números entre estos dos límites. Por *estructura* entenderemos una colección particular de estados, $\{\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n\}$ para el sistema vivo y $\{\varepsilon_1, \varepsilon_2, \dots, \varepsilon_m\}$ para el entorno, accesibles con probabilidades $\{p(\beta_1), p(\beta_2), \dots, p(\beta_n)\}$ y $\{p(\varepsilon_1), p(\varepsilon_2), \dots, p(\varepsilon_m)\}$. Las probabilidades condicionadas $p(\beta_i / \varepsilon_j)$ determinan la relación entre un entorno dado y la estructura compatible del sistema vivo. Inversamente, las probabilidades $p(\varepsilon_j / \beta_i)$ dan cuenta de los estados disponibles del entorno para una estructura dada del sistema vivo. Introduzcamos ahora un par de funciones de

entropía. Por un lado, llamaremos *complejidad del sistema* a la entropía de la estructura del sistema vivo:

$$H(B) = -\sum p(\beta_i) \log_2 p(\beta_i)$$

que mide la riqueza de alternativas del sistema. Por otro lado, definiremos la *incertidumbre del entorno* como la entropía de la estructura del entorno

$$H(E) = -\sum p(\varepsilon_j) \log_2 p(\varepsilon_j)$$

También podemos definir la entropía del sistema vivo para un estado ε_j del entorno

$$H(B/E = \varepsilon_j) = -\sum p(\beta_i/\varepsilon_j) \log_2 p(\beta_i/\varepsilon_j)$$

Para obtener la entropía de la estructura del sistema para una estructura del entorno dada, promediamos las entropías del sistema para cada estado del entorno:

$$H(B/E) = \sum p(\varepsilon_j) H(B/E = \varepsilon_j) = -\sum \sum p(\varepsilon_j) p(\beta_i/\varepsilon_j) \log_2 p(\beta_i/\varepsilon_j)$$

Esta entropía es la tolerancia potencial para el «ruido» del comportamiento del sistema vivo en relación al del entorno, es decir, la *incapacidad de anticipación* del sistema. Así, la máxima capacidad de anticipación del sistema vivo corresponde a $H(B/E) = 0$ y la mínima a $H(B/E) = \log_2 m$. Similarmente, definimos la entropía de la estructura del entorno para una estructura del sistema dada como

$$H(E/B) = -\sum \sum p(\beta_i) p(\varepsilon_j/\beta_i) \log_2 p(\varepsilon_j/\beta_i)$$

Esta entropía es la tolerancia potencial para el «ruido» del comportamiento del entorno en relación al del sistema, es

decir, la *indiferencia* del entorno respecto de un sistema vivo particular. Así, la máxima sensibilidad del entorno corresponde a $H(E/B) = 0$ y la mínima a $H(E/B) = \log_2 n$.

Estas cuatro entropías son fáciles de reconocer en el contexto de la teoría matemática de la comunicación. Ahora podemos considerar la interacción entre el sistema vivo y su entorno como un canal de información. La magnitud $I(B, E)$ definida como

$$I(B, E) = H(B) - H(B/E)$$

es el flujo de información del sistema vivo al entorno. Similarmente, el flujo de información del entorno al sistema viene dado por

$$I(E, B) = H(E) - H(E/B)$$

De aquí se sigue una bien conocida identidad fundamental (Shannon 1948):

$$I(E, B) = H(E) - H(E/B) \equiv H(B) - H(B/E) = I(B, E)$$

que traducida en términos de interacción sistema-entorno viene a decir que la complejidad del sistema vivo menos su incapacidad de anticipación (respecto de su entorno) equivale a la incertidumbre del entorno menos su indiferencia (respecto de ese sistema vivo en particular).

Para mantener su identidad con independencia de las veleidades del entorno, una individualidad viva puede optar por aislarse. Pero esta *independencia pasiva* sólo puede ser una solución parcial o provisional, porque un sistema aislado tiende al equilibrio termodinámico (es decir, la muerte). Evitar la extinción requiere una *independencia activa*, porque implica mantener un estado estacionario alejado del equilibrio

termodinámico. Para ello el sistema vivo debe intercambiar información con su entorno, lo que implica un flujo de información $I(B, E)$ entre ambas partes. En otras palabras, cualquier fluctuación relevante de la fuente E debe inducir alguna respuesta del sistema que perturbe la estructura del entorno y/o la de la matriz de interacción E para restaurar la estructura de la fuente B . Nos interesan las situaciones tales que las variaciones de la incertidumbre del entorno no alteran la complejidad del sistema, lo que puede plantearse mediante la forma variacional de la identidad fundamental

$$\delta I(B, E) = \delta H(B) - \delta H(B/E) = \delta H(E) - \delta H(E/B)$$

junto con las condiciones

$$\delta H(B) \approx 0, \quad |\delta H(B/E)| > 0$$

lo que equivale a

$$\delta H(E/B) - \delta H(B/E) = \delta H(E) > 0$$

si aumenta la incertidumbre del entorno, y

$$\delta H(E/B) - \delta H(B/E) = \delta H(E) < 0$$

si disminuye.

Ésta es la expresión matemática de la idea de independencia de la incertidumbre del entorno. De estas relaciones se deduce que el sistema vivo puede responder a un incremento de la incertidumbre del entorno de dos maneras: (1) haciendo aumentar $H(E/B)$ o (2) haciendo disminuir $H(B/E)$. La primera estrategia corresponde a un incremento de los estados del entorno compatibles con la estructura del sistema vivo (lo que puede conseguirse incrementando la movilidad o modificando

el entorno local, por ejemplo). La segunda estrategia (y la que nos interesa aquí) consiste en incrementar la capacidad de anticipación (lo que equivale a reducir $H(B/E)$).

1.12 Sexo conservador y sexo progresista

Ahora bien, ¿qué ocurre cuando la adaptabilidad del sistema vivo es insuficiente para proporcionarle el dominio del medio o la capacidad de anticipación que requiere la incertidumbre aumentada del entorno? En tal caso el sistema vivo no podrá persistir sin sacrificar su identidad. Además de las independencias pasiva y activa, otra posibilidad es que el sistema vivo se instale en un nuevo estado estacionario compatible con la nueva estructura del entorno. En otras palabras, una *independencia nueva* representada por la emergencia de una nueva individualidad. (Inversamente, si la incertidumbre del entorno disminuye, entonces el sistema vivo puede permitirse sacrificar la adaptabilidad en aras de la eficiencia. Para circular por el trazado liso, casi recto y predecible de una autopista, un todo terreno es una opción cara y poco eficiente en comparación con un vehículo más aerodinámico y bajo, capaz de alcanzar más velocidad con menor gasto de combustible, aunque este último será más sensible a los baches imprevistos. De ahí que la especialización y simplificación de los organismos aumente con la predecibilidad del entorno –lo que es especialmente cierto en el caso de los parásitos–. Pero, cuanto más se especializa, más fragil se vuelve el sistema vivo ante cualquier perturbación inesperada del entorno.)

¿Cómo puede «inventar» la evolución nuevos estados estacionarios? Hay dos modos fundamentales de innovación evolutiva: *mutación* y *asociación*. Cualquier mutación (es decir, cualquier error en la replicación del material genético) implica un eventual nuevo estado estacionario. Las innovaciones

así surgidas pueden propagarse después por multiplicación, si la selección natural las favorece.

La otra manera de crear un nuevo estado estacionario es por integración de dos o más estados estacionarios separados en uno solo. Esto ocurre cuando las individualidades se asocian para crear una nueva individualidad a un nivel jerárquico superior. Hay dos modos principales de formar asociaciones viables: entre individualidades idénticas o emparentadas (sociedades, en sentido amplio) y entre individualidades no emparentadas (símbiosis). A diferencia de las mutaciones, las asociaciones permiten escalar niveles jerárquicos de la organización de la materia viva: el individuo sacrifica algo de su independencia a cambio de pertenecer a una totalidad más independiente de la incertidumbre del entorno que sus integrantes por separado.

La identidad colectiva de una individualidad construida por asociación puede ser tan robusta que su nueva cohesión se haga irreversible. Es el caso de la pluricelularidad y, en el nivel jerárquico inmediatamente superior, las sociedades de insectos. La otra manera de crear un nuevo estado estacionario por asociación es mediante la integración de dos o más individualidades sin parentesco genético. La interpretación es esencialmente la misma: el resultado de la símbiosis es un mayor grado de independencia de la incertidumbre del entorno que el de cada simbionte por separado. Aunque la dependencia mutua de los simbiontes puede aumentar, el conjunto es más independiente del entorno. (Un buen ejemplo es el de los líquenes, asociaciones de un alga y un hongo capaces de sobrevivir en medios muy pobres, porque el alga produce alimento con los nutrientes reciclados por el hongo a partir de sus productos metabólicos de desecho.)

Los logros más sofisticados de la evolución biológica (como el sistema nervioso, el aparato sensorial, el sistema inmunitario, la homeotermia o el cerebro capaz de aprender de

la experiencia y resolver problemas) se comprenden bien a la luz del criterio de independencia creciente de la incertidumbre del entorno. Como argumentaré a continuación, la evolución del sexo también admite una interpretación en los mismos términos.

La idea de identidad individual implica un conjunto de propiedades que permiten a la individualidad viva ser idéntica sólo a sí misma. En los organismos asexuales, cuya progenie es un clon, esta identidad viene dada por el genotipo del organismo individual. Pero los organismos sexuales pierden su identidad genotípica al reproducirse. El sexo permite mantener un acervo de alelos amplio, compatible por el conjunto de la población, lo que incrementa la gama de genotipos posibles por recombinación génica y, con ello, la capacidad de anticipación del sistema vivo a los cambios del entorno (en particular el entorno biótico, y más en particular el entorno de parásitos). Pero esta ganancia de capacidad de anticipación implica renunciar al mantenimiento de la identidad genotípica. La individualidad mínima relevante aquí ya no es el organismo, sino el grupo formado por una pareja de progenitores (de cuyo éxito reproductivo conjunto depende la continuidad genética de los emparejados). Y la identidad que se mantiene con independencia de las fluctuaciones del entorno no es la genotípica, sino la del genoma y su acervo génico asociado (en otras palabras, la identidad de especie).

Así pues, la invención evolutiva del sexo meiótico implica una independencia nueva por asociación, porque los progenitores (al depender unos de otros para reproducirse) sacrifican parte de su independencia individual en aras de una mayor independencia conjunta. Pero, una vez dado este salto evolutivo, el sexo meiótico es esencialmente «conservador», porque consiste en modificar el genotipo para mantener invariante la identidad del genoma (o, por así decirlo, en cambiarlo todo para que nada cambie). En esto el sexo meiótico se diferencia radicalmente del sexo procariótico, que siempre es «progresista». En los procariotas el sexo está disociado de

la reproducción. La transmisión de genes es horizontal (entre individuos de la misma generación, y no de padres a hijos) y unilateral (un donante cede parte de su genoma a un receptor). Puesto que implica una cesión de genes y no un intercambio, cada acto sexual procariota viene a ser una pequeña revolución evolutiva, porque el donante pierde una parte de su genoma y el receptor gana genes nuevos, lo que implica que ambos emergen del acto sexual consumado con una nueva identidad genómica. Pero, como ocurre con las mutaciones, la individualidad relevante a efectos selectivos sigue siendo el organismo. Así pues, el sexo procariótico, a diferencia del meiótico, no implica una individualidad supraorganísmica.

La falacia de la guerra de sexos

Por las razones expuestas en el capítulo anterior, la reproducción sexual tiende a ser la opción preferente en plantas y animales, aun en contra del interés de los genes extranucleares propiamente «femeninos». De hecho, parte de lo que en otro tiempo fueron genes extranucleares se ha transferido al DNA nuclear. Hoy todos los biólogos aceptan que las mitocondrias descienden de bacterias simbiontes (Margulis 1981), aunque es seguro que buena parte de los genes bacterianos ancestrales está ahora integrada en los cromosomas del núcleo celular (lo que contribuye a mitigar el conflicto entre genes nucleares y extranucleares).

Pero tampoco todos los genes nucleares son absolutamente neutrales. El sexo de un mamífero viene dado por los célebres cromosomas X e Y. Los individuos de genotipo XX son hembras y los de genotipo XY son machos. Esto quiere decir que son los espermatozoides (que pueden portar un cromosoma X o un cromosoma Y) y no los óvulos (que siempre portan un cromosoma X) los que determinan el sexo de cada embrión. Al contrario de lo que sucede con los genes extranucleares, los genes del cromosoma Y sólo se heredan por vía paterna. Son, por lo tanto, los únicos genes propiamente masculinos. Tenemos aquí el problema inverso del anterior. El interés inmediato de los genes del cromosoma Y será propagarse a través de los machos, aunque sea a expensas de las hembras. Como antes, un gen antifemenino que elimine todos los espermatozoides portadores de cromosomas X y haga que una pareja sólo engendre machos se propagará aunque ello comprometa el futuro de la especie (Hamilton 1967). La solución evolutiva para prevenir esta posibilidad ha sido reducir el cromosoma Y al mínimo y reprimir

la expresión de sus genes salvo en momentos puntuales del ciclo vital del organismo. (En las aves el genotipo XY corresponde al sexo femenino, por lo que en este caso el interés de los genes del cromosoma Y se suma al de los genes extranucleares en contra del sexo masculino, lo que podría explicar por qué la mayoría de aves ha optado por prescindir del cromosoma Y, de manera que los machos son XX y las hembras X0.)

En otros casos la determinación del sexo no es cromosómica: en las tortugas y en los cocodrilos el sexo de los embriones depende de la temperatura a la que se incuban los huevos, mientras que en algunos peces el sexo cambia con la edad (los individuos jóvenes son hembras que se convierten en machos al alcanzar cierto tamaño, o al revés). Todas estas soluciones contribuyen a eliminar el conflicto de intereses entre los genes propiamente masculinos y el resto.

En resumidas cuentas, el pretendido conflicto de intereses entre los sexos se reduce al puñado de genes propiamente femeninos o masculinos (los genes extranucleares y los genes del cromosoma Y) y el resto (el grueso del genoma). Pero incluso esta versión débil de la tesis de Trivers es dudosa, porque la satisfacción de los intereses a corto plazo de esta minoría de genes compromete su propia supervivencia a largo plazo.

2.1 *El alto precio de los óvulos*

Ahora estamos en condiciones de reexaminar los casos de inversión de roles sexuales. En realidad, aunque es cierto que el cuidado de las crías por parte masculina ha evolucionado a menudo en los animales con fecundación externa, no es en absoluto infrecuente que sea la hembra quien se haga cargo de la prole. Es ilusorio pensar que el cuidado paterno es la norma en el medio acuático: hay tantos ejemplos de lo contrario que se puede decir que la excepción es la regla. Si se acepta la

explicación de que la fecundación externa da oportunidad a la hembra de forzar al macho a cargar con la prole, ¿por qué, entonces, hay tantas hembras de peces y anfibios que asumen generosamente el cuidado de las crías? El error está en presuponer que esto constituye necesariamente una desventaja para las hembras y una ventaja para los machos «desertores».

El mero hecho de que la inversión parental masculina sea nula no implica que los machos no paguen un alto precio por reproducirse. Es cierto que un macho liberado de la inversión parental dejará tanta más descendencia cuantas más hembras pueda acaparar. El problema es que los machos rivales pretenderán lo mismo y, de acuerdo con la demostración de Fisher, éstos acostumbran a ser tan numerosos como las hembras disponibles. El resultado es una intensa competencia masculina por las hembras. En un régimen de poliginia efectiva, un macho tiene que imponerse por la fuerza a sus rivales o pasar un riguroso examen por parte de las hembras (o, casi siempre, una combinación de ambas cosas) antes de poder reproducirse. Cuanto mayor es la inversión femenina por descendiente, más selectivas se muestran las hembras y/o más agresivos los machos rivales y, en consecuencia, más se encarece el precio de los óvulos. Es erróneo, pues, pensar que el esfuerzo reproductor de los machos es menor que el de las hembras: lo que ellas invierten en la prole, ellos lo invierten en la dura competencia con los rivales.

Ni siquiera la superioridad genética garantiza el éxito reproductivo. Si sólo una minoría de machos se reproduce y todos los demás son descartados por la selección natural, la igualdad entre los competidores irá aumentando con el paso de las generaciones, lo que implica que el resultado de los combates o los «concursos de belleza» será cada vez más incierto. De hecho, la mayor varianza del éxito reproductivo masculino puede explicarse en parte como un mero producto del azar, consecuencia de la asimetría en la inversión parental de ambos sexos: dado que los machos cuya inversión parental es

nula invierten mucho menos tiempo en reproducirse que las hembras, tienen más posibilidades tanto de incrementar su éxito reproductor como de fracasar (Sutherland 1985). Esto puede dar cuenta de al menos una parte de la diferencia en la varianza del éxito reproductor de ambos sexos sin necesidad de apelar a la selección sexual.

Otro factor que añade incertidumbre al destino genético de los machos poligínicos es la demora de la reproducción. A diferencia de las hembras, que pueden comenzar a reproducirse en cuanto llegan a la madurez sexual, en un régimen de poliginia efectiva los machos jóvenes raramente tienen oportunidad de copular. Conquistar una posición de privilegio en la jerarquía masculina lleva tiempo, de manera que lo normal es que un macho no pueda comenzar a reproducirse hasta bastantes años después de haber madurado sexualmente. Esto implica que siempre habrá más machos que hembras que morirán por una u otra causa antes de llegar a la edad reproductora, con independencia de la calidad de sus genes.

Decir que los machos «explotan» reproductivamente a las hembras es engañoso, pues el conjunto de la población masculina no engendra más descendencia que el conjunto de la población femenina. Los machos triunfadores no se reproducen a expensas de las hembras, sino a expensas de los machos perdedores. Si unos machos tienen mucha descendencia es porque otros no tienen ninguna. Por otra parte, el premio para las hembras que asumen la carga de la crianza es un padre con genes de primera calidad para sus hijos, disponible sin tener que competir por él con las otras hembras (pues un mismo macho puede fecundarlas a todas). Las hembras que monopolizan la inversión parental son dueñas de su destino genético, cosa que no puede decirse de los machos «liberados», la mayoría de los cuales morirá habiendo dejado muy poca o ninguna descendencia. La evolución de las estrategias reproductoras no se rige por lo que es más conveniente para los machos. En todo caso, es la táctica

reproductora masculina la que está condicionada por la femenina y no al revés.

Las estrategias de apareamiento favorecidas por la selección natural dependerán de las condiciones iniciales y la historia evolutiva de cada especie, y no de las oportunidades que tenga un progenitor de dejar al otro en la estacada. Es cierto que la fecundación interna suele condicionar la evolución ulterior de una inversión parental creciente por parte femenina, pero esta «cruel atadura» no es en absoluto ineludible. Lo opuesto a la poligamia es la poliandria, una estrategia reproductora propia de aves limícolas como los falaropos, los andarríos y las jacanas. Aquí son las hembras las que compiten con fiereza por los machos, cada uno de los cuales construye un nido y se hace cargo de la puesta.

La explicación de esta inversión de roles sexuales está en la biología reproductiva de estas aves, cuyos polluelos son capaces de alimentarse por sí solos desde que nacen y solamente necesitan calor y protección, lo cual no suele requerir la suma de esfuerzos de ambos progenitores. Al asumir el macho el cuidado de la nidada, la hembra puede dedicar todo su tiempo a alimentarse para producir en breve otra puesta, lo cual es especialmente conveniente cuando el riesgo de predación de los huevos y polluelos es elevado (Jenni 1974). En este caso son las hembras las que toman la iniciativa en el cortejo y se disputan a los machos. Las jacanas, por ejemplo, se adueñan de un territorio que puede abarcar hasta cuatro nidos, y llegan incluso a destruir los huevos de sus competidoras para sustituirlos por los suyos. Dado que las marismas en las que viven estas aves son lo bastante ricas en alimento para permitir la producción de varias nidadas al año, el potencial reproductor femenino está más limitado en este caso por la disponibilidad de ayudantes en la crianza que por la inversión en los huevos.

Ahora bien, si nos atenemos a la tesis de la explotación egoísta de un progenitor por el otro, esta inversión de roles

nunca habría podido evolucionar, pues los machos lo tienen todo a su favor. Además de la fecundación interna, que en teoría da una ventaja inicial al sexo masculino, los huevos de estas aves son enormes en relación al tamaño de la hembra, como corresponde a las especies cuyas crías nacen en un estadio de desarrollo avanzado. Esto supone una gran inversión femenina previa. Por otra parte, la inversión masculina es de muy alto riesgo (en el caso de la jacana, por ejemplo, se ha estimado que se pierden hasta cuatro de cada cinco nidadas; Jenni y Collier 1972). A esto hay que sumar la incertidumbre de la paternidad, pues en las aves poliándricas la hembra copula indistintamente con todos los machos de su harén. (Estudios recientes indican que casi el 30% de los polluelos de jacana no son hijos del macho que se encarga de criarlos, lo cual contradice la tesis sociobiológica de que la inversión paterna en los hijos requiere la confianza en la paternidad, tesis que critico extensamente en la sección 2.7; Emlen et al. 1998.) Dada la alta probabilidad de que el macho pierda su inversión, ¿acaso éste no podría propagar sus genes más eficazmente desertando de la crianza para dedicar todo su tiempo a fecundar cuantas más hembras mejor? La evolución de la poliandria en unas circunstancias tan poco favorables a la deserción femenina ilustra bien a las claras la fatuidad de la tesis sociobiológica del conflicto de intereses sexual. Por otra parte, esta inversión de roles está muy lejos de representar una revancha evolutiva del sexo femenino sobre el masculino, porque en las poblaciones poliándricas típicas hay hasta siete veces más hembras fértiles que machos disponibles (Oring et al. 1983). En un régimen poliándrico los machos se convierten en el principal factor limitante de la reproducción femenina. La inversión de roles se traduce en un incremento de la varianza del éxito reproductivo femenino, y el resultado es que la mayoría de hembras deja poca o ninguna descendencia, a diferencia de los machos, cuyo éxito reproductivo es mucho más uniforme.

Con esto no pretendo afirmar que entre machos y hembras todo es armonía y cooperación. Como acabamos de ver, la competencia entre las hembras poliándricas salpica en ocasiones a los machos, que pueden perder su nidada a manos de una hembra rival. El infanticidio es también frecuente en las especies poligínicas, incluidos nuestros parientes más cercanos, chimpancés y gorilas; y entre las especies monógamas, en las que ambos progenitores se reparten más o menos equitativamente la inversión parental, la infidelidad es la norma. Es cierto que estas conductas lesionan los intereses del progenitor perjudicado, pero es un error interpretar estos conflictos particulares como la expresión de un conflicto de intereses fundamental y general entre los sexos. Esta idea, elevada al rango de principio rector de la evolución de las estrategias reproductoras, ha distorsionado la interpretación evolutiva de las conductas masculina y femenina. En los conflictos de intereses particulares que surgen entre los eventuales progenitores siempre hay involucrados genes de terceros. Las batallas entre los sexos, cuando se dan, siempre son consecuencia de la guerra permanente dentro de cada bando.

2.2 *El mito de la hembra monógama*

Como acabamos de ver, los machos que no comparten o compensan de algún modo la inversión parental femenina están condenados a una competencia feroz por las hembras, con un éxito reproductivo desigual y en buena medida aleatorio. A pesar de lo obvio de este hecho, el precio de la reproducción masculina es un factor frecuentemente omitido o subestimado en las discusiones sobre la evolución de las estrategias reproductoras. Es así como se ha gestado el mito de que el sexo masculino tiende a eludir la monogamia para sacar el máximo partido de su potencial reproductor, mientras que el sexo femenino, deseoso de cualquier contribución masculina que

aligere la carga de la maternidad, sería monógamo «por naturaleza».

Esta idea es falsa por partida doble. Por un lado, el esfuerzo reproductor de los machos políginos es igual o mayor que el de los machos monógamos cuando se incluye en el balance la energía dilapidada en la competencia por las hembras. Por otra parte, la monogamia brinda al macho la posibilidad de engendrar descendencia con al menos una hembra, una ventaja no desdeñable si se piensa que el futuro más probable para un macho polígnico ordinario «liberado» de la inversión parental es morir sin dejar descendencia. Por otro lado, las hembras autosuficientes no tienen que competir por los genes masculinos de la máxima calidad, de manera que su éxito reproductor sólo depende de ellas mismas.

Aunque es cierto que la maternidad solitaria implica una disminución de la fecundidad potencial femenina, es un error medir el valor selectivo de una estrategia reproductora sólo por el número de hijos producidos. Una hembra que se aparee con un macho de gran éxito reproductivo tendrá más posibilidades de propagar sus propios genes a través de sus descendientes masculinos, que tenderán a heredar el éxito reproductivo del padre (siempre que los rasgos que contribuyen a dicho éxito –la fuerza para imponerse a los rivales o el atractivo para seducir a las hembras– sean heredables). Si la reducción del número de hijos se ve compensada por un incremento sustancial del número de nietos, portador cada uno de al menos una cuarta parte de los genes de su abuela, a la hembra le resultará más rentable en términos selectivos aparearse con un macho polígnico fuerte y atractivo sin ninguna vocación paternal que hacerlo con un macho dispuesto a ayudarla en la crianza.

Un ejemplo revelador lo encontramos en la aparentemente absurda conducta de los tilonorrincos. Los machos de estas aves australianas construyen glorietas de ramas que adornan con flores y objetos coloreados. Una vez completado su trabajo, el macho canta para atraer a las hembras de los alrededores, las

cuales examinan el decorado y, si es de su agrado, se aparean con el artífice. Todo el trabajo del macho es pura ostentación, pues su relación con la hembra acaba una vez consumada la cópula, y es ella la que más tarde construye un nido de verdad y cría en solitario sin ninguna ayuda masculina. La probable explicación de este sinsentido evolutivo, pienso, es que se trata de una reversión a una estrategia de crianza uniparental a partir de una monogamia ancestral en la que el sexo masculino se encargaba de construir el nido (cosa que continúa haciendo de hecho, aunque en una versión degenerada).

Lo que este ejemplo nos enseña es que no tiene objeto que ambos progenitores se repartan la inversión parental si uno solo puede hacer todo el trabajo. A primera vista puede parecer que las hembras de tilonorrinco sacarían más partido del afán arquitectónico masculino si éste se tradujera en la construcción de un nido funcional en vez de una glorieta de reclamo. (También los machos se ahorrarían trabajo, pues las glorietas son estructuras más grandes, complejas y costosas de construir que el nido mismo; para más inri, es habitual que un macho vea su obra destruida y saqueada por un rival, lo que hace que tenga que reconstruirla una y otra vez.) Pero una conducta que se nos antoje inconveniente para el individuo puede ser sumamente ventajosa para la perpetuación de sus genes, lo cual debe tenerse especialmente en cuenta a la hora de evaluar los costes y beneficios de cualquier estrategia reproductiva. Si la contribución del macho es prescindible, las hembras que opten por criar en solitario contribuirán a propagar los genes de los machos poligínicos, y los hijos de éstos contribuirán a su vez a propagar los genes de las hembras autosuficientes. A menos que la aportación masculina sea decisiva, la selección natural tenderá a favorecer el monopolio femenino de la inversión parental en detrimento de la monogamia.

En contra de la tesis sociobiológica de la naturaleza monógama del sexo femenino, la monogamia no tiene por qué

beneficiar a las hembras más que a los machos (ni a los machos menos que a las hembras). La crianza compartida no es necesariamente una ventaja para las hembras, ni una desventaja para los machos. La estrategia reproductiva favorecida por la selección natural será en cada caso el resultado de un balance ajustado entre las ventajas y desventajas de la poliginia y las ventajas y desventajas de la crianza biparental. Si la aportación masculina no le sirve a una hembra para que sus genes se propaguen más que los de las hembras rivales en las generaciones sucesivas, ésta saldrá perdiendo si se empareja con un padre ejemplar en vez de hacerlo con un «donjuán». Puede que las hembras que cargan sobre sus espaldas todo el peso de la crianza lleven una vida más sufrida que las que cuentan con la ayuda masculina, pero el bienestar de los individuos es irrelevante para la selección natural. En lo que respecta a la propagación de los propios genes, el sacrificio femenino no es menos «egoísta» que la deserción masculina. Lejos de ser antagónicas, ambas tácticas reproductivas son complementarias y se refuerzan mutuamente.

2.3 *El mito del macho promiscuo*

Si se piensa que los machos que se ahorran la inversión parental acaban pagando un precio tanto más alto por reproducirse (si es que lo consiguen) cuanto más invierten las hembras por ellos, no debe extrañar que sean legión las especies en las que el sexo masculino ofrece alimento, vivienda, protección o cualquier otro recurso o servicio valioso para compensar la inversión materna. Algunos machos llegan incluso a ofrecerse a sí mismos como alimento para la hembra. El ejemplo más conocido de esta forma de monogamia suicida es el de la mantis religiosa. En esta especie el macho es invariablemente devorado por la hembra durante la cópula sin ninguna resistencia por su parte; de hecho, la adaptación a

este canibalismo consentido es tan completa que la mitad inferior del cuerpo del macho puede seguir inyectando esperma aun después de que la hembra se haya comido la cabeza. De esta forma la energía y las proteínas aportadas por el cuerpo del padre de las futuras crías sirven para producir los huevos que serán fecundados póstumamente por su esperma.

El canibalismo sexual no es más que una forma de inversión parental masculina: si no es fácil encontrar algo que ofrecer al sexo femenino y es poco probable que uno tenga oportunidad de aparearse más de una vez en la vida, ¿qué mejor que ofrecerse uno mismo como alimento? Las mantis religiosas son insectos depredadores con densidades de población muy bajas, de manera que un macho puede considerarse afortunado si coincide con una hembra fecundable antes de que algún pájaro ponga fin a su vida. Aunque la selección natural suele definirse como la supervivencia de los más aptos, no tiene ningún sentido adaptativo sobrevivir a costa de la descendencia. Lo que sí tiene sentido adaptativo es sacrificar la supervivencia individual en aras de la propia reproducción. Si las perspectivas de volver a aparearse en lo que resta de vida son escasas, no tiene objeto intentar eludir la muerte: para el macho es mejor dejarse comer y reconvertir así su cuerpo en huevos portadores de sus genes.

Los ejemplos como éste demuestran que el sexo masculino no está necesariamente menos dispuesto que el femenino a invertir en la descendencia y sacrificarse por ella. Si la monogamia no es más frecuente en la naturaleza no es porque el sexo masculino tienda a eludir la inversión parental aprovechándose de una pretendida desventaja inicial femenina, sino porque las hembras tienden a monopolizar la inversión parental para así suscitar la competencia masculina y utilizarla en su propio beneficio genético. Para que la crianza biparental pueda evolucionar y mantenerse es obligado que la aportación masculina incremente significativamente el éxito reproductivo diferencial de las hembras monógamas frente a las que optan por

criar en solitario. No tiene sentido, pues, responsabilizar al sexo masculino de la perpetuación de la poliginia en contra de un pretendido interés monógamo femenino. Es el sexo que realiza una mayor inversión parental de entrada (es decir, el femenino) el que dicta la estrategia reproductiva de la especie.

2.4 Monogamia y disimetría de roles

En las especies con fecundación externa, los machos tienen la opción de hacerse cargo de los huevos liberados en el agua. En las aves, los machos tienen la opción de construir el nido y relevar a la hembra en la incubación de los huevos y la alimentación de los polluelos. Pero las hembras de los mamíferos, con su gestación interna y su producción de leche, monopolizan la inversión parental y dejan poco margen a la intervención masculina en la crianza. Los pocos mamíferos monógamos que existen son animales solitarios o que viven en grupos familiares aislados; en esta situación, el macho que permanece junto a una hembra se asegura el apareamiento cuando ésta entra en celo, y la hembra puede beneficiarse de la ayuda masculina en la defensa del territorio familiar, la prevención del infanticidio, la vigilancia de los predadores, la provisión de alimento o (como en los titíes) el transporte de las crías (Price 1992). Salvo estas excepciones, la mayoría de mamíferos ha optado por la poliginia, como cabe esperar cuando existe una gran desigualdad en la inversión parental obligada de uno y otro sexo.

Al afirmar que las hembras mamíferas dejan poco margen a la intervención masculina en la crianza estoy asumiendo que la lactancia es competencia exclusiva del sexo femenino. Ahora bien, ¿por qué es esto así? (Daly 1979). Una respuesta obvia a esta pregunta es que los machos carecen del aparato anatómico y hormonal necesario para la producción de leche. Lo cierto, sin embargo, es que la lactancia masculina es una posibilidad

evolutiva perfectamente factible, al menos en teoría. Los machos de los primates y otros grupos de mamíferos placentarios tienen esbozos de mamas que incluyen tejido glandular y pezones apenas menos desarrollados que los de las hembras inmaduras. Tampoco faltan casos de lactación masculina espontánea. Un ejemplo familiar es el de las cabras domésticas: se sabe desde antiguo que hay machos cabríos que desarrollan ubres capaces de producir leche. Incluso existe un caso documentado de este fenómeno en un mamífero salvaje, el murciélagos dayak (aunque aún no se ha confirmado que los machos amamanten a sus crías; Francis et al. 1994).

Si se tiene en cuenta el alto coste energético y material que representa la producción de leche para una hembra mamífera, parece lícito pensar que la lactancia paterna debería ser una solución evolutiva bien recibida por el sexo femenino. Como evidencia el caso del murciélagos dayak, no parece que la evolución de machos lactantes requiera cambios anatómicos, fisiológicos y comportamentales que estén más allá de las posibilidades del mecanismo darwiniano de mutación-selección. La existencia de al menos una especie mamífera cuyos machos producen leche evidencia que la evolución de la lactancia biparental es una posibilidad real. No cabe, por lo tanto, atribuir la ausencia de padres lactantes en la naturaleza a una restricción fisiológica.

En este punto conviene recordar que las formas vivas no son diseños a propósito que ofrecen soluciones óptimas a problemas concretos, sino el producto de la evolución de formas preexistentes. Cuando una posibilidad adaptativa teórica no se materializa, entonces hay que pensar en cómo afectan las ligaduras históricas a la probabilidad de su evolución. La historia evolutiva de una especie condiciona su evolución futura y limita el conjunto de picos adaptativos accesibles en el paisaje evolutivo teórico. Por ejemplo, la crianza biparental es la regla entre las aves y la excepción entre los mamíferos. Este hecho no es desligable de las distintas

historias evolutivas de ambos grupos, cada uno de las cuales ha encontrado una solución diferente al problema evolutivo de cómo llevar a buen término el desarrollo de un embrión fruto de una fecundación interna. Cada una de las soluciones adoptadas ha requerido un conjunto de adaptaciones propio que constriñe las posibilidades evolutivas del grupo. En el caso de las aves, el embrión se desarrolla fuera del cuerpo de la madre, alojado dentro de una cápsula calcárea con una provisión de vitelo. Una vez completada la puesta, no hay ninguna inversión parental que no pueda ser asumida también por el padre, que puede relevar a la hembra tanto en la incubación como en la crianza de unos polluelos que no requieren una alimentación especial.

Los mamíferos, por su parte, han optado por el viviparismo (lo que implica una prolongada gestación interna) más una crianza basada en una secreción alimentaria materna: la leche. La principal ventaja de la lactancia es que permite asegurar el éxito de la crianza aunque la disponibilidad de alimento sea incierta. La prole de una madre mamífera está mejor protegida frente a una eventual mala racha, pues su cuerpo puede seguir produciendo leche mientras le queden reservas (que puede haber acumulado en tiempos de abundancia). Como las aves, los mamíferos están atados a una anatomía y una fisiología heredadas de sus antepasados. Las crías de los mamíferos deben alimentarse exclusivamente de leche durante un tiempo más o menos largo. Esta dependencia absoluta de la lactancia materna excluye la participación directa de los machos en la alimentación de las crías. La lactancia paterna sería una manera de sortear esta dificultad, desde luego, pero otra solución sería que las crías estuviesen en condiciones de comer lo mismo que los adultos desde su nacimiento, como ocurre en las aves. De hecho, algunos roedores comienzan a mordisquear hierba a los pocos días de nacer, de manera que la posibilidad evolutiva de unas crías que no requieran leche en absoluto y puedan ser alimentadas por ambos progenitores parece incluso más factible que la lactancia masculina. Sin embargo, ningún

mamífero monógamo ha evolucionado en este sentido, lo que implica que la evolución de la crianza compartida no requiere una estricta simetría de roles sexuales.

La lactancia biparental requeriría la sincronía de la gestación materna de la cría o crías con los cambios hormonales que preparan el cuerpo del futuro padre para la lactancia (a través de feromonas o en virtud de biorritmos endógenos ajustados a una reproducción estacional). Aunque ésta sea una solución evolutivamente factible, es lo bastante rebuscada para que la selección natural favorezca cualquier atajo que permita la implicación de los padres mamíferos en la crianza sin necesidad de que ambos progenitores adopten roles idénticos. Por otra parte, no puede afirmarse que la lactancia masculina incremente el éxito reproductivo de una pareja monógama. Consideremos, por ejemplo, una pareja de zorros. Durante el mes que dura la lactancia, es el macho el que sale a cazar para proveer de carne a la hembra, que puede así invertir toda su energía en la producción de leche. Dado que el tamaño de las camadas suele estar limitado más por la capacidad de la pareja para defender y explotar un buen territorio de caza que por la capacidad lactante de la hembra, es dudoso que ésta ganase algo si el macho pudiera relevarla en la lactancia (como no sea el riesgo añadido de ser víctima de un águila u otro enemigo natural al aventurarse fuera de la madriguera). De hecho, en todo caso sería el macho el que saldría ganando, pues no tendría que cazar para dos. Relevar a la hembra en la lactancia puede ser interesante para las madres humanas que deben compatibilizar la maternidad con el ejercicio profesional, pero no es necesariamente la ayuda más valiosa que puede prestar un mamífero monógamo a su consorte en términos de éxito reproductivo mutuo (Daly y Wilson 1983). Si los machos mamíferos no producen leche es porque pueden hacer contribuciones que complementan la lactancia materna y cuya evolución es más factible que la lactancia misma.

Algunos autores han justificado la rareza de la monogamia en los mamíferos y la ausencia de padres lactantes con el argumento de que la gran inversión femenina obligada que implica la gestación interna hace imposible para la madre eludir cualquier compromiso ulterior con su descendencia, lo cual explicaría tanto la evolución de la lactancia materna como la no evolución de la lactancia paterna (véase, por ejemplo, Diamond 1997). Este argumento contiene dos falacias. En primer lugar, no es cierto que la inversión en concepto de gestación sea necesariamente mayor en los mamíferos que en las aves, pues en estas últimas la hembra debe producir una reserva de vitelo suficiente para cubrir la totalidad del desarrollo posterior del embrión dentro del huevo; de hecho, los huevos de algunas aves precoces son enormes en relación al tamaño de la madre, y representan una inversión mucho mayor que el embarazo de los marsupiales o incluso algunos mamíferos placentarios (como el oso panda, cuyas hembras paren crías diminutas y muy retrasadas en su desarrollo). En segundo lugar, la evolución de la lactancia materna no puede atribuirse al gran compromiso inicial que representa el embarazo porque la lactancia evolucionó antes que la gestación interna, como lo evidencia la existencia de mamíferos que ponen huevos (los monotremas).

2.5 *La infidelidad como táctica femenina*

Al nivelar la inversión parental de ambos progenitores, la monogamia se opone a la tendencia de la selección natural darwiniana a acentuar la asimetría macho-hembra. Como el hermafroditismo, la monogamia es inestable y sólo puede estabilizarse cuando las presiones selectivas demandan una inversión parental extenuante para un solo progenitor. Aun así, incluso las hembras monógamas tienden a favorecer la poliginia efectiva, hasta el punto de que el principal problema para los machos monógamos es la infidelidad de sus consortes.

La contrapartida del mito de la hembra monógama es el mito de la propensión masculina a la promiscuidad. En un contexto monógamo, esta naturaleza promiscua del sexo masculino se traduciría en una marcada tendencia a la infidelidad. De acuerdo con esta idea, la infidelidad sólo interesaría al sexo masculino, para el que todo apareamiento extra representa una oportunidad añadida de producir más descendencia. Ahora bien, en una población formada por parejas monógamas es matemáticamente imposible que el sexo masculino cometa más infidelidades, *por término medio*, que el sexo femenino (a menos que la diferencia se deba a infidelidades de carácter homosexual). Para que la infidelidad fuese más frecuente entre los machos que entre las hembras debería darse el caso de que unas pocas hembras inusitadamente promiscuas cometiesen adulterio con numerosos amantes, en cuyo caso sí podría haber más machos que hembras infieles aun cuando la suma de infidelidades fuera la misma para ambos sexos. Esta situación es poco verosímil, pues una conducta femenina tan promiscua no tendría mucho sentido en un contexto monógamo (pues el número de hijos que puede engendrar una hembra depende del número de óvulos producidos por ella y no de cuántos machos la inseminan). Los machos que engendran hijos con cuantas más hembras mejor sí son premiados por la selección natural, pues la descendencia de un macho depende del número de óvulos que consigue fecundar. Ahora bien, para que los genes de los machos adúlteros prosperen es necesario que éstos dejen más descendencia que los otros, y para ello deben contar con la complicidad de las hembras de la población.

A efectos de selección natural, los beneficios del sexo extraconyugal para los machos monógamos son tan obvios que los sociobiólogos han tendido a pasar por alto las ventajas selectivas de la infidelidad para las hembras monógamas. Cuando la monogamia es ineludible, la infidelidad permite a una hembra beneficiarse de la ayuda masculina sin tener que conformarse con un padre mediocre para sus hijos. La selección natural

también premia la infidelidad femenina, pero sólo cuando atiende a la calidad de los amantes antes que a su cantidad. Las hembras no son más fieles a sus consortes que los machos, únicamente tienden a ser más selectivas a la hora de ser infieles. En resumidas cuentas, si la infidelidad está tan extendida entre las especies monógamas es porque beneficia a ambos sexos: a los machos porque les permite tener más hijos, y a las hembras porque les permite tener hijos más aptos como propagadores de sus propios genes (Birkhead y Møller 1992; Ridley 1994).

Un corolario del carácter selectivo de la infidelidad femenina es que no puede haber más machos infieles que hembras adúlteras: si sólo una minoría de machos especialmente seductores es responsable de la mayoría de adulterios, como cabe esperar si las hembras seleccionan escrupulosamente a sus amantes, entonces la pauta esperable en cualquier régimen monógamo típico es que los machos infieles sean la excepción y las hembras adúlteras la regla. (La existencia de un número significativo de individuos adultos «solteros» introduce algunas complicaciones interesantes para el caso humano: si un macho «casado» se aparea con una hembra desemparejada, entonces habrá infidelidad masculina pero no femenina, y si este caso fuera más frecuente que el apareamiento entre hembra «casada» y macho desemparejado, entonces sí sería posible que hubiera más machos que hembras infieles; esta posibilidad es poco realista fuera de las sociedades occidentales modernas, pero podría proporcionar cierta base estadística al extendido tópico de que los varones cometan más infidelidades que las mujeres.)

Para la sociobiología heredera de las ideas de Trivers, Dawkins y Wilson, la infidelidad es una expresión más de la pretendida guerra de sexos: la tendencia masculina a la promiscuidad entra en conflicto con la tendencia femenina a la monogamia, y el resultado es que incluso los machos monógamos tienden a descuidar sus deberes paternales para dedicarse a

intentar inseminar a cualquier hembra vecina si se presenta la ocasión. Los escarceos extraconyugales del macho se contemplan como un comportamiento egoísta e irresponsable que representa una carga añadida para su consorte. Ahora bien, si se acepta esta lectura maniquea de la conducta masculina, entonces no se comprende por qué las hembras monógamas tienden a preferir emparejarse con un «donjuán» antes que con un padre ejemplar. La madre unida a un macho seductor suele verse obligada a poner algo más de su parte en la crianza para compensar los frecuentes devaneos de su consorte con las hembras vecinas. A pesar de ello, se sabe que las hembras de numerosas especies monógamas parecen estar dispuestas a pagar un poco más con tal de que sus hijos hereden la seducción y, por ende, el éxito reproductivo del padre (Møller 1987). La explicación de esta preferencia aparentemente insensata es que las hembras monógamas, como las que crían en solitario, se sirven del mayor potencial reproductor de los machos atractivos para propagar más eficazmente sus propios genes a través de sus descendientes de sexo masculino.

2.6 *Adulterio masculino versus adulterio femenino*

La infidelidad convierte la monogamia en una poliginia efectiva. Éste es un buen ejemplo de la forma en que la elección de las palabras puede distorsionar la interpretación evolutiva de ciertos hechos biológicos. El uso de términos como «infidelidad» o «adulterio» en referencia al sexo extraconyugal es engañoso, al menos en el caso masculino. Otro aspecto fundamental de la asimetría macho-hembra es la certidumbre de la maternidad en oposición a la incertidumbre de la paternidad. Para el sexo femenino la filiación de la prole raramente plantea dudas. Una hembra monógama puede tener la seguridad de que los hijos que ha engendrado dentro de su cuerpo son realmente suyos, y el que su consorte se aparee con otras

hembras no resta ninguna certidumbre a su maternidad. Los escarceos extraconyugales masculinos pueden representar cierta disminución de la inversión paterna, pero nunca un expolio de la inversión materna. La «infidelidad» del macho no entra en conflicto con los intereses genéticos de su consorte, pues, como acabo de explicar, a la hembra le compensa tener por pareja a un macho atractivo que le dé hijos buenos propagadores de sus propios genes. El macho monógamo, en cambio, nunca puede estar tan seguro de su paternidad, pues su pareja puede haber sido inseminada por otro macho en su ausencia. Un macho monógamo no puede ingresar el capital reproductor de su consorte en la cuenta de una rival, pero una hembra sí puede beneficiar a un rival a expensas de su consorte. A diferencia del caso masculino, la infidelidad femenina es una forma de parasitismo genético, una «traición» en toda regla, pues el macho embaucado contribuye con su propia inversión parental a perpetuar los genes del donjuán de turno. Esta asimetría fundamental entre las implicaciones evolutivas del sexo extraconyugal masculino y femenino queda oscurecida cuando se aplica el término «infidelidad» indistintamente a ambos casos.

Por mucho que la monogamia nivele la inversión parental de ambos sexos, la asimetría macho-hembra sigue rigiendo las conductas masculina y femenina. Puesto que las hembras monógamas no corren ningún riesgo de ser parasitadas genéticamente por una rival con la complicidad de su consorte, en principio no tienen motivos para mostrarse celosas y posesivas como hacen los machos monógamos. Los celos femeninos, cuando existen, nunca son la imagen especular de los masculinos, pues su evolución obedece a presiones selectivas distintas, casi siempre relacionadas con la competencia por los recursos paternos.

Un ejemplo paradigmático es el del papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), un ave que combina la monogamia con algo de poliginia (en forma de bigamia o, más raramente, trigamia). Después de hacerse con un territorio tras la migración de

primavera y emparejarse en primera instancia al comienzo de la temporada de cría, y mientras su primera pareja incuba los huevos, el papamoscas macho intenta emparejarse con una segunda hembra en otro territorio alejado del primero. Los dos nidos de un macho bígamo suelen estar demasiado separados para que éste pueda distribuir eficazmente su esfuerzo entre sus dos familias, razón por la cual acostumbra a dedicar bastante más tiempo a su primera pollada que a la segunda. Esto se traduce en un menor éxito reproductivo de las hembras secundarias en comparación con las primarias, lo que ha llevado a algunos autores a especular que las hembras secundarias son objeto de engaño por parte del macho. De acuerdo con esta hipótesis, la razón de la separación entre territorios es que el macho intenta ocultar a la futura hembra secundaria su condición de «casado». Una vez seducida y relegada, la hembra secundaria no tiene más remedio que sacar adelante a su nidada sin apenas ayuda masculina (Alatalo et al. 1981).

Para otros autores, por el contrario, la engañada es la hembra primaria. Así, lo que el macho pretendería al alejarse de su territorio inicial es ocultar sus intenciones bígamas a su primera pareja, que no estaría dispuesta a tolerar la situación. Cuando un macho aspirante a bígamo toma posesión de un agujero adecuado para anidar, comienza a cantar para atraer a las hembras; pero su canto atrae también a su consorte, que es capaz de reconocerlo en la distancia. Se ha observado que si el segundo territorio está a menos de cien metros del primero, la hembra primaria acude para expulsar a cualquier otra hembra que se acerque a su consorte. Mantener dos nidadas es un seguro para el macho, pues si pierde la primera, cosa no infrecuente, aún le quedará una segunda; esto representa una ganancia de tiempo importante si se tiene en cuenta la duración limitada de la temporada de cría. Para la hembra primaria, en cambio, el que su consorte tenga otra familia representa un recorte de la inversión paterna. La conclusión es que la bigamia beneficia al macho y perjudica a la hembra, lo cual explicaría la táctica

del primero para salirse con la suya sin despertar las sospechas de su primera pareja (Slagsvold et al. 1992).

El ejemplo del papamoscas cerrojillo es una buena muestra del empecinamiento de algunos biólogos en interpretar las conductas masculina y femenina en términos de conflicto de intereses, engaño y explotación mutua. Como he argumentado en el capítulo anterior, este estilo de razonamiento es inadecuado y producto de un sesgo ideológico. En contra de la tesis de que la hembra secundaria es víctima de engaño, hay que decir que los machos bígamos se distinguen porque son los de mayor tamaño y edad. Estos machos son los preferidos por las hembras, por lo que acostumbran a ser los primeros en encontrar pareja y empezar a criar. Si una hembra rezagada quisiera minimizar el riesgo de ser engañada por un macho ya emparejado, sólo tendría que escoger a un pretendiente más bien endeble. (La existencia de machos poligínicos implica que una fracción de la población masculina debe quedarse sin pareja, y son los machos más pequeños y jóvenes los que tienen más números para quedarse «solteros».) Por otra parte, los machos bígamos suelen acaparar los mejores territorios, lo que se traduce en que su prole, además de ser más numerosa, supera en un 10% el tamaño medio de la especie, lo cual incrementa sus posibilidades de sobrevivir a la migración invernal. Para una hembra desemparejada, convertirse en la segunda pareja de un macho con un buen territorio y mejores genes puede ser una opción más interesante que unirse a un macho mediocre en un territorio pobre. Experimentos de campo con gorriones (otra especie monógama cuyos machos son proclives a la bigamia) han demostrado que las hembras que enviudan prefieren unirse a machos ya emparejados antes que a alguno de los solteros disponibles (Veiga 1992).

En cuanto a la tesis contraria, cabe insistir en que ninguna estrategia reproductiva evolutivamente estable puede beneficiar al sexo masculino a expensas del femenino (o viceversa). Cuando la monogamia tiende a derivar hacia alguna

forma de poliginia es porque las hembras también obtienen algún beneficio de ello. Una variante de este argumento ya fue propuesta en 1969 por Gordon Orians: si la poliginia siempre favorece a los machos y, aun así, no siempre se da, entonces las circunstancias en las que evoluciona deben ser aquéllas en las que también favorece a las hembras. Siempre que se supere cierto «umbral de poliginia» (Verner y Willson 1966), para una hembra será mejor integrarse en un harén dentro de un territorio rico que ser pareja única en un territorio pobre (Orians 1969). Pero Orians omitió los valores añadidos de la superioridad genética o el atractivo masculino.

El tordo arrocero (*Dolichonyx oryzivorus*) es otro pájaro proclive a la poliginia, con la diferencia de que los machos de esta especie se consagran a su primera nidada y se desentienden por completo de sus otras familias (a pesar de lo cual la bigamia es incluso más frecuente que la monogamia). Como antes, las hembras secundarias tienen un éxito reproductivo disminuido en relación a las primarias, lo que no obsta para que las hembras sin pareja sigan prefiriendo convertirse en la secundaria de un macho ya emparejado antes que unirse a un soltero (Martin 1974). Pero en este caso las hembras primaria y secundaria comparten territorio y se toleran mutuamente, lo que tiene sentido si se piensa que, a diferencia del caso anterior, la bigamia no supone ningún menoscabo de la inversión paterna para la hembra primaria. Cabe pensar, por lo tanto, que los celos de las hembras de papamoscas están encaminados no tanto a impedir la bigamia como a monopolizar la inversión paterna, el territorio o ambas cosas. Al obligarle a establecer su segundo dominio a una distancia suficiente del primero para disuadirle de dilapidar su energía y su tiempo viajando de uno a otro nido, la hembra primaria fuerza al macho a dedicar atención preferente a su primera nidada en detrimento de la segunda (por otra parte, si el éxito reproductivo masculino se basara en el engaño, un macho no tendría más que variar algo su canto identificativo para despistar a su primera pareja, lo que le

permitiría acortar la distancia entre territorios y distribuir su esfuerzo de forma más equitativa entre sus dos nidadas).

2.7 La paternidad no importa

La mejor prueba de que la motivación principal de los celos femeninos es el monopolio de la inversión paterna y no la exclusividad de acceso sexual al consorte es que ni siquiera las posesivas hembras del papamoscas cerrojillo ponen trabas a su pareja a la hora de seducir a las hembras de los territorios vecinos. Esta tolerancia hacia la «infidelidad» ocasional de sus consortes puede parecer chocante si se piensa en términos antropomórficos, pero debe tenerse en cuenta que, a efectos de selección natural, el compromiso de exclusividad sexual entre los miembros de una pareja monógama sólo incumbe a la parte femenina, pues de su fidelidad depende la confianza masculina en la paternidad. Llegamos así a otro lugar común de la sociobiología: la idea de que la evolución de cualquier inversión paterna requiere la certidumbre de la paternidad. La justificación usual de esta tesis es que, mientras que ocuparse de la prole es una apuesta evolutiva segura para el sexo femenino, cualquier inversión de tiempo, esfuerzo y recursos por parte masculina caerá en saco roto si los beneficiarios son hijos bastardos, y este riesgo hace que la inversión parental sea una mala opción evolutiva para el sexo masculino, por lo que es de esperar que la inversión paterna sea tanto menos frecuente cuanto más incierta sea la paternidad.

Esta predicción (fruto, una vez más, de un prejuicio ideológico) se viene abajo cuando se comparan las estrategias reproductoras de aves y mamíferos. Un hecho que suele pasarse por alto es la diferente fisiología sexual de ambos grupos (Gomendio y Roldán 1993). Para engendrar descendencia, cualquier cópula extraconyugal debe producirse dentro del intervalo fértil crítico de la hembra en el que la inseminación

puede traducirse en fecundación. Pero los espermatozoides de los mamíferos pierden muy pronto su capacidad fecundante (antes de tres días en el caso humano), lo que deja poco margen para la competencia espermática. En la mayoría de aves, en cambio, las hembras almacenan el esperma en túbulos dispuestos de forma que los óvulos van siendo fecundados conforme maduran uno tras otro. (La puesta secuencial de los huevos es una adaptación tendente a evitar un incremento excesivo del peso del ave, cosa que dificultaría el vuelo.) En este último caso el intervalo de fecundabilidad se mide en semanas y no en días, lo cual da muchas opciones a un macho furtivo de infiltrar sus espermatozoides o desplazar a los ya presentes antes de que todos los óvulos disponibles hayan sido fecundados, lo que se conoce como «ventaja del último» (Birkhead 1988). Este hecho incrementa sobremanera la incertidumbre de la paternidad, a pesar de lo cual la crianza biparental es la norma entre las aves. En los mamíferos, cuyos intervalos de fertilidad breves y espermatozoides de vida corta permiten una mayor confianza en la paternidad, la monogamia es una opción minoritaria.

Aunque la particular fisiología sexual de las aves es una puerta abierta a la infidelidad, la profusión de esta conducta en el mundo alado no ha dejado de sorprender a los propios ornitólogos que la han estudiado en detalle. En el caso del papamoscas cerrojillo, se ha estimado que casi un tercio de las cópulas observadas son extraconyugales, y que uno de cada cuatro hijos engendrados es «ilegítimo» (Alatalo et al. 1984; Bruen et al. 1999). Tasas de adulterio comparables e incluso mayores (de hasta el 90% en los malúridos; Zuk 2003) son habituales entre las aves nominalmente monógamas. Pero vuelvo a insistir en que ninguna estrategia reproductiva evolutivamente estable puede beneficiar a un sexo y perjudicar al otro, y la infidelidad no es una excepción. Está claro que el adulterio lesiona los intereses del macho engañado, pero quien más gana en este juego no es la hembra adúltera (pues ella paga igualmente su parte del precio de la reproducción) sino el

«amante» de turno, que consigue dejar más descendencia con una inversión parental nula. Por otra parte, el riesgo de adulterio no es el mismo para todos los machos. Puesto que el móvil principal de la infidelidad femenina es la ganancia de calidad genética, es previsible que los machos más cotizados como consortes sean también los más solicitados para el sexo extraconyugal (cosa que confirman algunos estudios; Kempenaers et al. 1992, 1995) y los que pueden estar más seguros de su propia paternidad, pues las hembras emparejadas con machos cotizados tienen menos motivos para ser infieles que las ligadas a machos mediocres. Observaciones recientes de la conducta del gorrión sabanero (*Passerculus sandwichensis*), una especie con una tasa de adulterio aún mayor que la del papamoscas cerrojillo, indican que la incertidumbre de la paternidad es hasta cuatro veces mayor para los machos monógamos (la mayoría de los cuales cría incluso más hijos bastardos que propios) que para los bígamos (Freeman-Gallant 1997).

Por poco fiable que sea el compromiso de fidelidad femenino, un macho de aptitud mediocre no tiene más remedio que apostar por la monogamia, pues difícilmente tendrá alguna opción de engendrar descendencia si no se empareja. Lo único que puede hacer para minimizar el riesgo de parasitismo genético es procurar no perder de vista a su consorte. Para un macho cotizado, en cambio, la tendencia femenina al adulterio selectivo es más una ventaja que un inconveniente, puesto que, aun en el caso de que su consorte le engañe alguna vez, siempre engendrará más hijos bastardos de los que le tocará criar. Una vez más, es el interés femenino y no el masculino el que condiciona la evolución de las estrategias reproductivas.

2.8 Sociobiología y asuntos humanos

La falacia del interés monógamo femenino en oposición al interés promiscuo masculino ha calado hondo en la psicología evolucionista, que ha encontrado en ella una especie de panacea explicativa. Las variaciones son muchas, pero el tema es siempre el mismo: la mayor inversión parental obligada por parte femenina, junto con el mayor potencial reproductor masculino y la incertidumbre de la paternidad, proporcionan una base genética para «hechos» como la proclividad del varón a abandonar a su consorte una vez seducida, su reticencia al compromiso a largo plazo y su afán de variedad sexual, que se traduce en una mayor tendencia masculina a la infidelidad; la mujer, en cambio, demanda compromiso a cambio de sexo y tiende a permanecer fiel a su pareja, a no ser que el adulterio le proporcione recursos extra o la posibilidad de entablar una nueva relación duradera con otro consorte más atento o mejor proveedor. La infidelidad masculina se interpreta como un signo de la incapacidad o escasa disposición del varón para comprometerse en una relación monógama, mientras que la femenina se atribuye a la ineptitud del consorte. En resumen, la infidelidad siempre es propiciada por el varón, incluso cuando el engañado es él.

¿Por qué se empareja el macho humano, entonces? La explicación clásica es que las hembras homínidas ancestrales se las arreglaron para «retener» al padre de sus hijos a base de estar siempre dispuestas a copular. En la gran mayoría de primates las cópulas se ciñen a la fase de estro, periodo en el que la hembra despierta el deseo masculino y se muestra sexualmente receptiva y proceptiva. Las hembras suelen anunciar la inminencia de la ovulación mediante señales conductuales, olfativas y visuales. En algunos primates (como los babuinos, los macacos y los chimpancés) la zona genital se hincha y adquiere un color vivo.

En el ciclo menstrual de la hembra humana no existe una fase de estro delimitada. El atractivo y la receptividad sexuales de las mujeres no aumentan cuando la ovulación es inminente ni disminuyen tras la fecundación o muerte del óvulo liberado, sino que se mantienen virtualmente invariables durante todo el ciclo (el único signo evidente de infertilidad es la sangre menstrual). A diferencia de los machos de chimpancé, los varones no tienen la menor idea de cuáles de entre las mujeres de su entorno están en mayor disposición de quedar embarazadas tras una cópula puntual. Como consecuencia de la ausencia de correlación entre fertilidad y receptividad sexual femenina, la mayor parte de la actividad sexual humana es estéril, lo cual representaría un despilfarro considerable de energía si nuestra sexualidad tuviese una función estrictamente reproductora.

En ninguna otra especie se ha desligado tanto la actividad sexual de su función reproductora básica (sólo el bonobo, el animal con una sexualidad más semejante a la nuestra, puede comparársenos en este aspecto). En un principio se ligó este hecho a nuestra estrategia reproductora monógama: el sexo era el cemento que cohesionaba la pareja humana. Pero el sesgo ideológico de esta hipótesis se hace evidente cuando se compara nuestra conducta sexual con la de otras especies monógamas. Las parejas de gibones (los simios monógamos más próximos a nosotros) permanecen unidas a pesar de que el sexo ocupa un lugar más que modesto en sus vidas: un corto episodio de actividad sexual cada tres o cuatro años, en el lapso que media entre el destete de una cría y la concepción de la siguiente. En ninguna otra especie monógama aparte de *Homo sapiens* se observa una actividad sexual regular fuera de los períodos fértiles femeninos, sin que ello parezca debilitar lo más mínimo el vínculo de pareja.

En vista de esto, otros autores han buscado explicaciones de nuestra actividad sexual desligada de la ovulación ajenas a la monogamia. El hecho de que en la mayoría de sociedades

humanas se practique la poligamia ha sido esgrimido a menudo como prueba del carácter puramente cultural de la familia nuclear monógama, la cual estaría restringida al mundo occidental de tradición judeocristiana. La realidad, sin embargo, es que no hay ninguna sociedad humana en la que los matrimonios poligámicos sean la norma. La monogamia es, con mucho, el sistema de apareamiento mayoritario en todas las culturas humanas, desde las bandas de cazadores-recolectores hasta la sociedad industrial, incluso en las culturas que admiten la poligamia. Por otra parte, la monogamia «perfecta» es más bien rara incluso entre las especies nominalmente monógamas. La mayoría de aves descritas como monógamas sigue en realidad una estrategia reproductora mixta que combina la crianza biparental con el sexo extraconyugal oportunista y cierto grado de poliginia (un patrón al que se ajusta también la gran mayoría de sociedades humanas).

Por supuesto, la universalidad de la familia nuclear monógama no constituye una demostración de la supuesta predisposición innata del animal humano a la monogamia (así como el hecho de que todas las culturas conocidas hagan un uso controlado del fuego no prueba en absoluto que ésta sea una habilidad innata). Nuestra monogamia podría ser un producto tardío de nuestra evolución cultural, posterior a la intuición de la función procreadora del sexo y el concepto de paternidad. No obstante, la hipótesis de que la selección natural forzó la evolución de un vínculo de pareja duradero en el género humano da sentido a muchas de las peculiaridades de nuestra anatomía, fisiología y psicología sexuales. Pero ninguna justificación adaptacionista plausible de esta idea puede basarse en el manido argumento que presenta el vínculo de pareja humano como un triunfo del interés monógamo femenino frente al interés promiscuo masculino. Esta interpretación ideológicamente sesgada no sólo reduce la sexualidad de la hembra humana a un mero instrumento para la «domesticación» del macho, sino que presupone la dependencia económica del sexo femenino. Si se

asume que para el macho es más ventajoso abandonar a la hembra siempre que ésta sea capaz de sacar adelante a su prole sin ayuda, la conclusión obvia es que la monogamia sólo podrá evolucionar cuando la aportación paterna sea indispensable para la supervivencia de la prole. Sólo en ese caso el macho se verá forzado a permanecer con la madre de sus hijos por su propio interés genético. Hay que suponer, por lo tanto, que si las hembras humanas ancestrales no hubieran dependido de la carne obtenida por los machos, éstos no habrían tenido por qué convertirse en padres de familia para asegurar la perpetuación de sus genes.

La versión estándar de la evolución de la monogamia humana descuida un detalle más que significativo, y es que somos el único mamífero social que ha adoptado dicha estrategia reproductora. La monogamia humana es una rareza evolutiva, y como tal requiere una explicación que tenga en cuenta los aspectos particulares del problema. En el relato evolutivo que sigue, la monogamia emerge no como resultado de ninguna «guerra de sexos», sino como una consecuencia añadida de la evolución de otro rasgo inusual del animal humano: la explotación de nichos ecológicos distintos por parte de machos y hembras y la subsiguiente redistribución de los recursos.

Sexualidad humana

Si *Homo sapiens* fuera un mamífero típico, las parejas que quisieran engendrar un hijo no necesitarían copular cada dos o tres días durante semanas o incluso meses para asegurar la coincidencia de la inseminación con la ovulación, pues ésta podría anticiparse gracias a señales olfativas o visuales acompañadas de un despertar de la libido femenina. Si bien no todas las hembras mamíferas anuncian su condición fecundable de forma tan llamativa como las hembras de chimpancé y otros primates, es inusual que la ovulación pase totalmente inadvertida no sólo para los machos, sino incluso para las propias hembras. Cuando se compara nuestra sexualidad con la del resto de mamíferos, la ovulación críptica de la hembra humana aparece como un hecho evolutivo singular que requiere explicación.

Una consecuencia directa de esta ausencia de signos ovulatorios es nuestra actividad sexual más o menos continuada. Las parejas humanas cohabitan en cualquier momento del ciclo menstrual, aun cuando la probabilidad de fecundación es nula. A pesar de los esfuerzos de una legión de investigadores, no hay pruebas inequívocas de que la libido femenina experimente oscilaciones cíclicas marcadas. Incluso permanece despierta aunque la mujer haya quedado embarazada o esté lactando, y hasta después de la menopausia, cuando el sexo ya no tiene sentido reproductivo.

¿Por qué se ha emancipado la actividad sexual humana del ciclo ovulatorio? La sobriedad sexual imperante en el reino animal se justifica porque el sexo consume recursos y tiempo que pueden invertirse de forma más útil. Una sexualidad más austera y eficiente, adaptada a las necesidades reproductivas

impuestas por la selección natural en la sabana africana que contempló la evolución del género *Homo*, habría sido más adecuada, o así parece a primera vista.

3.1 Sexo como cebo conyugal

En un principio, las especulaciones de los científicos se basaron en nuestra prolongada infancia y la dependencia económica femenina. Además de que los bebés humanos nacen en un estadio de desarrollo particularmente atrasado, en nuestra especie la obtención del alimento suele requerir técnicas elaboradas más allá de las capacidades físicas y mentales de un niño, lo que hace que incluso en las comunidades de cazadores-recolectores los infantes ya destetados deban seguir siendo alimentados y adiestrados por sus mayores durante al menos otros diez años. Si fuéramos mamíferos convencionales, esta tarea recaería sobre las madres. Pero la desvalidez de los infantes humanos habría exigido una dedicación plena a la maternidad por parte de las mujeres ancestrales, que habrían dependido de la aportación paterna para evitar la malnutrición y, quizás, el infanticidio. En tal caso, el problema para la futura madre habría sido cómo contrarrestar la pretendida tendencia «natural» del macho a desentenderse de su prole para correr tras las hembras fecundables, y la solución encontrada habría sido bien simple: mostrarse sexualmente receptiva en todo momento. Al estar dispuesta a copular siempre que el macho lo deseara, éste no se habría visto impelido a buscar otras hembras para saciar su apetito sexual y se habría avenido a compartir el producto de la caza con los suyos. La actividad sexual continuada se habría convertido así en el cemento que consolida la pareja humana.

Ésta ha sido durante mucho tiempo la teoría más aceptada por etólogos y sociobiólogos (Morris 1967; Beach 1974; Eibl-Eibesfelt 1974; Barash 1977). Pero la tesis del sexo al

servicio de la familia nuclear monógama no se tiene en pie. Para empezar, a efectos darwinianos, el principal interés del macho no es copular cuando le venga en gana, sino perpetuar sus genes de la manera más efectiva posible. Si su contribución es decisiva para el éxito reproductivo de su consorte (y, por lo tanto, para el propio) entonces no ganará nada escabulléndose, pues la selección natural le penalizará a él también (Small 1993); y si no es así, entonces la selección natural le premiará por aburrirse pronto de copular siempre con la misma hembra. El soborno sexual no es ni necesario ni suficiente para la evolución de machos monógamos, y la prueba es que ninguna monogamia aparte de la humana parece necesitar de un mecanismo vinculador de esta naturaleza (Kleiman 1977). ¿Por qué tendría la hembra humana que ofrecer un cebo sexual para retener al macho cuando ninguna otra hembra monógama necesita recurrir a nada parecido?

El caso es que las hembras primates cuyos períodos de receptividad y atractivo sexual son más prolongados resultan ser también las más promiscuas. Aunque se ha dicho que la especie humana es la más activa sexualmente y la única en la que la sexualidad cumple una función que trasciende la reproducción, esto no es del todo cierto. La actividad sexual del bonobo (o chimpancé pigmeo) está casi tan desligada de la ovulación como la nuestra. También es el único antropoide que incluye los contactos homosexuales en su repertorio erótico habitual, y es también el único primate (y seguramente el único animal) cuyos machos y hembras copulan varias veces al día durante la mayor parte de su vida. Pero en el seno de las bandas de bonobos no existen parejas estables ni los machos muestran ninguna inclinación paternal.

A diferencia de las mujeres, las hembras de bonobo siguen mostrando períodos de estro delimitables, pero éstos abarcan la mayor parte del ciclo menstrual y sólo se interrumpen al final del embarazo para reanudarse unos meses después del parto. En comparación con las hembras de chimpancé, cuyos estros no

suponen más del 5% de su vida adulta, las hembras de bonobo pasan la mitad de su vida adulta en estro (Wrangham 1993). La razón de este alargamiento del celo femenino es que el bonobo ha convertido el sexo en una forma de relación social. A pesar de las similitudes entre la sexualidad del bonobo y la nuestra, en ella no hay asomo de monogamia. En el chimpancé, los vínculos entre machos y hembras son débiles, y las alianzas más fuertes se establecen entre los machos. En el bonobo, en cambio, los vínculos más fuertes se establecen entre las hembras, las cuales mantienen frecuentes relaciones homosexuales consistentes en frotarse mutuamente el clítoris (lo que se conoce como frotamiento genitogenital o, abreviadamente, frotamiento GG; de Waal y Lanting 1997). Seguramente es esta función vinculadora del sexo la que ha condicionado la evolución en esta especie de una sexualidad femenina que se aproxima a la humana en lo que respecta a la ampliación del estro y la ocurrencia de estros anovulatorios durante el embarazo y la lactancia (Dahl 1986; Nunn 1999).

En la especie humana también se establecen fuertes vínculos entre machos y entre hembras, pero el vínculo más íntimo y exclusivo es el que se establece entre macho y hembra. ¿Podría la actividad sexual continuada de las parejas humanas tener una función vinculadora, como ocurre entre las hembras de bonobo? Una diferencia fundamental es que las hembras de bonobo no están ligadas por un contrato reproductor. El compromiso social entre las hembras de bonobo no implica trabajar codo con codo para criar hijos portadores de genes comunes. Los individuos del mismo sexo son, en última instancia, rivales en la lucha por perpetuar los propios genes. Entre los machos de chimpancé las alianzas son más factibles porque, al permanecer en su grupo natal, tienden a ser parientes cercanos que comparten muchos genes. Pero las alianzas entre hembras no emparentadas requieren un mecanismo vinculador capaz de inhibir su antagonismo mutuo inicial, lo cual puede explicar la intensa actividad homosexual de las hembras de bonobo.

3.2 Sexo contra infanticidio

Otra línea de pensamiento relaciona la peculiar sexualidad femenina humana no con el vínculo de pareja, sino con la incertidumbre de la paternidad. Aquí el énfasis se pone no en nuestra actividad sexual superflua, sino en la imposibilidad de detectar o predecir la ovulación. La primera hipótesis que consideraré en esta línea interpreta nuestra ovulación encubierta como un mecanismo para prevenir el infanticidio (Hrdy 1981). Su proponente, la primatóloga Sarah Hrdy, se inspiró en la conducta de los langures, monos asiáticos cuyos machos pugnan por la posesión de haremnes de hembras. La intensa competencia masculina hace muy difícil que un macho conserve su harén más de dos o tres años. Desde el punto de vista del macho que acaba de hacerse con un harén, las hembras que estén lactando no serán fecundables hasta que hayan destetado a sus crías, y el tiempo apremia. Si el usurpador quiere engendrar el máximo número de hijos propios antes de ser desplazado a su vez por un rival, debe intentar suprimir a las crías presentes para que sus madres entren de nuevo en celo lo antes posible, y casi siempre lo consigue a pesar de la resistencia materna. Así, cada vez que un harén cambia de dueño, las madres pagan el precio de la competencia masculina. Lo interesante aquí es que Hrdy observó que las hembras ya preñadas «simulaban» estar en celo invitando a la cópula al usurpador. Hrdy interpretó esta conducta como un ardid para engañar al macho acerca de la paternidad de los embriones engendrados por su predecesor (Hrdy 1977). Sin embargo, observaciones posteriores han evidenciado que esta táctica es bastante poco efectiva, pues el macho suele reconocer y matar a las crías de su predecesor (en particular las de sexo masculino) aunque haya copulado antes con sus madres (Sommer 1987; Rajpurohit y Sommer 1991).

El infanticidio ha sido documentado en catorce especies de primates, entre las que se cuentan nuestros parientes más cercanos, gorilas y chimpancés. Para las hembras afectadas, el infanticidio representa la pérdida de su inversión parental, un coste evitable si se relaja la competencia masculina. Según Hrdy, una manera de conseguirlo es confundir la paternidad. Si el estro es manifiesto y corto, un macho dominante puede monopolizar a la hembra el tiempo suficiente para asegurar su paternidad; el problema es que los machos rivales estarán igualmente seguros de que la futura cría es ajena, lo que la convierte en blanco potencial de sus ataques. Pero una hembra que se mostrara dispuesta a copular la mayor parte del tiempo y cuya ovulación pasara inadvertida podría aparearse con numerosos machos sin que ninguno de ellos pudiera monopolizarla y de manera que cualquiera de ellos pudiera ser el padre de la criatura, cosa que en teoría los disuadiría de matarla. La ovulación inadvertida también contribuiría a evitar las peleas por acceder a las hembras manifiestamente fecundables, lo que permitiría la convivencia pacífica y la cooperación entre los machos. En resumen, allí donde otros quieren ver un mecanismo para la estabilización de la monogamia, Hrdy ve un mecanismo para confundir la paternidad a través de una promiscuidad desaforada.

Una predicción de la hipótesis de Hrdy es que la ovulación encubierta es más probable que evolucione en especies en las que los machos ejercen un dominio despótico sobre las hembras, de manera que si éstas anunciaran su ovulación no podrían evitar ser monopolizadas por el macho de más alto rango. Pues bien, lo que se observa es justo lo contrario. Las hembras de papiones, chimpancés y la mayoría de especies de macacos tienen estros llamativos a pesar de que los machos dominan sobre las hembras; en cambio, en otros primates sociales cuyas hembras tienen un estro poco o nada evidente (como es el caso del cercopiteco de cara negra o el macaco rabón) o tan ampliado que la ovulación pasa inadvertida (como ocurre en el bonobo) la

dominancia masculina es incompleta y las alianzas femeninas impiden que los machos impongan su ley. Aunque no es irrazonable pensar que la conducta femenina promiscua en las especies sociales cuyos grupos incluyen varios machos adultos («grupos multimacho» en la jerga primatológica) tiene algo que ver con la evitación del infanticidio, no parece que las hembras necesiten ocultar su ovulación para introducir incertidumbre en la paternidad.

Hrdy contempla el infanticidio como un aspecto de la competencia masculina que perjudica a la generalidad de las hembras. Esto puede valer para la poliginia de harén, pero no necesariamente para los grupos multimacho. En este último caso el infanticidio puede favorecer a unas hembras en detrimento de otras. Los chimpancés, por ejemplo, perpetran un canibalismo selectivo sobre las crías de hembras subordinadas. Los chimpancés machos cometen dos tipos de infanticidio: uno que afecta a madres de comunidades vecinas (cuyos hijos han sido engendrados por machos extraños) y otro que afecta a hembras inmigrantes jóvenes, relegadas a la periferia del territorio comunal (Hiraiwa-Hasegawa 1988; Nishida y Kawanaka 1985). Este infanticidio intragrupal es perpetrado por los machos dominantes de la comunidad. Es casi seguro que las madres afectadas han copulado más de una vez con esos mismos machos, por lo que no puede excluirse la posibilidad de parricidio. Esto debería inhibir el impulso caníbal masculino, pero en una situación de competencia intensificada una hembra dominante puede manipular la tendencia infanticida de los machos en beneficio propio. Dado que las hembras suelen estar demasiado dispersas para que un macho pueda monopolizarlas a todas, los machos dominantes tienden a concentrar su esfuerzo reproductor en las hembras de alto rango (las cuales lo tienen más fácil para sacar adelante a sus crías, pues además de acaparar el alimento ocupan el centro del territorio, donde están a salvo de las incursiones de los machos vecinos). En estas condiciones, lo último que querría una hembra cotizada es

ocultar su ovulación, pues su interés es maximizar la probabilidad de ser fecundada por un macho de alto rango. En efecto, las hembras de chimpancé anuncian su ovulación mediante hinchazones genitales exageradas, y las más solicitadas copulan sin descanso con la camarilla de machos dominantes, especialmente en el punto álgido del estro, cuando la probabilidad de fecundación es máxima. Esta conducta minimiza las posibilidades de que una hembra dominante sea fecundada por un macho subordinado o extraño, lo cual «inmuniza» a la futura cría por partida doble, pues no sólo será respetada por los machos dominantes (cualquiera de los cuales puede ser su padre), sino que éstos la defenderán ante cualquier otro infanticida potencial.

Las crías de las hembras periféricas son de paternidad más dudosa, lo que las convierte en víctimas propiciatorias. En condiciones de competencia exacerbada por exceso de población o escasez de recursos, los machos dominantes podrían «decidir» eliminar una parte de las crías de la comunidad para garantizar la supervivencia de las propias. En tal caso deberían dirigir sus ataques a las madres periféricas, pues de esa forma minimizarían la probabilidad de parricidio. Sea o no ésta la explicación del infanticidio selectivo en los chimpancés, es obvio que esta conducta beneficia a las hembras dominantes tanto como a los machos. (De todas maneras, en condiciones normales la posibilidad de parricidio debería inhibir a los machos, lo cual puede explicar por qué el infanticidio es anecdótico en las especies promiscuas en comparación con el que se da en las especies que forman harenes.)

Una prueba de que este infanticidio intragrupal conviene a las hembras dominantes es que de vez en cuando lo perpetran ellas mismas (Goodall 1977, 1986). Hay que decir que esta conducta es poco frecuente, aunque quizás lo sería más si los machos no hicieran el trabajo por ellas. El ejemplo del gorrión, cuyas hembras son tanto o más infanticidas que los machos, es interesante porque, mientras los machos cometan

infanticidio en un contexto monógamo (suelen matar a las crías de las viudas para emparejarse con ellas), las hembras lo perpetran en un contexto poligínico (cerca del 10% de los machos de gorrión forma unidades bígamas o trígamas) sobre las crías de las hembras secundarias (Veiga 1990). Hay al menos una especie mamífera en la que el infanticidio es una conducta exclusivamente femenina: se trata del licaón, el conocido perro salvaje de la sabana. Al igual que en los chimpancés, son las hembras las que abandonan su grupo natal al hacerse adultas. Las jaurías de machos emparentados cooperan en la caza y alimentan a las crías y madres lactantes con la carne que obtienen. El tamaño de las camadas (diez cachorros de media) hace que los machos tengan que emplearse a fondo para alimentar a la prole de una sola madre, lo que contribuye a exacerbar la competencia entre las hembras adultas del grupo, hasta tal punto que, cuando paren dos hembras en una misma temporada de cría, la dominante procede a eliminar los cachorros de la subordinada (Van Lawick 1974).

3.3 Ovulación encubierta, monogamia y adulterio

Por todo lo dicho, no parece que la amenaza del infanticidio pueda explicar el encubrimiento de la ovulación ni en nuestra especie ni en ninguna otra. Cabe pensar que la ovulación encubierta de la hembra humana evolucionó en un contexto de cooperación masculina y competencia femenina, y no de rivalidad despiadada entre machos infanticidas. En la mayoría de pueblos cazadores-recolectores los varones permanecen en su comunidad natal y las mujeres se trasladan a la de sus maridos, una pauta que presumiblemente se remonta a los ancestros del género humano. El parentesco cercano entre los machos del grupo propició la conversión de nuestros antecesores en cazadores cooperativos y solidarios, a semejanza de los licaones (con la importante diferencia de que las

mujeres no dan a luz camadas de diez retoños, sino que se han mantenido fieles a la pauta primate de una sola cría por parto).

Los chimpancés también cooperan de vez en cuando para atrapar presas y comparten la carne en mayor medida que cualquier otro alimento, lo que nos proporciona una imagen bastante aproximada de nuestros ancestros protohomínidos. Pero las hembras de chimpancé no sólo no esconden su ovulación, sino que la anuncian de manera ostensible. La otra diferencia clave entre *Pan* y *Homo* es nuestro vínculo de pareja. ¿Existe alguna conexión entre nuestra ovulación encubierta y nuestra predisposición monógama?

Así lo creen los zoólogos Richard Alexander y Katharine Noonan, cuya teoría viene a ser una reformulación de la tesis del sexo al servicio de la familia nuclear monógama (Alexander y Noonan 1979). A diferencia de las otras especies monógamas, cuyas familias ocupan territorios separados y se muestran agresivas con las familias vecinas, las familias humanas comparten un territorio comunal con otras familias con las cuales cooperan económicamente. En esta situación, la omnipresencia de otras hembras fecundables habría constituido una tentación para los machos humanos ancestrales. Según Alexander y Noonan, para una hembra homínida necesitada del suministro de carne y la protección de su consorte, anunciar su ovulación habría sido una táctica desastrosa: su pareja habría sabido cuándo era el momento justo para dejarla preñada, lo que le habría permitido dedicar el resto del tiempo a seducir a las hembras vecinas fecundables, confiado en que ningún donjuán podía cargarle con un hijo bastardo. El resultado habría sido un padre mujeriego, una madre desatendida y unos niños subalimentados y desamparados. En cambio, la ausencia de pistas acerca de su estado fértil habría obligado a su consorte a mantenerse a su lado para inseminarla regularmente a lo largo de todo el ciclo menstrual con objeto de asegurar la fecundación y para evitar que copulara con algún vecino en su

ausencia, pues sólo así tendría garantizada su paternidad. Como contrapartida, el macho se habría visto liberado de la preocupación de que el estro de su consorte llamase la atención de los otros machos del grupo justo cuando la fecundación era más probable. Esta confianza en la propia paternidad le habría animado a invertir en su descendencia sin temor al fraude genético. El resultado sería un padre entregado a su familia y unos niños rollizos y saludables. En resumen, Alexander y Noonan sustituyen el cebo sexual por la confianza en la paternidad como fundamento de la vocación monógama del macho humano.

Esta teoría permite soslayar en parte las dificultades que plantea la tesis del sexo como vinculador de la pareja, pero deja un cabo suelto: si lo que el macho pretende al permanecer junto a la hembra es asegurar su paternidad, ¿por qué seguir pegado a ella una vez preñada, cuando la posibilidad de concepción ilegítima queda excluida? Por mucho que la hembra oculte su ovulación, no podrá ocultar su maternidad durante mucho tiempo. Ante la visión de unas mamas y un vientre dilatados (signos evidentes de embarazo) o la presencia de una cría lactante (otro indicador de infecundidad transitoria) el macho podría optar por irse con otra hembra fecundable. La ovulación encubierta sería insuficiente para retener al macho precisamente cuando más bienvenida sería su aportación.

La conjetura de Alexander y Noonan se basa en el presupuesto ideológicamente sesgado de que la confianza en la paternidad es una condición necesaria para la evolución de la inversión parental masculina. Ahora bien, si la aportación paterna contribuye decisivamente a la supervivencia y reproducción de los hijos, entonces la selección natural debe favorecer la evolución de padres de familia entregados y penalizar a los machos que opten por eludir la inversión parental; y también debe penalizar a las hembras adúlteras que tengan hijos de machos con poca vocación paternal, pues éstos les darán menos nietos (asumiendo que los hijos heredan la

conducta equivocada del padre). En esta coyuntura evolutiva, la fidelidad femenina a un macho instintivamente monógamo frente a los rivales no monógamos beneficia a ambos consortes. En otras palabras, si la inversión paterna es decisiva, la selección natural debe favorecer tanto a los machos monógamos como a las hembras fieles. La confianza en la paternidad se deriva de esta confluencia de intereses. Decir que es una condición necesaria para que los machos apuesten por la monogamia transmite la engañosa idea de que la estrategia reproductora de una especie viene impuesta por el sexo masculino (lo cual tendría sentido si fuera cierto que la monogamia siempre beneficia al sexo femenino, pero ya hemos visto que esta presunción es falsa). Si existe confianza en la paternidad es porque el adulterio no interesa a las hembras. Una vez la selección natural ha descartado a los machos que eluden la inversión parental, para una hembra sí será ventajoso engañar a su consorte con un macho vecino mejor dotado. A efectos de propagación de los propios genes, para las hembras siempre será ventajoso aparearse con los machos de más éxito reproductivo (y para un macho monógamo siempre será ventajoso engendrar hijos bastardos, siempre y cuando ello no implique desatender a la propia familia). Como hemos visto a propósito de las aves que practican la crianza biparental, el fantasma del adulterio no puede disuadir a los machos de apostar por la monogamia si ésta es la estrategia óptima. Los hijos bastardos son la cuota que tienen que pagar por asegurar su continuidad genética haciéndose monógamos (como el infanticidio es la cuota que pagan las hembras por promover la poliginia).

Para el antropólogo Donald Symons, la ovulación encubierta podría tener un sentido adaptativo diametralmente opuesto al que le atribuyen Alexander y Noonan. Según Symons, si el interés del macho es certificar su paternidad para poder invertir en su descendencia con plenas garantías, entonces haría mejor en emparejarse con una hembra cuya ovulación fuera

detectable, pues de esa forma podría vigilarla con el máximo celo en los días más críticos y relajarse el resto del tiempo, además de no malgastar energía y esperma en cópulas estériles. Symons argumenta que la incapacidad de detectar la ovulación difícilmente puede contemplarse como una ventaja para el macho, por lo que cabe suponer que la ovulación encubierta evolucionó porque beneficia al sexo femenino.

Lo que Symons propone es que la ovulación encubierta habría permitido a las mujeres ancestrales despistar a sus consortes acerca de la posibilidad de cargarles con un hijo bastardo. Al enmascarar su ovulación, la mujer habría incrementado sus opciones de burlar la vigilancia de su pareja para dejarse fecundar por un amante mejor dotado. De esa forma las mujeres habrían podido acceder a los mejores padres biológicos para sus hijos sin renunciar a la inversión parental del consorte. Así, donde Alexander y Noonan ven un mecanismo para incrementar la confianza en la paternidad, Symons ve un mecanismo para facilitar la infidelidad femenina (Symons 1979).

El punto débil de la conjetura de Symons es que la ovulación encubierta despista a la propia mujer tanto como a su consorte; en estas condiciones, éste siempre tendrá más posibilidades que cualquier amante ocasional de ser el padre de los hijos que nazcan, con tal de que mantenga un retén de espermatozoides activos en el útero de su pareja a la espera de un eventual óvulo. Esto respaldaría hasta cierto punto la interpretación de Alexander y Noonan, a menos que las mujeres sí puedan «presentir» de alguna manera su ovulación. Así lo sugieren diversos estudios que evidencian cierta correlación entre la fase del ciclo menstrual y variables como la frecuencia copulatoria, la ocurrencia de orgasmo o el apetito sexual femenino, con máximos que tienden a coincidir con la máxima probabilidad de fecundación (Udry y Morris 1968; Adams et al. 1978). Pero, aun suponiendo que estas evidencias sean algo más que meros artefactos estadísticos, es dudoso que la infidelidad haya tenido un papel tan decisivo en la evolución

de la sexualidad humana. Si hubiera sido así, es de suponer que la selección natural habría favorecido a los varones capaces de detectar la ovulación de sus consortes, lo que les habría permitido defenderse intensificando su posesividad y su frecuencia copulatoria en los días claves para vencer en la competencia espermática con los posibles rivales (igual que hacen los machos de otras especies monógamas).

De hecho, no es del todo cierto que el cuerpo femenino no ofrezca ninguna pista al respecto. Hay unos cuantos indicadores sutiles, pero suficientes para que la selección natural se hubiera puesto a trabajar si hubiera mediado alguna presión selectiva relevante en tal sentido. El más inmediato es el olor: se sabe que tanto la intensidad como la calidad de los olores vaginales varían a lo largo del ciclo menstrual de una forma detectable tanto por los varones como por las mujeres (Doty et al. 1975), y lo mismo puede decirse del moco vaginal. Por otra parte, el intrigante fenómeno de la sincronización de los ciclos menstruales en los internados femeninos evidencia que durante la fase ovulatoria las mujeres emiten feromonas (hormonas liberadas con el sudor y difundidas por el aire) capaces de alterar los biorritmos de sus congéneres (McClintock 1971; Kiltie 1982). Lo más probable es que la sincronía ovulatoria sea sólo un epifenómeno, pues se da en condiciones muy poco naturales. Es posible que la función ancestral de estas misteriosas feromonas fuera inhibir la ovulación y reproducción de las hembras rivales. Hay evidencias de que esto es así en diversas especies de primates y otros mamíferos (Peláez et al. 1996). Si el cuerpo femenino responde a las feromonas de otras mujeres, parece obvio que el cuerpo masculino también podría hacerlo si ello tuviera algún valor selectivo, o lo hubiese tenido en el pasado. Sin embargo, no hay ninguna evidencia de que los varones encuentren más deseables a sus parejas en la fase ovulatoria del ciclo menstrual.

3.4 Sexo a cambio de carne

La última hipótesis que consideraré (la más plausible a mi juicio, con las precisiones y adiciones que desarrollaré en las secciones 3.5, 3.6 y 3.7) es otra conjetura de Symons, quien en este caso se inspiró en un detalle significativo de la conducta de los chimpancés a la hora de compartir la carne (Symons 1979). Aunque predominantemente vegetarianos, a los chimpancés les encanta la carne, hasta el punto de que son los únicos primates no humanos que practican la caza cooperativa. Esta actividad la llevan a cabo partidas de machos adultos que actúan de forma coordinada para atrapar presas pequeñas, casi siempre monos (Goodall 1986). En tales ocasiones las relaciones de dominancia se relajan: la presa pertenece a quien la captura con independencia de su rango, y los participantes en la cacería se reparten la pieza sin apenas disputas. Dado que las hembras no suelen sumarse a estas partidas de caza, los machos tienden a hacer caso omiso de sus peticiones de carne, excepto cuando la demandante está en estro (McGrew 1979). De hecho, las hembras en tal estado parecen ser conscientes del influjo que ejercen sobre los machos, pues se aproximan a ellos con bastante más descaro de lo habitual, llegando casi a arrebatárselas la comida de las manos, cosa que nunca osarían hacer en condiciones normales.

El que las hembras de chimpancé tengan un acceso más fácil a la carne cuando están en estro llevó a Symons a proponer que, a medida que la caza fue adquiriendo una importancia económica creciente durante la evolución humana, los costes de un estro prolongado habrían quedado compensados por la posibilidad de acceder a la carne obtenida por los machos. En consecuencia, la selección natural habría favorecido la evolución de un estro permanente que habría permitido a las hembras utilizar su atractivo sexual continuado para explotar un recurso masculino tan valioso como impredecible. La tan debatida ovulación oculta

se convierte así en un epifenómeno, un producto secundario de la ampliación del estro a todo el ciclo menstrual. De hecho, si se tiene en cuenta la actividad sexual estéril que acarrea, es más bien un inconveniente. La ovulación oculta no tiene ninguna ventaja adaptativa; al contrario, es el precio de la perpetuación del estro como mecanismo para la redistribución de los recursos explotados por machos y hembras.

Mientras que otras interpretaciones ponen el énfasis en la ampliación de la receptividad sexual femenina, en ésta lo fundamental es el mantenimiento del atractivo sexual más allá de la fase ovulatoria del ciclo menstrual, pues la receptividad ampliada no tendría mucho sentido si los machos no se sintieran motivados a copular. Lo adaptativo aquí es la capacidad de inhibir cualquier reticencia masculina a compartir la carne a base de seducción erótica. Por otra parte, la selección natural habría favorecido a aquellos machos que hicieran un mejor uso de su mercancía para propagar más efectivamente sus genes, ya como alimento para su parentela ya como moneda de cambio para «comprar» apareamientos. De hecho, y puesto que el producto de la caza que efectúan los chimpancés es bastante exiguo, se ha especulado que la principal motivación de esta actividad es más sexual que nutricional.

Cuando una partida de chimpancés localiza un grupo de monos en lo alto de un árbol, la decisión de emprender una cacería depende del número de machos presentes (pues la probabilidad de éxito aumenta con el tamaño de la partida) y, sobre todo, de la presencia de hembras en estro. Esta correlación entre caza y estro podría deberse simplemente a que los machos tienden a congregarse en torno a las hembras fecundables, o a que es más probable encontrar una hembra en estro en un grupo numeroso que en un grupo pequeño; pero, aunque la evidencia observacional es poco concluyente, algunos primatólogos han sugerido que los chimpancés cazan para granjearse a las hembras en estro. Lo que parece claro es que éstas tienen prioridad a la hora de recibir carne y, como

contrapartida, se muestran proclives a copular preferentemente con los machos que han sido generosos con ellas (Teleki 1973; Stanford et al. 1994, Stanford 1999).

Se podría pensar, pues, que los machos intercambian carne por apareamientos o, mejor, que las hembras intercambian apareamientos por carne, pues los machos nunca la ofrecen por iniciativa propia. Es tentador establecer una analogía entre la cesión de carne a las hembras fecundables y la prostitución humana, en el sentido de que los machos ofrecen un recurso material a cambio de favores sexuales; pero lo cierto es que los machos de chimpancé nunca «compran» sexo por iniciativa propia. La visión de la hinchazón genital parece tener simplemente un efecto ablandador de la resistencia del macho ante las peticiones de la hembra. En realidad, la transacción es más un robo tolerado que otra cosa, de manera que los beneficios reproductivos de la caza para los machos son, en cualquier caso, indirectos. Aunque las pruebas de este intercambio entre los chimpancés no convencen a todos los primatólogos, es razonable asumir que tales transacciones debieron tener un papel fundamental en la evolución temprana del género humano, a medida que la caza fue adquiriendo importancia como alternativa a la recolección.

3.5 La división sexual del trabajo

En los chimpancés, como en nuestra especie, la caza es una actividad casi exclusivamente masculina. Pero la diferenciación de roles entre los chimpancés está muy lejos de la división sexual del trabajo característica de las sociedades de cazadores-recolectores y, en mayor o menor medida, de todas las sociedades humanas. A diferencia del chimpancé macho, que pierde todo interés en la hembra de sus deseos cuando ésta deja de estar en estro, el macho humano mantiene un estrecho, celoso y duradero vínculo sexual y afectivo con una hembra consorte.

Su principal motivación para cazar no es comprar cópulas puntuales, sino proveer de carne a los suyos. En todas las comunidades que viven de la caza y la recolección de vegetales silvestres, el varón comparte la carne que obtiene con su mujer y ésta comparte con él los vegetales que recoge. Esta división sexual del trabajo se da incluso en las sociedades más igualitarias. Aunque, por regla general, la condición femenina entre los cazadores-recolectores es bastante más digna que entre los pueblos agrícolas, no por ello los roles masculino y femenino están menos diferenciados, lo que sugiere que esta asimetría de roles sexuales es muy anterior a la evolución cultural del patriarcado y la subordinación femenina.

La mayoría de antropólogos explica la ubicuidad de la división sexual del trabajo porque promueve la confluencia de intereses y la cooperación económica racional entre ambos sexos dentro de la familia nuclear monógama. Aun suponiendo que nuestros ancestros comenzaran a cazar para granjearse los favores sexuales de las hembras, el suministro de carne por parte masculina acabó convirtiéndose en una cláusula ineludible del contrato reproductor entre varones y mujeres. De acuerdo con la tesis tradicional, la división sexual del trabajo fue un paso crucial en la evolución temprana del género humano, que posibilitó nuestra supervivencia en las secas praderas africanas. La caza era un recurso demasiado aleatorio para unos primates lentos y carentes de las armas de los carnívoros especialistas, y los vegetales disponibles eran demasiado pobres en proteínas y difíciles de digerir por nuestros intestinos no especializados. Sin embargo, la explotación de ambos nichos ecológicos sí habría constituido un modo de vida viable.

La regla general entre los cazadores-recolectores contemporáneos es que los varones se dediquen a la caza y las mujeres a la recolección. Las aportaciones relativas de unos y otras varían desde el carnivorismo extremo de los inuit (esquimales) del Ártico hasta la dieta predominantemente

vegetariana de los bosquimanos !kung del Kalahari. (Aun así, el exiguo 20% de la dieta que aportan los varones !kung representa un consumo de carne cinco veces mayor que el de los chimpancés más carnívoros.) La proteína animal procurada por las mujeres consiste principalmente en invertebrados y vertebrados pequeños, presas pequeñas que se obtienen escarbando o recolectándolas de una en una. Parece obvio que esta división sexual del trabajo vino impuesta en parte por la biología, pues la caza, que además de requerir esfuerzos violentos implica cierto riesgo para la integridad física, es una actividad poco recomendable para las mujeres grávidas o con hijos dependientes, lo que explica que el sexo femenino se dedique usualmente a actividades más seguras y llevaderas a poca distancia del campamento. Pero la división sexual del trabajo fue también un avance económico que permitió al género humano explotar eficientemente dos nichos ecológicos complementarios.

La inversión parental masculina en forma de suministro de carne es un rasgo distintivo de nuestra especie que nos distancia de los otros primates. En la visión antropológica tradicional, los varones cazan para proveer de carne a sus parejas e hijos dependientes, como hacen los zorros y otros carnívoros monógamos, y tanto la monogamia como la división sexual del trabajo se remontan a los orígenes mismos del género humano. Durante mucho tiempo esta teoría se consideró tan obviamente verdadera que nadie se molestó en contrastarla. En los últimos años, sin embargo, el estudio detallado de la economía de ciertas comunidades representativas del modo de vida cazador-recolector ha arrojado alguna que otra sorpresa.

Los aché son indígenas de la selva paraguaya que hasta principios de los setenta permanecieron apegados a su estilo de vida de cazadores-recolectores nómadas, antes de recluirse en reservas gestionadas por misioneros. Por aquél entonces su población total sumaba menos de 600 personas distribuidas en doce bandas. En la actualidad son campesinos sedentarios,

aunque siguen pasando bastante tiempo en el bosque. La caza y la recogida de miel silvestre (que requiere trepar a los árboles) es competencia de los varones, mientras que las mujeres recolectan frutos silvestres, larvas de coleópteros xilófagos (una fuente estimable de proteína y grasa) y médula de palma, su tradicional fuente de almidón. Los varones cazan monos, armadillos, pacas y, de tarde en tarde, algún pecarí (cerdo salvaje) o guazupitá (venado de bosque), animales de hasta cuarenta kilos de peso.

Una primera observación significativa es que los cazadores afortunados no reservan toda la carne que pueden para su familia, sino que son sumamente pródigos con sus camaradas, hasta el punto de que quien mata una presa grande suele ser el que se queda con la parte más pequeña del reparto. Como casi todos los pueblos cazadores-recolectores, los aché son igualitarios y desprendidos. En consecuencia, las tres cuartas partes del alimento consumido por un aché medio provienen de otros miembros de la tribu ajenos a su núcleo familiar. Pero esta generosidad se restringe en gran medida a la carne. También en esto los aché son cazadores-recolectores típicos (Kaplan y Hill 1985a; Hill 1992).

La familia nuclear humana es una asociación cooperativa cohesionada por el nepotismo. Como en cualquier otra monogamia, ambos consortes están igualmente interesados en que sus hijos comunes sobrevivan y les den muchos nietos, por lo que el hecho de que los varones provean de alimento a sus mujeres e hijos es poco problemático desde el punto de vista evolutivo; a fin de cuentas, lo mismo hacen los machos de muchas otras especies. Lo que ya no resulta tan obvio es por qué, en las comunidades que subsisten de lo que ofrece el ecosistema local, los cazadores no se limitan a proveer a sus familias en vez de prodigar la carne entre sus colegas.

La compartición del alimento no es privativa de la especie humana: leones, lobos, hienas y otros cazadores cooperativos comparten la presa, aunque no se puede decir que lo hagan de

buen grado, pues los individuos más dominantes suelen saciarse primero antes de dejar que los otros prueben bocado. Los chimpancés son bastante más condescendientes que los carnívoros especializados a la hora de compartir la carne. Es raro que un individuo monopolice una presa y más aún que se apropie la de otro haciendo valer su rango. La cesión de carne puede ser una forma de congraciarse con otro o hacerse acreedor a algún favor en el futuro, de manera que la reciprocidad importa más que la jerarquía a la hora de repartirse la presa. Pero los chimpancés nunca ofrecen alimento por iniciativa propia. La compartición del alimento, cuando se da, siempre responde a una petición expresa o no pasa de ser un robo tolerado (De Waal 1989).

La tendencia masculina a compartir el producto de la caza se insinúa ya en los chimpancés, lo que sugiere que esta conducta es un legado de nuestros ancestros prehomínidos, muy anterior a la evolución de la monogamia y la compartición del alimento entre los miembros de la familia nuclear. Tanto entre los chimpancés como entre los cazadores humanos la carne es, con mucho, el alimento que más se comparte. La cuestión que se plantea es qué tiene de especial la carne para que se comparta en mayor medida que los vegetales. Dos factores contribuyen a hacer de la carne un alimento no monopolizable. El primero es que su obtención suele requerir la cooperación de varios individuos. Como los leones, los licaones o las hienas, nuestros ancestros homínidos eran cazadores cooperativos cuyo éxito dependía de la ayuda mutua. Ahora bien, un individuo debe tener algún aliciente para avenirse a cooperar con sus rivales genéticos. Si los individuos dominantes se apropiaran las presas, los otros no tendrían ningún interés en ayudarles a mantenerse bien nutridos. Así pues, la caza cooperativa sólo puede convertirse en una estrategia evolutivamente estable si las relaciones de dominancia se relajan lo bastante para que todos los participantes puedan sacar tajada.

Pero esto no es suficiente para explicar el igualitarismo de los cazadores-recolectores. Obviamente, cuando la presa es

lo bastante grande para que todos puedan comer hasta hartarse el reparto no plantea problemas. Sin embargo, es improbable que los cazadores protohumanos fueran capaces de matar animales grandes. Si la presa no diera para mucho más de una ración, la caza cooperativa podría entenderse como una rifa en la que participan varios jugadores y sólo uno (el que cobra la pieza) gana. En tal caso aún habría un aliciente para sumarse a la partida (la oportunidad de obtener un premio) aunque la carne no se compartiera. Ahora bien, los cazadores aché se reparten equitativamente tanto las piezas grandes como las pequeñas, cosa que no hacen con los productos de la recolección.

El segundo factor es que la carne es un recurso incierto. En comparación con la recolección, más predecible y uniforme en cuanto a rendimiento diario, la caza es una lotería. Hasta el más competente de los cazadores depende de la suerte para cobrar alguna pieza. Por otra parte, el producto de la caza es altamente variable: un día puede ser pantagruélico y el siguiente nulo. Entre los aché, no es raro que los cazadores vuelvan al poblado de vacío, y al final de una jornada de caza ordinaria es habitual que la mitad de los miembros de la partida no haya cobrado nada en absoluto; pero cuando alguien caza un pecarí hay carne para todos. Si un cazador tuviera que depender de su propia suerte, a menudo pasaría hambre y a veces tendría más carne de la que podría consumir. Al hacer extensivo el reparto de las piezas grandes a todos los miembros de la partida, hayan colaborado o no en la captura, los cazadores renuncian a la posibilidad de un premio gordo para asegurarse un sueldo se-manal. De esta manera, la buena fortuna de unos pocos mitiga la mala suerte de la mayoría, lo que a la larga beneficia a todos (Kaplan y Hill 1985a). Así pues, la compartición del producto de la caza permite reducir la incertidumbre en el suministro de carne sin modificar su valor promedio (o incluso incrementándolo, si se tiene en cuenta que de esa forma no se malogran los excedentes ocasionales) (Winterhalder 1986).

Pero el resultado más inesperado del estudio de la economía aché concierne a los rendimientos respectivos de las estrategias alimentarias masculina y femenina. Aunque el producto máximo de la caza es mucho mayor que el de la recolección cuando se cobra una pieza grande, la aportación diaria media de los varones, medida en calorías, es en realidad *inferior* a la de las mujeres. La razón es bien sencilla: son más los días en que los cazadores vuelven al poblado de vacío que los días afortunados en que se dejan caer con un pecarí. En contra de las teorías que fundamentan la evolución de la monogamia humana en la dependencia económica femenina, resulta que la aportación de las mujeres, lejos de ser un simple «complemento» dietético, constituye el grueso de la manutención familiar. De hecho, estudios anteriores a la conversión parcial de los aché en campesinos demuestran que las mujeres obtenían alimento suficiente para ellas mismas y sus hijos. Lo mismo vale para los otros pueblos preagrícolas que aún sobreviven. Así pues, podría parecer que los varones aché habrían sido más útiles a sus familias si se hubieran sumado a las mujeres en las tareas de recolección en vez de perder el tiempo rastreando presas improbables en la selva.

3.6 *La caza como ostentación masculina*

Se puede objetar que la estimación de las aportaciones masculina y femenina en términos de calorías es una medida muy burda que no tiene en cuenta la calidad del alimento considerado. La carne aporta proteínas de alta calidad, hierro, vitamina B12 y grasas esenciales difíciles de obtener en cantidad suficiente por vía vegetal y necesarias para la absorción de las vitaminas A, D, E y K, todo lo cual la hace bastante más nutritiva que la mayoría de alimentos vegetales. Pero las mujeres también obtienen alimentos ricos en proteínas y grasas: frutos secos, invertebrados y vertebrados pequeños.

El que los alimentos recolectados constituyan una dieta lo bastante nutritiva dependerá de lo que ofrezca el ecosistema local. Por ejemplo, las mujeres inuit del Ártico dependían por completo de los varones para una buena alimentación, al menos en invierno, cuando la producción vegetal cae en picado, mientras que las mujeres !kung del Kalahari recogen suficientes nueces de mongongo (un arbusto abundante en la zona) para cubrir sus necesidades dietéticas. Puesto que no cabe dudar de que el género humano evolucionó en África y no en el Ártico, no es en absoluto obvio que fuese la indispensabilidad de la provisión de carne lo que propició la evolución de la monogamia humana.

También se puede objetar que los aché, que viven en la selva sudamericana y no en la sabana africana, quizá no sean un buen modelo de la humanidad ancestral. En la actualidad, los cazadores-recolectores puros están confinados en regiones de pluviosidad muy alta o muy baja, donde la agricultura o la ganadería son impracticables o antieconómicas. En un extremo están los cazadores-recolectores de selva, un ecosistema donde abunda la fruta y escasean los mamíferos grandes, y en el otro están los cazadores-recolectores de desierto, como los !kung del Kalahari, en cuyo hábitat tampoco proliferan los mamíferos grandes pero abundan los frutos secos, bulbos y tubérculos. Ahora bien, el género *Homo* evolucionó en la sabana africana, un ecosistema en el que medraban los grandes herbívoros, cuyos inmensos rebaños proporcionaban sustento a una gran variedad de carnívoros (incluidos los homínidos). El registro fósil sugiere que nuestros ancestros ya eran consumados cazadores de animales grandes hace más de un millón de años, lo que obliga a extremar la cautela a la hora de sacar conclusiones sobre la humanidad ancestral a partir del modo de vida de los cazadores-recolectores contemporáneos.

Por fortuna, todavía perviven algunas comunidades aisladas que pueden darnos una imagen más aproximada de nuestros ancestros africanos en lo que respecta a hábitat y economía de

subsistencia. Es el caso de los hadza de Tanzania, una etnia formada por unas cuantas bandas de cazadores-recolectores que suman menos de un millar de personas y que siguen manteniéndose bastante fieles a su modo de vida tradicional. Como los aché, los varones hadza se dedican a cazar y las mujeres a recolectar vegetales silvestres y animales pequeños. Pero en el territorio de los hadza se pueden encontrar antílopes del tamaño de un caballo, jirafas y hasta elefantes de más de seis toneladas de peso. En consecuencia, la caza mayor es mucho más productiva para los hadza que para los aché, aunque a costa de una gran incertidumbre, pues cobrar una pieza del tamaño de una jirafa puede requerir varios meses de espera. En este caso aún resulta más obvia la conveniencia del reparto equitativo de la carne que pueda obtener cada cazador por separado (Hawkes et al. 1991).

Sin embargo, la generosidad indiscriminada plantea un problema: si uno está rodeado de vecinos deseosos de regalar comida, ¿por qué molestarse en trabajar para comer? La cesión de alimento sin ninguna contrapartida propicia la evolución de parásitos sociales, razón por la cual cabría esperar que los cazadores comparten preferentemente sus capturas con los más competentes de entre sus colegas, de quienes es más probable que reciban una compensación en el futuro. Pero ni los hadza ni los aché se muestran exigentes en este sentido: todos los miembros de la comunidad participan de la carne obtenida en una jornada de caza, y a nadie parece importarle que otros se coman el producto de su trabajo. Esto plantea otro problema: ¿por qué empeñarse en cazar animales grandes cuya carne no se puede monopolizar? ¿Por qué no dedicarse a cazar mamíferos pequeños o aves que, además de ser inofensivos y fáciles de matar, permiten abastecer de carne a la propia familia sin necesidad de trabajar para alimentar a todo el grupo?

Una posible respuesta es que la caza mayor quizá tenga un valor selectivo más sutil e indirecto que la simple inversión parental masculina en forma de carne. De hecho, parece existir

cierta correlación entre el esfuerzo cazador y la incidencia del adulterio. Tanto los hadza como los aché son bastante promiscuos, y son precisamente los cazadores más reputados los que tienen más éxito como donjuanes, lo que puede explicar en parte el afán masculino por cobrar piezas cuanto más grandes mejor (Kaplan y Hill 1985b). En cambio, cuando los varones cazan o pescan más para sus familias que para la comunidad, como es el caso de los hiwi de Venezuela, tanto el tiempo y esfuerzo dedicados a la caza como la incidencia del adulterio disminuyen (Hawkes 1995; Ridley 1996; Gurven et al. 2000).

En vista de esto, la antropóloga Kristen Hawkes ha defendido la provocativa tesis de que la caza mayor es fundamentalmente una forma de ostentación masculina. Si se tratara sólo de proporcionar alimento a la familia, quizá sería mejor dedicarse a la recolección de vegetales, larvas y roedores, cuyo rendimiento medio puede ser incluso mayor (al menos en cuanto a calorías) que el de la caza; y si fuese necesario suplementar la dieta con algo de carne, la caza menor, más fiable a corto plazo, parece una opción más que aceptable. De esta forma, un padre podría asegurar el sustento de su familia sin tener que depender de la generosidad de sus vecinos. En vez de eso, el cazador ostentoso persigue presas grandes y difíciles de matar, por lo que muchos días vuelve de vacío. Pero de vez en cuando proporciona carne en abundancia a todo el poblado, con lo cual se gana la estima de sus camaradas y, lo que es más importante, la admiración femenina (que se traduce en la posibilidad de engendrar más descendencia a través del sexo extraconyugal). Ésta, más que el suministro de carne a la propia familia, podría ser la motivación última de la obsesión masculina por la caza mayor (Hawkes 1990).

De acuerdo con esta idea, el principal incentivo de los varones para intentar cazar una jirafa o un pecarí en vez de contentarse con una liebre o un armadillo sería, en última instancia, el sexo. Pero esto no resuelve la cuestión de fondo: ¿por qué las mujeres se entregan a los cazadores ostentosos? Si

el principal interés femenino fuese la inversión parental masculina, como sostiene la tesis de la naturaleza monógama del sexo femenino, entonces no se entiende por qué las mujeres favorecen la propagación de los genes de los ostentosos y desprecian a los cazadores de liebres. Se ha aducido que las mujeres obtienen beneficios materiales de sus relaciones adulteras (Hill y Kaplan 1988). Pero esta explicación ignora las motivaciones evolutivas profundas de la infidelidad femenina (en particular la ganancia de calidad genética). No menos simplista es la idea de que la principal motivación de la caza mayor sería obtener excedentes de carne con los que comprar servicios sexuales. Aun aceptando que los cazadores regalen carne de vez en cuando a sus amantes (suponiendo que puedan hacerlo sin despertar las sospechas del marido de turno) el soborno sexual por sí solo no explica por qué el cazador ostentoso se afana en cazar presas lo bastante grandes para proveer de carne a todo el mundo. (Si la carne sirviese para comprar sexo sin más, cabe pensar que los cazadores más competentes deberían dejar que los ineptos volviesen muchos días a casa de vacío, lo que seguramente incrementaría la proclividad de sus esposas a aceptar sobornos sexuales.)

El atractivo que ejercen los cazadores reputados es más intangible, y tiene que ver con la calidad genética. Ser un cazador eficiente requiere ciertas aptitudes físicas y mentales (sobre todo si uno no dispone de armas de fuego): vigor, puntería, buena vista, sagacidad, etc. En todas las culturas preagrícolas las mujeres admiraban a los cazadores más capaces y los prefieren como maridos o amantes. No sorprende demasiado, pues, que los varones se esfuerzen en labrarse una buena reputación como cazadores. También parece claro que matar animales imponentes y potencialmente peligrosos es un reto mayor que la caza de gallinas o liebres (y debió serlo aún más antes de la invención de artefactos como el propulsor o el arco y la flecha). Lo discutible de la tesis de Hawkes es hasta qué punto puede afirmarse que la ostentación masculina es la

principal justificación de la caza mayor. Esto implica poner en tela de juicio la interpretación clásica de la división sexual del trabajo dentro de la familia nuclear. Lejos de inscribirse en una estrategia óptima de explotación de los recursos disponibles por ambos consortes, el rol masculino de cazador obedecería a otro interés más «inconfesable»: antes que proveer de carne a su familia, la intención del cazador de piezas grandes es seducir a las mujeres de sus colegas.

La tesis de Hawkes, que concede a la caza una importancia económica nula, contiene un claro sesgo ideológico (en este caso feminista). Esto no implica que sea falsa, por supuesto, pero una evaluación más detallada de los rendimientos de la caza evidencia que la caza mayor proporciona más calorías por persona y hora de trabajo que la caza menor (Hawkes et al. 1991; Hawkes 1993). En cuanto a la precariedad del suministro de carne, la colectivización de las piezas de gran tamaño puede compensar la incertidumbre de su captura. Quizá los cazadores de grandes herbívoros no coman carne a diario, pero comen más carne al cabo del año que los cazadores de aves y mamíferos pequeños. Así pues, la explicación más simple de la preferencia de los hadza por las jirafas, o de los aché por los pécaris, es que la caza mayor es más rentable que la caza menor (Hill y Kaplan 1993).

Esto responde a la pregunta de por qué los cazadores-recolectores prefieren cazar presas grandes; pero, ¿por qué cazan? En vista de los rendimientos respectivos de la caza y la recolección, no está claro que la caza sea la mejor forma de contribuir al sustento de la familia. Si se tiene en cuenta que las mujeres obtienen incluso más calorías que los varones, y que algunos de los alimentos recolectados (como las larvas, las termitas o los frutos secos) son fuentes aceptables de proteína y grasa, cabe preguntarse si los varones no harían mejor en sumarse a las tareas de recolección. Es más, en las comunidades de cazadores-recolectores que todavía perviven en los trópicos

la caza es una actividad «subvencionada»: si los varones pueden ejercer de cazadores con dedicación plena es porque sus mujeres les proporcionan calorías suplementarias. En contra del cliché antropológico del cazador que mantiene a su familia con el producto de su caza, hay que decir que en las sociedades preagrícolas las mujeres mantienen a sus maridos tanto o más que éstos a ellas. Si entre los consortes existe una relación de dependencia económica, ésta es mutua. Aun así, la caza sigue considerándose la tarea principal de los varones incluso en los pueblos donde éstos dedican también parte de su tiempo a la recolección, lo que sugiere que ésta cumple una función vital.

En la sección 2.2 he rebatido la tesis de que el principal interés femenino es la inversión parental masculina. Si una mujer es autosuficiente, entonces no necesita ayuda económica por parte de sus pretendientes, sino alguna demostración de su calidad genética, lo que nos devuelve a la idea de la caza como forma de ostentación masculina. En tal caso el atractivo de la carne residiría no tanto en su valor nutritivo como en la dificultad que entraña su obtención. Esto puede justificar la dedicación masculina a la caza mayor incluso allí donde es factible explotar recursos más baratos de obtener, pero no puede explicar por qué las mujeres comparten lo que recolectan con sus consortes.

La subvención femenina de la caza podría tener como justificación última el mantenimiento de una fuerza militar bien entrenada para la defensa del grupo (Diamond 1997). Además de patrullar el territorio comunal a la vez que rastrean presas en el campo, los cazadores ejercitan habilidades que pueden luego emplear contra sus enemigos. Si se tiene en cuenta que las tribus rivales han sido siempre el peligro más serio para la mayoría de comunidades preagrícolas tradicionales, no debe subestimarse la importancia de esta función «militar» de la caza.

Otro factor más sutil que hace que la caza beneficie indirectamente a las mujeres es la reducción de la competencia intersexual. En el chimpancé, este valor adaptativo de la caza seguramente es más importante que el aporte de carne a las hembras. Si los machos explotaran exactamente los mismos recursos que las hembras, entrarían en competencia directa con ellas por el alimento. El hecho de que los machos se dediquen a perseguir monos mientras las hembras «pescan» termitas contribuye a reducir la competencia intersexual por los alimentos proteínicos. Entre los cazadores-recolectores esta segregación sexual de nichos ecológicos es aún más marcada. Buena parte de lo que se caza (en especial las piezas pequeñas) es consumido por los propios cazadores. Al explotar otras fuentes de calorías y, sobre todo, de proteínas, los varones eluden en buena medida la competencia con las mujeres, lo que es especialmente importante cuando el tamaño de la población está ajustado a los recursos disponibles (es decir, casi siempre). La clave está en cuántas personas pueden vivir sólo de la recolección. Si todos los varones de una comunidad preagrícola decidiesen en bloque dejar la caza para sumarse a la población recolectora, lo más probable es que el producto de la recolección no aumentara en proporción al incremento del esfuerzo recolector (especialmente en lo que respecta a alimentos proteicos y grasos). Todo depende de la producción del ecosistema local, pero podría ocurrir muy bien que la incorporación de los varones a la población recolectora tuviese como resultado un déficit nutricional generalizado. El hecho de que los recursos recolectables puedan abastecer a las mujeres y los niños de una comunidad no garantiza que puedan abastecer a toda la comunidad, por lo que es aventurado afirmar que los cazadores prestarían un mejor servicio a sus familias haciéndose recolectores. En cualquier caso, para las mujeres siempre será un buen negocio intercambiar las calorías suplementarias que puedan obtener por un alimento altamente nutritivo como es la carne (Kaplan y Hill 1992).

3.7 *La evolución de la familia nuclear monógama*

Por todo lo dicho, la evolución de una división sexual del trabajo beneficiosa para ambas partes no tiene por qué derivarse de una situación de dependencia económica femenina. Esto no quiere decir que las mujeres de las sociedades preagrícolas hayan sido siempre autosuficientes. Si se piensa que los territorios de caza por excelencia de nuestros antepasados (las productivas praderas que mantenían una población de herbívoros numerosa y diversa) han sido invadidos antes o después por agricultores y ganaderos, cabe sospechar que los pocos pueblos cazadores-recolectores puros que han sobrevivido hasta nuestros días lo han hecho precisamente porque su economía se basa mucho menos en la caza que en la recolección. Si la caza mayor fuese sólo una forma de ostentación masculina, como sostiene Hawkes, entonces el exterminio deliberado de los rebaños de bisontes por los colonos europeos no habría precipitado la claudicación de las últimas tribus de las praderas norteamericanas (por citar un contraejemplo demostrativo).

Parece obvio que la caza mayor es un ingrediente vital de la economía de los pueblos de las praderas, al menos durante los períodos de baja producción vegetal (la estación seca en las sabanas subtropicales o el invierno en las praderas de las zonas templadas). Pero incluso los cazadores de jirafas y elefantes dependen de las mujeres para poder llenar el estómago cada día, de manera que, en todo caso, la dependencia económica es mutua. Por otra parte, es improbable que esta evolución socioeconómica se remonte a los orígenes mismos del género *Homo*. Se ha sugerido que *Homo habilis*, el primer homínido del que se sabe a ciencia cierta que usaba herramientas de piedra, era más carroñero que cazador, al menos en lo que respecta a las piezas grandes (Blumenschine y Cavallo 1992; Szalay 1994).

Lo más razonable, por lo tanto, es asumir una condición humana ancestral de autosuficiencia tanto masculina como femenina. Es probable que los machos fueran más carnívoros que las hembras, como ocurre en los chimpancés, pero nada induce a pensar que hubiese emparejamientos a largo plazo ni redistribución de recursos en virtud de un «contrato sexual» entre machos y hembras.

La mayoría de antropólogos admite hoy que los ancestros de los homínidos comenzaron a separarse de la línea que conduce a los actuales chimpancés hace unos siete millones de años, después de que el progresivo retroceso de las selvas en favor de las entonces incipientes sabanas arboladas les obligara a adaptarse a un nuevo hábitat más seco, abierto y estacional. Cuatro millones de años más tarde, aquellos «chimpancés bípedos» se fueron diferenciando en al menos dos ramas, probablemente como respuesta a un recrudescimiento de la sequía estacional. Una rama, la de los parántropos, se especializó en masticar semillas y vegetales duros, desarrollando molares gruesos y mandíbulas muy robustas. La otra rama optó por la vía opuesta: en vez de hacerse vegetarianos especializados, los primeros representantes del género *Homo* se hicieron carnívoros oportunistas (Vrba 1988; Foley y Lee 1989). Nuestra reconversión en cazadores cooperativos cada vez más eficientes continuó a lo largo del siguiente millón de años. El género humano se expandió junto con las praderas y colonizó por primera vez Eurasia. La mayoría de antropólogos asume que aquella humanidad ancestral ya había desarrollado pautas de conducta universales como el vínculo de pareja duradero, los celos y la división sexual del trabajo dentro de la familia nuclear monógama.

El problema es que si la caza es una actividad cooperativa y la carne un recurso colectivizado, entonces no resulta tan obvio cómo encaja la monogamia en este esquema. Si la caza fuera una actividad individual y cada cazador se guardase las piezas que cobrara para él solo, entonces la cantidad de carne

que obtuviese un cazador concreto dependería de su propia aptitud. En tal caso la selección natural debería favorecer tanto a los cazadores más competentes como a las mujeres que firmaran un contrato reproductivo y económico con ellos, lo que conduciría a la evolución de la familia nuclear. Pero si los cazadores se reparten más o menos equitativamente sus presas, entonces el suministro de carne con el que puede contar una mujer es independiente del consorte de turno. Si la carne se colectiviza, el intercambio de recursos en una comunidad de familias monógamas no se diferencia esencialmente del que se daría en una comunidad absolutamente promiscua: el colectivo de padres provee de carne al colectivo de madres e hijos, y el grupo entero funciona como una comuna. Así pues, la evolución de la división sexual del trabajo y la redistribución de los productos de la caza y la recolección no bastan para explicar nuestro vínculo de pareja a largo plazo.

El ingrediente que falta no es otro que la ovulación encubierta. Es improbable que los homínidos prehumanos fueran cazadores eficientes en solitario. Sin los colmillos ni las garras ni la agilidad ni la velocidad de los felinos, no habrían tenido más remedio que cooperar para hacerse un sitio en el nicho ecológico de los carnívoros. Lo más verosímil es que actuaran coordinadamente para acorralar y atrapar presas más bien pequeñas, como hacen los chimpancés. Cabe suponer que compartían la carne, aunque el autor de la captura se llevara la mejor parte, y que las hembras en estro sacaban partido de su atractivo temporal para obtener algún pedazo. En el caso de los chimpancés, este recurso es demasiado esporádico y exiguo para haber tenido un efecto significativo en la evolución de la sexualidad femenina. Pero los homínidos protohumanos ya habían apostado decididamente por el nicho predador, de manera que, volviendo a la conjectura de Symons, cualesquiera que fueran los costes de un estro prolongado, éstos podrían haber quedado compensados por la ventaja del acceso prioritario a un recurso tan valioso como la carne.

En una primera fase evolutiva, en la que el rendimiento de la caza aún era modesto, la monogamia habría sido una estrategia poco interesante para el sexo femenino. Si la presa pertenecía a su captor y éste retenía la mayor parte, entonces para una hembra en estro habría sido más conveniente intercambiar sexo por carne con el afortunado de turno; y si la presa se repartía más o menos equitativamente, entonces la cantidad de carne suministrable por un solo macho habría sido exigua. En cualquier caso, estar comprometida con un macho concreto habría sido menos rentable en términos de suministro de carne.

Los más interesados en un vínculo exclusivo habrían sido los individuos subordinados. Para los machos, la cesión de carne a las hembras fecundables habría incrementado sus opciones de dejar descendencia (siempre y cuando ellas correspondieran accediendo a copular con el proveedor de turno). Para las hembras, el acceso preferente a la carne habría reducido su dependencia de los recursos recolectables, con frecuencia acaparados por las hembras dominantes. (La omisión de la competencia femenina por los recursos y el énfasis en la competencia masculina por los óvulos es un sesgo ideológico habitual en las argumentaciones sobre la evolución de las estrategias reproductoras.) De esta forma, el intercambio de sexo por carne habría favorecido a ambas partes.

El problema es que la carne era un recurso imprevisible, lo que habría hecho que la selección natural favoreciera a las hembras que mantenían durante más tiempo su capacidad de seducir a los proveedores ocasionales. Pero la prolongación del estro introduce otra complicación. Mientras el atractivo sexual femenino se ciñera a los días fértiles del ciclo menstrual, un macho que invirtiera su capital cárneo en cópulas con hembras en estro tenía muchas posibilidades de obtener un beneficio reproductivo de ello. Pero después de que el estro se ampliara a los días infértilles, el que una hembra resultara deseable ya no implicaba que fuera fecundable. La estrategia de

intercambiar carne por sexo con cualquier hembra incitante habría dejado de ser óptima. En consecuencia, el atractivo femenino dejó de ser función de la fase del ciclo menstrual para hacerse dependiente de factores individuales como la fecundidad potencial y la calidad genética. Por otra parte, ante la imposibilidad de anticipar el momento de la ovulación, un macho que quisiera fecundar a una hembra favorita debía inseminarla asiduamente, además de evitar en lo posible que lo hicieran sus rivales genéticos. El macho humano se volvió selectivo y posesivo.

Pero mientras el suministro de carne medio por macho fuera más bien exiguo, una hembra habría estado mejor abastecida teniendo tratos con más de un proveedor. Nos encontramos así con la situación paradójica (al menos desde el punto de vista ideológicamente sesgado de la sociobiología ortodoxa) de que es el macho el que debe resolver el problema de retener a su lado a la hembra con la que pretende establecer un vínculo sexual y económico estable. Por otra parte, ya hemos visto que una ovulación incierta no es suficiente para la evolución de un vínculo de pareja a largo plazo. Aunque el atractivo sexual femenino había dejado de ser un indicio de fecundabilidad transitoria, el embarazo y la lactancia subsiguiente seguían siendo signos inequívocos de infertilidad. Si lo que perseguía un macho al intercambiar carne por sexo es engendrar descendencia, entonces no tenía sentido seguir suministrando carne a una hembra que ya mostraba signos evidentes de embarazo. Aunque las opciones de engendrar más descendencia con otra hembra fecundable a corto plazo fueran escasas, mantener el compromiso con su consorte sólo habría compensado al macho si su contribución económica hubiera sido decisiva para el éxito reproductivo diferencial de la pareja (cosa tanto menos probable cuanto más raquíntico fuera el rendimiento medio de la caza).

Así pues, un macho proveedor habría estado más interesado en vincularse a una hembra concreta precisamente cuando menos

interesada habría estado ella en vincularse a un macho concreto, y viceversa. No parece probable que en estas condiciones pudiera haber evolucionado un vínculo de pareja a largo plazo. Pero la situación habría cambiado cuando nuestros ancestros se convirtieron en cazadores de alto rendimiento. El incremento del suministro de carne por proveedor habría hecho más interesante para una hembra establecer un compromiso de exclusividad mutua (sexual por parte femenina y económica por parte masculina) con un macho consorte que siguiese abasteciéndola aun después de embarazada. Por otra parte, el valor de la carne como moneda para comprar apareamientos habría disminuido. Si la caza cooperativa proporciona carne en abundancia a todos los cazadores, entonces las mujeres tienen proveedores de sobra para elegir. En estas condiciones, un cazador medio habría tenido pocos incentivos para romper el vínculo con la madre del que muy probablemente era su hijo, pues su contribución al buen desarrollo de su descendencia tenía ahora un mayor valor selectivo que la búsqueda infructuosa de apareamientos de dudoso rendimiento reproductivo. El resultado de este proceso evolutivo habría sido la autoorganización espontánea de la comunidad en familias nucleares monógamas.

En el cuadro evolutivo que acabo de proponer, la inversión parental masculina en forma de cesión de carne a hembras fecundables y la ovulación encubierta habrían precedido a la evolución de un vínculo de pareja estable a largo plazo. Éste habría ido consolidándose a medida que la actividad cazadora masculina fue adquiriendo cada vez más importancia económica. Además de incrementar el éxito reproductivo diferencial de los que se emparejaban frente a los que optaban por eludir el compromiso monógamo, la perpetuación del contrato sexual y económico entre los consortes permitió la «profesionalización» creciente de los cazadores. Estar emparejado a una hembra dispuesta a compartir su comida con su consorte era una ventaja cuando la caza era infructuosa y había que recurrir al producto

de la recolección. Esta subvención económica femenina permitió a los cazadores dedicar todo su esfuerzo a la persecución de presas cada vez más grandes, cuyo rendimiento podía compensar de sobras la incertidumbre de su captura; y la creciente diferenciación sexual de roles económicos condujo a una división del trabajo que permitió explotar eficientemente un amplio abanico de recursos animales y vegetales.

3.8 *Orgasmo femenino: ¿adaptación o exaptación?*

Junto a la ovulación encubierta, el rasgo más distintivo de la sexualidad femenina humana es un orgasmo que no tiene nada que envidiar al masculino. El caso es que, desde el punto de vista estrictamente reproductivo, el orgasmo femenino es irrelevante y, fuera de la especie humana, o no existe o se da sólo de forma esporádica. Al igual que la ovulación encubierta, el orgasmo femenino se contempló en un principio como una adaptación específica de la hembra humana y ligada a la evolución de la familia nuclear monógama. De acuerdo con la versión clásica, la función del orgasmo femenino sería afianzar y mantener el vínculo de pareja. Así, la existencia de un orgasmo femenino comparable al masculino contribuiría a reforzar el lazo emocional entre los amantes a través de la gratificación mutua que proporciona el placer sexual (Morris 1967; Beach 1974; Barash 1977). El austriaco Irenaus Eibl-Eibesfeldt ha llegado incluso a sugerir que, además de reforzar el vínculo de pareja, el orgasmo en la mujer incrementa su disposición a someterse al varón (Eibl-Eibesfeldt 1987).

Como ocurre con nuestra actividad sexual desligada de la ovulación, esta explicación del orgasmo femenino no cuenta con el respaldo de la etología comparada. No hay ninguna evidencia de que las hembras de otras especies monógamas experimenten nada parecido a un orgasmo. Por otra parte, el orgasmo femenino no es tan exclusivo de la hembra humana como pretenden los

partidarios de la hipótesis monógama. Los estudios sobre la capacidad orgásmica femenina en otras especies permiten afirmar que el orgasmo femenino no es una experiencia ajena a los primates no humanos (Zumpe y Michael 1968; Burton 1971). Hay que decir, sin embargo, que las pruebas más convincentes de orgasmo femenino en simios implican una estimulación directa y prolongada del clítoris por medios artificiales o frotamiento contra otro animal (especialmente en un contexto homosexual) lo que hace sospechar que, en cualquier caso, el orgasmo femenino es un evento infrecuente en la cópula heterosexual de la mayoría de primates, incluso para las hembras potencialmente capaces de experimentarlo. Se sospecha que las hembras de bonobo experimentan orgasmos, o al menos un intenso placer sexual, cuando se entregan al frotamiento GG. Pero las pruebas más claras de orgasmo femenino en un contexto homosexual proceden de los macacos rabones (Chevalier-Skolnikoff 1974; Goldfoot et al. 1980).

Es seguro que el orgasmo femenino es un fenómeno mucho más corriente en nuestra especie que en la gran mayoría de primates no humanos, pero no es menos cierto que su incidencia exhibe una enorme variabilidad intercultural: mientras que en unas pocas comunidades es rara la mujer que no tiene uno o más orgasmos por cópula, en otras ni siquiera existe la noción de orgasmo femenino (Marshall 1971; Messenger 1971). Si damos crédito a los exhaustivos informes de Kinsey y Hite, un porcentaje no desdeñable de la población femenina occidental no conoce el orgasmo o sólo lo obtiene mediante la estimulación manual del clítoris, y sólo una minoría de mujeres llega regularmente al clímax en el coito. (En lo que respecta a España, la proporción estimada de mujeres anorgásmicas se acerca al 8%, siendo máxima —casi el 13%— en el grupo de edad por encima de los 50 años; Malo de Molina et al. 1988.) Hay que decir, sin embargo, que la gran mayoría de mujeres puede llegar al orgasmo masturbándose en apenas cinco minutos, incluso las que nunca lo alcanzan en la cópula. Es por esto por lo que

tanto Kinsey como Hite atribuyeron el carácter esporádico del orgasmo femenino al hecho de que el coito es una forma más bien poco eficiente de estimular el clítoris (Kinsey et al. 1953; Hite 1976).

Con pocas excepciones, la mayoría de animales copula en un santiamén para los estándares humanos. Incluso en nuestra especie, y sin el recurso a una estimulación sustancial del clítoris previa al coito, el varón tiende a llegar al clímax antes que la mujer. Así pues, desde una perspectiva evolucionista, resulta más chocante en principio la generalidad del orgasmo femenino que su ausencia o su ocurrencia esporádica. De hecho, aun en las sociedades en las que el orgasmo femenino es un ingrediente habitual de las relaciones sexuales, éste nunca tiene el carácter necesario ni la espontaneidad del orgasmo masculino, y su consecución regular parece requerir siempre un mínimo de cultura erótica.

Está claro que las hembras humanas, como las de otras especies, pueden tener orgasmos si reciben una estimulación clitorídea suficiente, pero no es tan obvio que los genitales femeninos hayan sido diseñados por la selección natural para la producción eficiente de orgasmos. Lo que nos hace diferentes de las otras especies es que, al menos en algunas comunidades, las técnicas eróticas aprendidas proporcionan una estimulación clitorídea lo bastante intensa y sostenida para que el orgasmo femenino sea una experiencia corriente para la generalidad de las mujeres. Podría pensarse, pues, que la ocurrencia regular del orgasmo femenino copulatorio es más un producto de la evolución cultural que de la evolución biológica. Donald Symons armó bastante revuelo entre sus colegas al proponer que el orgasmo femenino no es más que un efecto secundario de la androginia embrionaria de los mamíferos, al que no cabe buscarle función adaptativa alguna. Resulta que los fetos de los mamíferos desarrollan esbozos embrionarios de los caracteres de ambos sexos (por eso los varones tienen pezones, que no son más que esbozos de mamas). Pene y clítoris se

diferencian a partir de una misma estructura embrionaria primordial. Así pues, el clítoris no es más que un esbozo de pene, irrelevante en lo que respecta a la reproducción, lo mismo que los pezones masculinos. Uno y otros adquieren sentido cuando se considera el proceso de desarrollo que transforma un embrión inicialmente unisexual en un macho o una hembra.

Es obvio que las mamas productoras de leche son un rasgo adaptativo de las hembras mamíferas, pero no puede decirse lo mismo de los pezones masculinos, que existen sólo porque los embriones de los futuros machos tienen también esbozos de mamas que no llegan a desarrollarse en mamas funcionales. De la misma forma, si las hembras tienen clítoris es porque los machos tienen pene. Los pezones masculinos son un producto secundario de la evolución de las mamas femeninas, y carecen de todo valor adaptativo intrínseco; y lo mismo puede decirse del clítoris en relación al pene. El que las mujeres encuentren placentera la estimulación de sus clítoris incapaces de eyacular no significa que la selección natural favoreciera la evolución del orgasmo femenino en las hembras humanas ancestrales (Symons 1979; Gould 1991). De hecho, la capacidad femenina para experimentar orgasmos múltiples podría ser un efecto colateral de la ausencia de eyaculación. En su estudio de la sexualidad masculina, Kinsey señaló que el rasgo más notable de los impúberes es la capacidad de algunos individuos para encadenar orgasmos, una aptitud que se pierde al madurar el aparato eyacular (Kinsey et al. 1948). Esta capacidad multiorgásmica compartida sugiere una homología entre el orgasmo femenino y el orgasmo masculino preadolescente (pues todo orgasmo femenino es, en última instancia, clitorídeo, incluso el pretendido orgasmo vaginal). Si damos crédito a Symons, la capacidad orgásmica de las mujeres no tiene más sentido adaptativo que la de los varones impúberes.

3.9 La función del orgasmo femenino

Quienes niegan el carácter adaptativo del orgasmo femenino se basan en su irrelevancia reproductiva para afirmar su irrelevancia evolutiva. Ahora bien, el que un rasgo pueda explicarse como un producto secundario de la evolución de otra cosa (es decir, como una «exaptación»; Gould y Vrba 1981) no excluye la posibilidad de que la selección natural le haya encontrado algún valor intrínseco. La evolución biológica es oportunista, y la explicación de Symons, aunque correcta en cuanto al origen evolutivo del clítoris, no permite descartar que la capacidad orgásmica de la hembra humana sea una adaptación después de todo. Recordemos que una adaptación es cualquier rasgo morfológico, fisiológico, conductual o psíquico del que puede afirmarse que es producto de la acción directa de la selección natural. Si se pretende explicar el orgasmo femenino humano como una adaptación, entonces hay que pintar un cuadro de la humanidad ancestral en el que las hembras con capacidad orgásmica tengan un mayor éxito reproductivo medio que las anorgásmicas.

Propuestas no faltan. De entrada, parece natural pensar que el orgasmo femenino debe servir para motivar a las mujeres a copular. En esta línea cabe mencionar la hipótesis del «premio gordo» (Wilson 1982). Los etólogos saben desde hace tiempo que si a una rata se le premia de vez en cuando por accionar una palanca, acabará repitiendo el movimiento de manera compulsiva. Si se refuerza una conducta concreta mediante una recompensa intermitente, el resultado suele ser un hábito compulsivo. El psicólogo Glen Wilson se inspiró en este hecho para sugerir que la función del orgasmo femenino es incitar a las mujeres a copular. Esto explicaría su carácter ocasional, pues las mujeres ancestrales que llegaban al orgasmo demasiado pronto habrían tendido a separarse de su consorte sin darle tiempo a eyacular, lo cual habría reducido su fecundidad. La selección natural habría descartado así a las mujeres

demasiado excitables. En cambio, las que tendían a llegar al clímax más tarde que los varones habrían tenido pocos orgasmos, pero éstos habrían sido un incentivo para copular más a menudo, lo cual habría incrementado su fecundidad.

Se puede objetar que las hembras anorgásmicas también se aparean y dejan descendencia. Si tan importante es el orgasmo para el éxito reproductivo femenino, ¿por qué hay tantas especies cuyas hembras no parecen necesitarlo para nada? Recordemos que la descendencia engendrable por una hembra típica depende del número de óvulos que produce y no de cuántos machos la inseminan. Aun admitiendo que el orgasmo motive a las hembras a copular, ¿por qué debería la selección natural favorecer a las adictas al sexo? En oposición a los escépticos como Symons y Gould, Sarah Hrdy ha defendido fervientemente el carácter adaptativo del orgasmo femenino aduciendo que, aun cuando no sirva para engendrar más hijos, sí podría contribuir a su supervivencia, o haberlo hecho en algún momento crítico de la evolución humana. Para Hrdy, la función del orgasmo femenino tiene que ver, una vez más, con la amenaza del infanticidio. Así, el orgasmo ocasional habría incitado a las hembras humanas ancestrales a aparearse con múltiples machos, a quienes la consecuente confusión de la paternidad habría disuadido de atacar a unas crías que podrían ser suyas, lo cual habría favorecido la perpetuación de los genes de las hembras orgásmicas. El caso es que las evidencias más claras de orgasmo femenino en primates no humanos provienen de especies con un sistema de apareamiento promiscuo, lo cual abonaría la tesis de Hrdy. Sin embargo, y aunque tuviese razón en lo que respecta a otras especies, su explicación es poco compatible con nuestro sistema de apareamiento predominantemente monógamo. Hrdy mete el orgasmo en el mismo saco que la ovulación encubierta y ofrece la misma justificación adaptativa (la prevención del infanticidio) para ambos rasgos de la sexualidad femenina humana. Pero vuelvo a insistir en que la mayoría de primates

promiscuos no se caracteriza precisamente por esconder su ovulación, sino más bien por todo lo contrario.

Hasta ahora hemos asumido que el orgasmo femenino no tiene un papel activo en la fecundación. Ahora bien, aunque es obvio que no es indispensable, el orgasmo femenino podría contribuir de alguna manera a la eficacia fecundadora de la inseminación. Entre las especulaciones adaptacionistas que implican una intervención directa del orgasmo femenino en el éxito reproductivo de ambos sexos hay una que ha merecido especial atención, basada en el llamado «efecto de succión». Se sabe desde hace tiempo que durante el coito se genera una presión intrauterina positiva que cambia de signo tras el orgasmo, lo cual provocaría una succión automática del esperma presente (Fox et al. 1970; Fox y Fox 1971). Esto permitiría que los espermatozoides vertidos penetraran en el útero y adelantaran un buen trecho sin ningún gasto de energía por su parte, cosa que facilitaría la fecundación de un eventual óvulo. En teoría, esto daría ventaja a los varones capaces de conseguir que sus parejas lleguen al orgasmo a la vez o justo después que ellos. Puesto que esta ventaja tendría poco sentido en un régimen de monogamia «ideal» (es decir, sin competencia espermática de ninguna clase) se ha especulado que este efecto habría permitido a las mujeres ejercer cierta selección sexual en un régimen de competencia espermática asociada a promiscuidad o infidelidad (Smith 1984).

Los biólogos Robin Baker y Mark Bellis se propusieron verificar esta hipótesis y, tras una investigación exhaustiva, encontraron que, efectivamente, la máxima retención de espermatozoides se asociaba a la ocurrencia de orgasmo femenino simultáneo o subsiguiente a la eyaculación, mientras que los orgasmos que se adelantaban en más de un minuto a la eyaculación no tenían un efecto significativo en cuanto a espermatozoides retenidos (Baker y Bellis 1993b). (El hecho de que los orgasmos femeninos inmediatamente anteriores a la

eyaculación contribuyeran también de forma significativa a la retención de espermatozoides indica que la succión uterina continúa teniendo efecto hasta un minuto después del clímax femenino. Esto conecta con otro resultado que Baker y Bellis pasan por alto en las conclusiones de su artículo y que encuentro significativo: más de la mitad de las eyaculaciones registradas –de una muestra de 88 cópulas– se produjo a la vez que el orgasmo de la pareja o justo después, lo que sugiere cierta capacidad masculina para precipitar la eyaculación en respuesta al orgasmo femenino, un acto reflejo que adquiere significado adaptativo si se acepta que el efecto de succión incrementa la probabilidad de fecundación.)

A continuación, Baker y Bellis recabaron información sobre la vida sexual de una amplia muestra de mujeres «poliándricas» (es decir, que mantenían relaciones sexuales con más de un varón) y encontraron que las inseminaciones del amante tendían a ser de mayor capacidad fecundante que las del consorte (Baker y Bellis 1993b). En otro estudio paralelo, los mismos autores hallaron que el número de espermatozoides eyaculados por el consorte tiende a aumentar cuando la pareja ha estado separada unos cuantos días antes de la última cópula, lo que (según ellos) sugiere que los varones incrementan el volumen de sus inseminaciones ante la posibilidad aumentada de competencia espermática (Baker y Bellis 1993a). Es más, Baker y Bellis sostienen que esta competencia no se limita a vencer al rival por superioridad numérica, sino que también involucra castas de espermatozoides «kamikaze» (Baker y Bellis 1988, 1995). A diferencia de los «cazadores de óvulos», la misión de estos otros espermatozoides sería enfrentarse a los espermatozoides rivales para bloquearles el paso. Sin embargo, la existencia de castas de espermatozoides guerreros ha sido desmentida por otros investigadores (Moore et al. 1999).

Por otra parte, Baker y Bellis habían encontrado en un estudio anterior que las mujeres infieles tendían a favorecer a sus amantes en la competencia espermática con sus consortes

precisamente cuando la ovulación era más probable (Bellis y Baker 1990), pero este resultado también es cuestionable, pues se basa en suponer que los espermatozoides tienen una vida fértil *in utero* de al menos cinco días, lo cual parece demasiado optimista. Si se combinan los resultados de todos estos estudios, la conclusión es que el amante puede tener incluso más posibilidades de engendrar un hijo que el consorte aunque este último copule más a menudo con la futura madre que su rival. Baker y Bellis interpretan estos hallazgos como la evidencia de una «carrera de armamentos» evolutiva entre varones y mujeres, en la que los primeros intentan asegurar al máximo su paternidad y las segundas se las arreglan para dar ventaja a sus amantes sobre sus consortes en la carrera hacia el óvulo. Huelga decir que esta tesis dista mucho de ser incontrovertible. La confirmación de que la conducta sexual femenina exhibe pautas ligadas al ciclo ovulatorio que tienen sentido adaptativo en un contexto de competencia espermática sería un resultado de enorme impacto científico y social, y en estos casos es obligado aplicar la conocida máxima de Carl Sagan: «Las afirmaciones extraordinarias requieren pruebas extraordinarias». Por ahora, la evidencia aportada por Baker y Bellis es demasiado circunstancial y dudosa para ser convincente.

3.10 Orgasmo como mecanismo vinculador

La idea de un orgasmo femenino selectivo resulta tan atractiva para los correligionarios de Trivers y Dawkins como incómoda para quienes insisten en buscarle una función vinculadora, pero ambas interpretaciones no tienen por qué ser mutuamente incompatibles. A fin de cuentas, monogamia e infidelidad no dejan de ser dos caras de una misma moneda. Así como el anhelo del orgasmo puede incitar a las mujeres a entablar una relación adúltera, su obtención recurrente también

puede contribuir al desarrollo de un vínculo afectivo entre los amantes.

Un hecho fisiológico significativo que viene a respaldar la tesis de la función vinculante del orgasmo es que, cuando se alcanza el clímax, la hipófisis inunda el cerebro con una oleada de oxitocina (Blaicher et al. 1999). Esta misma hormona parece tener un papel clave en el establecimiento del vínculo maternofilial. En los mamíferos capaces de desarrollar un vínculo personalizado entre madre e hijo, éste suele formarse durante una fase sensible de corta duración. En algunas especies este corto periodo de impronta es tan crucial que, si se separa a una cría recién nacida de su madre justo después del parto y se las vuelve a reunir al cabo de una hora, la madre rechazará a la cría y la tratará como a una extraña. Aunque la hembra humana es mucho más flexible al respecto, hoy los psicólogos reconocen la importancia afectiva del contacto íntimo entre madre e hijo en los minutos inmediatamente posteriores al parto. Se sabe que la dilatación del cuello uterino durante el parto activa la secreción de oxitocina por la hipófisis. Además, la succión del pezón al principio de la lactancia produce contracciones del útero asociadas a un incremento del nivel cerebral de oxitocina, igual que ocurre en el orgasmo, lo cual refuerza el vínculo afectivo entre madre e hijo. Por todo ello, no es descabellado pensar que la selección natural echó mano de los mecanismos psicofisiológicos implicados en el desarrollo del vínculo maternofilial para ponerlos al servicio de una vinculación estrecha y personal entre individuos adultos (Eibl-Eibesfeldt 1993).

Pero la nuestra no es la única especie en la que el sexo cumple una función vinculadora además de reproductora. Un ejemplo cercano es el del bonobo, el primate con una sexualidad más semejante a la nuestra. En comparación, la sexualidad del chimpancé común es bastante más ortodoxa, por lo que en un principio se pensó que el estudio detallado de las diferencias entre ambas especies hermanas podía proporcionar información

sobre algún factor clave para la evolución temprana de la sexualidad homínida. Pero una observación más detallada de las relaciones sociales dentro de las tropas de bonobos muestra que, en realidad, el único vínculo fuerte entre machos y hembras es el maternofilial. En los antropoides la exogamia femenina es la norma, lo que limita la formación de coaliciones de hembras emparentadas. Los machos que permanecen en su grupo natal pueden aliarse con sus hermanos y parientes cercanos para imponer su dominio, como ocurre entre los chimpancés. Las hembras, en cambio, deben abandonar su grupo natal cuando llegan a la adolescencia, especialmente cuando sus madres son de bajo rango o cuando hay demasiados parientes cercanos entre los machos de su entorno. A la hora de integrarse en un grupo extraño, una hembra inmigrante debe enfrentarse a las hembras residentes. Para las hembras de chimpancé jóvenes ésta es una etapa difícil, durante la cual son hostigadas por las hembras residentes y por machos con intenciones infanticidas. Para escalar posiciones en la jerarquía de la comunidad adoptiva, las hembras inmigrantes deben ganarse el favor de los machos dominantes.

Pero en la sociedad bonobo son las hembras las que mandan. En los chimpancés, el orden jerárquico masculino se asienta en las alianzas. Un macho que aspire a desbancar al líder del grupo buscará el apoyo de aliados que, en compensación, tendrán libre acceso a las hembras sexualmente receptivas (De Waal 1982). En los bonobos, en cambio, son las hembras las que forman coaliciones, mientras que los machos se mantienen vinculados a sus madres y no establecen alianzas obvias. En estas condiciones, el apoyo femenino es decisivo en los relevos de posiciones dentro de la jerarquía del grupo, hasta tal punto que el rango de un macho suele corresponderse con el de su madre (Kano 1992). Puesto que los machos no tienen un dominio efectivo sobre las hembras, la integración de una hembra inmigrante y su ascenso social dentro de la comunidad adoptiva pasa por granjearse a la camarilla de hembras dominantes. El

primer paso es hacerse amiga de una hembra residente de mayor edad, a la que la recién llegada acicala e invita a mantener relaciones homosexuales. Si este primer acercamiento es correspondido, se establece una amistad íntima que facilita la aceptación de la inmigrante por el grupo de hembras residentes. La posición de la joven hembra se afianza tras el nacimiento de su primera cría, y a partir de entonces comienza a ascender en la jerarquía hasta que, ya veterana, es ella la que se convierte en valedora de una joven inmigrante (Idani 1991). Es muy posible que las hembras de bonobo experimenten orgasmos regularmente durante sus contactos homosexuales, que implican una estimulación directa del clítoris; incluso es probable que el frotamiento GG sea para ellas una fuente de orgasmos más fiable que la cópula heterosexual. Lo que es seguro es que el placer sexual compartido tiene un papel fundamental en el establecimiento de amistades íntimas y duraderas entre hembras dominantes y subordinadas (Parish 1996).

El ejemplo de los bonobos sugiere que el orgasmo femenino podría haber adquirido una función vinculadora análoga (esta vez en un contexto heterosexual) en algún momento de la evolución de los homínidos. Así lo cree el etólogo austriaco Irenäus Eibl-Eibesfeldt, quien ha llegado a afirmar que el estado de enamoramiento en la mujer se inicia a menudo con el orgasmo (Eibl-Eibesfeldt 1993). Pero yo no restringiría este mecanismo a las mujeres. De hecho, también el cerebro masculino se inunda de oxitocina durante el clímax. Tras la similitud psicológica entre los orgasmos femenino y masculino podría subyacer una igualdad de función. Es verdad que ningún macho puede engendrar descendencia si no eyacula, y que sin orgasmo no hay eyaculación, pero también es cierto que el orgasmo masculino humano parece innecesariamente intenso y prolongado (un hecho que no ha merecido la atención de los evolucionistas) en comparación con la tibia respuesta de los machos de la mayoría de especies, que apenas parecen inmutarse al eyacular.

No obstante, y aun aceptando el poder del orgasmo como generador de apego, es evidente que la gente tiene la capacidad de enamorarse sin que medie un contacto físico íntimo. Es más, muchas parejas se gestan tras un «flechazo», una atracción súbita hacia una persona nunca vista antes. Si se acepta que el vínculo de pareja se deriva del placer orgásmico, ¿por qué tanta gente se enamora *antes* de llegar a la relación sexual? Casi todas las culturas tradicionales, incluidas las preagrícolas, reconocen la diferencia entre pasión amorosa y deseo sexual, aunque el amor romántico tenga una valoración nula o exista una libertad sexual absoluta antes del matrimonio (Jankowiak y Fisher 1992). La bioquímica cerebral respalda esta extendida intuición. El éxtasis de los enamorados no tiene que ver con la oxitocina, sino con la feniletilamina, un neurotransmisor de estructura molecular análoga a la de las anfetaminas (Liebowitz 1983). Así pues, el vínculo de pareja parece estar ligado a una hormona cerebral diferente de la oxitocina, al menos en la fase de enamoramiento, lo que hace pensar que el vínculo amoroso es cualitativamente distinto del apego derivado de la satisfacción sexual mutua.

El enamoramiento es el más exclusivo de los vínculos interpersonales. En el caso femenino esta exclusividad es poco problemática, pues se supone que las hembras deben ser selectivas a la hora de aparearse. Más problemático es el enamoramiento masculino. Incluso para un macho monógamo, sentirse atraído por una única hembra hasta el punto de ignorar a las demás parece una táctica reproductora poco recomendable, porque la selección natural favorecerá a los machos monógamos que no desdeñen la posibilidad de engendrar descendencia extra con otras hembras, siempre y cuando no descuiden demasiado sus deberes paternales. Un estado de enamoramiento prolongado por parte masculina sería contraproducente a efectos selectivos, lo que quizás explique la cortedad de la fase de idilio.

Si el orgasmo femenino es una adaptación, entonces cabe esperar que el enamoramiento sea un poderoso catalizador del

mismo. Pero la afirmación recíproca me parece más cuestionable. No es en absoluto obvio que la satisfacción sexual mutua sea una condición ni necesaria ni suficiente para el desarrollo y mantenimiento de un vínculo monógamo. Si así fuera, la disminución del atractivo sexual femenino durante el embarazo y la interrupción obligada de la actividad sexual en las semanas anteriores y posteriores al parto debilitaría el vínculo de pareja en un momento especialmente crítico. Aun así, el placer sexual compartido podría tener un papel clave en una fase temprana del emparejamiento, aunque dejara de ser fundamental una vez afianzado el vínculo. A fin de cuentas, no todas las parejas nacen de un amor a primera vista y no siempre la pasión amorosa es correspondida. El carácter excluyente del enamoramiento habría constituido una seria desventaja adaptativa para aquellos de nuestros ancestros incapaces de sobreponerse al despecho y conformarse con otra pareja distinta de la anhelada en primera instancia, por lo que la selección natural debería haber favorecido la existencia de mecanismos vinculadores alternativos.

Aun así, pienso que la compenetración sexual no es suficiente para generar un vínculo monógamo exclusivo, ni por parte masculina ni por parte femenina. El ejemplo de los bonobos es especialmente revelador, pues los vínculos que se establecen en un contexto homosexual no están sujetos a las presiones selectivas que condicionan los emparejamientos heterosexuales. Por muy íntimo y personal que sea el vínculo homosexual entre dos hembras de bonobo, éste nunca excluye las cópulas heterosexuales ni los contactos eróticos con otras hembras. Las relaciones sexuales entre las hembras de bonobo no son ni exclusivas ni posesivas. Esto nos proporciona el ingrediente que falta. Seguramente la exclusividad del vínculo de pareja humano se deriva más de la posesividad mutua que del placer sexual compartido. Incluso en las culturas que valoran la sensualidad por encima de todo y desprecian el amor

platónico, los celos están a la orden del día (Marshall 1971; Symons 1979).

Algunos de los argumentos adaptacionistas examinados ganan fuerza cuando se considera el otro rasgo distintivo de la sexualidad femenina humana: la ovulación encubierta. Recordemos que si a la efímera duración de la fase fértil del ciclo menstrual sumamos la corta vida de los espermatozoides humanos y la incertidumbre del momento de la ovulación, el resultado es que para garantizar la fecundación de un eventual óvulo se requiere que la mujer sea inseminada cada tres días a lo sumo. Este hecho abona la interpretación del orgasmo femenino como un mecanismo para motivar a las mujeres a copular. De rebote, también se refuerza la tesis de la función vinculadora del orgasmo, pues una hembra cuya ovulación pase inadvertida incluso para ella misma deberá copular asiduamente con su macho preferido para tener la seguridad de engendrar un hijo suyo; y viceversa, un macho que quiera fecundar a una hembra favorita cuya ovulación sea indetectable deberá copular frecuentemente con ella a lo largo de todo el ciclo menstrual para asegurar el encuentro de sus espermatozoides con el impredecible y fugaz óvulo. Un orgasmo adictivo y generador de apego podría proporcionar el apetito recurrente de sexo y el vínculo personal requeridos para garantizar la fecundación.

Si, como he especulado en la sección 3.7, la ampliación del estro en las hembras protohumanas precedió a la evolución de la monogamia a largo plazo, la vinculación por la satisfacción sexual mutua habría permitido engendrar descendencia con la pareja deseada en un régimen de incertidumbre ovulatoria y promiscuidad femenina. Pero esta vinculación habría sido pasajera, pues la selección natural debería haber favorecido a cualquier macho que tendiera a aburrirse de copular con una hembra que, una vez preñada, ya no iba a recuperar su condición fecundable hasta dentro de tres o cuatro años. Más tarde, cuando la monogamia a largo plazo se

convirtió en la mejor opción para ambos sexos, la función vinculadora del orgasmo habría pasado a un segundo plano.

Selección sexual

Un hecho evolutivo que desconcertaba a Darwin es que, en muchas especies con un sistema de apareamiento poligínico, las mismas cualidades que atraen al sexo femenino representan a menudo una carga para los machos que las ostentan, hasta el punto de comprometer su supervivencia. Así, las vistosas librea o los sonoros cantos que sirven para encandilar a las hembras también llaman la atención de los predadores. La existencia de caracteres sexuales secundarios manifiestamente desventajosos para la supervivencia individual parecía poner en tela de juicio la tesis darwiniana de la selección natural de los individuos más capaces de sobrevivir. Es por esto por lo que, para explicar los rasgos heredables que incrementan el éxito reproductivo a costa de la viabilidad, Darwin propuso la noción de «selección sexual».

En su formulación original, Darwin distinguió dos formas de selección sexual. La primera, más propia de los mamíferos, no es otra que la lucha entre los machos por acaparar a las hembras. La segunda, más propia de las aves, es el «concurso de belleza» masculina. Para ilustrar esta idea, Darwin eligió como ejemplo el caso extremo del pavo real. Ni siquiera el padre de la teoría de la evolución podía creer que la esplendorosa cola de los machos de esta especie contribuyera en algo a su supervivencia; bien al contrario, tan aparatoso adorno se convierte en un impedimento a la hora de emprender el vuelo y maniobrar en el aire. Darwin adujo que la razón de que la cola de los pavos reales sea tan ostentosa es que las pavas eligen a los machos de cola más imponente para aparearse con ellos. No en vano la exhibición de la cola desplegada es el elemento principal del cortejo en esta especie.

Para Darwin, sólo la selección sexual podía explicar la evolución de rasgos irrelevantes o incluso detrimetiales para la supervivencia de los individuos. En *El origen del hombre y la selección en relación al sexo* (1871), Darwin conjeturó que las diferencias entre las distintas razas humanas se debían a la variación regional y arbitraria de los criterios de belleza. Ante la imposibilidad de encontrar una justificación adaptativa para rasgos tales como, por ejemplo, la cualidad lisa o rizada del pelo, Darwin apeló a la selección sexual para explicar la existencia de razas de pelo rizado y razas de pelo liso. Hoy en día, las diferencias interraciales no interpretables como adaptaciones al medio ambiente local se explican por la deriva genética (es decir, la variación aleatoria del acervo génico de poblaciones separadas), pero el concepto de selección sexual ha arraigado en el pensamiento evolucionista contemporáneo. Sin embargo, al principio la propuesta fue recibida con escepticismo precisamente por quienes más comulgaban con la idea de selección natural.

Lo más difícil de digerir para los adaptacionistas de la época, más darwinistas que el propio Darwin, era el carácter arbitrario de la elección femenina. Esta idea exasperaba a Wallace, quien prefería la explicación alternativa de que era el «sexo débil», más necesitado de ocultarse de los predadores, el que había adquirido colores crípticos por selección natural, mientras que los machos, más vigorosos, simplemente se habían mantenido en un estado evolutivo prístino. En cambio, Wallace sí encontraba aceptable la selección sexual derivada del combate entre machos, quizá porque casaba mejor con la metáfora de la «lucha por la vida». Esta actitud era compartida por otros críticos que explicaban las exhibiciones masculinas como una forma de intimidar a los rivales, del mismo modo que los cuernos y otras armas sirven para competir por las hembras; pero esta explicación era difícil de conciliar con el hecho de que los pavos reales desplieguen su cola cuando cortejan a una

hembra y, en cambio, no lo hagan cuando se enfrentan a un rival.

En realidad, la selección sexual no es más que un aspecto particular de la selección natural. Es obvio que para reproducirse uno tiene que sobrevivir hasta la madurez sexual, pero más importante aún que la lucha por la vida es la lucha por la reproducción. Los rasgos físicos y comportamentales que observamos en los animales no tienen por qué ser siempre interpretables como adaptaciones que mejoran la capacidad de supervivencia, sino que pueden haberse seleccionado sólo porque facilitan el acceso a más o mejores apareamientos. La selección natural conduce a la adaptación de los individuos a su entorno, el cual incluye los competidores y, en las especies con reproducción sexual, los posibles socios reproductores. Así pues, la elección femenina no es más que un factor limitante añadido del éxito reproductivo masculino. Pero la idea de que la volubilidad femenina pudiera llegar a conformar los cuerpos masculinos hasta el extremo de producir «engendros» como el pavo real resultaba inaceptable para quienes, como Wallace, consideraban que el curso de la evolución no podía estar dictado por influencias caprichosas e insensatas, sino que debía conducir a organismos óptimamente adaptados a su entorno.

4.1 *Selectividad femenina*

Como hemos visto en el capítulo 2, hay buenas razones teóricas para esperar que las hembras se muestren selectivas a la hora de aparearse. El progenitor que menos invierte en el negocio de la reproducción es también el que menos tiene que perder, lo cual explica que, por regla general, sean los machos los que se ofrecen a las hembras y no al revés. Pero las hembras se juegan mucho más en cada apareamiento, por lo que están más obligadas a evaluar de alguna manera la idoneidad de su eventual socio reproductor. Sin embargo, conviene remarcar

que muchas veces la pretendida selectividad femenina es más virtual que real. Cuando la competencia por las hembras se resuelve a base de lucha (como ocurre en la mayoría de mamíferos) los agentes de la selección sexual masculina son los propios machos. Cualquier pretendiente que haya sido capaz de imponerse a todos sus rivales ha acreditado de sobras su aptitud, por lo que las hembras no necesitan ejercer una selección activa. La exclusión competitiva de los menos dotados, que tienen vedado el acceso a las hembras, hace innecesaria la elección femenina. (Hay que decir que incluso en este caso puede existir cierta discriminación sexual por parte femenina, pues no siempre los machos más dominantes son la mejor elección, lo que es especialmente cierto cuando el macho de más alto rango es un pariente cercano, en cuyo caso una hembra puede preferir a un macho subordinado para evitar los costes de la consanguinidad; Qvarnström y Forsgren 1998.) Sólo cuando esta forma de selección sexual es imperfecta o los pretendientes son poco proclives a pelearse por las hembras les toca a ellas decidir con cuál se quedan.

Que el sexo femenino puede ejercer una selección efectiva es algo que ya nadie pone en duda. En un experimento de campo ya clásico, el sueco Malte Andersson demostró que el éxito reproductivo de los machos de la viuda colilarga africana era proporcional a la longitud de las plumas de la cola, para lo cual acortó las colas de un grupo de machos, pegó los segmentos de pluma cortados a las colas de otro grupo de machos para alargarlas y comparó el éxito reproductivo de ambos grupos con el de los machos sin manipular. El resultado fue que los machos de cola artificialmente alargada se aparearon más veces que los de cola normal, y éstos más que los de cola acortada (Andersson 1982). Desde entonces se ha repetido el mismo experimento en otras aves cuyos machos ostentan colas inusualmente largas, con resultados parecidos (Cherry 1990).

Así pues, el tiempo ha dado la razón a Darwin: la evolución de ornamentos masculinos exagerados que llegan a

convertirse en una carga para sus poseedores puede explicarse por las preferencias femeninas. Pero el auténtico meollo del debate no era tanto la realidad de la selección sexual como su sentido adaptativo. ¿Por qué las hembras deberían dejarse embelesar por instrumentos de seducción tan arbitrarios a priori como una cola desproporcionadamente larga? Era la preferencia femenina en sí misma, más que el ornamento masculino, lo que requería explicación. Si Darwin hubiera ofrecido una justificación adaptacionista convincente de por qué las hembras prefieren a los machos ostentosos, seguramente sus críticos habrían admitido de buena gana la relevancia evolutiva de la elección femenina; pero, en vez de eso, se limitaba a apelar a un vacuo «sentido estético innato».

Este debate nunca se zanjó del todo, y ha vuelto a reavivarse en las últimas décadas. Aunque el concepto de selección sexual ya no despierta ningún recelo, la justificación adaptativa última de los criterios de apareamiento femeninos sigue enfrentando a los evolucionistas. En un bando están los que afirman que las hembras eligen machos atractivos que les den hijos atractivos que les den muchos nietos portadores de sus genes (lo que se ha dado en llamar «hipótesis del hijo sexy»; Weatherhead y Robertson 1979) y en el otro están los que insisten en que la elección femenina se basa en criterios que permiten evaluar la calidad genética del pretendiente de turno y, por lo tanto, tienen un valor selectivo intrínseco. Los primeros convienen con Darwin en que la elección femenina no necesariamente tiene algún valor adaptativo, sino que puede responder a criterios estéticos arbitrarios. Los segundos comparten el rechazo de Wallace a la posibilidad de una selección sexual esencialmente arbitraria, y aducen que la preferencia femenina por los plumajes ostentosos o los cantos sonoros es en sí misma un producto de la selección natural.

Los precedentes de la hipótesis del hijo «sexy» se remontan a Ronald Fisher, quien señaló que la preferencia de una hembra por las colas largas o cualquier otro adorno ostentoso se justifica por sí sola si las otras hembras comparten esa misma preferencia (Fisher 1930). Si la mayoría de las hembras de la población prefiere aparearse con machos de cola larga, entonces cualquier hembra que se deje fecundar por un macho de cola corta estará comprometiendo la continuidad de su estirpe: sus hijos, que heredarán el escaso atractivo del padre, dejarán poca o ninguna descendencia y, en consecuencia, serán pésimos perpetuadores de los genes maternos. Así pues, la mejor opción reproductora para cualquier hembra sería aparearse con el tipo masculino que resulte más atractivo para la mayoría. Ahora bien, este argumento sólo puede explicar por qué se mantiene la preferencia por las colas largas, no su origen evolutivo. ¿Qué es lo que hace que un criterio de apareamiento concreto sea adoptado en primera instancia por un número significativo de hembras?

Una respuesta a esta pregunta, apuntada por el propio Fisher, es que el criterio en cuestión no sea absolutamente arbitrario, sino que tenga algún valor selectivo intrínseco (al menos de entrada). Por ejemplo, el tamaño de la cola podría ser un indicador de la edad y la condición física del pretendiente. Una cola más bien pequeña y deslucida puede ser indicio de subdesarrollo por enfermedad, constitución débil o malnutrición derivada de la incapacidad para competir por el alimento, mientras que una cola lustrosa y bien desarrollada puede ser un indicador bastante fiable de la adecuación de su dueño. De hecho, son muchas las especies de aves cuyo cortejo incluye el despliegue de la cola, aunque ésta no constituya un ornamento en sí misma, lo que sugiere que, en efecto, las hembras evalúan la idoneidad del pretendiente a partir del aspecto de su plumaje. Una hembra que seleccione sus apareamientos según un criterio no arbitrario (en el sentido de que su preferencia la lleve a aparearse con machos de alta calidad genética que le

den hijos con mayor capacidad de supervivencia que la media) dejará más descendencia, de manera que el criterio de apareamiento (que suponemos innato y heredable) se seleccionará junto con su progenie. Una vez las hijas y nietas de nuestra hembra comiencen a medrar, la selección sexual hará que el criterio de apareamiento se justifique por sí mismo con independencia de su sentido adaptativo inicial.

En esta línea de pensamiento, William Hamilton y Marlene Zuk han sugerido que las libreas llamativas son indicadores de resistencia a los parásitos de toda clase, desde las lombrices hasta los virus (Hamilton y Zuk 1982). Esta especulación se apoya en la observación de que las especies más vistosas suelen ser también las más hostigadas por los parásitos (Ward 1988; Pruett-Jones et al. 1990; Zuk 1992). Más convincente es la constatación de que los individuos con una menor carga de parásitos suelen ser también los más atractivos para las hembras. Esto parece ser cierto para una amplia variedad de especies, desde los faisanes hasta los grillos. En las golondrinas, por ejemplo, los machos de cola más larga y simétrica, preferidos por las hembras, son también los que tienen menos ácaros (Møller 1990). Aunque la mayoría de expertos duda de que pueda establecerse una conexión directa entre el atractivo de un macho y su carga de parásitos, hay al menos un caso en el que tal conexión resulta obvia: se trata del gallo de las artemisas, un parente norteamericano del urogallo cuyos machos poseen dos sacos pectorales de color amarillo vivo que hinchan durante el cortejo, y sobre los cuales se visualizan las picaduras de los piojos. Parece ser que las hembras se fijan en este detalle, pues basta con pintar puntos rojos en los sacos aéreos de machos de aspecto saludable para que su atractivo sexual caiga en picado (Boyce 1990).

Todo lo anterior suena razonable, pero lo cierto es que algunos modelos teóricos sugieren que la selección sexual puede partir de cero, sin necesidad de que la preferencia femenina

tenga justificación adaptativa alguna (Kirkpatrick 1982). Así, si todos los pretendientes son igualmente aptos y los apareamientos son completamente aleatorios (es decir, si no hay diferencias individuales en cuanto a eficacia biológica), entonces cualquier preferencia arbitraria que surja perturbará la distribución uniforme del éxito reproductivo masculino, y esta desviación de la uniformidad estadística bastará para poner en marcha la selección sexual, puesto que el rasgo atractivo y la preferencia por los individuos que lo ostentan se refuerzan mutuamente. Se inicia así un bucle retroactivo que conduce a la evolución de estructuras y exhibiciones cada vez más ostentosas. Este proceso de selección «desbocada» sólo se frenará cuando la exageración de las armas de seducción se convierta en una carga que comprometa la supervivencia hasta el punto de contrarrestar la ventaja del atractivo sexual aumentado.

Se puede objetar que la equiparabilidad de los pretendientes es una condición inicial poco realista. Sin embargo, como hemos visto en la sección 2.1, en un régimen de poliginia extrema la selección continuada de los mejores entre los mejores conduce a una igualdad cada vez mayor entre los competidores, lo que implica que a una hembra siempre le sobrarán pretendientes más que adecuados. En esta situación parece más factible la evolución de criterios de apareamiento arbitrarios. En efecto, es en las especies altamente poligínicas donde las libreas masculinas alcanzan un mayor grado de barroquismo.

Otro aspecto poco realista de los modelos teóricos es la omisión del coste de la elección femenina. Discriminar entre los pretendientes requiere cierta inversión de tiempo y energía. Cuando se tiene en cuenta este coste, aunque sea ínfimo, el resultado es que ninguna preferencia arbitraria puede fijarse en la población: aunque la selección sexual desbocada pueda favorecer la propagación transitoria de una preferencia femenina caprichosa, una vez la exageración del

rasgo masculino atractivo se convierte en una desventaja para la supervivencia que contrarresta la ventaja que confiere a la hora de aparearse, la selección natural vuelve a favorecer a las hembras no selectivas frente a las selectivas (Kirkpatrick 1985; Pomiankowski 1987). Esta conclusión sólo se modifica en el caso de que exista un sesgo mutacional: si es más probable que una mutación aleatoria cause una pérdida de atractivo que otra cosa, entonces sí será beneficioso para las hembras discriminar positivamente a los machos más seductores aunque ello conlleve cierto coste. Al final se llega a una situación estacionaria en la que el coste de la elección femenina es compensado por la ventaja de tener hijos más atractivos que la media (Pomiankowski et al. 1991). Este sesgo mutacional es tanto más esperable cuanto más elaborados y exagerados sean los rasgos implicados. También es esperable un sesgo mutacional en la viabilidad, pues cuanto más complejo es un sistema vivo y más óptima es su adaptación a su entorno físico y biológico, más probable es que una mutación aleatoria reduzca su adecuación en vez de aumentarla. En la práctica, ambos sesgos mutacionales tenderán a ir unidos, por lo que cabe esperar que los criterios femeninos de belleza masculina estén ligados (aunque sea por vías muy indirectas) a la calidad genética de los pretendientes.

4.2 *El principio del hándicap*

Si existe la posibilidad teórica de una selección sexual arbitraria, entonces no es descabellado pensar que la evolución de ornamentos aparentemente superfluos pueda responder a preferencias femeninas sin ningún valor selectivo intrínseco. Ahora bien, ¿hasta qué punto es verosímil una selección sexual *absolutamente caprichosa* fuera del mundo virtual de los modelos teóricos? A fin de cuentas, la justificación adaptativa última de la selectividad femenina es aparearse con machos de calidad

genética contrastada (de hecho, el aporte de genes frescos es la única razón de ser del sexo masculino, al menos en las especies cuyas hembras crían en solitario). Cabe suponer, pues, que los procesos de selección sexual reales se basan en criterios no arbitrarios, aunque a caballo de éstos puedan evolucionar preferencias gratuitas. Numerosas observaciones y experimentos de campo abonan la idea de que los machos favoritos de las hembras acostumbran a ser también los más curtidos, vigorosos y saludables. Pero si se acepta que los criterios de apareamiento femeninos tienen por objeto evaluar la calidad genética de los pretendientes, ¿por qué la selección sexual ha favorecido la evolución de instrumentos de seducción tan costosos para sus dueños como la cola del pavo real? Si se trata de elegir a los machos con mayor capacidad de supervivencia, ¿por qué preferir a aquellos cuyos atributos desmesurados comprometen su supervivencia?

Una solución a esta paradoja la ofreció el israelí Amotz Zahavi, quien señaló que cuanto más costosa es una forma de ostentación masculina, más fiable resulta como indicadora de calidad genética. Todo macho que consigue salir adelante a pesar de cargar con un lastre innecesario está enviando el mensaje de que es tan superior que puede permitirse jugar con desventaja. En consecuencia, un criterio de apareamiento basado en un atributo genuinamente desventajoso será favorecido por la selección natural frente a cualquier preferencia femenina arbitraria (Zahavi 1975, 1995).

La conjetura de Zahavi, conocida como «principio del hándicap», mereció poco crédito de entrada (quizá porque Richard Dawkins la ridiculizó aduciendo que un corolario lógico de este principio sería la evolución de machos cojos y tuertos de nacimiento). La principal objeción de los críticos era que la descendencia de una hembra que aplicase un criterio de ese estilo heredaría tanto los genes óptimos como el hándicap del padre, de manera que la pretendida ventaja selectiva de su elección sería, en el mejor de los casos, dudosa. Pero (como ha

acabado reconociendo el propio Dawkins) este argumento no resta ninguna validez a la intuición de Zahavi en lo que respecta a los caracteres sexuales secundarios. Si el hándicap se asocia a un carácter ligado al sexo (y no a una característica neutra como, por ejemplo, la posesión de un par de ojos) entonces las hijas heredarán los genes óptimos del padre pero no su desventaja. En cuanto a los hijos, heredar el hándicap paterno puede beneficiarles (al aumentar su atractivo sexual) en igual o mayor medida que perjudicarles.

Al final, el tiempo y los modelos matemáticos han inclinado la balanza en favor de Zahavi (Iwasa et al. 1991). Las reticencias iniciales han dado paso a la aceptación mayoritaria, pues el principio del hándicap elimina la paradoja de la cola del pavo real y ofrece una explicación adaptacionista satisfactoria de la exageración de los caracteres sexuales en los machos poligínicos cuyo éxito reproductivo depende fundamentalmente de la elección femenina. Más aún, un corolario del principio del hándicap es que *cualquier* carácter sexual masculino puede valer como criterio de apareamiento si, como consecuencia de un proceso de selección desbocada, acaba convirtiéndose en un hándicap. Así, aun suponiendo que la evolución de la suntuosa cola del pavo real se hubiera iniciado en un criterio puramente estético, la exageración creciente del rasgo objeto de selección habría convertido lo que comenzó siendo una preferencia arbitraria en un criterio fiable de evaluación de la calidad genética del pretendiente de turno. Lejos de ser incompatibles, la selección sexual desbocada de Fisher y el principio del hándicap de Zahavi se complementan a la hora de explicar la evolución de caracteres sexuales aparentemente paradójicos.

4.3 Publicidad engañosa y publicidad honesta

El arte de la seducción sexual puede compararse hasta cierto punto con la publicidad. Así, el cortejo puede verse como una suerte de spot publicitario mediante el que un anunciante (el macho) cuyo principal interés es vender su producto (en este caso sus propios genes) intenta seducir a un comprador potencial (la hembra) cuyo principal interés es que no le den gato por liebre. Ahora bien, ningún comprador sensato confiaría en la publicidad como una fuente de información fiable acerca de la calidad o las prestaciones del producto anunciado. La función de la publicidad no es informar, sino seducir, aunque para ello tenga que recurrir a la manipulación y el engaño. Es más, cuando el éxito reproductivo masculino depende decisivamente de la elección femenina, sólo la fachada puede permitirle a un macho mediocre eludir la extinción genética. Un pelaje erizado o un plumaje ahuecado pueden aumentar el tamaño y el vigor aparentes de un animal. Las hembras deben evitar morder el anzuelo, especialmente cuando son ellas las que corren con todos los gastos de la crianza, y para ello deben seleccionar a los machos según criterios que hagan difícil o imposible la publicidad engañosa.

Cuanto más costosos sean los alardes masculinos, más difícil será falsearlos mediante sucedáneos baratos, lo cual nos devuelve al principio del hándicap. La preferencia femenina por los atributos costosos se justifica porque éstos suponen una carga tanto más difícil de asumir cuanto peor dotado está un macho para la supervivencia y la competencia con los rivales. Así pues, cualquier hándicap genuino es una forma de «publicidad honesta», en el sentido de que proporciona información fiable sobre la calidad genética del pretendiente que hace ostentación del mismo (Kodric-Brown y Brown 1984).

La sugerencia de una interacción esencialmente «honesta» entre los sexos incomoda sobremanera a Dawkins y sus adeptos, quienes han insistido en que el interés primordial del macho no

es demostrar su auténtica valía ante sus parejas potenciales, sino seducirlas. Para el padre de la metáfora del gen egoísta, esperar que un rasgo destinado a cautivar al otro sexo proporcione información fiable acerca de la calidad genética del que lo ostenta es tan ingenuo como esperar que la publicidad comercial proporcione información veraz acerca de la calidad del producto anunciado (Dawkins y Krebs 1978). Pero la analogía entre la ostentación masculina y la publicidad es tan engañososa como la publicidad misma. Puestos a ser rigurosos, podemos ir un poco más allá y afirmar que el interés primordial del macho no es seducir a las hembras, sino propagar al máximo sus genes. Más que un «cliente» potencial, una hembra es un socio reproductor al que el macho debe convencer para que invierta su capital en la empresa común de perpetuar los genes de ambos. Si uno puede ofrecer lo que las hembras ansían, entonces la mejor arma de seducción es una demostración fehaciente y no falseable de la propia excelencia. Esto es tanto más cierto cuanto mayor es el número de candidatos a semental y más costoso resulta destacar sobre los rivales para acaparar la atención femenina. La exacerbación de la competencia masculina puede explicar por qué es tan frecuente que la exhibición de libreas llamativas durante el cortejo vaya acompañada de sonidos estridentes, brincos y otros alardes de vigor físico difíciles de falsear.

Aunque los machos ostentosos no se impongan a sus rivales por la fuerza, las exhibiciones de cortejo pueden llegar a ser tan extenuantes como el combate físico. En realidad, la frontera entre ambas formas de selección sexual es borrosa, y en la gran mayoría de casos el éxito reproductivo masculino depende tanto de la elección femenina como de la exclusión de los rivales. No es infrecuente que una misma estructura o conducta sirva para disuadir a los competidores además de suscitar la admiración femenina. Un buen ejemplo es la cornamenta de los ciervos. La construcción de esta estructura, que se muda cada año, requiere una inversión no desdeñable de

energía y nutrientes que sólo los machos bien alimentados y relativamente libres de parásitos pueden costearse. A los ojos de las ciervas, la robustez y la ramificación (indicativa de la edad del animal) de las cuernas son indicadores fiables de la aptitud masculina. Pero la cornamenta también sirve para luchar por el dominio de los territorios frecuentados por las hembras.

Una variación sobre el tema de la publicidad honesta (conocida como la hipótesis de la «propaganda de guerra») atribuye esta función doble incluso a los rituales de cortejo (Borgia 1979). De acuerdo con esta idea, los alardes masculinos no sólo sirven para impresionar a las hembras, sino para intimidar a los machos rivales (lo cual puede explicar por qué los machos de tantas especies acompañan la exhibición de sus libreas con gritos, saltos y otros derroches de energía en el curso de actuaciones aparatosas, en vez de limitarse a dejarse ver por las hembras). Un ejemplo bien estudiado es el del grillo maya. Los machos de esta especie cantan para atraer a las hembras fecundables, pero al hacerlo atraen también a los rivales. Es habitual que se formen congregaciones de machos que cantan al unísono, y cuyo acceso a las hembras está determinado por una estricta jerarquía de dominancia. Si se embadurnan con cera los élitros de los machos dominantes para amortiguar su canto, se observa que sus rivales los desafían sin tregua. El hecho de que los machos así tratados consigan imponerse igualmente al final demuestra que su superioridad es genuina, pero la imposibilidad de emitir un canto lo bastante disuasorio les obliga a malgastar mucho tiempo y energía en peleas evitables, en detrimento del número de apareamientos (Boake y Capranica 1982). Aunque todo macho tiene que pagar una cuota por hacerse con una posición dominante en la jerarquía masculina, resolver las disputas cantando nunca es tan costoso como hacerlo a base de puños.

La lección que puede extraerse de todo lo anterior es que la comunicación entre ambos sexos tenderá a evolucionar hacia la publicidad honesta. Pero hay que remarcar que esta

«honestidad» es el resultado de la interacción entre los competidores en un régimen de selección sexual. Los individuos menos dotados siempre se beneficiarán de que tanto los socios reproductores como los rivales se dejen engañar y manipular. Son los individuos genuinamente superiores a sus competidores los que deben «inventar» indicadores de calidad genética no adulterables, y sus socios reproductores los que deben «aprender» a protegerse de la publicidad engañosa. La comunicación honesta entre los sexos es el producto de un doble proceso de selección en virtud del cual las señales vacuas o falseables acaban siendo devaluadas por los rivales e ignoradas por las hembras.

4.4 *Dimorfismo sexual y monogamia*

Los psicólogos evolucionistas han encontrado en la selección sexual un filón inagotable, y no han dudado en asumir que el atractivo sexual masculino y femenino responde, al menos en parte, a preferencias innatas favorecidas por la selección natural, lo que sugiere que nuestros criterios de belleza, lejos de ser arbitrarios, tienen algún valor adaptativo. Por supuesto, hay estándares de belleza atribuibles a la convención social. Pero dentro de esta aparente arbitrariedad pueden reconocerse algunas pautas que tienden a mantenerse invariables por encima de las modas y estereotipos culturales. En todas partes la belleza (sobre todo la femenina) va ligada a la juventud, y no se tiene noticia de ninguna cultura en la que los cortos de talla hayan contado alguna vez con el favor femenino (Graziano et al. 1978; Jakson 1992).

Comparto la sospecha de Symons de que el mismo prejuicio ideológico que desvaloriza el atractivo físico ha contribuido a magnificar la volubilidad de los estándares de belleza humanos (Symons 1979). Si se asume que éstos son arbitrarios, el atractivo físico es una cualidad insustancial. Ahora bien, si

se acepta que existen criterios de belleza adaptativos, ligados a la calidad genética y la fecundidad potencial del objeto de deseo, entonces el atractivo físico se convierte en un valor cotizado. El hecho de que en todas partes la gente evalúe la belleza de los otros, en especial los del otro sexo, y anhele una pareja atractiva sugiere que la discriminación sexual en función del atractivo físico es un instinto humano que compartimos con muchas otras especies. Pero la universalidad no es una condición suficiente para afirmar el carácter innato de un rasgo psicológico. Tampoco me parece una condición necesaria: si la evolución cultural es capaz de generar conductas tan contrarias a la lógica darwiniana como abstenerse voluntariamente del sexo, difícilmente se puede dudar de su capacidad para reprimir nuestro sentido estético innato y generar estándares de belleza aberrantes.

Entre nosotros y los pavos reales, sin embargo, existe una diferencia fundamental, y es que el macho humano aporta recursos además de genes. Cuando la inversión parental masculina se convierte en un recurso valioso, la selección escrupulosa de los genes masculinos debe subordinarse a la conveniencia de contar con un consorte proveedor, lo cual obliga a las hembras a relajar sus criterios de elección de pareja. Una hembra monógama tan exigente que demore en exceso su emparejamiento será penalizada por la selección natural, pues los galanes más cotizados suelen ser los primeros en emparejarse y no siempre es posible adelantarse a las rivales. Si la ayuda masculina es decisiva para una crianza exitosa, un consorte vulgar es mejor que nada. En consecuencia, los criterios de selección sexual femeninos son mucho menos rígidos en un régimen monógamo que en un régimen poligínico.

Esto no significa que las hembras monógamas concedan menos importancia al atractivo masculino que las otras. En un régimen poligínico, donde las hembras sólo buscan sementales y no padres de familia, la intensa selección sexual hace que la oferta de calidad genética masculina supere con creces la

demandas, de manera que una hembra sólo tiene que limitarse a rechazar a cualquier pretendiente que le parezca mínimamente defectuoso. Incluso puede permitirse juzgar a la ligera y descartar a candidatos perfectamente válidos, pues siempre habrá otros aspirantes que satisfagan sus exigencias. En un régimen monógamo, en cambio, la demanda de calidad genética masculina siempre es mayor que la oferta, pues la condición de los candidatos es mucho más variable y los mejores dejan de estar disponibles antes que el resto. El atractivo masculino se convierte en un valor cotizado. Las hembras ya no pueden limitarse a rechazar a cualquier macho que no estimen «perfecto», sino que deben evaluar la calidad genética de los machos disponibles para elegir al mejor partido (o al menos malo) a su alcance si quieren asegurar y rentabilizar al máximo su inversión parental. Esto implica que los criterios de elección de pareja aplicados por las hembras monógamas deben ser todavía menos arbitrarios que los de las hembras autosuficientes.

En cualquier caso, la distribución del éxito reproductivo masculino en un régimen monógamo es mucho más uniforme que en un régimen poligínico, lo que explica la práctica ausencia de dimorfismo sexual (es decir, la diferencia de tamaño y aspecto entre machos y hembras) en las especies monógamas típicas. Pero no faltan excepciones a esta regla. La existencia de criterios de elección de pareja bien definidos en las hembras monógamas ha sido demostrada por el danés Anders Møller, quien observó que los machos de golondrina a los que se alargaba artificialmente la cola se emparejaban antes y contabilizaban más cópulas extraconyugales con las hembras vecinas que los de cola normal (Møller 1988).

Esta selección sexual puede explicar la evolución de ornamentos masculinos en un régimen monógamo, siempre que haya cierto grado de poligamia y/o adulterio, aunque nunca tan exagerados como los productos de la selección sexual desbocada (Hamilton 1990). Los ejemplos más familiares de este dimorfismo

sexual se encuentran entre las aves migratorias de las zonas templadas. En realidad, como hemos visto en el capítulo 2, casi todas estas aves nominalmente monógamas son facultativamente polígamias y proclives al adulterio. La mayoría no forma parejas estables fuera de la temporada de cría, por lo que cada año deben emparejarse de nuevo. Los machos suelen adelantar su migración primaveral para hacerse con un buen territorio de nidificación, de manera que las hembras que llegan primero tienen pretendientes de sobra para elegir. Un macho atractivo puede emparejarse a las primeras de cambio, y también tiene más posibilidades de vincularse a una hembra secundaria, todo lo cual es ventajoso de cara a sacar adelante más de una nidada antes del fin de la temporada de cría. Por otra parte, las hembras ya emparejadas siempre están dispuestas a copular con un macho más seductor que su consorte si tienen ocasión. De esta forma la elección femenina contribuye a que unos machos tengan más descendencia que otros, condición necesaria para la evolución de caracteres sexuales secundarios.

Entre los mamíferos monógamos, nuestra especie es la única que exhibe caracteres secundarios masculinos atribuibles a la selección sexual, el más distintivo de los cuales es la barba varonil, así como un dimorfismo sexual claramente apreciable en cuanto a tamaño corporal y musculatura. Éste es un rasgo que compartimos con nuestros parientes primates más cercanos. Puede que nuestro dimorfismo sexual sea modesto en comparación con el de orangutanes y gorilas, cuyos machos pesan el doble que las hembras, pero es incluso algo mayor que el de chimpancés y bonobos. (Dicho sea de paso, en un régimen absolutamente promiscuo no tiene por qué haber dimorfismo sexual: si todos los machos se aparean con todas las hembras al azar, entonces no hay selección sexual. La promiscuidad absoluta produciría el mismo resultado evolutivo –la ausencia de dimorfismo sexual– que la monogamia ideal. Pero ninguna especie animal es absolutamente promiscua, ni idealmente monógama. La

promiscuidad de chimpancés y bonobos está restringida en gran medida a las camarillas de machos dominantes, cuyo rango es en parte resultado del combate físico, lo que puede explicar el dimorfismo sexual de estas especies.) Podría pensarse, por lo tanto, que se trata de un rasgo heredado de nuestros ancestros prehumanos.

Sin embargo, los estudios sociológicos evidencian que la gente no se empareja al azar, y que la talla condiciona sobremanera la elección del consorte. Se ha estimado que apenas tres de cada mil varones tienen parejas más altas que ellos, una frecuencia bastante inferior a la esperable si los emparejamientos fueran aleatorios (Gillis y Avis 1980). Si los varones tienden a emparejarse con mujeres más bajas que ellos es, simplemente, porque las estaturas femeninas normales están por debajo de las estaturas masculinas normales. En realidad, las estaturas que ambos sexos perciben como excesivas (por encima de 1,80 m para las mujeres y 2 m para los varones) vienen a representar la misma fracción de la población de consortes potenciales. La diferencia es que las mujeres manifiestan una marcada predilección por las estaturas que, sin llegar al gigantismo, están por encima de lo normal (es decir, por encima de 1,80 m para los varones europeos) (Scheib 1996; Etcoff 1999).

Aún más notoria que la diferencia de talla entre ambos sexos es la diferencia de masa muscular, especialmente en el tren superior. Sin embargo, el atractivo sexual de los músculos no es tan obvio como el de la estatura. Las ventajas selectivas de ser más grande y musculoso que la mayoría parecen evidentes a primera vista. Sin embargo, en un régimen monógamo, cooperativo e igualitario como por el que presumiblemente se regían los cazadores-recolectores ancestrales, la relación entre tamaño corporal y éxito reproductivo no es tan inmediata. Es cierto que los individuos corpulentos lo tienen más fácil para hacerse respetar y que ello puede facilitarles el acceso a una posición dominante en la jerarquía del grupo, pero para que

esta ventaja tenga algún valor selectivo debe traducirse en un éxito reproductivo aumentado. Por otra parte, la corpulencia no siempre es ventajosa, como evidencia la baja estatura y la complejión más bien grácil de la mayoría de cazadores-recolectores de selva y de desierto. El tejido muscular es caro de construir y mantener. En realidad, puede que parte del secreto del éxito de nuestra especie estribé en habernos desprendido de buena parte de la masa muscular de nuestros ancestros. (Esto es especialmente cierto en el caso de las mujeres, que han sustituido parte de su masa muscular por tejido adiposo, un reservorio de energía, agua y vitaminas liposolubles. En nuestra especie, la diferencia de musculatura entre ambos sexos es aún más marcada que la diferencia de tamaño, lo que sugiere que la selección natural ha favorecido la pérdida de masa muscular y su sustitución por tejido adiposo en las mujeres.)

En cierto modo, ser un héracles es un hándicap en el sentido de Zahavi. Un cuerpo grande y musculoso es costoso de construir y mantener (por eso los altos suelen ser gráciles y los robustos achaparrados). Los individuos corpulentos tienen que comer más para no desfallecer, consumen más energía para desplazar su mole y resisten peor las épocas de vacas flacas (a menos que dispongan de una buena reserva de grasa, tanto más difícil de acumular cuanto más derrochador es el metabolismo basal). Adquirir y mantener un cuerpo grande y musculoso requiere calorías y proteínas suplementarias cuya obtención exige ser un cazador eficiente, para lo cual se requieren ciertas facultades. Desde este punto de vista, la corpulencia masculina puede interpretarse como una forma de publicidad honesta (al menos en el contexto del modo de vida cazador-recolector).

Otra explicación más rebuscada relaciona la musculatura con la eficiencia inmunitaria. Algunos autores conectan la similitud entre el cortisol (una hormona esteroide depresora del sistema inmunitario) y la testosterona con el hecho de que

los machos en general parecen ser algo más susceptibles que las hembras a las enfermedades infecciosas (Folstad y Karter 1992). Así, la misma hormona asociada a la masculinidad tendría un efecto debilitador del sistema inmunitario, de manera que sólo los individuos más competentes inmunológicamente podrían permitirse el hándicap de un nivel de testosterona que maximice la expresión de los caracteres secundarios atractivos para el sexo femenino. Dado que la mayor masa muscular masculina es en parte producto del incremento de los niveles de testosterona en la pubertad, la complexión atlética podría ser un indicador honesto de aptitud inmunitaria (Thornhill y Gangestad 1996).

4.5 Simetría y atractivo sexual

En relación con lo anterior, algunos estudios antropométricos sugieren que los individuos corpulentos tienden a tener cuerpos más simétricos (Manning 1995). Incluso la belleza del rostro (la parte del cuerpo más implicada en el reconocimiento interpersonal) parece ser un concepto menos subjetivo de lo que se tiende a asumir y estar ligado en buena medida a la percepción de la simetría facial.

Ningún cuerpo humano es perfectamente simétrico, pero sumando imágenes digitalizadas de rostros en número suficiente para que las asimetrías individuales se anulen mutuamente es posible componer un rostro promedio prácticamente simétrico. Parece ser que la gente tiende a encontrar el rostro promedio así obtenido más atractivo que la gran mayoría de rostros reales usados para componerlo (Langlois y Roggman 1990; Langlois et al. 1994; Grammer y Thornhill 1994). Una interpretación adaptacionista de este resultado es que la selección natural habría favorecido la preferencia por el fenotipo promedio porque, en la naturaleza, las variaciones individuales se distribuyen en torno a un diseño óptimo. Cuanto más se acerque un cuerpo individual a las proporciones del

fenotipo promedio, más cerca estará del diseño óptimo para el modo de vida de su especie. Es como si nuestro cerebro hiciese algo parecido a ejecutar un programa de composición de imágenes para crear una imagen promedio que se convierte en un canon de belleza propio, respecto del cual se mide el atractivo de los posibles consortes. Es más, dado que durante la mayor parte de la historia de la humanidad la gente ha crecido en el seno de grupos pequeños y aislados, los cánones de belleza así construidos habrían contribuido a reforzar las identidades étnicas locales (Symons 1979).

Para otros autores, el atractivo no depende tanto de la cercanía al fenotipo promedio como de la simetría corporal. Las desviaciones de la simetría bilateral del cuerpo humano se deben a la propia inestabilidad del proceso de desarrollo hasta el estado adulto. Dado que la formación de las estructuras repetidas a ambos lados del plano de simetría depende de los mismos genes, cualquier asimetría debe ser resultado de la ejecución imprecisa del programa morfogenético. Aparte del «ruido» aleatorio, las fluctuaciones de la simetría corporal pueden deberse a factores externos (nutrición deficiente, toxinas, gérmenes o parásitos) que perturban el desarrollo y crecimiento normales del individuo. Se puede pensar, pues, que los cuerpos exhibirán una asimetría fluctuante más o menos acusada en función de su resistencia o sensibilidad congénita a cualquier factor perturbador del desarrollo. De acuerdo con esta idea, los rasgos más susceptibles de asimetría fluctuante serían indicadores fiables de calidad genética. Ya hemos visto que el éxito reproductivo de los machos de golondrina se correlaciona con la longitud de su característica cola bifurcada, pero sucede que las colas más largas suelen ser también las más simétricas. Cuando se altera artificialmente esta simetría, se observa que los machos de cola menos simétrica lo tienen más difícil para emparejarse (Møller 1992).

La simetría corporal parece ser un criterio de elección de pareja en muchas otras especies, incluida la nuestra (Møller y

Thornhill 1998). Si la simetría es un signo de estabilidad morfogenética, resistencia a infecciones y parásitos de toda clase, capacidad de supervivencia y éxito reproductivo, entonces la preferencia por los cuerpos simétricos debería haber sido favorecida por la selección natural porque la simetría corporal es una forma de publicidad honesta (Møller y Pomiankowski 1993; Thornhill y Gangestad 1993). (Hay que decir, no obstante, que los rostros compuestos perfectamente simétricos raramente se perciben como los más sugerentes. Es sabido que, cuando se construye una cara simétrica con una mitad de una cara real –la derecha o la izquierda– y su imagen especular, el resultado suele percibirse como antinatural, cosa que no ocurre con las caras simétricas obtenidas combinando caras enteras con sus propias imágenes especulares (Etcoff 1999). Por otra parte, a diferencia de la asimetría fluctuante, algunas asimetrías –como la dominancia derecha/izquierda– son producto de una lateralidad intrínseca. El control de las expresiones faciales depende principalmente del hemisferio cerebral derecho; por eso el lado izquierdo del rostro tiende a ser más expresivo, sobre todo en lo que respecta a los gestos voluntarios. Aunque la expresividad introduzca asimetría, un rostro expresivo puede resultar más atractivo que otro más simétrico y bien proporcionado.)

Otro determinante del atractivo diferencial de los rostros es la impronta familiar. Las improntas infantiles de esta clase, fundamentales para el ulterior reconocimiento de los congéneres del otro sexo en la vida adulta, son corrientes en el mundo animal. Un ejemplo bien estudiado es el de la codorniz japonesa. En un experimento ya clásico se demostró que, a la hora de aparearse, tanto los machos como las hembras de esta especie muestran una marcada preferencia por sus primos, a los que reconocen por su fisonomía. Según parece, las aves de una pollada se forman una imagen de su propia especie a partir de las fisonomías de sus hermanas, y después se aparean

preferentemente con los congéneres que más se ajustan a su impronta familiar (evitando, eso sí, los apareamientos incestuosos). Esta selectividad sofisticada se ha interpretado como una solución de compromiso que permite maximizar la aptitud inclusiva minimizando el coste de la endogamia (Bateson 1982).

También las personas tienden a sentirse más atraídas por los rostros que se amoldan a su impronta familiar (Hinsz 1989). A partir de las caras con las que nos familiarizamos en la infancia, el cerebro compone un «mapa amoroso», un esbozo de la pareja sexual que se concreta en la adolescencia. Aunque la gente no pierde la capacidad de enamorarse con los años, el «flechazo» es una experiencia típicamente adolescente, que sobreviene cuando la persona encuentra a alguien que se acerca lo bastante a su arquetipo ideal inconsciente (Money 1986; Fisher 1992).

4.6 *El efecto halo*

El prejuicio ideológico de que las mujeres conceden más importancia a la personalidad que al atractivo puramente físico de sus eventuales parejas es una convención tan arraigada que ni siquiera los psicólogos evolucionistas dudan en otorgarle carta de naturaleza (aunque sea difícil de conciliar con la idea de que el atractivo físico en general, y el masculino en particular, está ligado a la calidad genética, cosa que, al menos en teoría, lo convierte en un criterio de elección preferente). La justificación adaptacionista habitual de esta convención es que el interés monógamo femenino hace que las mujeres valoren la aptitud del posible consorte como proveedor de recursos (y, por ende, su influencia y posición sociales, además de su fidelidad y responsabilidad) por encima de su atractivo sexual.

Seguramente es cierto que las mujeres valoran estas cosas (sobre todo en una situación de dependencia económica). Lo discutible es que tales criterios de elección sean *instintivos*. Si, como parece presumible, los cazadores ancestrales se repartían equitativamente el producto de la caza, entonces su posición en la jerarquía del grupo habría tenido una influencia nula en su aptitud como proveedores: cualquier consorte habría sido tan buen proveedor como cualquier otro. En estas condiciones no parece necesaria la evolución de criterios de elección de pareja más prioritarios que el atractivo sexual. (Dicho sea de paso, es significativo que las sociedades que más valor conceden al atractivo físico parezcan ser precisamente las que soportan una mayor carga de parásitos; Gangestad y Buss 1993.)

Aun admitiendo que haya algo de cierto en este estereotipo, más allá de un sesgo ideológico desvalorizador del atractivo físico, ¿hasta qué punto puede desligarse la seducción personal de la apariencia física? Numerosos estudios psicológicos evidencian que la apreciación de las cualidades personales por los demás (especialmente por el otro sexo) no es en absoluto independiente de la apariencia física. El atractivo físico (sobre todo el masculino, pero también el femenino) genera expectativas de inteligencia, sensibilidad y talento (Jackson et al. 1995). El favoritismo *inconsciente* hacia la gente físicamente atractiva es conocido desde hace tiempo por los psicólogos, que lo llaman «efecto halo». Las personas atractivas de ambos性es lo tienen más fácil para caer bien, aun cuando no derrochen simpatía, y para persuadir a otros de sus opiniones. También se les presume más competentes y equilibradas (Chaiken 1979; Dion et al. 1972). Incluso los jueces y jurados tienden a mostrarse más indulgentes con los acusados atractivos y más proclives a presuponer su inocencia (salvo cuando los reos se han servido de su buena presencia para estafar a la gente, en cuyo caso su atractivo físico puede

predisponer a los jurados en su contra; Mazzella y Feingold 1994; DeSantis y Kayson 1997).

Este favoritismo comienza ya en la escuela: se sabe que los maestros y profesores de ambos sexos tienden a calificar y juzgar más generosamente a los alumnos atractivos que a los poco agraciados. Que la diferencia se debe al atractivo físico lo demuestra el hecho de que desaparece en los exámenes no susceptibles de evaluación subjetiva (Clifford 1975). La apariencia influye también en las expectativas de los educadores. En un experimento clásico, a una amplia muestra de maestros se les dio una ficha escolar de un niño o niña con calificaciones de conocimientos, actitud, hábitos y atención. Aunque la ficha era siempre la misma (lo único que variaba era la foto del escolar, unas veces guapo y otras poco agraciado), los maestros tendían a prejuzgar a los escolares atractivos como más inteligentes y sociables (Clifford y Walster 1973). La apariencia también influye a la hora de juzgar las fechorías: cuando es un niño atractivo el autor, los adultos tienden a concederle el beneficio de la duda y a presuponer que se trata de un hecho aislado y circunstancial, mientras que un niño poco agraciado es más probable que sea prejuzgado como un futuro delincuente juvenil (Dion 1972). Incluso las madres tienden a dedicar más atenciones a los bebés bonitos que a los feos. Las madres de bebés atractivos pasan más tiempo haciéndoles carantoñas y practicando vocalizaciones con ellos, mientras que los bebés poco agraciados (a juicio no de sus madres, sino de observadores imparciales) tienen que recurrir más a menudo al llanto para recabar la atención de sus progenitoras, y sus madres tienden a quejarse más que las otras de la carga que supone la maternidad (Langlois et al. 1995). Los bebés que casi todos los observadores encuentran adorables suelen tener una geometría facial hiperinfantil, mientras que los considerados feos acostumbran a tener caras más «adultas» de lo habitual. La gente tiende a atribuir a estos bebés un carácter más difícil e

irritable, y se muestra menos dispuesta a cuidar de ellos (Ritter et al. 1991).

En el aspecto estrictamente sexual, los varones atractivos se estrenan sexualmente antes que la mayoría, tienen más parejas a lo largo de su vida y también más relaciones extraconyugales (Thornhill y Gangestad 1994). Esto es poco sorprendente, pero lo más significativo es que el atractivo sexual parece ser la mejor «técnica» masculina para llevar a la pareja al orgasmo. Algunas componentes del atractivo físico fácilmente cuantificables, como la estatura o la simetría corporal, parecen ser inductores del orgasmo femenino más efectivos que el afecto, los ingresos del consorte, la experiencia sexual previa o la frecuencia copulatoria (Thornhill et al. 1995), aunque la influencia real del atractivo físico sobre la probabilidad de fecundación es motivo de controversia y, en cualquier caso, está por determinar (Pound y Daly 2000).

4.7 *El tamaño sí importa*

El tema de la evolución de la sexualidad humana es pródigo en propuestas políticamente incorrectas, pero la que se lleva la palma seguramente es la de que el gran pene del macho humano es, como la majestuosa cola del pavo real, un producto de la selección sexual femenina. Es innegable, sin embargo, que (junto con nuestro voluminoso cerebro) el pene humano es el órgano que ha experimentado un agrandamiento evolutivo más notorio en relación con nuestros parientes antropoides más cercanos. La explicación más inmediata de este hecho es que las hembras protohumanas privilegiaron a los machos de pene relativamente grande porque éstos les proporcionaban más placer durante el coito. Pero el clima ideológico adverso a esta idea

ha propiciado la búsqueda de explicaciones alternativas más o menos rebuscadas.

La más pintoresca quizá sea la del austriaco Irenäus Eibl-Eibesfeldt, quien ha especulado que el pene humano evolucionó como una señal de amenaza (Eibl-Eibesfeldt 1995). La idea se inspira en la conducta de los papiones y otros monos cercopitécidos, cuyos machos montan guardia sentados con las piernas separadas y experimentan una erección cada vez que divisan a un extraño. La interpretación del pene erecto como un gesto de amenaza se justifica porque los machos de estas especies reafirman su rango «poseyendo» a los subordinados (que les presentan las nalgas en actitud de sumisión) en una cópula homosexual ritualizada. En realidad, el simbolismo agresivo del pene erecto es una peculiaridad de los cercopitécidos no extrapolable a otros primates. En chimpancés y bonobos, mucho más cercanos a nosotros que los papiones, la exhibición del pene erecto, de un vivo color rosado, es una invitación al sexo y no un gesto de amenaza.

La aceptación de la explicación adaptacionista del agrandamiento del pene humano parece difícil de conciliar con la insistencia de la sexología oficial en que «el tamaño no importa». Aunque considero que la tesis de la irrelevancia del tamaño del pene es más ideológica que científica, en cierto sentido es incontrovertible (de hecho, el pene mismo es prescindible como instrumento erótico). El tamaño del pene humano plantea un problema evolutivo, pero su relevancia evolutiva no tiene por qué corresponderse con su relevancia sexológica. Que el tamaño del pene haya sido objeto de selección en alguna fase de la evolución homínida no significa que los penes humanos más pequeños dentro del rango normal (13 ± 3 cm) no sean más que suficientes para llevar a la pareja al orgasmo tras un preludio adecuado. La comparación relevante aquí es entre penes humanos y penes prehumanos, y no entre penes humanos pequeños y penes humanos grandes.

Dicho esto, es innegable que un pene grande distiende más la pared vaginal y proporciona una mayor sensación de repleción. La idea de que el tamaño del pene es indiferente para el placer sexual femenino se remonta a la obra de Masters y Johnson y su negación de la existencia de un orgasmo propiamente vaginal. Pero hoy se sabe que el diminuto glande del clítoris es sólo la punta visible de un iceberg que abarca el vestíbulo vaginal, cuya distensión contribuye en mayor medida de lo que se pensaba a la estimulación clitorídea. Estudios anatómicos recientes muestran que la estructura interna del clítoris es bastante más extensa de lo que mostraban los libros de anatomía clásicos. Estas nuevas disecciones indican que el glande del clítoris está conectado internamente a una masa piramidal de tejido eréctil ricamente inervado, formada por un cuerpo de 2-4 cm de largo del que parten dos brazos de 5-9 cm bajo los cuales hay dos bulbos cavernosos que rodean la uretra y el vestíbulo vaginal. La disposición de estas estructuras eréctiles sugiere claramente que la distensión de la pared vaginal durante el coito contribuye también en gran medida a la estimulación del clítoris (O'Connell et al. 1998).

Todo esto importa poco cuando el juego erótico incluye una estimulación externa efectiva del clítoris, pero no parece probable que nuestros ancestros tuvieran una cultura erótica refinada. En estas condiciones, un pene grande habría sido más estimulante para las hembras protohumanas que uno pequeño. Claro que el placer sexual *per se* es irrelevante para la selección natural, a menos que se traduzca (aunque sea de manera muy indirecta) en más o mejor descendencia. Si admitimos que las mujeres ancestrales se sentían más estimuladas por los penes grandes que por los pequeños, entonces el tamaño del pene habría sido un factor decisivo para el éxito reproductor masculino, pero aún tenemos que dilucidar en qué podría contribuir un pene grande al éxito reproductor femenino.

Se ha sugerido que la hipertrofia del pene humano podría explicarse de la misma manera que el crecimiento evolutivo de la cola del pavo real. Ciertamente, la posesión de un pene grande no deja de ser un hándicap en el sentido de Zahavi. Los penes de la mayoría de mamíferos tienen un hueso interno, el *baculum*, que les confiere rigidez. El pene humano no tiene armazón de ninguna clase, por lo que su rigidez depende enteramente de un mecanismo hidráulico mucho más sensible a las caídas de tensión arterial y otros trastornos fisiológicos. Incluso el estado anímico influye en la calidad de la erección: la depresión, la ansiedad y el estrés (estados más habituales en los individuos subordinados que en los dominantes) son causas frecuentes de impotencia psicológica; y cuanto más grande es el pene, más volumen de sangre se requiere para su plena erección y más dependen sus prestaciones del buen estado físico y anímico de su poseedor. Todo ello sugiere que el gran pene humano es un indicador honesto de vigor y calidad genética (Dawkins 1989).

Pero esto no lo explica todo. Aun suponiendo que las mujeres ancestrales no fueran indiferentes al tamaño del pene de sus amantes, todavía tenemos que explicar el peculiar diseño del pene humano. Aunque el tamaño de nuestros penes ha generado mucha verborrea, pocos se han parado a pensar en su forma. El pene humano típico es lo bastante largo para ocupar toda la cavidad vaginal, y está rematado por un glande en forma de émbolo, de modo que el movimiento de vaivén durante la cópula lo convierte en una bomba de succión que desaloja cualquier fluido seminal presente, lo que sugiere un diseño adaptado a la competencia espermática en un régimen promiscuo (Smith 1984). Esta explicación del diseño del pene humano suele suscitar escepticismo, pero lo cierto es que los penes desalojadores de esperma, algunos con diseños muy sofisticados, han evolucionado en numerosas especies de invertebrados e incluso en algunos vertebrados. Un ejemplo llamativo es el del pato *Oxyura vittata*, cuyos machos ostentan un pene excepcional tanto por su

tamaño (es tan largo como el cuerpo entero del animal) como por su elaborado diseño en forma de sacacorchos rematado por una estructura que recuerda un cepillo. Parece ser que los machos utilizan su pene a modo de escobilla para extraer el esperma almacenado en los oviductos de la hembra antes de depositar el suyo propio (McCracken et al. 2000). El diseño del pene humano es mucho menos sofisticado, desde luego, por lo que algunos ponen en duda su justificación adaptacionista. En cualquier caso, la comprobación experimental de su eficiencia como extractor de esperma no parece una empresa científica irrealizable, por lo que se trata de una hipótesis falsable.

El diseño funcional del pene es congruente con otro detalle significativo de la anatomía masculina humana: el tamaño de los testículos. En este caso los chimpancés y bonobos nos superan, pues los testículos de los machos de ambas especies hermanas pesan unos 60 gramos (tres veces más que los humanos). En cambio, los testículos de los gorilas (cuyos machos superan los 250 kilos) son la mitad de voluminosos que los humanos (en tamaño absoluto, lo que implica que los humanos son seis veces mayores en términos relativos).

El tamaño de las gónadas masculinas se ha relacionado con el sistema de apareamiento: cuanta más promiscuidad, más competencia espermática y, en consecuencia, mayores los testículos (Short 1979; Harcourt et al. 1981). En un régimen promiscuo, en el que la competencia masculina por los apareamientos se relaja y las hembras fecundables copulan con más de un macho, los aspirantes a padre que produzcan más espermatozoides tendrán más números para vencer en la competencia espermática con sus rivales, por lo que la selección natural favorecerá el agrandamiento de los testículos. Hay que pensar, no obstante, que además de espermatozoides las gónadas masculinas deben producir testosterona y otras hormonas en cantidad proporcional al tamaño corporal, por lo que los cuerpos grandes necesitan unos

testículos proporcionalmente mayores. Es menos ambiguo, pues, comparar los tamaños testiculares relativos o, mejor aún, directamente la cantidad de espermatozoides eyaculados. Cuando se hace así, se observa que nuestras copiosas eyaculaciones contienen entre cuatro y cinco veces más espermatozoides que las de gorilas y orangutanes (cuyo sistema de apareamiento poligínico excluye la competencia espermática) y entre la mitad y un tercio de los espermatozoides eyaculados por chimpancés y bonobos (los antropoides más promiscuos) (Warner et al. 1974).

Así pues, parece claro que la anatomía y la fisiología sexuales del macho humano están adaptadas a un régimen «semipromiscuo». Esto implica una competencia espermática restringida pero significativa, que la mayoría de sociobiólogos y psicólogos evolucionistas asocia a la infidelidad. Pero esta conclusión quizá sea demasiado apresurada. Como he subrayado en la sección 2.7, la profusión del adulterio oportunista entre las aves monógamas no puede extrapolarse a la ligera al caso humano, pues tanto la corta vida de nuestros espermatozoides como el carácter críptico y efímero de la fase fértil del ciclo menstrual sugieren que el rendimiento reproductor del sexo extraconyugal ocasional es, en el mejor de los casos, ínfimo. (Otra cosa es que los espermatozoides del consorte deban competir con los de uno o más amantes paralelos, pero cabe preguntarse hasta qué punto era factible para las mujeres ancestrales mantener una relación adúltera continuada a espaldas del consorte en el seno de una banda nómada de unas pocas decenas de individuos que hacían vida comunal.)

En cualquier caso, el adulterio ocasional difícilmente puede dar cuenta de nuestro pene extractor de esperma. Es instructivo comparar nuestra anatomía genital externa con la de chimpancés y bonobos, cuyos testículos son el triple de grandes que los nuestros, mientras que sus penes no son más gruesos que un dedo y carecen de un glande diferenciado. Ambas anatomías representan estrategias distintas para vencer en la competencia

espermática: mientras que chimpancés y bonobos han apostado por la producción masiva de espermatozoides, nosotros hemos apostado por el desalojo de los espermatozoides ajenos (una estrategia más apta para una competencia espermática más extrauterina que intrauterina). Pero la efectividad de esta segunda estrategia depende de que el esperma rival sea retirado antes de que los espermatozoides que contiene accedan al útero, lo que implica que entre cópula y cópula no debe pasar demasiado tiempo. Para que la forma de nuestros penes se hubiera seleccionado en un contexto de infidelidad, las mujeres ancestrales deberían haber tenido por costumbre copular con su consorte y su(s) amante(s) el mismo día y con pocos minutos de diferencia. Parece más probable que la competencia espermática implícita en la forma de nuestros penes fuera producto no del adulterio furtivo, sino de una promiscuidad tolerada. Esto no sería tan extraño, pues cabe pensar que la evolución de una cooperación masculina creciente en la caza y en la defensa del territorio debió llevar aparejada una mayor tolerancia de los machos dominantes hacia las cópulas de sus allegados (también los chimpancés y los papiones de sabana permiten que sus aliados copulen con «sus» hembras, y es de suponer que los homínidos protohumanos no eran menos tolerantes).

Sin embargo, los chimpancés y bonobos son aún más promiscuos que nosotros y no por ello han desarrollado penes diseñados para extraer eficientemente el esperma rival. La razón de esta diferencia quizás haya que buscarla precisamente en el carácter más restringido de la promiscuidad humana, junto con la ausencia de un estro evidente que informe a los machos de la probabilidad de fecundación. Una hembra de chimpancé en estro suele estar dispuesta a copular con cualquier macho en cualquier momento del día, de manera que lo más probable es que sus oviductos contengan espermatozoides de diversos machos en el momento de la ovulación. Si la actividad sexual de las hembras protohumanas tenía a concentrarse en ciertos momentos del día (como podría ser el caso si los machos dedicaban la

mayor parte de la jornada a sus partidas de caza), entonces tener un pene capaz de desalojar el esperma rival habría dado ventaja a su poseedor siempre que fuera el último en inseminar a la hembra de turno, en cuyo caso sus espermatozoides accederían a los oviductos en mayor número que los de sus rivales sin necesidad de incrementar su producción, un ahorro especialmente ventajoso cuando la ovulación es críptica e incierta y lo más probable es que no haya ningún óvulo que fecundar.

El diseño del pene humano también es congruente con la interpretación del orgasmo femenino como un mecanismo de selección sexual en un régimen de competencia espermática. Si las hembras protohumanas ya eran capaces de experimentar orgasmos copulatorios, entonces los machos con penes extractores de esperma habrían podido beneficiarse además del efecto de succión (siempre que la eyaculación tendiese a coincidir con el orgasmo de la pareja). Junto con el agrandamiento del pene, la prolongación de la cópula hace más factible el orgasmo femenino (piénsese que cinco minutos de cópula humana equivalen a más de treinta cópulas de chimpancé seguidas); y si éste implica una succión activa de los espermatozoides inseminados, entonces es más económico desalojar el esperma rival y llevar a la pareja hasta el orgasmo que invertir energía y recursos extra en producir más espermatozoides que los rivales. Si las hembras protohumanas acostumbraban a copular con un macho tras otro hasta conseguir un orgasmo, entonces la selección natural habría penalizado a los eyaculadores precoces y habría favorecido a los más capaces de contener su eyaculación hasta el clímax de sus parejas sexuales. Así pues, nuestros penes extractores de esperma se explicarían porque las hembras protohumanas eran lo bastante promiscuas para suscitar la competencia espermática, pero de tal modo que se diera una «ventaja del último».

La suposición de que el sistema de apareamiento de los homínidos protohumanos que se pasaron a una dieta semicarnívora era semejante al de los actuales chimpancés parece razonable, pero ésta no es la única posibilidad. Los restos fósiles de los australopitecos parecen exhibir un acentuado dimorfismo sexual (aunque no todos los paleoantropólogos están de acuerdo con esta interpretación), lo que sugiere que su sistema de apareamiento era más cercano al del gorila que al del chimpancé (y, por ende, menos promiscuo). Es casi seguro que los australopitecos sexualmente dimórficos no son antepasados directos del género *Homo*, pero, aunque así fuera, ello no sería un duro golpe para la explicación de la forma y tamaño del pene humano como una adaptación para la competencia espermática, pues el dimorfismo sexual acusado no excluye la posibilidad de una competencia espermática significativa. Los actuales papiones de sabana, cuyos machos pesan el doble que las hembras, tienen un dimorfismo sexual comparable al que se atribuye a los australopitecos. Aunque un dimorfismo sexual de esta magnitud es indicativo de un sistema de apareamiento acusadamente poligínico, también entre los papiones existe cierta competencia espermática, producto de la tolerancia de los machos hacia las cópulas de sus aliados. En cualquier caso, el dimorfismo sexual de los primeros representantes del género *Homo* se acerca más al de los chimpancés que al de los gorilas (McHenry 1992), lo que sugiere un sistema de apareamiento más o menos promiscuo.

4.8 Monogamia e intimidad sexual

Recordemos que los machos que no realizan ninguna inversión parental dedican todo su esfuerzo reproductor a engendrar cuanta más descendencia mejor, para lo cual deben administrar su energía sexual entre el mayor número posible de hembras fecundables. Esto vale para chimpancés y bonobos, pero,

como hemos visto en la sección 3.7, el macho humano fue haciéndose cada vez más selectivo y posesivo a medida que su inversión parental en forma de carne se convirtió en un recurso preciado y la ampliación del estro hizo más incierta la posibilidad de fecundación, lo que le llevó a concentrar su esfuerzo reproductor en una o unas pocas hembras favoritas. Paralelamente, la ventaja de vincularse a un consorte proveedor hizo que la hembra humana entablara amistades íntimas con machos concretos.

Esta transición de un régimen poligínico a uno monógamo tuvo que ser gradual, y quizá nunca se completara del todo. No faltan ejemplos de primates que parecen haberse instalado en un sistema de apareamiento polimórfico en el que los machos más dominantes compiten por las hembras y los de bajo rango intentan eludir los costes de la poliginia emparejándose con una hembra consorte. Entre los chimpancés es habitual que un macho subordinado rapte a una hembra en estro y se fugue con ella durante una semana o más para inseminarla en exclusiva fuera de la vista de los machos dominantes, que suelen agredir a los subordinados que osan copular sin su «permiso». Se ha estimado que al menos un tercio de las concepciones tiene lugar en el marco de estos emparejamientos transitorios (Tutin y McGinnis 1981; Goodall 1986). Pero estas escapadas distan mucho de ser románticas, pues la hembra suele mostrarse muy reticente a abandonar la protección del grupo y su secuestrador no duda en recurrir al maltrato físico para «convencerla» de que lo acompañe.

Más amigables y duraderos son los emparejamientos de los geladas (papiones habitantes de los roquedales de Abisinia). Después de abandonar su grupo natal, los machos de esta especie comienzan a prepararse para la larga y encarnizada lucha por el dominio de un harén. Pero este premio está reservado a los más poderosos, por lo que algunos optan por otra vía y se emparejan con hembras marginales sin dueño (Dunbar 1988; Gil-Burmann et al. 1997). Al renunciar a la lucha, estos machos tienen una

vida reproductora más larga, pues comienzan a procrear antes y viven más años que los machos poligínicos (que suelen morir prematuramente, víctimas de las heridas infligidas por sus retadores o del estrés acumulado). Al final unos y otros dejan más o menos la misma descendencia, lo que hace que la selección natural no acabe de decidirse por una u otra estrategia.

Parece claro, pues, que la monogamia puede ser una opción aceptable para un macho subordinado con pocas pretensiones. En tal caso, ¿por qué no son más frecuentes los emparejamientos dentro de las sociedades primates? La respuesta es que las hembras suelen privilegiar (por activa o por pasiva) a los machos de alto rango, de manera que la alternativa monógama sólo tiene futuro cuando hay hembras de bajo rango marginadas por sus competidoras y no monopolizables por los machos dominantes, o cuando los pretendientes ofrecen algún recurso o servicio apreciado por las hembras. Entre los papiones de sabana es habitual que un macho inmigrante se ofrezca para acicalar y defender a una hembra residente, además de transportar su cría; a cambio, el macho consorte tiene acceso sexual preferente (aunque no exclusivo) a su «amiga» y es aceptado por el grupo adoptivo. Los machos protohumanos seguramente ofrecían servicios parecidos, pero además compartían el producto de la caza con sus parejas.

Por otra parte, es seguro que la cooperación masculina fue adquiriendo cada vez más importancia a lo largo de la evolución humana al hacer más eficiente la caza y la defensa colectiva del territorio comunal, y los emparejamientos a largo plazo habrían contribuido a mantener la cohesión del grupo al reducir la competencia masculina por las hembras. Aun así, la existencia de un compromiso de exclusividad sexual entre los emparejados parece poco compatible con la competencia espermática implícita en el diseño y tamaño del pene humano. Tampoco parece que la evolución de la cooperación masculina requiera la organización de la comunidad en parejas estables ligadas por un compromiso de exclusividad sexual (es decir, una

monogamia en toda regla). Los machos de otros primates no humanos, como los chimpancés o los papiones, establecen alianzas y cooperan en la caza y la defensa del grupo contra los depredadores o los vecinos hostiles sin necesidad de emparejarse a largo plazo ni entablar vínculos exclusivos. La evolución de un vínculo monógamo por parte femenina requiere que la hembra obtenga algún beneficio a cambio de renunciar a aparearse con el mejor semental a su alcance. Puesto que los machos más dominantes y cotizados habrían estado poco interesados en pasarse a una estrategia reproductiva que limitaba sus opciones de apareamiento, cabe pensar que la monogamia fue al principio una opción marginal. Los machos subordinados y carentes de atractivo, condenados al celibato, habrían sido los más interesados en entablar relaciones celosamente monógamas, pues enamorarse de una y sólo una hembra consorte no habría supuesto para ellos una pérdida significativa de opciones de apareamiento. Lo mismo vale para las hembras de bajo rango: ignoradas por los machos más cotizados y marginadas por sus competidoras, habrían tenido poco que perder y mucho que ganar vinculándose a un macho consorte que las abasteciera de carne. Es posible que la importancia creciente de la carne en la economía de las comunidades protohumanas propiciara la formación de parejas satélites en torno a un núcleo poliginándrico de machos y hembras dominantes. (El término «poliginandria» se aplica al sistema de apareamiento en que tanto machos como hembras tienen vínculos sexuales más o menos estables con más de un individuo, lo que es diferente de la promiscuidad absoluta, en que los individuos copulan a discreción; Stacey 1979.)

Quizá fuera entonces cuando evolucionó la privacidad sexual, otra tendencia humana universal que suele incluirse en la lista de rasgos distintivos de nuestra sexualidad, a pesar de que la cópula en la intimidad, fuera de la vista de los congéneres, es una conducta bastante habitual en otras especies (presumiblemente para evitar la competencia espermática o la

agresión de los machos rivales). Ya hemos visto que los chimpancés que quieren monopolizar a una hembra abandonan temporalmente el grupo para copular en la intimidad, y también las parejas de papiones se esconden a veces para evitar que algún macho celoso cargue contra ellos. Otras veces la visión de la actividad sexual ajena despierta la libido de los congéneres. Entre los bonobos, por ejemplo, es corriente que uno o más observadores se sumen a una pareja en plena cópula (o un par de hembras entregadas al frotamiento GG) formándose tríos, cuartetos y hasta quintetos, aunque los observadores suelen limitarse a frotar sus genitales contra el cuerpo de los actores principales (Kano 1992). Ésta es una reacción más propia de especies promiscuas cuyos machos son poco o nada celosos. Es el caso del mono araña lanudo, cuyas hembras acostumbran a copular sucesivamente con varios machos (los cuales, dicho sea de paso, tienen penes relativamente grandes y en forma de émbolo) (Milton 1985; Strier 1994).

También la libido del macho humano se despierta ante la visión de la actividad sexual ajena, lo cual, una vez más, es congruente con el tamaño y diseño de su pene: si hay una ventaja del último, entonces la selección natural debe favorecer a aquellos que se exciten por empatía y estén dispuestos a relevar a sus colegas siempre que la hembra de turno siga estando receptiva (cosa esperable si, como afirman los sexólogos, el clímax femenino requiere en general más tiempo que el masculino). La evolución del enamoramiento, un impulso mucho más exclusivo y posesivo que el deseo sexual, era difícil de conciliar con la presencia de unos vecinos prestos a inmiscuirse en las relaciones sexuales ajenas, lo que puede explicar la evolución de una tendencia a la intimidad sexual asociada a la tendencia monógama.

4.9 Los machos también son selectivos

Si la anatomía sexual masculina nos habla de mujeres promiscuas y sensuales, la femenina nos habla de varones enamorados y paternales (en franca contradicción con la convención vigente, incluso entre los biólogos, de que las mujeres son monógamas y los varones promiscuos «por naturaleza»). La ortodoxia sociobiológica establece que los varones son oportunistas sexuales que no desaprovechan ninguna ocasión de engendrar más descendencia, como corresponde a la naturaleza masculina. El psicólogo evolucionista David Buss no ha dudado en aplicar este principio al hecho de que los varones atiendan más que nada al atractivo físico cuando buscan sexo sin compromiso, interesándose poco o nada por otras cualidades personales que sí tienen en cuenta a la hora de entablar una relación seria (Buss y Schmitt 1993; Buss 1994). (En realidad, no puede decirse que el comportamiento femenino sea muy distinto del masculino en este contexto.) Puesto que el sexo ocasional implica la posibilidad de engendrar descendencia extra a muy bajo coste, se comprende (según Buss) que los varones elijan a sus parejas circunstanciales en función de su atractivo sexual, sin más consideraciones. Pero esto es un error. El atractivo físico puede ser un criterio de elección muy primario, pero es un criterio de elección (y, bien mirado, bastante restrictivo). Un auténtico oportunista sexual ansioso de aprovechar cualquier ocasión de copular no tendría por qué mostrarse selectivo en ningún aspecto. Tampoco los machos monógamos típicos desdeñan a ninguna hembra cuando se trata de sexo extraconyugal. El atractivo femenino es irrelevante en este contexto (en todo caso, prefieren seducir a las hembras ya emparejadas, cuya descendencia tiene más posibilidades de prosperar que la de las que crían en solitario).

Es innegable que los varones prefieren mujeres atractivas como compañeras de cama ocasionales, pero esto no puede interpretarse como la expresión de una naturaleza promiscua y

oportunista. Buss podría tener algo de razón si fuéramos primates típicos. En tal caso el atractivo sexual femenino dependería de la fase del ciclo menstrual y estaría ligado a la probabilidad de fecundación: alta para las hembras en estro y nula para las hembras en anestro. En estas condiciones, incluso un oportunista sexual haría mejor en no desperdiciar su esperma en inseminaciones estériles y guardarlo para las hembras eventualmente fecundables. Aun así, la elección masculina seguiría siendo independiente de la edad o las características físicas de la hembra de turno: todas resultarían igualmente atractivas en estro e igualmente indiferentes en anestro.

Los cuerpos femeninos no sólo son atractivos: también son excitantes. Lo que quiero significar es que los indicadores de fertilidad cíclica que despertaban la libido de los machos prehumanos siguen estando presentes y siguen induciendo una respuesta sexual por parte masculina. Pero en nuestra especie se han convertido en elementos permanentes de la anatomía femenina. Sin embargo, no todos los cuerpos femeninos despiertan la libido masculina en la misma medida. En esto los varones se diferencian radicalmente de los chimpancés machos, para los que el atractivo femenino parece ser independiente de la juventud o la condición física.

Ya hemos visto que, a lo largo de la evolución humana, el atractivo sexual femenino dejó de ser función del ciclo menstrual para hacerse dependiente de factores individuales como la fecundidad potencial y la calidad genética. Pero la existencia de criterios masculinos de belleza femenina parece difícil de conciliar con la tesis sociobiológica usual de que los machos son menos selectivos que las hembras a la hora de aparearse. En realidad, esta regla no tiene validez universal, ni mucho menos. En los primeros dos capítulos he insistido en que los costes de la reproducción no son menores para los machos que para las hembras, pues los machos que se ahorran la inversión parental deben invertir un esfuerzo incluso mayor en la competencia por los apareamientos. Además, pocas veces es

factible para un macho dominante impedir que los rivales accedan furtivamente a las hembras de su territorio. En consecuencia, incluso los machos poligínicos tienden a administrar «racionalmente» su esfuerzo reproductor. Así hacen los chimpancés, los papiones y otros primates sociales cuyos machos dominantes concentran su celo en unas cuantas hembras favoritas en lugar de intentar en vano acapararlas a todas. Un macho puede preferir aparearse con hembras de alto rango (cuya progenie tiene más posibilidades de prosperar) o con madres expertas (cuya fecundidad está más garantizada).

Aun así, en general es cierto que los machos atienden más a la cantidad que a la calidad de los apareamientos. Pero si la inversión paterna es del mismo orden que la materna, entonces los machos no tienen por qué ser menos selectivos que las hembras a la hora de elegir pareja. Esto se aplica especialmente a los machos que se emparejan de por vida, que se lo juegan todo a una carta. Si la monogamia obliga a las hembras a flexibilizar sus criterios de elección, a los machos les obliga a tener en cuenta la fertilidad potencial y la calidad genética de las candidatas a consorte.

4.10 ¿Son «*fraudulentas*» las curvas femeninas?

Algunos autores sostienen que la evolución de la anatomía femenina humana podría ser el resultado de una selección sexual desbocada análoga a la que hizo crecer exageradamente la cola del pavo real, pero con los roles invertidos, pues aquí las hembras son los objetos de selección y los machos los sujetos. Cabe pensar que tanto la atrofia mamaria como la estrechez del canal del parto fueron causas significativas de fracaso reproductivo durante la evolución del género humano (nuestros ancestros paleolíticos no tenían leche de vaca para suplir la materna ni la técnica quirúrgica necesaria para practicar cesáreas). Es comprensible, pues, que unas mamas bien

desarrolladas y unas caderas anchas se convertieran en criterios de elección adaptativos por parte masculina. Esta preferencia inicial habría propiciado la evolución de los paquetes adiposos en mamas y caderas que dan al cuerpo femenino su curvatura característica. Pero el tejido adiposo no produce leche ni ensancha la pelvis, por lo que se ha sugerido que tales adiposidades deberían interpretarse como una forma de «publicidad engañosa» (Low et al. 1987; Ridley 1994).

Los varones podrían haberse defendido decantándose por las delgadas, cuyas curvas habrían sido más difíciles de falsificar, a lo que las mujeres habrían respondido manteniendo la cintura delgada sin dejar de acumular grasa en mamas y caderas. Se habría iniciado así una selección sexual fisheriana en la que unos indicadores de fecundidad potencial inicialmente honestos se habrían exagerado de forma engañosa y al final se habrían mantenido por sí mismos, pues cualquier varón que se desviara de la preferencia mayoritaria y se uniese a una mujer sin curvas tendría hijas poco atractivas que serían rechazadas por los mejores partidos y, en consecuencia, serían malas propagadoras de los genes paternos.

Esto no es más que el recíproco de la hipótesis del «hijo sexy» examinada en la sección 4.1. Sin embargo, conviene recordar una vez más que la selección sexual no actúa de manera simétrica. Un hijo atractivo siempre será un propagador eficiente de los genes de su madre, pues incluso en un régimen monógamo tendrá más posibilidades de engendrar descendencia extra a través del sexo extraconyugal o la poligamia facultativa, lo cual puede explicar la exageración de los rasgos masculinos por selección sexual. Pero es mucho menos obvio que una hija atractiva sea mejor propagadora de los genes de su padre que una hija de físico vulgar, pues una mujer no engendra más descendencia por el hecho de tener numerosos amantes. Esto hace que el éxito reproductivo diferencial de las más atractivas sea mucho menos «diferencial» que en el caso masculino. La principal ventaja de ser atractiva sería tener

más posibilidades de emparejarse con un varón cotizado. Esto puede ser muy deseable en una sociedad clasista donde el matrimonio es una vía para acceder a una posición privilegiada, pero lo más probable es que nuestros ancestros paleolíticos fueran tan igualitarios como los actuales cazadores-recolectores puros. La cotización de un cazador paleolítico habría dependido fundamentalmente de su competencia y su atractivo físico, y no de su patrimonio. Recordemos que una hembra que se empareje con un consorte atractivo que le dé hijos atractivos puede beneficiarse de ello al cabo de dos generaciones, en forma de más nietos (cada uno de los cuales comparte 1/4 de sus genes con su abuela). Para un macho, en cambio, emparejarse con una consorte atractiva que le diera hijas atractivas no le reportaría más nietos. (Aunque quizá sí más bisnietos, cada uno de los cuales compartiría 1/8 de sus genes con su bisabuelo, suponiendo que las hijas atractivas lo tuvieran más fácil para unirse a yernos atractivos que le dieran nietos atractivos que fueran buenos propagadores de los genes del abuelo. Esto no parece una gran ventaja en un régimen monógamo e igualitario, donde el éxito reproductivo se distribuye mucho más uniformemente que en un régimen poligínico.)

Pero lo más dudoso de todo es cómo puede una mujer beneficiarse de «engaños» a su consorte acerca de su capacidad para dar a luz sin problemas y nutrir bien a sus bebés. Es cierto que unos paquetes adiposos estratégicamente situados pueden disimular una pelvis demasiado estrecha, pero si la embaucadora muere de parto a las primeras de cambio no obtendrá ningún beneficio de su truco, y los genes responsables del rasgo engañoso morirán con ella. Lo mismo vale para las mamas: aunque el tejido adiposo sea más barato que el glandular, criar hijos subalimentados que difícilmente llegarán a adultos no parece una estrategia reproductora óptima. No tendría demasiado sentido, por lo tanto, invertir en grasa a costa de la producción de leche. Como antes, unos paquetes adiposos que den

volumen al busto pueden disimular un desarrollo insuficiente de las glándulas mamarias, pero cuesta ver cómo podrían seleccionarse los genes responsables de tal «engaño», dado el coste añadido del subdesarrollo o la muerte por inanición de la prole.

Por otra parte, la grasa no es un lastre inútil, ni mucho menos, sino una valiosa reserva de energía, agua y vitaminas liposolubles. Las curvas femeninas no son sólo una exageración ficticia del volumen mamario y la anchura pélvica, sino un capital del que se puede echar mano en época de vacas flacas. La gestación demanda unas 1000 kcal. diarias adicionales, y la lactancia el doble, por lo que las embarazadas y las madres lactantes son especialmente sensibles a una eventual hambruna. Una reserva de grasa es una garantía, y más en un ecosistema como la sabana africana, cuya producción vegetal decrece drásticamente durante la estación seca. Así pues, los acúmulos de grasa del cuerpo femenino constituyen un indicador fiable de la capacidad de la futura madre para gestar y criar con éxito a un eventual bebé en un medio donde la disponibilidad de alimento es incierta o está sujeta a oscilaciones estacionales (Etcloff 1999).

Esta función de las adiposidades femeninas puede justificar su atractivo, pero no explica por qué las mujeres acumulan grasa en las nalgas y no en el abdomen como los varones. Éste es el tipo de problema cuya solución requiere considerar las ligaduras históricas. Para los cazadores protohumanos, una hembra de vientre dilatado era sospechosa de estar en estado de buena esperanza y, por lo tanto, no fecundable. La estrechez de la cintura debió ser un criterio de apareamiento adaptativo antes de que evolucionaran los emparejamientos a largo plazo. (De hecho, la necesidad de un seguro que cubra el embarazo y la lactancia es aún más comprensible si se acepta que los cazadores protohumanos reservaban su carne para las hembras fecundables.) Este rechazo

ancestral hacia los vientres dilatados puede explicar por qué encontramos tan poco atractiva la «curva de la felicidad» en comparación con las curvas propiamente femeninas, pero aún no nos dice por qué las mujeres acumulan grasa en nalgas y muslos y no, por ejemplo, en una joroba como los dromedarios. Puede que esta parte de la anatomía femenina ya sedujera a los homínidos prehumanos, así que nuestra psique masculina ancestral estaba predispuesta a responder positivamente al estímulo «supernormal» de unas nalgas engrosadas y a privilegiar a las hembras con ese rasgo. (El fenómeno de los estímulos supernormales es sobradamente conocido de los etólogos. En el caso humano es notorio el efecto de la exageración de la facies infantil, explotado hasta la saciedad por los creadores de muñecos y dibujos animados. Las caras «superinfantiles» se nos antojan más graciosas y tiernas que las normales. Algo parecido ocurre con las proporciones masculinas y femeninas: en muchas culturas, tanto civilizadas como «primitivas», se acentúa la anchura de los hombros masculinos mediante hombreras y otros adornos, y la de las caderas femeninas mediante faldas ahuecadas y postizos. El atractivo incrementado de los caracteres sexuales supernormales está en la base de la evolución de rasgos exagerados como la cola del pavo real y, quizá, las nalgas y mamas engrosadas de la hembra humana.)

Aunque su atractivo sexual es más sutil que el de las mamas, la razón cintura/cadera quizá sea el criterio de belleza femenina más estricto e invariante. Las mujeres premenopáusicas normales (ni obesas ni anoréxicas) tienen razones cintura/cadera entre 0,65 y 0,80, mientras que los varones normales están entre 0,85 y 0,95 (Etcoff 1999). Salta a la vista que el dimorfismo sexual relativo a este parámetro es aún más marcado que el relativo al tamaño corporal (cuyos rangos normales masculino y femenino se solapan ampliamente). De hecho, la razón cintura/cadera apenas se correlaciona con la talla o el peso. En cambio, es un indicador fiable de la

condición reproductora femenina. Una razón cintura/cadera por encima de 0,8 suele asociarse tanto a la obesidad como a la anorexia. Algunos estudios indican que las mujeres con cinturas androides tienen pocas posibilidades de concebir, con independencia de su edad (Zaadstra et al. 1993; Wass et al. 1997).

El fenotipo ginoide se insinúa ya en la pubertad, momento en que las adolescentes comienzan a acumular grasa en mamas, muslos y nalgas. La razón cintura/cadera se mantiene bastante estable entre los dieciséis y los treinta años, para después aumentar paulatinamente (esta vez por ensanchamiento de la cintura) hasta la menopausia. Tanto las impúberes como las mujeres posmenopáusicas tienen cinturas más androides que las mujeres en edad fértil.

La razón cintura/cadera parece ser un parámetro más crítico para el atractivo femenino que el perímetro del busto o la cantidad de grasa corporal. Por mucho que fluctúen otros criterios de belleza femenina, en ningún tiempo ni lugar han estado de moda las siluetas androides (Singh y S. Luis 1995; Etcoff 1999). La actual obsesión femenina por la delgadez no puede justificarse por las preferencias masculinas, pues los estudios psicológicos evidencian que la gran mayoría de varones prefiere una figura femenina robusta con una razón cintura/cadera baja antes que una figura estilizada con una razón cintura/cadera alta (Singh 1993; Singh y Young 1995).

Aún más significativo es el hecho de que incluso las modelos de alta costura (tantas veces acusadas de promover la anorexia) tienen razones cintura/cadera comparativamente bajas. Las medidas de la modelo de alta costura estándar son 84-58-84 (es decir, una razón cintura/cadera por debajo de 0,7; Etcoff 1999). La silueta estilizada de las modelos de alta costura es más producto de su constitución longilínea que de una delgadez extrema. Aunque sea cierto que en conjunto están más delgadas que la mayoría de mujeres de su edad, las siluetas de las modelos profesionales están lejos del patrón genuinamente

anoréxico (cuya razón cintura/cadera se eleva por encima de 0,8 debido a la pérdida de la grasa de nalgas y muslos). De hecho, y en contra de lo que suele pensarse, la modelo de alta costura estándar tiene una silueta algo más curvilínea que la mujer premenopáusica típica, y ello a pesar de su estatura comparativamente elevada (Tovee et al. 1997).

La excepción más notoria al arquetipo femenino ideal de razón cintura/cadera baja es el arquetipo paleolítico representado por la Venus de Willendorf. Sin embargo, es más que dudoso que esta estatuilla tallada en piedra caliza hace unos 26.000 años tenga un significado erótico. Para la mayoría de prehistoriadores, ésta y otras «venus» paleolíticas parecidas simbolizan la fecundidad (encarnada en una figura femenina rolliza y embarazada) y no la voluptuosidad (Taylor 1996). En realidad, la obesidad sólo se considera «hermosa» en las sociedades con una economía precaria donde la hambruna es una posibilidad real y la gordura se asocia a la prosperidad, o en las sociedades clasistas donde los pobres subsisten a duras penas y la obesidad es un lujo que sólo los ricos pueden permitirse. En cambio, allí donde hay alimento de sobra y los pobres (cuya dieta de baja calidad les obliga a comer más para satisfacer sus necesidades mínimas de proteínas y otros nutrientes) tienden a engordar en exceso, la delgadez (signo de una dieta cara, más nutritiva y menos calórica) se convierte en un toque de distinción. Allí donde impera la miseria, la gordura es una condición envidiable de la que se hace ostentación; allí donde llenar el estómago ha dejado de ser una preocupación cotidiana, la gordura se asocia a la vulgaridad (Smuts 1993). Aun así, hay que decir que las variaciones culturales en el componente adiposo del arquetipo femenino siempre han afectado más a las mujeres casadas que a las jóvenes nubiles. Incluso los varones de etnias cazadoras-recolectoras como los !kung, cuyas mujeres de grandes pechos colgantes y acentuada esteatopigia (acumulación de grasa en las nalgas) son la viva imagen de las venus paleolíticas, declaran

que las féminas más atractivas a sus ojos son las jóvenes nubiles de senos firmes y gordura moderada (Eibl-Eibesfeldt 1993).

4.11 *Monogamia y fetichismo mamario*

Por todo lo dicho, no parece arriesgado afirmar que una razón cintura/cadera baja es un indicador honesto de fertilidad femenina. Más problemático es el otro carácter sexual secundario distintivo de la hembra humana: sus mamas protuberantes. Ninguna otra hembra mamífera tiene unos paquetes adiposos mamarios comparables. Pero tan enigmática como las propias mamas es la respuesta sexual que inducen en los varones. Los machos de las otras especies mamíferas no muestran ningún interés por las mamas femeninas (con una excepción significativa que enseguida comentaré). Los psicoanalistas atribuían esta atracción a una impronta infantil del seno materno, lo cual es difícil de conciliar con el hecho de que sólo las mamas turgentes (un rasgo poco frecuente en las madres lactantes de las culturas tradicionales) resultan atractivas. Tampoco parece que los niños criados con biberón den adultos indiferentes hacia los senos femeninos. Incluso los varones habituados a la visión del torso femenino desnudo encuentran atractivos los senos de las jóvenes nubiles y valoran su belleza (Eibl-Eibesfeldt 1993; Ridley 1994).

El etólogo Desmond Morris ofreció una interpretación radicalmente distinta del atractivo del busto femenino, desvinculándolo por completo de la maternidad y ligándolo a la evolución de nuestra postura erguida (Morris 1968). La idea es que los senos de la hembra humana serían un remedio frontal de sus glúteos. Morris se inspiró en el ejemplo del papión gelada, cuyas hembras, que permanecen la mayor parte del tiempo sentadas, tienen en el pecho una copia casi exacta de su parte posterior. Los dos pezones, tan juntos que las crías maman de

ambos al mismo tiempo, simulan los labios de la vulva, y están enmarcados en un triángulo de piel desnuda orlado de papillas blancas, todo lo cual remeda la zona genital. El mimetismo es tan fiel que la piel del pecho cambia de color según la fase del ciclo menstrual, al unísono con la zona genital verdadera.

La idea de Morris cuenta hoy con la aceptación mayoritaria de los biólogos. Aun así, se ha aducido que esta interpretación plantea una paradoja evolutiva. Las mamas de las otras hembras primates sólo se hinchan cuando están repletas de leche, y una madre lactante es una hembra no fecundable (recordemos que la lactancia inhibe la ovulación) por lo que, en principio, las mamas abultadas deberían resultar tan antieróticas como el vientre dilatado de una embarazada o la sangre menstrual (síntomas obvios de infertilidad transitoria). ¿Cómo pudo convertirse en un reclamo sexual un rasgo que, al menos en teoría, debería inhibir la libido masculina?

En la línea de la sociobiología ortodoxa y su énfasis en la «guerra de sexos», se ha especulado que unas mamas permanentemente hinchadas habrían facilitado el adulterio femenino en una situación de sometimiento a un consorte dominante, celoso y amenazador. Este signo engañoso de infecundidad habría dado al macho consorte la falsa seguridad de que su pareja no podía concebir un hijo bastardo aunque le fuera infiel, lo que habría permitido a la hembra tener tratos con amantes que le proporcionasen raciones extra de carne y la posibilidad de engendrar hijos mejor dotados (Smith 1984). Pero esta explicación tampoco se tiene en pie: si las mamas abultadas eran un signo engañoso de infertilidad, es de suponer que confundirían tanto al macho consorte como a un eventual amante furtivo, y una hembra que pasara por no fecundable difícilmente podría atraer a algún galán y menos aún obtener carne a cambio de sexo. Por otra parte, si se acepta que la selección natural favoreció a las hembras de mamas engrosadas porque éstas emitían un mensaje de infecundidad y no porque actuaran como reclamos sexuales, entonces no se entiende cómo

pudo evolucionar el fetichismo mamario característico del macho humano.

Ahora bien, el que la lactancia se asocie a infecundidad no tiene por qué implicar un rechazo masculino instintivo hacia las mamas hinchadas. Hace falta que tal indicador tenga alguna relevancia para la selección natural, cosa que, en general, no ocurre. Las hembras de la mayoría de especies mamíferas informan a los machos de su condición fecundable, de manera que no hay confusión posible: cualquier hembra que no emita las señales pertinentes es infértil, y el estado de sus mamas no añade ninguna información relevante para el sexo masculino. Las hembras de algunos primates con períodos de celo estacionales y sin fases de estro definidas, como los cercopitecos de cara negra o los macacos rabones, se aparean de forma bastante discrecional y siguen mostrándose receptivas y proceptivas semanas después de haber sido fecundadas, lo que implica que buena parte de la actividad sexual de estas especies es estéril. Pero esto no representa un gran dispendio para unos machos cuya inversión parental es nula, por lo que la selección natural no les ha obligado a «aprender» a reconocer y rechazar a las hembras no fecundables. También en algunos primates monógamos (como los titíes) se registra cierta actividad sexual esporádica hasta bien entrado el embarazo, pero tampoco las cópulas estériles con la hembra consorte tienen un coste significativo para el macho (Beach 1976; Baum et al. 1977).

La conveniencia de discriminar a las hembras no fecundables sólo se plantea cuando la ovulación pasa inadvertida y los machos aportan cierta inversión parental como parte del cortejo (en forma de cesión de carne, por ejemplo) en un régimen por lo demás promiscuo, sin emparejamientos a largo plazo. Como he especulado en la sección 3.7, éste pudo ser el caso de los homínidos protohumanos, pero parece claro que nuestros ancestros adoptaron la razón cintura/cadera como criterio de fecundabilidad. Quizá los senos femeninos ya ejercieran de reclamo sexual antes de que el estro se ampliara

a todo el ciclo menstrual en el género *Homo*. Ello podría explicar la evolución de las aréolas, esos curiosos círculos pigmentados que rodean los pezones, privativos de la hembra humana, que quizá sean una reminiscencia de lo que en otro tiempo, cuando las hembras homínidas aún tenían el cuerpo cubierto de vello, fueron áreas de piel desnuda que recordaban las hinchazones genitales (de hecho, aún se hinchan algo en los días previos a la ovulación, aunque este efecto es apenas perceptible).

Algunos autores dudan de que las hembras homínidas tuvieran hinchazones genitales como las de chimpancés y bonobos, pues éstas habrían dificultado la locomoción bípeda. Es más, los chimpancés y bonobos son los únicos antropoides con hinchazones genitales evidentes, las cuales podrían haber evolucionado después de que sus ancestros se separaran de la rama que condujo a los homínidos (Sillén-Tullberg y Møller 1993). Las hinchazones genitales llamativas son privativas de los monos del Viejo Mundo. Casi siempre se asocian a un sistema de apareamiento más o menos promiscuo, y parecen haber desaparecido y reaparecido varias veces a lo largo de la historia evolutiva del grupo. Aunque es verdad que en evolución la historia nunca se repite, también es cierto que los genomas retienen capacidades latentes heredadas de las que la selección natural puede volver a echar mano en algún momento futuro. Las hinchazones genitales debieron evolucionar hace más de 20 millones de años en algún ancestro común de cercopitecoideos y hominoideos (los dos subgrupos principales de monos del Viejo Mundo) y la psique masculina de sus descendientes parece haber retenido la capacidad latente de responder sexualmente a la visión de un bulto de piel desnuda y rosada, lo cual puede explicar la reevolución de las hinchazones genitales en los chimpancés (los únicos hominoideos con esta característica) millones de años después de la separación de ambos subgrupos. Aunque me inclino a pensar que el ancestro común de chimpancés y humanos vivía en grupos multimacho y tenía hinchazones

genitales que propiciaron la evolución posterior de aréolas que las imitaban, otra posibilidad es que estas últimas evolucionaran *de novo* en los homínidos, igual que las hinchazones genitales de los chimpancés y con independencia de ellas.

Fuera cual fuera su función ancestral, la interpretación de los senos femeninos como un signo de fecundabilidad es difícil de conciliar con la temprana caducidad de su atractivo. En todo tiempo y lugar, el carácter erótico de las mamas va ligado a su turgencia (puede que los senos grandes estimulen más a los varones, pero su atractivo cae en picado si su peso excesivo les impide sostenerse). A diferencia de la razón cintura/cadera, que suele mantenerse por debajo de 0,8 hasta la menopausia, los senos difícilmente conservan su lozanía adolescente mucho más allá de los veinte años. Esta caducidad temprana es aún más patente en las comunidades de cazadores-recolectores, donde las mujeres no usan sujetadores y la lactancia materna (que se prolonga hasta tres años) es obligada.

El sostén natural del busto femenino es un endeble plexo de fibras de colágeno que ofrece poca resistencia a la gravedad, y la lactancia intensiva distiende las mamas de manera irreversible. Durante la mayor parte de la historia humana las mujeres se han estrenado como madres en la adolescencia, y ésta sigue siendo la norma en la mayoría de culturas tradicionales, donde las jóvenes acostumbran a casarse entre los doce y los quince años de edad. Esta maternidad precoz hace que las mamas claudiquen antes de haber cubierto su primer cuarto de vida útil. En consecuencia, las mujeres en edad fértil que pueden presumir de unos senos turgentes son más la excepción que la regla (al menos fuera del mundo desarrollado). ¿Cuál es, entonces, el verdadero significado del atractivo sexual del busto femenino?

Los senos que más atraen a los varones, salvajes o civilizados, no son los maternales, sino los de las jóvenes nulíparas. La efímera belleza de las mamas sugiere que éstas son un anuncio honesto no tanto de la condición fértil como de la condición núbil. El mensaje de unos senos turgentes es que su poseedora tiene toda una vida reproductiva por delante. Ahora bien, un signo de nubilidad sólo es relevante con vistas a una unión a largo plazo. Mientras los vínculos sexuales fueran lábiles y transitorios, los machos homínidos podían permitirse prestar poca atención a la edad de sus eventuales parejas; pero cuando las comunidades protohumanas comenzaron a organizarse en parejas estables, la inclinación por las adolescentes nulíparas se convirtió en un criterio de elección adaptativo. En un régimen de uniones monógamas a largo plazo, cualquier joven que tendiera a enamorarse de mujeres otoñales habría sido penalizado por la selección natural, pues este tipo de emparejamiento habría producido menos descendencia que las uniones entre individuos con poca diferencia de edad. (Naturalmente, la misma penalización habrían sufrido las adolescentes que prefirieran a los varones maduros, lo que puede explicar por qué los ídolos de las quinceañeras suelen tener una imagen más cercana al adolescente imberbe que al adulto de pelo en pecho.) Para sacar el máximo partido de su potencial reproductivo, un joven núbil debía formar pareja con una joven también núbil.

4.12 Belleza y juventud

La inclinación del macho humano por los rasgos juveniles no se limita a las mamas turgentes. En la sección 4.5 hemos visto que el atractivo de un rostro depende tanto de su regularidad como de su proximidad al arquetipo determinado por la media poblacional y la impronta familiar. En el caso femenino, sin embargo, existe una significativa componente

adicional. Si se introduce en un ordenador una muestra representativa de rostros de mujeres en edad fértil y se componen el rostro promedio y el resultante de combinar sólo las caras seleccionadas como más atractivas por un grupo de observadores de ambos sexos, se constata que los varones (y también, aunque en menor medida, las mujeres) encuentran este segundo rostro compuesto más atractivo que el rostro promedio. Es más, si se construye un tercer rostro exagerando algo las diferencias entre el rostro atractivo compuesto y el rostro promedio, los sujetos experimentales se decantan por el rostro «hiperfemenino» (Perrett et al. 1994).

El secreto del atractivo aumentado de los rostros femeninos reside en su aire aniñado. Las mujeres retienen la geometría facial menos angulosa y la nariz más pequeña de la infancia. Los ojos parecen más grandes y separados porque la cara es más plana y el puente nasal menos saliente, las pestañas son más largas y las cejas menos pobladas y más altas. La planitud de la cara, junto con el menor tamaño de la nariz y el maxilar, hacen que los pómulos sobresalgan, y la gracilidad de la mandíbula inferior confiere al rostro un contorno más ahulado. Los labios son más gruesos y contorneados. El rostro masculino típico tiene una estructura más «adulta», con una mandíbula más robusta y un mentón más prominente, a lo que hay que añadir unos arcos superciliares más pronunciados y un puente nasal más saliente, lo que hace que los ojos se hundan más en sus cuencas y parezcan estar más juntos.

Aunque el dimorfismo facial es lo bastante poco marcado para que no sea raro encontrar varones de rostro más femenino que el de muchas mujeres, y viceversa, la asociación entre belleza femenina y facies infantil es clara. Las caras hiperfemeninas de ojos grandes, pómulos altos, nariz pequeña, labios gruesos y mandíbulas gráciles son, básicamente, caras infantiles. Un estudio morfométrico asistido por ordenador sobre los rostros femeninos de las portadas de *Vogue* y *Cosmopolitan* reveló que las modelos de la muestra tenían

rostros más infantiles que la gran mayoría de mujeres. De hecho, la geometría facial de la chica de portada estández se acercaba a la de una niña de siete años (Jones 1995). Esto no quiere decir que el atractivo de los rostros femeninos sea directamente proporcional a su grado de pedomorfosis. Es más, una geometría facial demasiado infantil en un rostro adulto suele resultar poco atractiva, cuando no desagradable. Las caras femeninas percibidas como bonitas se acercan más al patrón adolescente que al lactante.

Los rostros de los niños son virtualmente asexuales. Sólo después de la pubertad comienza a acentuarse el dimorfismo facial. Todas las caras se «masculinizan» con la edad: la mitad inferior del rostro se alarga y las cejas descienden, las orejas y la nariz se alargan, y los labios se adelgazan. También las caras femeninas se masculinizan al envejecer, aunque más lentamente, lo que se traduce en un dimorfismo sexual leve pero apreciable.

Si no entabláramos vínculos de pareja duraderos, el atractivo sexual no tendría por qué declinar con la edad; pero un emparejamiento a largo plazo requiere elegir una pareja con una larga vida fértil por delante. Nuestros ancestros no tenían manera de conocer la edad de sus congéneres directamente, sino que debían inferirla a partir de su aspecto físico, lo que puede dar cuenta de la evolución de criterios de belleza ligados a la juventud. Pero esto no basta para explicar la pedomorfización de la facies femenina. Los gibones, que se emparejan de por vida, no muestran ningún dimorfismo facial evidente, y lo mismo vale para los otros mamíferos monógamos. El ingrediente que nos falta es una enigmática peculiaridad del ciclo vital de la hembra humana: la menopausia.

4.13 Selección sexual y humanidad moderna

Aunque los varones pueden perder la capacidad de engendrar descendencia por causas diversas, no puede decirse que la fertilidad masculina experimente un abrupto declive hacia los cincuenta años. Ser padre a los sesenta no es un hecho noticiable. En cambio, ser madre a esa misma edad sería todo un acontecimiento. Para la mayoría de la gente la menopausia es «ley de vida». Desde una perspectiva darwinista, sin embargo, la menopausia es una paradoja evolutiva que requiere explicación. Si se asume que la selección natural favorece a los que dejan más descendencia, ¿cómo se explica la jubilación reproductiva anticipada de la hembra humana?

Es cierto que las secuelas de la maternidad tardía acortan la vida de las hembras mamíferas, pero la selección natural no favorece la supervivencia individual *per se*. La menopausia sólo puede ser adaptativa si los genes de las hembras que dejan de ser fértiles a partir de cierta edad prosperan más que los genes de las que continúan produciendo óvulos fecundables hasta el fin de sus días. En realidad, la duración típica de la vida fértil de una mujer no es más larga que la de una hembra de chimpancé o gorila. La diferencia es que las mujeres aún viven muchos años más tras su retiro reproductivo.

La dificultad de encontrarle algún sentido adaptativo ha llevado a algunos escépticos a afirmar que la menopausia no es más que un artefacto producto de un incremento reciente de la longevidad más allá de la «natural» (es decir, la de los cazadores-recolectores puros, cuya esperanza de vida se estima en poco más de treinta años). Los ovarios de una niña recién nacida contienen miles de ovocitos, pero la mayoría de ellos simplemente degenera y muere, y después de cincuenta años los pocos que continúan vivos ya no son funcionales. Puesto que los óvulos de algunos reptiles muy longevos siguen siendo viables al cabo de cien años o más, cabe pensar que la selección natural ha diseñado los ovarios humanos para una vida útil de

no más de cincuenta años. Los que niegan el carácter adaptativo de la menopausia aducen que, simplemente, el aparato reproductor femenino no ha tenido tiempo de evolucionar para adaptarse a la esperanza de vida incrementada de la humanidad civilizada.

Tras esta idea subyace un error muy extendido, consistente en confundir la esperanza de vida (un parámetro poblacional) con la longevidad natural. Esta confusión lleva a muchos a pensar que una esperanza de vida de treinta años implica que muy pocos de los que alcancen esa edad vivirán para cumplir los cuarenta y menos aún los cincuenta. En realidad, casi la mitad de los miembros de una generación de cazadores-recolectores típicos muere no ya antes de los cuarenta, sino antes de superar la primera infancia. Ahora bien, los que sobreviven a esta criba temprana tienen bastantes posibilidades de llegar a sexagenarios. Puesto que la esperanza de vida al nacer se estima promediando las edades de fallecimiento, el resultado suele estar muy por debajo de la esperanza de vida en el mundo desarrollado, donde la mortalidad infantil es muy inferior a la adulta. Pero esto no significa que las expectativas de cumplir los cincuenta sean mucho menores para un «salvaje» de treinta años que para un ciudadano europeo de la misma edad.

Los estudios demográficos detallados de los pueblos cazadores-recolectores evidencian que las mujeres posmenopáusicas constituyen hasta el 40 por ciento de la población femenina adulta. Aunque los partos fallidos son una causa significativa de muerte entre las jóvenes, una mujer que haya cumplido los veinte años puede esperar vivir otras cuatro décadas (Howell 1979; Blurton Jones et al. 1992). Esta longevidad aumentada se aprecia ya en el registro fósil de las primeras poblaciones de anatomía moderna en comparación con los neandertales de la misma época, los más viejos de los cuales apenas superaban los cuarenta años, de acuerdo con las estimaciones de los paleoantropólogos (Soffer 1994). Cabe pensar, por lo tanto, que las mujeres paleolíticas ya

experimentaban la menopausia y vivían lo suficiente para ejercer de abuelas.

Así lo creen quienes sostienen que la menopausia es una adaptación y no un artefacto. De acuerdo con esta idea, para una hembra ya veterana sería más ventajoso colaborar en la crianza de sus nietos (portadores de una cuarta parte de sus genes) que arriesgarse a una maternidad tardía con pocas perspectivas de éxito (Hawkes et al. 1997). (Los proponentes de esta hipótesis postulan que la abuela en cuestión debería consagrarse a los hijos de sus hijas, pues sólo éstos serían fiables como portadores de sus genes; pero esta condición, además de innecesariamente restrictiva, me parece difícil de conciliar con la patrilocalidad de la mayoría de sociedades preagrícolas, que presumiblemente se remonta al origen mismo del género *Homo*. La incertidumbre del parentesco no me parece un obstáculo insalvable para la evolución de abuelas posmenopáusicas que ayuden en la crianza de sus nietos en un régimen patrilocal: así como el consorte masculino puede intentar asegurar su paternidad mostrándose celoso, la suegra de turno podría haber ejercido de celadora de su nuera para prevenir cualquier escarceo extraconyugal y garantizar la paternidad de su hijo.)

En el caso humano hay que considerar además el prolongado periodo de dependencia infantil. Así, para una madre paleolítica próxima a la cincuentena con uno o más hijos aún pequeños, un embarazo tardío habría representado poner en juego no sólo la propia vida, sino lo ya invertido en una prole todavía dependiente. En estas condiciones, una interrupción natural de la natalidad que permitiera completar con éxito la crianza de los hijos ya destetados pero aún dependientes habría sido una ventaja a una edad en la que las fuerzas comenzaban a flaquear.

Sea cual sea su sentido adaptativo, la menopausia introduce una asimetría (otra más) que afecta a la duración de

las vidas fértiles de varones y mujeres. Si se admite que la menopausia evolucionó en respuesta a un incremento de la longevidad de nuestros ancestros por encima de los sesenta años, entonces la vida fértil masculina habría durado unos diez años más que la vida fértil femenina. En un régimen de monogamia a largo plazo, esta asimetría habría ejercido una presión selectiva añadida sobre los varones.

El escritor científico Matt Ridley ha sugerido que la inteligencia humana podría no ser producto de la selección natural directa de nuestras aptitudes mentales, sino un efecto colateral de la selección sexual. Si se compara la geometría del cráneo humano adulto con la del cráneo de un chimpancé lactante, la correspondencia es casi perfecta. Este proceso de «fetalización» (Gould 1977) es el mecanismo evolutivo responsable del incremento del volumen cerebral a lo largo de la evolución del linaje humano. Ridley presupone que, tras optar por la monogamia, los machos homínidos comenzaron a preferir a las hembras de rasgos juveniles, un indicio fiable de que la candidata a consorte tenía una larga vida fértil por delante. En estas condiciones, un gen mutante «neoténico» que retardara el desarrollo de la fisonomía adulta de una hembra proporcionándole una facies pedomórfica seudoadolescente la habría hecho más atractiva a los ojos masculinos y, en consecuencia, habría sido favorecido por la selección sexual.

Puesto que la pedomorfosis implica un incremento de la encefalización (los infantes no sólo tienen cabezas proporcionalmente mayores, sino cajas craneanas mayores en relación al resto de la cabeza), Ridley especula que nuestros grandes cerebros podrían haber surgido no porque la selección natural favoreciera a los más inteligentes, sino como un producto secundario de la selección sexual de una geometría craneana pedomórfica. (Algunos autores rechazan la interpretación de la evolución de la anatomía humana como un caso de pedomorfosis (McNamara 1997). Pero, si nos restringimos a la cabeza, la similitud entre la geometría craneal humana y

la de un chimpancé lactante resulta obvia para cualquier observador imparcial. Si por «pedomorfosis» entendemos la retención de una morfología infantil en los descendientes adultos, con independencia del mecanismo ontogenético subyacente, no me parece incorrecto describir el cráneo humano como pedomórfico, salvo detalles menores como el puente nasal y el mentón.)

Una vez nuestros ancestros adoptaron la monogamia como estrategia reproductora preferente, la ventaja de un atractivo aumentado habría sido decisiva en caso de enviudamiento. Si los varones habían desarrollado una preferencia por las adolescentes, una viuda de cráneo pedomórfico (lo que le habría dado un aspecto engañosamente juvenil) habría tenido más opciones de reemparejarse, de manera que los genes responsables de dicho efecto habrían contribuido significativamente al éxito reproductivo de sus portadoras y habrían aumentando de frecuencia en la población. Según Ridley, esto puede explicar por qué los papiones (cuyos ancestros también bajaron de los árboles para vivir en el suelo) siguen teniendo cerebros de mono, mientras que el cerebro humano adquirió un volumen desmesurado incluso para un primate (Ridley 1994).

Ridley da por sentado que la selección sexual de la geometría craneana pedomórfica obedeció a las preferencias masculinas, lo que deja sin explicar por qué se agrandó también el cerebro de los varones. Esta dificultad puede sortearse postulando que el gen implicado estaba ligado al sexo sólo parcialmente, de modo que también habría afectado de rebote a sus portadores de sexo masculino. Pero todo esto parece demasiado rebuscado si se considera que la juventud aparente resultaría igualmente adaptativa para los viudos: si la evolución de la preferencia por los rasgos juveniles se justifica por la conveniencia de elegir una pareja con una larga vida reproductiva por delante, entonces el cuento se aplica igualmente a las mujeres. Ahora bien, en tal caso el proceso selectivo que propone Ridley habría afectado por igual

a ambos sexos, de manera que difícilmente puede dar cuenta del dimorfismo facial humano. (Tampoco creo que pueda explicar el incremento del volumen cerebral de los homínidos, como pretende Ridley. Los gibones, que también son monógamos y también enviudan a causa de los depredadores o las caídas fatales, no tienen cerebros mayores de lo esperable en un primate de su tamaño.)

Hay que introducir alguna asimetría, y la más obvia es la que concierne a la duración de la vida fértil. Ya hemos visto que el atractivo de una hembra de chimpancé sexualmente madura es independiente de su edad, pues los machos sólo distinguen entre hembras inmaduras y hembras adultas (aunque existe una fase de maduración sexual comparable hasta cierto punto a la pubertad humana, no parece que los machos contemplen a las hembras adolescentes como una clase de edad distintiva). Pero la adopción de la monogamia por los homínidos protohumanos propició la evolución de una categoría femenina nueva: la adolescente núbil, que combinaba rasgos juveniles como un rostro aniñado y un cuerpo lampiño con indicadores de madurez sexual como el vello púbico o los senos protuberantes. Éste se convirtió en el arquetipo femenino para los varones en edad de emparejarse. Más adelante, la evolución de la menopausia introdujo otra clase de edad asociada al arquetipo posmenopáusico de cintura ancha y pelo canoso (indicadores honestos de caducidad reproductora). Esto nos da un total de cuatro arquetipos femeninos relevantes a efectos de selección sexual: inmaduro, adolescente, adulto y posmenopáusico.

La menopausia es la pieza que falta para que el mecanismo evolutivo propuesto por Ridley produzca una facies femenina seudoadolescente. Mientras las hembras homínidas continuaron siendo fértiles hasta el final de su vida, hacia los cuarenta años, la selección natural no premió la preferencia masculina por las mujeres jóvenes. Para un macho adulto que acababa de enviudar, reemparejarse con una hembra de su generación era una opción más que aceptable; y si ello no era factible, una hembra

veterana siempre era mejor que nada. Pero si la vida fértil femenina es bastante más corta que la masculina, entonces la selección natural debe favorecer a los machos que descarten como parejas sexuales a las hembras sospechosas de caducidad reproductiva. Cuando la fracción posmenopáusica de la población femenina se hizo significativa, los varones adictos a las jóvenes y reacios a entablar uniones poco o nada fecundas con mujeres otoñales fueron recompensados por la selección natural con una progenie más numerosa (Kenrick y Keefe 1992). La preferencia por la facies adolescente, hasta entonces restringida al primer emparejamiento, se convirtió en un rasgo permanente de la psique masculina. El atractivo sexual femenino se hizo proporcional a la cercanía al arquetipo núbil. En estas condiciones, las viudas de apariencia más juvenil habrían tenido más y mejores posibilidades de reemparejarse, lo que presumiblemente habría tenido como efecto una pedomorfización paulatina de la facies femenina.

Pero los reemparejamientos entre viudos no habrían sido el único proceso selectivo relevante. Otra consecuencia presumible de la jubilación reproductiva femenina es la tendencia masculina al emparejamiento secundario. Si la vida fértil del varón se prolonga hasta los sesenta años o más, estar unido a una mujer diez años más joven, por lo menos, le permitiría seguir engendrando descendencia hasta el fin de sus días, o casi. (Es sabido que las mujeres tienden a ser más longevas que los varones, y los cazadores-recolectores no son una excepción. En el caso de los aché, por ejemplo, la esperanza de vida a los veinte años se ha estimado en 54 años para los varones y 60 años para las mujeres (Hill y Hurtado 1996). Pero, una vez más, esto no significa que los varones adultos no alcancen e incluso superen a menudo los sesenta años. La esperanza de vida es un promedio estadístico, lo que implica que la mitad de la población considerada vive más años, suponiendo una distribución normal de la probabilidad de fallecimiento en función de la edad (lo cual es bastante cierto si nos

restringimos a la población adulta). En cualquier caso, si nos atenemos a la tasa de natalidad preagrícola estándar de un embarazo cada tres años, una esperanza de vida de 54 años parece suficiente para que el varón medio tenga tiempo de engendrar al menos dos hijos más que la mujer media (y alguno más si se piensa que la fecundidad femenina declina drásticamente a partir de los 40 años, antes de la menopausia propiamente dicha), lo que parece una renta suficiente para que la selección natural se ponga a trabajar.)

Ahora bien, un joven de dieciséis años que se emparejara con una niña de seis desperdiciaría su primera década de vida fértil hasta que la pareja estuviese en condiciones de procrear; y puesto que siempre es más seguro apostar por la paternidad temprana que por la tardía (y más en el mundo paleolítico, donde uno no podía contar con llegar a viejo), la táctica óptima para el varón sería unirse en primera instancia a una adolescente coetánea y en segunda instancia a una mujer lo bastante joven para proporcionarle óvulos viables durante el último cuarto de su vida fértil. (Los psicólogos evolucionistas Douglas Kenrick y Richard Keefe han sugerido que la vida fértil más corta de las mujeres debería hacer que la preferencia inicial de los varones jóvenes por las mujeres de su misma edad fuera cambiando con los años hacia mujeres progresivamente más jóvenes que ellos (Kenrick y Keefe 1992). Pero el mecanismo psicológico podría ser más sencillo: bastaría con que los varones retuvieran la preferencia adolescente por el arquetipo juvenil; esta preferencia invariante puede explicar el incremento de la juventud relativa de las parejas potenciales preferentes con la edad del pretendiente.) Este doble emparejamiento habría sido el sistema de apareamiento promovido por la selección natural tras la evolución de la menopausia femenina, en detrimento del compromiso monógamo permanente y exclusivo.

La consecuencia más significativa de este cambio de estrategia habría sido una selección sexual aumentada. Por un

lado, los varones adultos deseosos de emparejarse en segunda instancia habrían tenido que competir con los jóvenes solteros. Una apariencia juvenil habría facilitado la tarea, lo cual debería haber favorecido cierta pedomorfización de la facies masculina (aunque nunca tan acusada como en el caso femenino, pues, para una adolescente núbil, un pretendiente cotizado diez años mayor que ella aún podía ser mejor partido que un jovenzuelo vulgar). Por otro lado, la vocación bígama de los varones habría exacerbado la competencia femenina. Podría pensarse que la tendencia masculina a emparejarse en segunda instancia habría debilitado cualquier vínculo de pareja establecido en la adolescencia. Pero, si se razona en términos estrictamente adaptacionistas, romper con la primera pareja sería lo último que querría un varón (a fin de cuentas, dos mujeres siempre le darían más descendencia que una sola). Es de esperar, pues, que los varones intentaran vincularse a una segunda mujer sin renunciar a la primera (por lo menos mientras continuara siendo fértil). En tal caso, la principal fuente de conflicto habría sido la competencia entre las consortes primaria y secundaria por el monopolio de los recursos paternos.

Si el suministro de carne a la familia hubiera dependido de la aptitud individual, entonces un cazador lo bastante eficiente quizá podría haberse permitido ser bígamo con la aquiescencia de sus mujeres. Pero si los varones se repartían equitativamente el producto de la caza, como hacen todos los cazadores-recolectores conocidos, entonces las mujeres que compartiesen proveedor habrían obtenido menos carne per cápita que las consortes únicas (una desventaja tanto mayor cuanto máspreciada fuera la carne como recurso alimentario). Esto habría generado celos y desavenencias que, previsiblemente, se habrían resuelto en favor de la más joven. La perspectiva de ser repudiada siendo aún fértil pero no lo bastante joven para encandilar a los solteros o viudos disponibles se habría convertido en una presión selectiva significativa. En estas

condiciones, las mujeres que mantuvieran una apariencia juvenil durante más tiempo lo habrían tenido más fácil para prolongar el vínculo con su primer consorte hasta que éste fuera demasiado maduro para seducir a las jóvenes nubiles, o para reemprejarse pronto con un partido aceptable en caso de repudio. Todo ello habría contribuido a que los genes retardadores del desarrollo de la fisonomía femenina adulta se implantaran en el acervo génico humano. El resultado de esta selección sexual habría sido la juvenilización del arquetipo femenino fértil.

Homosexualidad

Después de muchas décadas de observación intensiva de la conducta de nuestros parientes cercanos, en libertad y en cautividad, por parte de una legión de primatólogos, nadie ha visto nunca un chimpancé macho inequívocamente «gay», y sólo hay un caso documentado de una chimpancé «lesbiana» (e incluso ésta acabó aceptando el contacto sexual con machos al cabo de los años) (De Waal 1982). Sólo en nuestra especie los homosexuales absolutos constituyen una fracción significativa de la población tanto masculina como femenina.

Desde una perspectiva darwinista, la ausencia de homosexuales propiamente dichos fuera del género humano es fácilmente comprensible. La orientación homosexual puede ser una «opción» personal, pero difícilmente puede ser una opción evolutiva. Ser homosexual o heterosexual no es como ser blanco o negro, pues está en juego la continuidad de los propios genes (incluidos los implicados en la conducta sexual). Los individuos que orientan su libido exclusivamente hacia sus congéneres del mismo sexo no dejan descendencia, de manera que cualquier gen mutante que «invierta» la orientación sexual de su portador está condenado a morir con él. O así parece de entrada.

En los últimos años, la idea de que la orientación homosexual es innata y heredable ha sido objeto de mucha propaganda, especialmente desde que el estadounidense Dean Hamer y su equipo anunciaron en 1993 el descubrimiento de un presunto «gen gay». La evidencia aportada era una corta secuencia de nucleótidos (las «letras» del código genético) localizada en una región terminal del cromosoma X y compartida por una amplia muestra de parejas de hermanos homosexuales. El

hallazgo no fue producto del azar, pues un estudio previo por parte del mismo equipo sugería que la homosexualidad masculina era heredable por vía materna; de ahí que la búsqueda del hipotético gen «gay» se concentrara en el cromosoma X (Hamer et al. 1993; Hamer y Copeland 1994).

Pero las conclusiones de Hamer han sido cuestionadas sobre la base de que las genealogías de las familias incluidas en su estudio parecían haberse elegido deliberadamente para obtener una muestra de hermanos homosexuales que previsiblemente compartieran alelos concretos. En consecuencia, el resultado de Hamer no nos dice nada acerca de la frecuencia del supuesto gen «gay» en la población masculina homosexual o entre los parientes heterosexuales de los varones homosexuales, ni de cuántos alelos distintos hay para ese locus cromosómico y cuáles se asocian más a menudo a la orientación homosexual, ni de cuántos genes influyen (y hasta qué punto) en la orientación sexual de los individuos de ambos性 (King 1993).

5.1 *Homosexualidad y hormonas*

La irrupción del gen «gay» es la última entrega de una saga de explicaciones innatistas de la homosexualidad que se remonta a los años sesenta, cuando la manifiesta inoperancia de las terapias conductistas para revertir la orientación homosexual y el auge de la neuroendocrinología propiciaron el descrédito de la concepción tradicional de la homosexualidad como una «desviación» adquirida y la búsqueda de una explicación biológica alternativa que, en consonancia con el clima científico del momento, se basó inicialmente en la hipótesis de un «desarreglo hormonal». A lo largo de la década siguiente menudearon los informes de diferencias hormonales entre los varones heterosexuales y los homosexuales, cuyo perfil endocrino aparecía indefectiblemente «feminizado» en algún aspecto. Incluso se ensayaron tratamientos hormonales que

pronto se demostraron tan ineficaces como las terapias psicológicas tradicionales.

El fracaso de las terapias hormonales convenció a los neuropsicólogos de que la orientación sexual quedaba fijada de manera indeleble en una fase temprana, incluso prenatal, del desarrollo, y los estudios que pretendían ligar la homosexualidad a un perfil endocrino anómalo fueron quedando arrinconados a medida que se comprobaba que los homosexuales con desarreglos hormonales eran la excepción y no la regla, y que ni siquiera en tales casos podía establecerse una relación causal entre la condición homosexual y las anomalías endocrinas. La homosexualidad seguía atribuyéndose a una influencia hormonal anómala, pero ésta debía ser transitoria y lo bastante precoz para perturbar la diferenciación sexual del cerebro.

En esta línea de pensamiento, el alemán Gunther Dörner propuso la hipótesis del estrés materno, según la cual la homosexualidad masculina se debería a una feminización parcial del cerebro causada por un déficit prenatal de andrógenos en una fase crucial de la gestación, provocado a su vez por una situación de estrés materno severo (Dörner 1981a; Dörner et al. 1983). Dörner y su equipo llegaron incluso a reportar una mayor incidencia de la homosexualidad entre los varones gestados en condiciones de estrés durante la segunda guerra mundial (Dörner et al. 1980). Sin embargo, la conjetura de Dörner no ha sido corroborada por ningún estudio independiente posterior (Bailey et al. 1991) y, aunque contó con bastante predicamento en los años ochenta, ha ido perdiendo adeptos a medida que el interés científico se ha desplazado hacia los factores genéticos.

La hipótesis del estrés materno y otras explicaciones endocrinológicas de la homosexualidad se basaban en experimentos con ratas de laboratorio, cuya extrapolación a los seres humanos siempre es problemática (sin contar con que la metodología experimental incluía manipulaciones como la castración neonatal y la inducción de desequilibrios hormonales

tan forzados como improbables fuera del laboratorio). Un ejemplo ilustrativo es la pretensión de Dörner de haber registrado la producción de hormona luteinizante por los cerebros de varones homosexuales tras la inyección de estrógeno (una respuesta que se presumía más propia de un cerebro femenino que de uno masculino) (Dörner 1981b). La razón de que Dörner investigara este aspecto de la actividad endocrina cerebral en los varones homosexuales es que (1) daba por sentado que la homosexualidad masculina se debía a una feminización cerebral y (2) sabía que una elevación del nivel de estrógeno inducía la producción cerebral de hormona luteinizante en las ratas de sexo femenino. Pero la repetición del experimento por otros neurólogos no arrojó el mismo resultado, y hoy se sabe que este reflejo endocrino es una peculiaridad de los roedores no extrapolable a los primates, por lo que no puede tomarse como un rasgo mujeril en un cerebro varonil (Hendricks et al. 1989). ¿Cómo se las arregló Dörner para inducir en los cerebros de sus sujetos experimentales humanos un comportamiento propio de los cerebros de rata? Sea como fuere, sirva este ejemplo como muestra de hasta qué punto pueden influir los presupuestos teóricos e ideológicos en las observaciones «objetivas» de los investigadores.

5.2 *Homosexualidad como feminización cerebral*

A pesar del fracaso del programa de investigación que pretendía ligar la condición homosexual a una perturbación endocrina, la idea de que la homosexualidad es producto de algún error en la diferenciación sexual del cerebro había calado hondo y ha seguido inspirando la investigación subsiguiente. En 1991, el neurólogo (y homosexual militante) Simon LeVay publicó un controvertido estudio que «demostraba» que los cerebros de los varones homosexuales están parcialmente feminizados (LeVay 1991). LeVay había examinado un total de 41

cerebros (19 procedentes de varones reconocidamente homosexuales o bisexuales muertos de sida, 6 procedentes de presuntos heterosexuales también muertos de sida, 10 procedentes de presuntos heterosexuales muertos por otras causas, y 6 cerebros femeninos, todos procedentes de mujeres presuntamente heterosexuales, 1 muerta de sida y 5 por otras causas) y había encontrado que una minúscula región del hipotálamo (la tercera de las cuatro secciones del núcleo intersticial del hipotálamo anterior) aparecía reducida en comparación con la misma región del cerebro de los varones heterosexuales, a semejanza del cerebro femenino.

Como sus predecesores, LeVay se había inspirado en experimentos con ratas, cuya conducta de apareamiento masculina o femenina parece depender de la organización del hipotálamo, lo que le hizo pensar que la misma región cerebral podía estar implicada en la orientación sexual de los seres humanos.

La investigación de LeVay ha sido puesta en tela de juicio por su metodología defectuosa. (Por ejemplo, no sólo metió en el mismo saco a homosexuales y bisexuales, sino que todos los cerebros agrupados en esa categoría estaban muy ajados por el sida, lo cual introducía un sesgo evidente.) Además, el pretendido dimorfismo cerebral afecta a una estructura del tamaño de una lenteja y de límites difusos, no observable *in vivo* mediante escáner. Por todo ello, el resultado de LeVay debe contemplarse con sumo escepticismo. Pero la explicación de la homosexualidad basada en una feminización cerebral (o masculinización en el caso femenino) también es criticable sobre la base de argumentos más teóricos.

La principal objeción a esta idea, reconocida por sus propios partidarios, es el carácter extremadamente restringido de la diferenciación sexual «invertida». Los cuerpos de los varones homosexuales no son más femeninos que los de los heterosexuales, ni los de las lesbianas más masculinos que los del resto de mujeres. Incluso las conductas de los homosexuales típicos de ambos性es son esencialmente las propias de su

condición masculina o femenina, orientación sexual aparte. No sólo la gran mayoría de homosexuales se identifica con su sexo biológico (los transexuales genuinos, cuya identidad de género no es congruente con su sexo biológico, son minoría incluso entre la población homosexual) sino que entre gays y lesbianas existe una asimetría conductual aún más marcada que entre los varones y las mujeres heterosexuales. Los estudios sociológicos evidencian que los gays (incluidos los que viven en pareja) son, por regla general, más promiscuos y aficionados al sexo ocasional, el sexo en grupo, la prostitución y la pornografía que las lesbianas, mucho más proclives a restringir su actividad sexual a las relaciones de pareja exclusivas (Symons 1979).

De hecho, la promiscuidad exacerbada de los varones homosexuales en comparación con la tendencia monógama de las lesbianas fue esgrimida por Symons como prueba de una supuesta inclinación promiscua innata del macho humano. Según Symons, los varones homosexuales, liberados de las cortapisas que impone el contrato reproductivo heterosexual, pueden satisfacer a sus anchas el afán masculino innato de variedad sexual, así que las diferencias entre las conductas sexuales de gays y lesbianas exhiben de manera aún más patente la asimetría fundamental entre las sexualidades masculina y femenina.

Pero este argumento implica asumir que los varones homosexuales se comportan esencialmente como corresponde al sexo masculino, y que las lesbianas se comportan esencialmente como corresponde al sexo femenino. A pesar de que esta idea es difícil de conciliar con la concepción de la homosexualidad masculina (femenina) como producto de un cerebro feminizado (virilizado), los tratamientos sociobiológicos de la sexualidad (y la homosexualidad) humana tienden a obviar la manifiesta contradicción entre ambos argumentos. Ahora bien, si la homosexualidad masculina se debiera a una feminización de la psique sexual, y la femenina a una masculinización, entonces cabría esperar que los varones homosexuales fuesen menos

proclives a la promiscuidad o la pornografía que los heterosexuales, y que las lesbianas se parecieran más a los varones en este aspecto que las mujeres heterosexuales (al menos si se asume, como hace la sociobiología ortodoxa, que la asimetría en las actitudes sexuales de varones y mujeres obedece a las naturalezas masculina y femenina más que a la cultura).

5.3 ¿Cómo puede perpetuarse un gen gay?

Si se acepta que la mayoría de homosexuales se comporta como corresponde a su sexo fenotípico, orientación sexual aparte, entonces cualquier explicación de la homosexualidad que apele a alguna impronta hormonal prenatal (como la hipótesis del estrés materno) debe resolver el problema de cuándo y cómo una perturbación del equilibrio endocrino puede invertir la orientación sexual sin afectar a ningún otro rasgo psicológico o físico ligado al sexo. Esta dificultad parece insuperable, lo que ha hecho que los partidarios de la teoría de la feminización cerebral (o masculinización en el caso femenino) vuelvan la mirada hacia los factores genéticos. La homosexualidad sería así una condición congénita caracterizada por una respuesta anómala a las hormonas sexuales por parte de ciertos receptores cerebrales clave, lo que (al menos en teoría) podría producir una feminización o masculinización lo bastante localizada y específica para afectar sólo a la orientación sexual.

Ahora bien, ¿cómo puede un gen que invierte la orientación sexual de sus portadores pasar de una generación a otra? De ninguna manera, a menos que sólo se exprese en una fracción de sus portadores. De hecho, muchas personas son portadoras de genes deletéreos o esterilizantes que no se expresan en ellas, pero cuyos efectos negativos pueden manifestarse en sus descendientes. Es fácil comprender que los genes responsables

nunca serán frecuentes, pues el hecho de que reduzcan la viabilidad o la fecundidad de sus portadores hace que la selección natural tienda a descartarlos (aunque su desaparición definitiva puede requerir un número incontable de generaciones).

La mayoría de estos síndromes hereditarios afecta a menos de uno de cada 10.000 individuos. Entre los más frecuentes se encuentra precisamente una clase de mutaciones feminizadoras bien conocida desde que se instauró el control exhaustivo del sexo cromosómico en las competiciones deportivas femeninas. Se ha comprobado que alrededor de una de cada 500 atletas olímpicas tiene un sexo cromosómico masculino (es decir, un par XY en vez del par XX) (Carlson et al. 1993). Esto implica que, si tomamos a las atletas como una muestra representativa de la población femenina, resulta que una de cada 500 mujeres es de hecho un varón sin realizar, un «intersex» (es decir, un individuo de sexo ambiguo, entre masculino y femenino). Pero en este caso el término es engañoso, pues estas personas son mujeres a todos los efectos, tanto psíquicos como físicos (lo único que les falta para ser mujeres en toda regla es tener ciclos menstruales). El hecho de poseer un cromosoma Y no las hace más viriles que las mujeres auténticas.

Las causas de este síndrome son múltiples: puede ocurrir que los testículos no se desarrollen, o que no produzcan suficiente hormona masculina, o que ésta no sea reconocida por los receptores celulares de los andrógenos. Cualquiera de estas disfunciones tiene el mismo efecto: el embrión, ignorante de su condición masculina, sigue la trayectoria ontogénica «por defecto», que en los mamíferos es hacia un cuerpo exteriormente femenino (pero sin aparato genital interno, cuyo desarrollo requiere un nivel mínimo de estrógeno, la hormona femenina producida por los ovarios).

Una de cada 500 mujeres es una incidencia 20 veces superior a la esperable en un síndrome esterilizante congénito como éste, pero hay que pensar que tras la multiplicidad de

causas epigenéticas subyace una multiplicidad aún mayor de causas genéticas. Seguramente son legión las mutaciones que pueden afectar negativamente al desarrollo y funcionamiento de los testículos, a la actividad de los andrógenos o al acoplamiento entre éstos y sus receptores celulares. (Por dar una cifra orientativa, sólo para el caso de disfunción de los receptores androgénicos se han identificado más de 50 mutaciones genéticas distintas; Wilson 1994.) El hecho de que una amplia variedad de genes mutantes, cada uno de ellos raro por separado, produzca el mismo resultado (una mujer XY) puede explicar por qué hasta dos de cada mil mujeres son en realidad intersexos; y aun así, esta incidencia inusualmente elevada es todavía diez veces inferior a la del lesbianismo, que se estima en alrededor de un 2% de la población femenina (LeVay 1993).

En teoría, una mutación de algún gen que codifique algún receptor hormonal específico de las células embrionarias precursoras de la tercera sección del núcleo intersticial del hipotálamo anterior podría producir una feminización (o masculinización) local como la conjeturada por LeVay. Pero no parece creíble que un efecto tan sumamente localizado y específico pueda derivarse de una variedad de mutaciones lo bastante amplia para explicar la abundancia de homosexuales. Aun admitiendo que pueda haber gays de cerebro feminizado o lesbianas de cerebro masculinizado, éstos representarían, en el mejor de los casos, una fracción ínfima de la población homosexual.

La homosexualidad es demasiado frecuente para que se pueda atribuir a una anomalía hereditaria, lo cual invita a sospechar que se trata de un producto de la evolución cultural y no de la darwiniana. Pero los creyentes en el «gen gay» aducen que el mundo vivo es pródigo en paradojas aparentes. Es cierto que la homosexualidad parece contravenir la lógica darwiniana, pero también lo pareció durante mucho tiempo la existencia de castas estériles en las sociedades de himenópteros, termitas y hasta

ratas-topo, antes de que William Hamilton pusiera las cosas en su sitio. De hecho, el concepto de selección de parentesco de Hamilton ha inspirado una solución al problema de la esterilidad *de facto* del homosexual estricto. La idea es que los homosexuales pudieron haber evolucionado como una suerte de «casta obrera» dedicada a asistir a sus parientes heterosexuales en las tareas de la crianza para así propagar más eficazmente los genes compartidos por todos (incluido el gen «gay», que se perpetuaría a través de sus portadores no homosexuales) (Wilson 1978). Pero esta elucubración no cuenta con ningún apoyo ni antropológico ni etológico. No se sabe de ninguna sociedad animal o humana, presente o pasada, que incluya una casta de homosexuales que ejerzan de padres subsidiarios de sus sobrinos.

Otra propuesta es que el gen «gay» podría conferir alguna ventaja adaptativa a sus portadores cuando está en heterocigosis (esto es, cuando el alelo «gay» hace pareja con un alelo «hetero»), lo que podría explicar la alta incidencia de la homosexualidad. El modelo de heterosis más simple postula la existencia de un gen con dos alelos, uno «gay» (G) y otro «hetero» (H), tales que los homocigotos GG sean homosexuales puros, los homocigotos HH sean heterosexuales puros y los heterocigotos sean heterosexuales o bisexuales. Si, por algún proceso selectivo, éstos últimos dejan más descendencia por término medio que el resto, entonces el alelo «gay» puede propagarse aunque produzca la esterilidad efectiva de los homocigotos homosexuales (Weinrich 1987).

(Esta idea se inspira en el caso de la falcemia o anemia falciforme, un síndrome congénito frecuente en las zonas tropicales donde la malaria es endémica, asociado a una mutación recesiva que deforma los glóbulos rojos de la sangre. Los homocigotos recesivos para el gen responsable tienen graves problemas circulatorios y suelen morir antes de la pubertad, mientras que los heterocigotos sólo sufren molestias menores que no les impiden llevar una vida normal. Los emparejamientos

entre heterocigotos son menos fecundos, pues los hijos que heredan dos copias del alelo mutante no llegan a adultos, lo que debería ser suficiente para que la selección natural penalizara a los portadores del gen deletéreo hasta su práctica desaparición. Sin embargo, en algunas regiones hasta el 40% de la población adulta es portadora del alelo falciforme, y hasta el 4% de la población infantil padece falcemia aguda. La explicación es que los portadores del alelo falciforme son, en virtud de algún efecto colateral del gen, resistentes a la malaria, y transmiten esta resistencia a sus hijos heterocigotos, cuya capacidad de supervivencia aumentada en un entorno donde la malaria es una causa principal de muerte compensa la mortalidad de los homocigotos recesivos. El gen deletéreo se mantiene porque beneficia a la mayoría de sus portadores aunque incapacite a otros.)

El problema es que cuesta imaginar en qué podría beneficiar el alelo «gay» a los heterocigotos (portadores de un alelo «hetero» y otro «gay»). La versión usual de esta conjetura les atribuye una naturaleza bisexual. De este modo, cada genotipo se hace corresponder a una categoría de orientación sexual: heterosexuales puros \leftrightarrow homocigotos HH, bisexuales \leftrightarrow heterocigotos GH, homosexuales puros \leftrightarrow homocigotos GG. Además de simplista, esta atribución no tiene ninguna base genética sólida. Claro que es difícil ver en qué pueden ser superiores los heterocigotos si su conducta no se diferencia en algún aspecto significativo de la de los homocigotos heterosexuales, y cuesta imaginar otro efecto del alelo «gay» que no esté relacionado con la conducta sexual.

(Puestos a especular, un efecto más sutil podría ser la expresión aumentada en los varones heterocigóticos de un instinto maternal latente, un rasgo cuyo valor adaptativo es fácil de justificar si la selección natural promueve la implicación del padre en la crianza de los hijos, y que es congruente con la idea de que el gen «gay» tiene un efecto feminizador en algún sentido. Pero esto no pasa de ser un

ejercicio de adaptacionismo ad hoc que, además, deja al margen la homosexualidad femenina, aunque lo mismo puede decirse de la mayoría de explicaciones biologistas de la homosexualidad. Dicho sea de paso, esta hipótesis es incompatible con la afirmación de Hamer de que el gen «gay» se localiza en el cromosoma X, pues en tal caso no puede haber varones heterocigóticos para ese locus. A no ser que, rizando el rizo, se especule que los heterocigotos superiores a efectos selectivos son *las mujeres* portadoras de un alelo «gay» y otro «hetero», en cuyo caso todavía es más difícil imaginar en qué podría consistir su superioridad adaptativa.)

Pero la contribución de la bisexualidad al éxito reproductivo no es menos difícil de justificar. Es más, la bisexualidad puede ser penalizada por la selección natural si la vena homosexual compite con la heterosexual hasta el punto de menoscabar el éxito reproductivo. Esto concierne especialmente al vínculo de pareja. Cada vez que el bisexual se empareje con un congénere del propio sexo estará perdiendo un tiempo precioso que podría dedicar a criar los hijos engendrados con un consorte de sexo complementario, por lo que la selección natural debe penalizar incluso los emparejamientos homosexuales pasajeros. Otra cosa son los contactos homosexuales «sin compromiso», cuyo coste suele ser insignificante, por lo que la selección natural no tiene por qué penalizarlos, siempre y cuando la actividad homosexual no vaya en detrimento del sexo reproductor. Esto puede explicar por qué la condición bisexual, a diferencia de la homosexualidad absoluta, no es rara en el reino animal. (Aunque no tan frecuente como pretenden algunos autores. El número estimado de especies animales en las que se han observado relaciones homosexuales –las más de las veces ritualizadas o incompletas–, emparejamientos o conductas de cortejo entre individuos del mismo sexo es de al menos 471: 167 mamíferos, 132 aves, 32 reptiles, 15 peces y 125 invertebrados (Bagemihl 1999). Esto, que puede parecer mucho en términos absolutos, es

bastante poco en términos relativos, pues hay que pensar que el número de especies descritas por los zoólogos supera con creces el millón. Es remarcable, sin embargo, que las interacciones de carácter homosexual se hacen más frecuentes a medida que ascendemos de los taxones «inferiores» a los «superiores». Si nos restringimos a los mamíferos, las especies bisexuales en algún sentido vienen a representar el 3% del total, aunque algunos grupos –como los primates– parecen especialmente proclives a los contactos homoeróticos.)

En cualquier caso, la correlación entre bisexualidad, genotipo y éxito reproductivo es poco clara. Así, la actividad homosexual suplementaria de ciertos individuos no tiene por qué ser la expresión de una mayor predisposición genética a la bisexualidad, sino que puede ser reflejo de un temperamento más libidinoso, un mayor vigor sexual, un estado hormonal transitorio (como es el caso de las hembras de algunos antílopes, que cuando están en celo propenden a «montar» a otras hembras, igual que hacen las hembras de algunos primates cuando están embarazadas) o un rango más alto (Bagemihl 1999). De hecho, resulta que los individuos con mayor actividad homosexual acostumbran a ser también los de mayor actividad heterosexual, y también los más dominantes, lo que implica que el éxito reproductivo diferencial puede correlacionarse de manera acausal con la bisexualidad, simplemente porque tanto el éxito reproductivo como la actividad homosexual aumentan con el rango.

Por otra parte, la hipótesis de la heterosis predice la existencia de tres categorías de individuos bien delimitadas: heterosexuales puros, bisexuales y homosexuales puros. Sin embargo, las especies cuyo repertorio erótico normal incluye los contactos homosexuales no se atienen a este patrón, sino que toda la población masculina o femenina es más o menos bisexual, y las diferencias individuales en la expresión de la vena homosexual parecen depender más de condicionantes como el rango o la edad que de la constitución genética.

No se conoce ninguna especie animal cuya homosexualidad se ajuste a un modelo de selección heterótica. Es más, puesto que no parece creíble que una misma mutación provoque a la vez la feminización del cerebro masculino y la masculinización del cerebro femenino, para explicar de la misma manera la homosexualidad femenina (tradicionalmente arrinconada por los científicos, a pesar de que no es menos frecuente que la masculina) habría que postular la existencia de un gen «lésbico» que hiciese superiores en algún sentido a las mujeres heterocigóticas para el locus cromosómico correspondiente. Si la hipótesis de la heterosis ya resulta inverosímil aun omitiendo el caso femenino, más improbable todavía parece que un proceso evolutivo tan singular se haya dado en la evolución humana por partida doble, en varones y mujeres por separado.

5.4 *El homosexual como intersexo*

Las explicaciones de la condición homosexual que invocan anomalías hormonales, neurológicas o genéticas tienen como denominador común la concepción de la homosexualidad como una feminización (en el caso masculino) o masculinización (en el caso femenino) de la personalidad cuya consecuencia más relevante es una inversión de la orientación sexual. El homosexual se contempla como un intersexo, alguien cuyo sexo anatómico masculino (o femenino) no se corresponde con su orientación sexual femenina (o masculina). Es más, toda expresión homosexual implica un menoscabo de la virilidad (en el caso masculino) o la feminidad (en el caso femenino). Así, el bisexual se situaría en algún punto intermedio entre el heterosexual y el homosexual propiamente dicho, dentro de una escala de virilidad decreciente y afeminamiento creciente (o viceversa en el caso femenino) que iría del heterosexual exclusivo al transexual.

Éste es un prejuicio tan hondamente arraigado en nuestra cultura que incluso los científicos tienden a darlo por sentado, a pesar de que no tiene ninguna base sólida. Pero esta concepción de la homosexualidad no sólo no es universal, sino que es más la excepción que la regla. Si se adopta una perspectiva intercultural, resulta que los varones más proclives a las relaciones homosexuales son los viriles guerreros. Aparte de la homosexualidad asociada a la fraternidad militar, de la que existen referencias históricas que van desde la milicia griega hasta los samurais japoneses, la relación homosexual más frecuente en las culturas indígenas tradicionales es la que se establece entre el aprendiz de guerrero y su instructor.

Hay que remarcar que la homosexualidad en este contexto no se considera incompatible con la condición varonil. Es más, para algunas etnias (como es el caso de ciertas tribus papúes, para las que el semen no sólo es fuente de vida y leche materna, sino que es la esencia de la virilidad) la relación homosexual no sólo no menoscaba la virilidad, sino que la desarrolla (Herdt 1987). En la mayoría de casos, sin embargo, la relación homosexual no se considera ni virilizante ni feminizante en sí misma, y es más un servicio que el novato presta al veterano en sustitución del sexo con mujeres (Evans-Pritchard 1970).

También los soldados de la antigua Grecia se hacían acompañar de escuderos adolescentes que les prestaban servicios sexuales. Pero la cultura griega amplió este modelo a la instrucción filosófica además de la militar. Se sospecha que algunos grandes filósofos griegos mantuvieron relaciones homosexuales primero con sus maestros y después con discípulos predilectos (Dover 1980), aunque no todos los historiadores están de acuerdo al respecto. No obstante, la homosexualidad transitoria institucionalizada es poco frecuente fuera del contexto guerrero.

Quizá lo más cercano al arquetipo occidental del homosexual afeminado es la figura del bardaje amerindio y asiático, un varón que renuncia al estatuto de guerrero y adopta señas de identidad femeninas que van desde un simple cambio de nombre hasta la plena asunción del rol de «ama de casa», pasando por el travestismo ligado a oficios como el de artesano, chamán, sacerdote o «prostituta». Pero incluso cuando la condición de bardaje es producto de una vocación personal nacida de alguna visión o sueño premonitorio es difícil decidir si la homosexualidad hace al bardaje o, más bien, ésta se asume como un «gaje del oficio». De hecho, aunque la condición de bardaje suele asimilarse a la de «sodomita paciente» (como lo define el diccionario de la Real Academia), ambos roles no siempre van unidos. A menudo el bardaje es un personaje más asexual que homosexual, más parecido a un monje o sacerdote célibe (como los *tejedores* navajos, que hacían voto de castidad) que al travestido o transexual occidental (Cardín 1984).

La explicación clásica de esta especie antropológica es que hacerse bardaje es una manera de eludir las duras exigencias de la condición varonil (como soportar lacerantes ritos de paso o jugarse el tipo cazando o guerreando). Lo cierto, sin embargo, es que el bardaje no siempre lo es por voluntad propia. Las más de las veces es la comunidad la que, de alguna manera, selecciona a los candidatos. La institución del bardaje es la forma que tienen algunas tribus de socializar a los excéntricos, los inadaptados o los no aptos para guerreros, sean o no homosexuales. De hecho, en algunos casos los futuros bardajes se seleccionaban simplemente por sorteo o por turno (como hacían los *lache* venezolanos, que criaban como mujer al quinto hijo varón consecutivo). Otras veces el guerrero pasaba a desempeñar roles femeninos al envejecer o declinar su potencia sexual, como en el caso de los *enarreos escitas*, travestidos afectos de atrofia testicular e impotencia por exceso de equitación (Cardín 1984).

Pero esto no significa que el bardaje sea un personaje socialmente marginado o degradado por su condición de homosexual receptivo, ni siquiera cuando vive de la prostitución. Tampoco los varones que solicitan los servicios sexuales del bardaje ven menoscabada su virilidad, ni ante sí mismos ni ante los demás, pues en su cultura sólo el rol «pasivo» en la relación homosexual se considera impropio de la condición varonil. Algunas sociedades tradicionales incluso admitían el matrimonio con bardajes, y si ello era objeto de crítica no era tanto por el carácter homosexual de la unión como por el hecho de que la «esposa» mantuviera a su marido y no al revés, pues hay que pensar que el bardaje solía gozar de una buena posición social como chamán o artesano (Greenberg 1986).

Todo esto suele interpretarse como una actitud tolerante hacia la homosexualidad, pero éste quizá sea un juicio erróneo. Si se piensa que en la mayoría de casos los servicios sexuales de los bardajes son la única forma de homosexualidad admitida en su cultura, y que estos bardajes se consideran un «tercer sexo» más próximo al femenino que al masculino, cabe preguntarse hasta qué punto la relación entre un guerrero varonil y un bardaje afeminado es contemplada como una relación homosexual por los propios interesados. Así, entre las tribus indígenas norteamericanas era habitual que los guerreros reputados tuvieran un bardaje como «concubina» (el cual, dicho sea de paso, solía ser bienvenido por la esposa o esposas de turno por su vigor en las tareas domésticas, sus habilidades artesanas o sus presuntos poderes chamánicos). Un bardaje podía estar ligado a más de un guerrero y un guerrero a más de un bardaje, pero ni los bardajes tenían contacto sexual con otros bardajes ni los guerreros con otros guerreros (Greenberg 1986).

No parece, pues, que la actitud de aquellas sociedades hacia las relaciones sexuales entre individuos del mismo género (varón con varón, mujer con mujer o bardaje con bardaje) fuera mucho más permisiva que la de las culturas tradicionalmente

homófobas. Por eso dudo de que la figura del bardaje denote una actitud tolerante hacia la homosexualidad. A mi modo de ver, es más bien al revés. El arquetipo del homosexual afeminado (como el de la lesbiana virilizada) no es tanto la expresión de una naturaleza intersexual como la consecuencia de una concepción de la masculinidad y la feminidad como principios opuestos y mutuamente excluyentes. En este contexto cultural, ningún varón que se tenga por tal puede dejarse «poseer» por otro varón, pues éste es un rol femenino. Por ello los que ejercen la sodomía receptiva (y, por extensión, los que prestan servicios sexuales tales como la felación) no se consideran varones y adoptan una identidad ambigua, entre masculina y femenina.

En cuanto a las relaciones lésbicas, si la historia y la etnografía son pródigas en ejemplos de homosexualidad masculina más o menos institucionalizada, de la femenina apenas se encuentran referencias en la literatura antropológica. Esto no quiere decir que las relaciones lésbicas no se den en todas partes, sobre todo en la infancia y la adolescencia. Lo que ocurre es que, al no estar formalizadas y practicarse en la intimidad, los antropólogos tienden a pasarlas por alto. Hay que pensar que las mujeres de la mayoría de sociedades tradicionales suelen casarse en cuanto llegan a la pubertad, o incluso antes, por lo que no pasan por un periodo de soltería prolongado, y tampoco suelen recibir instrucción fuera del entorno familiar, lo que deja poco margen para la evolución cultural de una homosexualidad femenina institucionalizada. Algo más frecuente es la contrapartida femenina del bardaje, la mujer ambigua y travestida que ejerce de chamán. En unas pocas tribus del oeste norteamericano estas «ni hombres ni mujeres» se casaban con otras mujeres, pero no parece que esta modalidad de matrimonio homosexual se haya dado en otras culturas (Lockard 1986).

5.5 Cambios de sexo espontáneos

No creo que sea arriesgado afirmar que tanto las mujeres como los varones son facultativamente homosexuales. Desde una perspectiva darwinista, esto no tiene por qué extrañar. El que los varones sientan una atracción sexual innata hacia las mujeres, y éstas hacia los varones, no implica que deban sentir una aversión igualmente innata hacia los contactos eróticos con individuos del propio sexo. ¿Por qué debería un macho o hembra heterosexual desarrollar una homofobia instintiva? Después de todo, los homosexuales absolutos no compiten con los heterosexuales por los apareamientos, lo que los convierte en los mejores aliados posibles. Tampoco las hembras tienen por qué rechazar las «proposiciones» de otras hembras; incluso pueden permitirse aceptarlas sin miramientos, pues las relaciones homosexuales no engendran descendencia, por lo que la calidad genética del *partenaire* es irrelevante, a diferencia del caso heterosexual. A menos que la actividad homosexual suponga un menoscabo significativo del éxito reproductor, la selección natural no tiene por qué promover la heterosexualidad estricta.

Esta homosexualidad facultativa (que no debe confundirse con la bisexualidad genuina) no es incompatible en absoluto con la idea de una orientación heterosexual innata. No niego que buena parte de lo que llamamos «identidad de género» se adquiere a través de la identificación del niño con el modelo paterno y de la niña con el materno, pero convengo con los psicólogos evolucionistas en que entre la psique sexual masculina y la femenina existen diferencias innatas (lo cual, por supuesto, no impide que varones y mujeres nos parezcamos mucho más de lo que nos diferenciamos), y la más obvia es la orientación sexual.

Hay evidencias de que la orientación sexual masculina o femenina viene determinada por genes ligados al sexo. Así lo sugiere una rarísima mutación, restringida a un puñado de

familias en todo el mundo, cuyo efecto es un «cambio de sexo» en la pubertad. La causa fisiológica de este insólito síndrome es un déficit o malfunción de la enzima que transforma la testosterona en dihidrotestosterona, un andrógeno implicado en la masculinización prenatal de los genitales externos. Al faltar esta hormona, los varones afectados nacen con genitales de aspecto femenino, por lo que son tomados por niñas y criados como tales. Pero la elevación del nivel de testosterona en la pubertad hace que los genitales experimenten una masculinización tardía (aunque incompleta, pues el pene nunca alcanza un tamaño normal y la abertura uretral queda por debajo del glande) y lo que hasta entonces había sido una niña se convierte en un muchacho.

Pues bien, de los primeros 18 casos descritos, 17 asumieron sin tardanza su nueva condición y declararon sentirse atraídos por las chicas, y 15 de ellos se casaron a pesar de la inseguridad que les creaba su deformidad genital. Sólo uno decidió seguir siendo mujer. Después de haber sido educados como niñas durante los primeros doce años de su vida, todos menos uno se sienten varones heterosexuales (Imperato-McGinley et al. 1979). La prontitud con la que estos intersexos parciales asumieron su nueva identidad masculina es aún más significativa si se piensa que crecieron en el seno de una comunidad rural de la República Dominicana donde los roles masculino y femenino están bien delimitados ya desde la infancia: las niñas ayudan a sus madres en las labores domésticas y los niños trabajan con sus padres en el campo.

Una década más tarde se reportaron otros casos en la aún más sexista sociedad simbari-anga (que, dicho sea de paso, es una de las tribus neoguineanas que sigue practicando la homosexualidad ritual). También aquí, en el seno de una cultura neolítica en la que varones y mujeres duermen en casas separadas y los roles sexuales están estrictamente segregados, todos los afectados se adaptaron sin tardanza a su flamante masculinidad (Imperato-McGinley et al. 1991).

Los resultados de estos «experimentos» naturales de cambio de sexo sugieren que la identidad masculina o femenina (junto con la orientación sexual correspondiente) es innata y queda fijada en una fase temprana del desarrollo. La testosterona producida por el testículo embrionario promueve el desarrollo del aparato genital interno, y sirve de precursora de otras dos hormonas fundamentales para la diferenciación del fenotipo masculino: la dihidrotestosterona, que masculiniza el aparato genital externo, y el estradiol, un estrógeno que al parecer tiene un papel clave en la masculinización prenatal del cerebro de los vertebrados (Wilson 1994; Gahr 1994). (Dicho sea de paso, no deja de resultar irónico que la evolución haya confiado la masculinización del cerebro fetal a una hormona femenina por excelencia como es el estradiol; pero este hecho sólo resulta paradójico desde la perspectiva usual —y equivocada— de la masculinidad y la feminidad como principios opuestos y mutuamente excluyentes.)

Así, una mutación que recorte la síntesis de dihidrotestosterona podría traducirse en un cerebro masculino dentro de un cuerpo externamente femenino, lo que podría explicar la disposición de estos transexuales espontáneos a asumir su inesperada condición masculina. Se ha objetado que esta capacidad de amoldarse a la nueva situación podría ser producto de la aptitud de un cerebro básicamente bisexual o asexual para ajustar la identidad de género a las circunstancias (Daly y Wilson 1983). Sin embargo, cabe preguntarse por la necesidad evolutiva de tal aptitud. Nacer mujer y convertirse espontáneamente en varón no es algo que ocurra a menudo, y no parece que un fenómeno tan infrecuente pueda llegar a constituir una presión selectiva relevante. Por otra parte, la congruencia entre el sexo anatómico y la orientación sexual es un requerimiento tan básico e invariante para el éxito reproductivo individual que parece un desatino evolutivo confiarlo al aprendizaje. Ningún otro animal parece necesitar aprender a sentirse sexualmente atraído por sus

congéneres de sexo complementario, y no encuentro ningún buen motivo para pensar que nuestra especie es diferente en este aspecto.

La idea de que los niños aceptan sin más la identidad de género que se les inculca hizo que, hasta hace bien poco, los médicos recomendaran sin dudar la castración temprana y la remodelación quirúrgica de los genitales externos ante malformaciones tales como la atrofia congénita del pene. Se suponía que, si la operación se efectuaba antes de que el niño empezara a tomar conciencia de su condición masculina, el cambio de sexo sería asumido sin problemas y ahorraría futuros traumas psicológicos. Pero cada vez son más los que dudan de la conveniencia de esta «terapia».

Un caso ampliamente citado es el de un niño que a los 7 meses sufrió la amputación accidental del pene al practicársele la circuncisión, en vista de lo cual, y como mal menor, se aconsejó a los padres el cambio de sexo para evitarle el previsible trauma de una masculinidad frustrada. La familia dio su conformidad y, cuando le faltaban tres meses para cumplir los dos años, el niño fue castrado y sus genitales remodelados. Sus padres le educaron como niña, y desde que tuvo uso de razón se le hizo creer que ése era su sexo de nacimiento. Lo interesante de este caso es que el transexual forzoso tenía un hermano gemelo, lo que brindaba a los psicólogos la posibilidad de comparar la evolución personal de dos individuos genéticamente idénticos, uno educado como varón y otro como mujer.

Como ocurre tantas veces en la ciencia, en su momento se reportó que la reconversión había sido virtualmente completa, en consonancia con el paradigma dominante a principios de los setenta (Money y Ehrhardt 1972). Pero el tiempo iba a demostrar que ésta era una conclusión prematura. Recientemente se ha sabido que la «niña» comenzó a dudar de su condición femenina a partir de los nueve años de edad, hasta que cinco años más

tarde, ya adolescente, rechazó definitivamente la terapia hormonal y la psicoterapia de refuerzo de su feminidad, después de que los médicos intentaran hacerle pasar de nuevo por el quirófano para dotarle de una vagina. Al final, tras reconstruirse quirúrgicamente el pene y someterse a una terapia hormonal virilizante, esta persona ha vuelto a ser el varón que nunca dejó de ser (Diamond y Sigmundson 1997). Lo más remarcable de este caso es que, a pesar de que el sujeto estuvo libre de la influencia androgenizante de la testosterona desde antes de cumplir los dos años, su naturaleza masculina parece haber ejercido un influjo más poderoso sobre su identidad de género que la educación femenina recibida.

5.6 La construcción social del homosexual

Los que abogan por una causa biológica de la homosexualidad se apoyan en las pruebas del carácter innato de la orientación (hetero)sexual para afirmar que el homosexual, como el heterosexual, nace y no se hace. El colectivo homosexual ha recibido esta idea con división de opiniones. Para los que pretenden que la homosexualidad es una opción personal, equipararla a una tara congénita es biologismo de la peor especie. Otros ven con buenos ojos una propuesta que rompe con la tradición psicologista que contempla la homosexualidad como una «desviación» adquirida y exime de toda culpa tanto al homosexual como a su entorno familiar y social. Si el homosexual lo es por naturaleza, entonces la homosexualidad es tan «natural» como la heterosexualidad. Más aún, si la orientación sexual de cada cual es innata, entonces no cabe temer que los jóvenes se vuelvan homosexuales a raíz de alguna experiencia homoerótica precoz o se «contagien» de la homosexualidad de sus ídolos, sus amistades o sus padres adoptivos.

Algunos llevan su entusiasmo biologista al extremo de presentar la transexualidad y el travestismo humanos como fenómenos naturales asimilables a lo que se observa en otras especies (Bagemihl 1999). Es cierto que algunos peces cambian de sexo rutinariamente al superar cierto tamaño, pasando de hembras a machos (o al revés). Pero estos transexuales no tienen nada que ver con los humanos (ni siquiera con los casos de transexualidad espontánea). No se trata de individuos que modifican su sexo anatómico para hacerlo congruente con su sexo psicológico, sino de hembras o machos normales (es decir, heterosexuales) que se transforman en machos o hembras normales. La transexualidad que se da en las especies cuyo sexo no está determinado cromosómicamente, sino que depende de la edad, es un fenómeno que no tiene ninguna relación ni con la homosexualidad ni con la intersexualidad.

Lo mismo vale para el «travestismo», denominación informal que se aplica a los casos en que los machos mimetizan a las hembras (o al revés, como ocurre en las hienas). Se han descrito machos «travestidos» en una amplia variedad de especies, incluidos mamíferos como el elefante marino o el carnero de las Rocosas (LeBoeuf 1974; Berger 1985). Los carneros «travestidos» tienen aspecto y modales femeninos y viven infiltrados en las manadas de hembras (en esta especie machos y hembras llevan vidas separadas fuera de la época del celo). Estos machos rehúsan sistemáticamente los intentos de monta, igual que hacen las hembras fuera de su corto periodo de celo anual. En cambio, los machos «viriles» se entregan a las relaciones homosexuales sin tregua (aunque el máximo de la actividad homosexual coincide con la época del celo). Así pues, en esta especie los machos «afeminados» son los únicos heterosexuales estrictos, lo que puede parecer paradójico si la homosexualidad masculina se atribuye a una feminización conductual, pero no si se admite que la inclinación homosexual puede ser un rasgo propiamente masculino o femenino y no

necesariamente un reflejo de la parte femenina o masculina del otro sexo.

El travestismo suele ser una táctica a la que recurren los machos jóvenes para, haciéndose pasar por hembras, acceder a las hembras auténticas sin que los machos dominantes se percaten de la presencia de un rival. El travestismo humano, en cambio, no admite una explicación en términos de competencia espermática (ni siquiera cuando quienes lo practican son heterosexuales o bisexuales y no homosexuales puros). Además, la transexualidad y el «travestismo» descritos por los naturalistas son fenómenos evolutivos desconectados e independientes, mientras que los travestidos y transexuales humanos pueden contemplarse como distintas gradaciones del mismo fenómeno (la identificación con el otro sexo).

El aspecto ideológicamente más incómodo de la tesis biologista es la dificultad de presentar al homosexual como un individuo «normal» sin contravenir el imperativo reproductor darwiniano. Ser homosexual o heterosexual, insisto, no es como ser blanco o negro. El que la condición homosexual sea algo natural (en el sentido de que tenga una causa biológica) no significa que sea equiparable a la condición heterosexual (ni siquiera a la bisexual). «Natural» no equivale a «normal». Las taras congénitas son fenómenos naturales, pero de ningún modo pueden considerarse normales. La conducta sexual normal de los individuos de cualquier especie animal debe acatar el imperativo reproductor darwiniano, y la actividad homosexual no contribuye a la reproducción (al menos no directamente). Si por «homosexual» entendemos una condición tal que el individuo orienta su libido de manera exclusiva o preferente hacia congéneres de su mismo sexo, entonces (desde un punto de vista estrictamente darwinista) la homosexualidad es una anomalía.

Esta conclusión incomoda sobremanera a quienes pretenden presentar la homosexualidad como un fenómeno «natural». Algunos simplemente la omiten. Otros declaran que el imperativo

reproductor darwiniano no es más que un principio teórico de validez limitada (Bagemihl 1999). Pero no me parece legítimo apelar a la biología para naturalizar la homosexualidad y prescindir de ella cuando deja de prestarse a un discurso políticamente correcto. Si se pretende que la condición homosexual es «natural», entonces no puede presentarse como «normal»; y viceversa.

Como he argumentado en la sección 5.3, la condición homosexual es demasiado frecuente para ser atribuible a una anomalía hereditaria. Por ello considero ilícito presentarla como un fenómeno natural y normal. Por supuesto, esto no es un argumento ético. Desde una perspectiva darwinista, la homosexualidad no es más «perversa» que el celibato clerical (por citar una condición que los católicos conservadores consideran virtuosa). Tanto la opción homosexual como el voto de castidad contravienen el imperativo reproductor darwiniano, por lo que ambas son igualmente «aberrantes» desde el punto de vista adaptacionista. Ahora bien, sería insensato afirmar que los religiosos que respetan el celibato son «anormales», por muy antiadaptativa que sea su (ausencia de) conducta sexual. Más absurdo todavía sería pretender que los célibes tienen atrofiada la región cerebral donde reside la libido, o que son portadores de un gen «casto». Análogamente, el que la opción homosexual sea antiadaptativa no convierte necesariamente en «anormales» a los homosexuales. Más bien, invita a pensar que la homosexualidad se parece más a la vocación religiosa que a la intersexualidad biológica, en el sentido de que sería más el resultado de la historia personal que de la constitución genética.

En cualquier caso, el estatuto moral y social de la homosexualidad es independiente de su estatuto biológico. La homosexualidad no necesita ser «natural» para ser admisible y hasta loable (como no lo necesita la castidad). Así parecían entenderlo los antiguos griegos, para quienes la homosexualidad, procreadora de la vida intelectual a través de

la relación maestro-discípulo, era más noble que la cópula heterosexual «animal», procreadora de la vida orgánica (Dover 1980). Por otra parte, basar la despenalización moral y social de la homosexualidad en una etiología biológica es un arma de doble filo. Una lectura homófoba de la tesis biologista podría presentar la homosexualidad como la expresión de una naturaleza «bestial» o «degenerada» (de hecho, el nazismo se basó en este argumento para categorizar a los homosexuales como «subhumanos»). En este sentido, la nueva corriente biologista despierta las mismas suspicacias que el viejo psicologismo.

El que la orientación (hetero)sexual sea instintiva y dependa de genes ligados al sexo no implica que la orientación homosexual lo sea en la misma medida. Los que así razonan tienden a dar por sentado que los instintos son pautas de conducta impermeables a las influencias externas. Si no es posible «reprogramar» la orientación sexual de las personas, entonces el homosexual sólo puede serlo de nacimiento. Ahora bien, el que los instintos sean innatos no significa que no puedan desnaturalizarse. Claro que, a diferencia del religioso célibe, no puede decirse que el homosexual lo sea por voluntad propia. Uno no decide *hacerse* homosexual sino, en todo caso, que es homosexual. Sólo en este sentido puede afirmarse que la homosexualidad es una «opción». El homosexual no se hace a sí mismo, sino que se *acepta* a sí mismo como tal.

¿Cómo se adquiere la condición homosexual, entonces? Freud atribuyó la homosexualidad a una fijación en (o una regresión a) un estadio psíquico inmaduro producto de una situación familiar «patológica»: una madre dominante y posesiva, un padre hostil, subordinado o ausente, una dependencia excesiva o los celos infantiles pueden incapacitar al hijo para romper el vínculo edípico con la figura materna, lo que le llevará a identificarse con ella y desarrollar una orientación sexual femenina. (Dicho sea de paso, Freud veía en la sodomía una confirmación de su concepción de la homosexualidad como signo

de inmadurez psicológica, puesto que, según su teoría, todo individuo pasa por una fase «anal» antes de que su sexualidad se concentre en los genitales.)

Si fuera cierto que la orientación sexual depende de la identificación del niño o la niña con el modelo paterno o materno, entonces sería esperable que los niños criados por homosexuales tendiesen a adquirir la orientación sexual de sus padres adoptivos, cosa que no ocurre (Green 1978). Lo que sí parece cierto es que, por lo general, la homosexualidad se gesta antes de la edad adulta. Las experiencias homoeróticas tempranas parecen ser un factor determinante de la homosexualidad adulta, al menos en nuestra cultura (pero no en otras, como hemos visto en la sección 5.4). Como ocurre con los fetichismos, en muchos casos la fijación homosexual tiene que ver con una impronta juvenil.

En su libro *El cerebro sexual*, Simon Levay cita el caso de dos gemelos, ambos homosexuales, afeminados y con una marcada preferencia por los varones muy viriles. Interrogados sobre sus experiencias infantiles por un equipo de psicólogos que estudiaba la predisposición genética a la homosexualidad, estos sujetos relataron que cuando tenían siete años se divertían exhibiéndose desnudos ante los conductores de los camiones de basura que acudían al vertedero local. De vez en cuando alguno respondía a la provocación y los perseguía hasta el bosque contiguo. Pero el aliciente del juego no era tanto conseguir escapar como dejarse atrapar para someterse a los toqueteos del camionero en la cabina del vehículo (Levay 1993).

Parece claro que la impronta de estas vivencias infantiles compartidas tuvo una influencia capital en la evolución sexual ulterior de ambos hermanos. Pero la interpretación de LeVay de este caso es diametralmente opuesta, pues lo esgrime como evidencia de una presunta predisposición innata a la homosexualidad, expresada en unos juegos sexuales atípicos a una edad temprana que anticipan la sexualidad adulta de ambos gemelos. Sin entrar en la cuestión de hasta qué punto pueden

considerarse «atípicos» los juegos sexuales infantiles de este estilo, en este caso ambos gemelos no sólo compartían los mismos genes, sino también las mismas experiencias sexuales tempranas, lo que no nos permite establecer la contribución relativa de una presunta predisposición innata a la homosexualidad adulta de estos individuos.

Para quienes ven la homosexualidad como una patología psicológica indeseable, el papel de los contactos homoeróticos precoces en la génesis de la homosexualidad hace desaconsejable una permisividad excesiva por parte de educadores y legisladores, y justifica tanto el control de la curiosidad sexual juvenil como una legislación que proteja a los menores de cualquier influencia perniciosa que pueda desviar su orientación heterosexual natural (Eibl-Eibesfeldt 1993). Sin embargo, ya hemos visto que en otras culturas las experiencias homosexuales juveniles no parecen tener ninguna repercusión sobre la orientación heterosexual adulta. Es más, en las sociedades donde la homosexualidad forma parte de una etapa obligada en la vida de todo varón, los homosexuales propiamente dichos (esto es, los individuos con una orientación sexual «invertida») parecen brillar por su ausencia. Recordemos, por ejemplo, el modelo papú, en el que la homosexualidad masculina se considera virilizante. En este contexto cultural, los contactos homoeróticos no sólo son compatibles con la identidad masculina, sino que la refuerzan, de manera que el joven guerrero emerge de su etapa homosexual sin ningún conflicto interno acerca de su virilidad y, por ende, su orientación heterosexual.

Parece claro, pues, que el homosexual, en cualquiera de sus variantes, es un producto de su cultura. ¿Cuáles son los elementos de nuestra idiosincrasia sexual que propician la existencia de homosexuales? El factor clave, pienso, es la concepción sexista de la masculinidad y la feminidad como principios opuestos y mutuamente excluyentes. Así, si existe una libido masculina orientada a las mujeres y una libido

femenina orientada a los varones, entonces ningún varón «normal» puede tolerar el contacto sexual con varones, pues esto pertenece a la naturaleza femenina, y viceversa. Puesto que este principio de exclusión mutua entre las sexualidades masculina y femenina no permite la existencia de individuos con apetitos presuntamente impropios de su sexo, nuestra cultura ha inventado las categorías pretendidamente intersexuales del gay y la lesbiana, que vienen a ser géneros aparte.

Una vez interiorizado este canon social, cualquier deseo, fantasía o experiencia homosexual generará en el inmaduro dudas sobre su masculinidad (o feminidad en el caso femenino). Durante un tiempo el homosexual en cierres se debate entre dos opciones: reprimir su vena homosexual y comportarse como se supone que corresponde a su sexo biológico, o aceptarse a sí mismo como miembro del colectivo homosexual. Por supuesto, también está la opción de instalarse en el limbo bisexual, pero esto no es tan fácil de asumir en una sociedad donde todo aquel que admite cualquier inclinación homosexual se convierte en un elemento al que la mayoría heterosexual excluye y la minoría homosexual intenta reclutar. Son estas presiones internas y externas, pienso, las que fuerzan a los individuos con una inclinación homosexual admitida a decantarse por la heterosexualidad o la homosexualidad exclusivas.

No es que las culturas tradicionales en las que existe una homosexualidad juvenil institucionalizada sean menos sexistas que la nuestra, ni menos homófobas en lo que respecta al sexo entre adultos. La diferencia es que el adolescente no adquiere el estatuto varonil hasta completar su periodo de virilización física y espiritual, lo que le permite asumir transitoriamente un rol «femenino» sin que ello entre en conflicto con su identidad de género. Pero en estas sociedades tampoco hay sitio para los bisexuales (en el sentido de individuos que simultanean o alternan las relaciones heterosexuales con las homosexuales). La bisexualidad es bastante más difícil de conciliar con una mentalidad sexista que la homosexualidad

exclusiva, que siempre puede encuadrarse en un género aparte. Una de las pocas culturas que parecen haberlo conseguido es la helénica. No es que los antiguos griegos fueran menos sexistas que el resto de la humanidad, pero su concepto de la homosexualidad como una creación humana no natural les permitía ejercerla sin contravenir el principio de exclusión mutua entre las naturalezas masculina y femenina. El erotismo homosexual tenía un carácter relacional y lúdico, mientras que el heterosexual era esencialmente procreador (Dover 1980). La homosexualidad no tenía nada que ver con deseos «animales» atribuibles a la naturaleza femenina o masculina, lo que la hacía compatible con la orientación heterosexual reproductora. Homosexualidad y heterosexualidad no se contemplaban como opciones alternativas y mutuamente excluyentes, sino que cada una ocupaba su propia parcela en la vida sexual del individuo.

5.7 *¿En qué consiste ser bisexual?*

La bisexualidad es un concepto bastante más problemático que la heterosexualidad o la homosexualidad absolutas. La concepción usual de la orientación sexual como una propiedad de la libido con dos estados, uno masculino (la atracción sexual hacia las mujeres, común a varones heterosexuales y lesbianas) y otro femenino (la atracción sexual hacia los varones, común a mujeres heterosexuales y varones homosexuales) permite establecer cuatro categorías bien definidas: varón heterosexual, varón homosexual, mujer heterosexual y mujer homosexual. Los bisexuales, simplemente, no existen. Si nos empeñamos en explicar la bisexualidad en los mismos términos que la heterosexualidad y la homosexualidad puras, entonces tenemos que apelar a una libido hermafrodita con una orientación dual, o a una ausencia de orientación sexual, lo que implica una libido indiferente al sexo de la pareja de turno. Claro que siempre se puede zanjar la cuestión

resolviendo que los bisexuales no son más que homosexuales que se resisten a aceptarse plenamente como tales, o bien heterosexuales «pervertidos» que acuden a la homosexualidad por curiosidad, como variación de la rutina heterosexual o, simplemente, a falta de una pareja del otro sexo.

Pero la bisexualidad sólo es problemática si uno se aferra al principio sexista de incompatibilidad entre las sexualidades masculina y femenina. En realidad, los rasgos propios de un sexo no tienen por qué estar completamente ausentes en el otro. Desde la perspectiva de la etología comparada, en el comportamiento de ambos sexos son más habituales las diferencias de grado que las conductas exclusivamente masculinas o femeninas. Por eso no debe extrañar que un macho reaccione a los avances sexuales de otro macho adoptando la postura femenina de aceptación de la cópula, o que una hembra intente «montar» a otra hembra.

Estas conductas son habituales en multitud de especies. A veces incluso la heterosexualidad tiene un carácter ambiguo (como en el caso del mono ardilla, cuyas hembras comunican su receptividad sexual a los machos mediante la erección de su clítoris peniforme, lo que podría verse como un reclamo homosexual). No es raro que los machos hagan suyo un rasgo propiamente femenino, y viceversa. Así, además de tener pezones, esbozos de mamas femeninas, los varones tienen cierto instinto maternal, un aspecto femenino de la psique masculina que la selección natural ha amplificado para crear padres comprometidos en la crianza de sus hijos. Incluso el orgasmo femenino puede verse como un aspecto masculino de la sexualidad femenina, si se considera que el clítoris no es más que un esbozo de pene.

Si se admite que la sexualidad masculina puede incluir elementos de la femenina, y viceversa, entonces nada impide que la bisexualidad sea la condición normal de ambos sexos. De hecho, así ocurre en muchos primates, entre ellos nuestros primos hermanos los bonobos. La homosexualidad en sentido

amplio (es decir, cualquier contacto erótico entre individuos del mismo sexo) es tan natural como la heterosexualidad. Lo que no es natural es la segregación de la homosexualidad y la heterosexualidad en castas separadas. Cuando la homosexualidad es un ingrediente normal de la sexualidad masculina o femenina de una especie, nunca se restringe a una subpoblación, sino que todos los individuos son bisexuales en mayor o menor grado, y su actividad homosexual depende más de factores sociales que de diferencias individuales en la vena homosexual innata.

Ahora bien, ¿en qué consiste la bisexualidad «normal» y «natural»? Aunque la selección natural no tiene por qué promover la heterosexualidad estricta, penalizará cualquier inclinación homosexual que vaya en detrimento de la actividad heterosexual reproductora. Esto significa que la homosexualidad y la heterosexualidad no son intercambiables sin más. En consecuencia, la bisexualidad natural y normal no consiste en satisfacer un mismo apetito sexual indistintamente con parejas de ambos sexos. No estamos hablando de una suerte de hermafroditismo psicológico, y menos aún de una ausencia de orientación sexual. Todos los bisexuales del mundo animal (humanos aparte) son tan heterosexuales como el que más en lo que respecta a su atracción por el otro sexo. La homosexualidad es un añadido que puede o no tener sentido adaptativo, pero que en ningún caso sustituye o menoscaba la actividad sexual reproductora.

Esto no quiere decir que la actividad homosexual no pueda igualar y hasta superar la heterosexual. Las hembras pueden permitirse ser exclusivamente homosexuales fuera de su fase fértil, lo mismo que los machos cuando no tengan hembras fecundables que cortejar (es decir, la mayor parte del tiempo en las especies con períodos de celo cortos o reproducción estacional). También puede haber homosexuales exclusivos en los regímenes total o parcialmente políginos, donde siempre hay machos que no tienen acceso a las hembras; pero esta homosexualidad *de facto* es producto de una heterosexualidad

frustrada y no de una orientación exclusivamente homosexual. Más que una libido con una orientación dual o nula, se podría decir que el bisexual por naturaleza tiene dos libidos, una reproductora y otra social. Por ello no debería extrañar que, en muchas especies, los individuos más activos en el contexto homosexual suelan serlo también en el heterosexual.

5.8 *La asimetría homosexualidad-heterosexualidad*

En realidad, la idea de la homosexualidad como expresión de la parte femenina del sexo masculino, o viceversa, es demasiado restrictiva. A menudo el erotismo homosexual incluye pautas propias que no se observan en el repertorio heterosexual. Por ejemplo, los macacos rabones machos practican habitualmente el sexo oral en el contexto homosexual y nunca en el heterosexual, mientras que las hembras no lo practican en ningún caso, y sus relaciones homosexuales remedan la cópula heterosexual. En el caso del bonobo, ambos sexos exhiben un homoerotismo propio sin ningún correlato heterosexual. Así, mientras que las hembras se frotan mutuamente el clítoris en un abrazo cara a cara, los machos se frotan las nalgas dándose la espalda. La homosexualidad nunca es la imagen espectral de la heterosexualidad. Por eso las bisexualidades masculina y femenina acostumbran a ser disimétricas, aun en las especies donde ambos sexos son igualmente proclives a los contactos homosexuales.

Machos y hembras pueden variar mucho tanto en su vena homosexual como en su manera de expresarla. Por regla general, los contactos homosexuales más o menos ritualizados son más propios del sexo masculino que del femenino. Esto podría explicar una curiosidad evolutiva que ha dado mucho que hablar: la masculinización del sexo femenino en las hienas. Este rasgo tan peculiar es privativo de la hiena manchada, la única especie sociable de la familia. Pero la masculinización de la

anatomía genital femenina no se limita al agrandamiento del clítoris: los labios de la vulva están fusionados formando una bolsa donde se alojan dos bultos de tejido graso que simulan testículos, mientras que el canal vaginal discurre por el interior del clítoris peniforme y se abre al exterior por delante, como la uretra del pene masculino. Parece claro que esta imitación de los genitales masculinos no puede tener mucho que ver con la conducta reproductora, pues el «pene» femenino es un estorbo que ocluye la vagina, cuya abertura se reduce a una angosta ranura de apenas uno o dos centímetros, y sólo permite la cópula cuando está completamente fláccido y vuelto hacia dentro.

Hans Kruuk ha sugerido que esta masculinización genital es una adaptación relacionada con la «ceremonia de salutación» (Kruuk 1972). Las hienas viven en clanes que defienden un territorio muy amplio y simultanean la caza en grupo con el carroñeo en solitario. Para mantener la cohesión del clan y repeler a los extraños, las hienas necesitan un mecanismo de reconocimiento mutuo. Cuando una hiena se encuentra con otra, se sitúan de costado mirando en sentidos opuestos, y el individuo de rango inferior levanta la pata trasera interior y expone a los dientes del otro un pene (o clítoris peniforme si es una hembra) erecto. El individuo dominante hace lo propio a continuación, y ambos se olfatean y lamen los genitales durante unos segundos, lo cual inhibe cualquier agresividad contenida.

Kruuk aduce que el agrandamiento del clítoris y los falsos testículos de la hembra se seleccionaron porque hicieron posible la vida social al proporcionar el necesario mecanismo de reconocimiento e inhibición de la agresión entre individuos del mismo clan. Pero cabe preguntarse por qué las hembras de esta especie adoptaron una pauta homosexual masculina en vez de desarrollar una más propia de su sexo. Puede que los ancestros de la hiena manchada no dispusieran en su repertorio conductual de pautas de homosexualidad femenina adaptables a esa función, de manera que la selección natural optó por la solución de

virilizar a las hembras para aprovechar una pauta de homosexualidad social ya presente en el sexo masculino. Esto no sería tan extraño, pues la homosexualidad masculina con función apaciguadora ha evolucionado en numerosas especies, mientras que el equivalente femenino es menos frecuente y de interpretación más oscura. Esta asimetría se explica porque la competencia masculina por los apareamientos suele ser más intensa y directa que la femenina; y puesto que nada tiene un efecto apaciguador más potente que la excitación sexual, la selección natural suele echar mano de la homosexualidad para crear mecanismos apaciguadores que posibiliten la convivencia y las alianzas entre machos.

El imperativo reproductor darwiniano impone ciertas restricciones sobre la bisexualidad que puede considerarse natural y normal en el caso humano. En particular, prohíbe los emparejamientos homosexuales exclusivos a imagen y semejanza de los heterosexuales. Esta simetría entre las venas heterosexual y homosexual es tan cultural como la homosexualidad absoluta. Los vínculos homosexuales en el mundo animal pueden ser incluso más estrechos y duraderos que los heterosexuales; pero, a diferencia del vínculo de pareja reproductor, son abiertos y no están sujetos a un compromiso de exclusividad mutua. Los celos no tienen sentido en un contexto homosexual, pues no hay paternidad que preservar ni inversión parental que monopolizar; además, los vínculos homosexuales, por íntimos que sean, no deben dificultar la actividad heterosexual procreadora. (Una excepción bien documentada a esta regla la constituye el vínculo homosexual celoso entre las hembras del macaco japonés. En esta especie es habitual que las hembras formen parejas de duración variable, en las que la hembra más dominante asume el papel masculino de «montadora» y se muestra muy posesiva con su pareja, ahuyentando a cualquier macho que intente cortejarla. Se ha especulado que esta conducta podría obedecer a la competencia reproductiva, pues la hembra subordinada ve

reducida su fertilidad por culpa de los celos de la dominante que, por su parte, no se priva de copular con machos favoritos; Vasey 1998.)

Lo antiadaptativo de la homosexualidad no es el contacto homosexual en sí, ni siquiera el afecto profundo entre individuos del mismo sexo, sino el establecimiento de vínculos de pareja al modo heterosexual (es decir, exclusivos y celosos). Esto nos proporciona un criterio para diferenciar la homosexualidad asumible como un elemento natural y normal de la biología sexual humana de aquella que sólo puede ser un producto de la evolución cultural. Los etólogos experimentales suelen caracterizar a sus animales de laboratorio como homosexuales cuando exhiben conductas propias del otro sexo. Pero este criterio conductual, ya dudoso de por sí, no es aplicable al caso humano. La homosexualidad de las personas no se define por el rol «masculino» o «femenino» adoptado en la relación sexual, sino por el sexo del *partenaire* (Stein 1998). Hay homosexuales afeminados que prefieren el rol receptivo, también los hay varoniles e insertivos, y la mayoría alterna ambos roles; pero todos son igual de homosexuales en lo que respecta a su orientación sexual.

Ahora bien, si nos atenemos al criterio darwinista que acabo de proponer, la caracterización de la condición homosexual debería centrarse en el aspecto afectivo de la relación sexual. La homosexualidad sólo contradice la lógica darwiniana cuando remeda el contrato reproductor heterosexual y, por lo tanto, sólo el emparejamiento homosexual a imagen y semejanza del heterosexual es una conducta antiadaptativa cuya explicación compete a la psicología social y no a la sociobiología. Según este criterio, los individuos que sólo establecen vínculos de pareja con personas del otro sexo son heterosexuales a efectos darwinianos, con independencia de su afición a las relaciones homosexuales sin compromiso; y viceversa: cualquiera que sólo establezca vínculos de pareja

con personas de su mismo sexo es básicamente homosexual aunque no desdeñe los contactos heterosexuales sin compromiso.

El criterio que propongo también permite precisar el concepto de bisexualidad. Entiendo que el término «bisexual» debería reservarse para quienes establecen vínculos de pareja exclusivos y posesivos indistintamente con individuos de ambos sexos. En otras palabras, la bisexualidad genuina se caracterizaría por una simetría entre las venas heterosexual y homosexual. Los otros individuos usualmente catalogados como bisexuales serían básicamente heterosexuales «sin prejuicios» que no se privan de expresar una vena homosexual, natural o facultativa, compatible con su orientación heterosexual «reproductora».

5.9 Homosexualidad como herramienta social

Uno de los resultados más inesperados de los estudios clásicos de Kinsey sobre la conducta sexual en la sociedad occidental contemporánea es la elevada incidencia de los contactos homosexuales esporádicos. Hasta el 37% de los varones encuestados y el 13% de las mujeres declararon haber tenido al menos una experiencia homosexual con orgasmo en la edad adulta, a lo que hay que sumar los aún más frecuentes contactos homosexuales en la infancia y la adolescencia (Kinsey et al. 1948, 1953). Esta alta incidencia de la homosexualidad circunstancial, incluso en un clima moral adverso, invita a pensar que los contactos homosexuales forman parte del repertorio erótico humano natural y normal. Hasta puede que nuestra inclinación homosexual fuera favorecida por la selección natural en algún momento de la evolución del género humano, como ha ocurrido en otros primates muy próximos a nosotros.

Una posible función social de la homosexualidad homínida podría haber sido la evitación de una violencia innecesaria en

el establecimiento y mantenimiento de las jerarquías de dominancia. Entre los primates sociales es frecuente que los individuos de alto rango reafirman su dominancia sobre los subordinados mediante una cópula homosexual más o menos ritualizada. Esta «posesión» suele interpretarse como un sometimiento del subordinado al dominante, pero la relación homosexual no siempre tiene esta connotación humillante para el actor que interpreta el papel «femenino». Es verdad que en algunas especies, como los papiones de sabana o los gorilas, los individuos situados en lo más alto de la jerarquía nunca son «montados» por otros, pero no puede decirse que esta homosexualidad «vertical» sea la norma. Además, a menudo el subordinado presenta sus nalgas al dominante por iniciativa propia. Esto puede verse como un gesto de sumisión, pero también es cierto que el mensaje sexual tiene el poder de inhibir la ira del individuo dominante. La homosexualidad ritual sirve tanto para reafirmar el rango como para evitar las agresiones de los que están por encima de uno en la jerarquía del grupo.

Lo cierto es que en muchas especies que usan la homosexualidad como herramienta social los papeles «activo» y «pasivo» no se corresponden con el rango relativo de los actores, ni siquiera cuando la jerarquía está bien definida. En los bonobos, los macacos rabones y otras especies con una homosexualidad social bien desarrollada es habitual que el dominado «posea» al dominante. Esta inversión de roles homosexuales puede ser incluso la norma, como ocurre en los macacos de cola de cerdo y de las Célebes (Oi 1991; Reed et al. 1997). (Curiosamente, las hembras de estas especies se ajustan a la pauta más usual de dominante-monta-a-subordinada, al revés que los machos.) Pero el homoerotismo animal no se reduce a las cópulas ritualizadas: otros contactos homosexuales frecuentes son recíprocos y «horizontales» (frotamiento mutuo de genitales o nalgas, felaciones y masturbaciones mutuas, entre otros). Se puede afirmar que, en general, la relación homosexual entre

dominante y dominado es un mecanismo apaciguador que inhibe la agresión o acelera la reconciliación subsiguiente, más que un sometimiento ritual del dominado al dominante.

En realidad, los contactos homosexuales no tienen por qué restringirse a los individuos de rango dispar. La excitación sexual inhibe la agresividad y facilita la interacción amistosa entre individuos del mismo sexo, con independencia de su rango. Otra función de la homosexualidad es el establecimiento de alianzas. Vuelvo a subrayar que la actividad homosexual no debe excluir el sexo procreador, ni los vínculos homosexuales deben competir con los heterosexuales; quizás por eso los emparejamientos homosexuales suelen darse en especies sin vínculo de pareja heterosexual, y viceversa. Es el caso de los delfines mulares machos, que forman parejas homosexuales pero no heterosexuales (Connor et al. 1992), o del bonobo, cuyas hembras establecen vínculos homosexuales estrechos, cosa que no hacen con los machos. Aun así, no faltan informes de parejas de machos ligados por un vínculo homosexual (a menudo incestuoso, cuando se trata de hermanos) en aves monógamas como el cisne negro o el ánser común. Las parejas de aliados, que acostumbran a asociarse a una hembra cuyos huevos son fecundados por el esperma de ambos machos, compiten con ventaja por los mejores territorios de nidificación, además de trabajar codo con codo para sacar adelante una pollada común, todo lo cual incrementa el éxito reproductivo de estos tríos poliándricos en relación al de las familias monógamas convencionales (Braithwaite 1981; Huber y Martys 1993).

Si la homosexualidad animal acostumbra a cumplir una función valiosa como mecanismo vinculador o inhibidor de la agresión, no debe sorprender que las especies con una vida social compleja sean también las más proclives a los contactos homosexuales. En vista de ello, no parece descabellado conjeturar que la homosexualidad tuvo un papel relevante en la

evolución social del género *Homo*, y que esa herencia se deja sentir en la conducta sexual de la humanidad moderna.

Una posible objeción a esta idea es que las relaciones homosexuales humanas acostumbran a ser actos sexuales en toda regla, mientras que la homosexualidad no humana suele tener un carácter ritual. La mayoría de conductas documentadas como relaciones homosexuales por los etólogos de campo no pasan de contactos homoeróticos que apenas merecen la consideración de acto sexual. La selección natural tiende a penalizar el derroche de esperma. Quizá por eso las relaciones homosexuales femeninas, cuando existen, acostumbran a ser más intensas que las masculinas. Así, las hembras de especies como el macaco japonés, el macaco rabón o el bonobo suelen mostrar signos de orgasmo en sus seudocópulas homosexuales, mientras que los machos raramente eyaculan en un contexto homosexual. Cuando las cópulas rituales son una manera no violenta de reafirmar el rango, es de esperar que los machos más dominantes sean también los más activos en el contexto homosexual, pues cuanto más alto es el rango más son los subordinados a los que hay que «poseer». Si tales contactos homoeróticos culminaran en eyaculaciones, los machos de alto rango dilapidarían sus espermatozoides en cópulas estériles, lo que les pondría en desventaja de cara a la competencia espermática con sus rivales o sus propios aliados.

Pero la homosexualidad masculina no siempre tiene un carácter ritual. Si no hay óvulos fecundables por los que competir, uno puede permitirse consumar sus actos homosexuales. Así hacen a menudo los machos que conviven en grupos de «solteros» que aspiran a adueñarse de un harén (como es el caso de los gorilas y los langures) o los que conviven en manadas unisexuales fuera de la época del celo. Por «acto homosexual consumado» debe entenderse culminado en eyaculación, y no coito anal, que es una práctica infrecuente fuera de la especie humana. Por lo general, el participante «activo» no pasa de restregar su pene contra el cuerpo del «pasivo». Entre los

primates, sólo los orangutanes y algunos macacos penetran ocasionalmente a sus parejas homosexuales. Los sodomitas por excelencia del reino animal no son primates, sino ungulados como el bisonte americano y el carnero de las Rocosas o *bighorn* (Bagemihl 1999). Este último es asimismo interesante por otro rasgo que también se da en la especie humana: el retraso del desarrollo de los indicadores de la madurez sexual masculina en relación a la madurez fisiológica.

Como los adolescentes humanos, los carneros jóvenes están en condiciones de engendrar descendencia mucho antes de alcanzar su talla definitiva y desarrollar plenamente sus caracteres sexuales secundarios (los imponentes cuernos que adornan a los machos plenamente adultos, el equivalente de la característica barba varonil humana). Este largo periodo de desarrollo posterior a la madurez gonadal establece una sucesión de arquetipos masculinos que permite mantener una jerarquía de dominancia por edad, con el tamaño de los cuernos como indicador visible del rango. Paralela a esta evolución anatómica tiene lugar una evolución conductual: los carneros jóvenes se dejan montar por los machos más viejos que ellos sin oponer resistencia, lo que constituye una manera de afirmar el rango sin necesidad de enfrentamientos innecesarios que podrían resultar lesivos para ambas partes; pero con los años se vuelven más desafiantes y no toleran que otro macho intente montarlos.

Se ha sugerido que el carnero de las Rocosas es una forma «neoténica» (es decir, juvenilizada), lo que se manifiesta tanto en la morfología como en la conducta de esta especie en relación con sus parientes más próximos a la forma ancestral (Gould 1977). Así, los carneros de las Rocosas adultos se comportan de una manera «inmadura», en el sentido de que son más proclives a montarse unos a otros y menos a pelear que los machos adultos de otras cabras montesas emparentadas. Esta juvenilización conductual se traduce en un talante más gregario y una convivencia más pacífica. La capacidad de los machos para

reconocer el rango de sus oponentes sin necesidad de medir sus fuerzas y su disposición a acatar el orden jerárquico establecido dejándose montar por sus mayores permite el mantenimiento de una jerarquía por edades estable. Este comportamiento del carnero de las Rocosas se ha interpretado como una adaptación encaminada a reducir la incertidumbre del entorno social (Geist 1971). Puede que un mecanismo evolutivo semejante, homosexualidad incluida, contribuyera a incrementar la sociabilidad de los ancestros del género humano, cuyas bandas más numerosas y organizadas en una jerarquía por edades estable y relativamente amistosa habrían permitido una cooperación masculina eficiente tanto en la caza de presas grandes como en las disputas territoriales con las bandas rivales.

Sexo y violencia

Aunque la incidencia y virulencia de la agresión masculina contra las mujeres varía mucho de unas comunidades a otras, los estudios interculturales exhaustivos indican que las sociedades donde los varones raramente violentan al otro sexo son la excepción y no la regla (Daly y Wilson 1988). Para la psicología evolucionista al uso, el fenómeno de la violencia sexual humana en cualquiera de sus variantes no plantea ninguna dificultad, pues admite una interpretación inmediata como la expresión más palmaria del pretendido conflicto de intereses fundamental entre los sexos. Así, la agresión intersexual humana se explica fácilmente por el anhelo masculino de (1) fecundar a cuantas más hembras mejor y (2) evitar el parasitismo genético de los rivales. La violencia masculina contra las mujeres no es más que la versión humana de estrategias de coerción sexual (que puede definirse como el uso o la amenaza de la fuerza para obligar a una hembra a aparearse con el agresor o impedir que lo haga con un rival, con algún coste para la parte femenina; Smuts 1992) ampliamente difundidas en el mundo animal, encaminadas a controlar la sexualidad femenina en favor de los intereses reproductores masculinos y en detrimento de los femeninos.

La naturalización de la dominación masculina en general y la coerción sexual en particular sobre la base de argumentos biológicos simplistas que explican las relaciones sociales entre varones y mujeres como consecuencia directa de diferencias genéticamente preprogramadas entre las naturalezas masculina y femenina ha sido justamente cuestionada por los antropólogos culturales, aunque las objeciones de estos críticos tienden a ser más ideológicas que científicas. Así,

algunas voces feministas han argumentado que estas explicaciones llevan la desigualdad de género fuera del ruedo político, reduciéndola a una consecuencia de leyes biológicas inmutables e inexorables, y luego se esgrimen para racionalizar y justificar la represión sexual femenina (Bleier 1984).

Pero este tipo de crítica, que apenas incide en la componente estrictamente darwinista del discurso sociobiológico, ha tenido poco impacto entre los biólogos profesionales (y las biólogas, feministas incluidas). Autoras tan significadas como Sarah Hrdy o Barbara Smuts, ambas destacadas primatólogas y feministas militantes, han replicado que un análisis evolucionista riguroso y profundo de las relaciones sociales entre machos y hembras, que no se limite a una construcción puramente teórica y tenga en cuenta la etología comparada, no sólo no tiene por qué entrañar un determinismo genético rígido, ni conducir necesariamente a conclusiones sustentadoras del *statu quo*, sino que puede tener implicaciones políticas radicales (Hrdy 1981; Smuts 1995).

La interpretación darwinista de la agresión masculina contra las mujeres como el resultado de presiones selectivas ejercidas durante la historia evolutiva de nuestra especie no tiene por qué implicar que la violencia sexual es un rasgo inmutable de la naturaleza humana. Así, en algunas sociedades preagrícolas (como la de los pigmeos aka africanos; Hewlett 1991) los maltratos y violaciones brillan por su ausencia, y ni siquiera en las sociedades donde las agresiones sexuales lesivas son el pan de cada día puede decirse que todos los varones sin excepción sean proclives a estas conductas.

En cualquier caso, las sociobiólogas feministas (por mucho que contemplen la coerción sexual violenta más como una herramienta masculina circunstancial para controlar la sexualidad femenina en interés propio que como la expresión de una crueldad instintiva e incorregible) sienten la misma atracción que sus colegas masculinos por la idea de que la coerción sexual en nuestra especie se enmarca en el cuadro

evolutivo general del conflicto de intereses fundamental entre los sexos. Entiendo que esta idea es rechazable, no ya porque pueda esgrimirse para justificar la dominación masculina o los delitos sexuales, sino porque los argumentos adaptacionistas generales en los que se basan las explicaciones sociobiológicas clásicas de conductas como la violación y el maltrato de la pareja no resisten un examen riguroso ni siquiera en términos estrictamente darwinistas.

6.1 *El mito del depredador sexual*

Consideremos, para empezar, la violación. Antes que nada, hay que decir que ni los sociobiólogos más convencidos de la existencia de un instinto violador pueden explicar el asesinato por un «móvil sexual» como el resultado de un instinto animal. A fin de cuentas, la libido es, en esencia, un instinto reproductor. Los impulsos instintivos pueden ser irracionales, pero no son ilógicos: si se asume que son naturales (en el sentido de productos de la selección natural) entonces deben atenerse a la lógica darwiniana de la maximización del éxito reproductivo, y parece obvio que matar al objeto de deseo no es la mejor forma de reproducirse.

Fuera de la especie humana tampoco faltan ejemplos de muerte violenta en un contexto sexual, pero casi siempre son los machos los que perecen a manos de las hembras, y no al revés. Las hembras de artrópodos depredadores como la mantis religiosa, algunos dípteros y diversas arañas devoran a los machos tras copular con ellos. En la sección 2.3 hemos visto que este canibalismo sexual es interpretable como una forma de inversión parental masculina (que en este caso es el propio cuerpo del macho). Puesto que el sexo que asume la mayor inversión parental obligada (casi siempre el femenino) es el que utiliza al otro como alimento, cuando hay inversión de roles sí puede ocurrir que sea la hembra la devorada por el

macho (como es el caso de ciertos gusanos poliquetos en los que el padre se encarga de incubar y custodiar los huevos; Buskirk et al. 1984). Pero estas curiosidades evolutivas no nos dicen nada de los violadores asesinos humanos, cuya conducta no puede justificarse mediante ningún argumento adaptacionista razonable, por lo que difícilmente puede obedecer a un impulso instintivo natural.

Pero los sociobiólogos aducen que sólo una ínfima fracción de las violaciones (probablemente menos de una de cada 10.000, si se consideran las que no llegan a denunciarse; Ghiglieri 1999) se salda con la muerte de la víctima, e incluso la mayoría de ocasiones en que el violador mata de manera deliberada no lo hace por un impulso sádico, sino para eliminar la posibilidad de que la víctima pueda identificarle y acusarle posteriormente. Así pues, la motivación inconsciente primaria del violador típico sería inseminar a su «presa», y no lesionarla y menos aún matarla.

A primera vista, parece que la selección natural debería favorecer a los violadores. Si es cierto que el éxito reproductivo de un macho depende del número de óvulos que fecunda, aquellos que consigan inseminar a cualquier hembra que se cruce en su camino, por las buenas o por las malas, engendrarán más descendencia y propagarán más eficazmente sus genes. De acuerdo con este argumento simplista, la violación debiera ser una táctica reproductora frecuente en el mundo animal, y así se afirma a menudo en la literatura sobre el tema, para a continuación citar los escasos ejemplos de siempre: las moscas escorpión, los patos, los orangutanes y muy poco más. Pero la reproducción sexual es cosa de dos, y las hembras tienen mucho que decir en la selección de cualquier táctica reproductora masculina, incluida la inseminación forzada.

Lo cierto es que la violación es una conducta inusual entre los irracionales. Claro que siempre puede aducirse que si la violación no es más frecuente en la naturaleza es sólo

porque los machos de la mayoría de especies no pueden retener y reducir a las hembras contra su voluntad. El caso es que los machos de unas pocas especies han adquirido estructuras prensoras que parecen tener esta sola función. El ejemplo más conocido es el de la mosca escorpión (que en realidad no es un díptero, sino un mecóptero), quizá la especie más versátil en cuanto a tácticas reproductoras masculinas. Los machos de este insecto depredador capturan presas para ofrecerlas a las agresivas hembras e inseminarlas mientras éstas se entretienen devorándolas. A falta de una presa, ofrecen una bola de secreción salivar rica en proteínas. Pero la búsqueda de presas comporta riesgos (como quedar atrapado en una tela de araña o ser engullido por un pájaro) y la secreción salivar representa un gasto metabólico debilitante, unos costes que algunos machos se ahorran recurriendo al robo: imitan los ademanes de una hembra sexualmente receptiva (un caso de travestismo comportamental) y cuando otro macho los corteja ofreciéndoles el regalo de rigor, lo toman y se alejan volando (Thornhill 1981).

Finalmente, los machos pueden optar por la vía expeditiva de la cópula forzada, para lo cual disponen de unos ganchos ventrales especiales con los que se aferran a la hembra después de atraparla al vuelo. La eficacia de esta táctica es baja: se ha estimado que la hembra asaltada consigue zafarse en 85 de cada cien intentos de violación, y es capaz de bloquear la inseminación la mitad de las veces que el macho consigue sujetarla (Thornhill 1980). Pero si el rendimiento reproductivo de la cópula forzada fuera insignificante, estos machos nunca habrían adquirido por selección natural unas estructuras que no parecen tener otra función que facilitarla.

Así pues, hay que admitir que la selección natural puede propiciar la evolución de la cópula forzada en ciertas circunstancias. Pero entonces, ¿por qué no es más frecuente esta táctica reproductiva masculina en el reino animal? De acuerdo con la justificación sociobiológica clásica, los machos

que más ganarían convirtiéndose en violadores serían los rechazados sistemáticamente por las hembras, por su carencia de atractivo o su posición subordinada en la jerarquía masculina, cuya única opción reproductiva sería «robar» cópulas furtivamente a los machos que acaparan los apareamientos, asaltando a las hembras incautas e intentando inseminarlas a cualquier precio. Pero el mundo animal está repleto de machos rechazados y perdedores, a pesar de lo cual los violadores siguen siendo la excepción y no la regla.

La cuestión es si la violación oportunista puede ser una opción lo bastante competitiva para mantenerse por selección natural frente al éxito reproductivo de los machos que acaparan la mayoría de apareamientos sin necesidad de forzar a las hembras. El punto clave, pienso, es que, para ser adaptativa, la violación no puede consumarse «a cualquier precio». La selección natural sólo premiará a los violadores lo bastante «considerados» para que sus víctimas queden en condiciones de gestar y criar la eventual descendencia engendrada. Este requisito introduce otra asimetría importante sistemáticamente omitida a la hora de considerar los costes y beneficios de la violación, y es que mientras el violador debe limitar su recurso a la violencia para no causar ninguna lesión incapacitante, la violencia defensiva por parte femenina no está sujeta a restricción alguna. Una hembra sí puede permitirse herir seriamente y hasta matar al violador en defensa propia, pues su principal interés es no dejarse inseminar por un macho no deseado.

6.2 *Violación o cortejo sadomasoquista?*

Parece improbable, pues, que la selección natural pueda favorecer la violación como último recurso para perpetuar los propios genes cuando no se cuenta con el favor femenino. Lo que sí parece más factible es la violación como opción reproductiva

añadida. Es evidente que los machos vencedores en la competencia por acaparar los apareamientos no necesitan forzar a las hembras a copular con ellos, pero el camino hasta los escalones más altos de la jerarquía masculina puede ser largo, y las hembras acostumbran a rechazar a los jóvenes cuya valía está por demostrar. En un régimen poligínico de esta clase, el recurso a la cópula forzada en los años jóvenes podría contribuir al éxito reproductivo de un macho por lo demás dotado para acceder al rango más alto en la edad adulta, de manera lo bastante significativa para que los genes de los violadores se propaguen por selección natural.

Se ha sugerido que éste podría ser el caso del orangután, el único primate, y seguramente el único animal, en el que la violación no sólo es frecuente, sino que hasta puede decirse que es la regla. Se estima que la mitad de las cópulas de los machos plenamente adultos y casi todas las de los subadultos son forzadas, haciendo valer el macho su mayor tamaño para vencer la resistencia de la hembra, usualmente tras un forcejeo prolongado (Mitani 1985). La intensidad y duración de la resistencia femenina al apareamiento es inversamente proporcional al tamaño y rango del pretendiente, de manera que los machos más imponentes casi nunca necesitan recurrir a la fuerza, mientras que los adultos de porte menudo y los subadultos, rechazados sistemáticamente por las hembras, raras veces consiguen copular por las buenas.

Aunque maduran sexualmente entre los siete y los diez años de edad, los machos no comienzan a desarrollar las expansiones faciales y los sacos laringeos característicos hasta los dieciséis o dieciocho años, y en algunos individuos este desarrollo nunca se completa del todo (lo que parece tener que ver con la jerarquía: a mayor rango, mayor desarrollo de los caracteres sexuales secundarios). Los machos de más alto rango, dominadores de un territorio de varios kilómetros cuadrados que abarca los de unas cuantas hembras, no toleran la presencia de ningún otro macho, y emiten largos y sonoros aullidos que

ahuyentan a los rivales y atraen a las hembras en estro. Los machos de rango inferior (los subadultos que aún no han alcanzado su tamaño definitivo y los adultos que no han conseguido adueñarse de un territorio propio) vagan en busca de hembras fecundables que intentan inseminar a espaldas del macho residente de turno, lo que viene facilitado por la vida solitaria de las hembras y su dispersión por un dominio muy amplio. Cuando uno de estos machos itinerantes encuentra una hembra potencialmente fecundable, la sigue a todas partes y la fuerza repetidamente durante días hasta que deja de oponer resistencia, o hasta que el dueño del territorio, alertado por los gritos de la hembra, pone en fuga al acosador.

Estas asociaciones transitorias se han interpretado como una táctica de los machos subadultos para sacar más partido de su potencial reproductivo en un sistema de apareamiento desventajoso para ellos. Sin embargo, no está claro que las cópulas forzadas incrementen significativamente el éxito reproductivo masculino, a juzgar por la aparente ausencia de embarazos atribuibles a estos emparejamientos (Mitani 1985). Es más que probable que la práctica totalidad de estas asociaciones se vea interrumpida por el macho residente de turno antes de que la hembra ovule. Pero si no es para engendrar más descendencia, ¿qué sentido tiene la violación en los orangutanes?

La pauta temporal de las cópulas forzadas durante los emparejamientos transitorios sugiere una explicación alternativa. Lo primero que hace un macho itinerante al encontrarse con una hembra potencialmente fecundable es intentar forzarla, a lo que ésta se opone de entrada con toda su energía. Los forzamientos se suceden a partir de esta primera toma de contacto, pero la hembra acaba por dejar de ofrecer resistencia, al menos si el macho es lo bastante grande y poderoso, ya sea porque aprende que la diferencia de tamaño hace inútil la lucha o porque se torna más receptiva a medida que se acerca la ovulación. Puede que las hembras se resistan

por sistema a las solicitudes de cópula de cualquier macho con el que no hayan tenido contacto previo alguno, lo que podría ser una manera de evaluar su vigor y rango. También es posible que los forzamientos repetidos tengan por objeto doblegar a la hembra y acostumbrarla por cansancio a atender las solicitudes de cópula del macho (de hecho, cuando las hembras consienten, los orangutanes machos suelen inspeccionar los genitales femeninos antes de decidirse a copular, lo que sugiere que atienden a signos de fecundabilidad no evidentes para los observadores humanos, y contrasta con su insistencia en forzarlas cuando ignoran sus solicitudes). En cualquier caso, lo relevante aquí es que los orangutanes no son violadores ocasionales, sino que las cópulas forzadas parecen formar parte de la interacción sexual típica entre machos y hembras, en lo que yo interpretaría más como una suerte de «cortejo sadomasoquista» que como una táctica masculina para engendrar descendencia a expensas de los intereses femeninos.

Esto resulta aún más obvio en el caso de los insectos del género *Guerris* (heterópteros que «patinan» sobre la superficie de las charcas), donde el apareamiento va invariablemente precedido de un forcejeo en el que la hembra intenta zafarse del abrazo del macho (y las más de las veces lo consigue). Como en el caso de las moscas escorpión, los machos están provistos de abrazaderas abdominales para sujetar a las hembras, además de un cuerpo aplanado que facilita la sujeción, mientras que las hembras poseen un abdomen espinoso e inclinado hacia abajo, todo lo cual dificulta la cópula forzada. Esta coevolución sugiere una «carrera de armamentos» entre machos y hembras (Arnqvist y Rowe 2002), en el curso de la cual la selección natural ha favorecido tanto a los machos mejor equipados para la cópula forzada como a las hembras capaces de ejercer una selección sexual de los «violadores».

6.3 *¿Un impulso violador instintivo?*

Lo que quiero significar con los ejemplos anteriores es que la afirmación de que la selección natural debe favorecer el instinto violador por su contribución directa al éxito reproductivo masculino no es tan fácil de justificar como puede parecer a primera vista. Toda estrategia reproductiva evolutivamente estable debe implicar un compromiso entre los intereses masculinos y femeninos. Como he argumentado en los capítulos iniciales, a cualquier hembra le interesa tener hijos de machos que apliquen tácticas de apareamiento óptimas, para propagar más eficazmente sus propios genes a través de su progenie masculina, heredera del éxito reproductivo paterno. Los sociobiólogos y psicólogos evolucionistas tienden a ignorar este punto a la hora de explicar la violación como producto de un instinto adaptativo; pero los que lo reconocen, y aun así siguen asumiendo que la selección natural favorece a los violadores, llegan a la absurda conclusión de que a las hembras (incluidas las humanas) les interesa ser inseminadas por los machos capaces de vencer su resistencia y forzarlas, lo que constituye una prueba de su aptitud (Baker 1996).

La crítica más socorrida a esta tesis «ultradarwinista» objeta que los sociobiólogos incurren en un antropomorfismo ilícito al hacer extensivo el término «violación» a comportamientos no humanos, e insiste en que la auténtica motivación de los violadores humanos no es ningún impulso procreador, sino el ansia de dominación. Los sociobiólogos, por su parte, replican que no encuentran ninguna buena razón para no poder hablar de «violación» en contextos no humanos, y acusan a los críticos de puritanismo lingüístico. Ahora bien, como ha puntualizado el filósofo Elliott Sober, lo cierto es que la tesis de la violación como ejercicio de poder no es en absoluto incompatible con la tesis sociobiológica, que apela al presunto rendimiento reproductivo de la inseminación forzada,

sin entrar en las motivaciones psicológicas inmediatas del violador (Sober 1993).

Claro que no toda violación, en el sentido ordinario del término, es un acto generativo. Hay que precisar, por lo tanto, que cuando los sociobiólogos hablan de violación se refieren únicamente a las *inseminaciones* forzadas. Lo que proponen es una explicación universal de las distintas versiones de este rasgo comportamental concreto, que pueda valer tanto para la mosca escorpión como para la especie humana. Su empleo del término «violación» en este sentido restringido les exime de la obligación de dar cuenta también de las modalidades no generativas del comportamiento en cuestión. Las violaciones homosexuales, así como las heterosexuales por vía oral o anal, o las perpetradas sobre impúberes o posmenopáusicas infértiles, simplemente son otro problema que no compete a los evolucionistas.

La adopción de términos del lenguaje ordinario, redefinidos de manera más restringida y precisa, es una práctica científica tan habitual como lícita, y no cabe censurar a los sociobiólogos por ello. Mi objeción al uso del término «violación» en referencia a las cópulas forzadas en otras especies distintas de la humana tiene que ver, una vez más, con la falacia del conflicto sexual. Si evitar la inseminación forzada fuese un interés femenino prioritario, entonces sí estaría justificado hablar de «violación», porque el macho estaría obrando en contra de los intereses reproductivos de la hembra. Ahora bien, si presuponemos que las inseminaciones forzadas reportan un beneficio reproductivo añadido a los machos, y asumimos que a las hembras les interesa seleccionar a los machos de mayor éxito reproductivo como padres de sus hijos, entonces debemos admitir (desde esta perspectiva estrictamente darwinista) que a las hembras les convendría dejarse fecundar por los machos capaces de vencer su resistencia y forzarlas. Puesto que los intereses genéticos de ambos性es confluyen incluso en este caso de antagonismo

aparente, al menos en teoría, llamar «violación» a esta táctica reproductiva resulta engañoso, porque el término transmite la falsa idea de que el macho viola los intereses reproductivos de la hembra. Así pues, si la inseminación forzada es una táctica reproductora adaptativa, entonces no cabe llamarla «violación» porque, por paradójico que parezca, no implica una violación de los intereses genéticos femeninos.

Cuestiones semánticas aparte, una crítica de más peso a la interpretación sociobiológica de la violación advierte contra la extensión gratuita al género humano de argumentos adaptacionistas, ya de por sí simplistas, propuestos para explicar conductas de otras especies. Cuando sociobiólogos y psicólogos evolucionistas comparan las violaciones humanas con las cópulas forzadas de orangutanes, patos y moscas escorpión, están dando por sentado que esta variedad de comportamientos obedece a instintos análogos evolucionados en respuesta a presiones selectivas similares, con independencia de la separación filogenética entre las especies. Pero las cópulas forzadas no deberían contemplarse como un resultado esperable de la evolución de las estrategias reproductivas, sino como una paradoja evolutiva cuya interpretación correcta requiere considerar los aspectos particulares de cada caso. Es más que dudoso que los forzamientos reiterados de los orangutanes tengan el mismo sentido adaptativo (si es que lo tienen) que los asaltos puntuales de las moscas escorpión. Con más motivo, la afirmación de que el impulso violador forma parte de la naturaleza masculina humana no puede sustentarse en ninguna prueba del carácter adaptativo de la cópula forzada en las moscas escorpión.

En el caso humano, a los obstáculos ya apuntados para la evolución de la cópula forzada como táctica reproductora efectiva hay que sumar la ausencia de un estro circunscrito a la fase fértil del ciclo menstrual que pueda informar a un violador oportunista de la fecundabilidad de sus víctimas

potenciales. Cuesta creer que la violación oportunista pueda tener algún rendimiento reproductivo significativo en este régimen de ovulación encubierta, a menos que nuestro violador teórico se dedicara a inseminar repetidamente a todas las mujeres no embarazadas o lactantes de su comunidad para tener alguna esperanza de vencer en la competencia espermática con sus consortes, cosa que no parece factible.

Más dudoso aún es el valor adaptativo de la violación en grupo, que a la incertidumbre ovulatoria añade la incertidumbre de la paternidad derivada de la competencia espermática entre los participantes. En teoría, la violación cooperativa facilitaría la tarea de reducir a la víctima y forzar la inseminación sin dañarla físicamente ni resultar dañado. Pero, a menos que los cooperantes fueran parientes cercanos con muchos genes compartidos, no parece que ésta sea una buena opción a efectos de selección individual, porque las posibilidades de ser el padre de una eventual criatura disminuyen con el número de violadores. La predicción que se deriva de ello es que las bandas de violadores deberían estar formadas sólo por parientes cercanos, lo que no suele ser el caso en ninguna sociedad civilizada o primitiva.

Estas objeciones han sido sistemáticamente omitidas o minimizadas por los partidarios de la explicación adaptacionista de la violación, que no se han privado de pregonar que los varones son violadores por naturaleza (Thornhill y Thornhill 1983). Incluso se ha llegado a sugerir que la amenaza de la violación ha sido la principal presión selectiva que ha forzado la evolución tanto de la peculiar fisiología sexual de la hembra humana como de nuestro vínculo de pareja. Seguramente nadie ha llevado tan lejos la identificación de la relación macho-hembra con una relación depredador-presa como la bióloga Beverly Strassman, quien no sólo ha especulado que la ovulación encubierta evolucionó para despistar a los violadores, sino que ha llegado a afirmar que la agudeza visual y auditiva de las mujeres, y hasta su

capacidad para detectar el olor almizclado de las feromonas masculinas, aumentan a medida que se aproxima la ovulación, lo que según ella sería una adaptación para detectar y rehuir a los violadores emboscados (Strassman 1981).

Otros autores (o, mejor, autoras) han querido otorgar un papel central a la coerción sexual masculina en la evolución del vínculo de pareja humano. Si las soluciones tradicionales a este problema, propuestas por varones, ponían el énfasis en la dependencia económica femenina y la conveniencia de una inversión parental masculina en forma de carne (Lovejoy 1981), las sociobiólogas feministas han tendido a minimizar la importancia de la división sexual del trabajo y el intercambio de recursos y a enfatizar la protección proporcionada por los consortes contra las amenazas de violación o infanticidio (Smuts 1992; Brereton 1995). (El infanticidio se considera coerción sexual en este contexto sobre la base de que implica el uso de la fuerza para manipular el estado fértil y la receptividad sexual de las hembras —porque la interrupción forzosa de la lactancia precipita la reanudación del ciclo ovulatorio— con el coste para éstas de la inversión perdida en las crías eliminadas por los infanticidas; Smuts y Smuts 1993.) No está claro, sin embargo, cómo podría el consorte solo imponerse a una alianza de machos dominantes decididos a poseer a su pareja o matar a su retoño. En los chimpancés, que no son violadores pero sí infanticidas, nunca han evolucionado emparejamientos estables al modo humano. Por otra parte, nadie ha observado nunca ningún intento de violación o infanticidio entre los papiones, los únicos primates sociales aparte de nosotros donde se han observado «amistades» duraderas entre machos y hembras.

Por todo lo dicho, pienso que la tesis sociobiológica de la violación como expresión de un instinto adaptativo favorecido por la selección natural durante la evolución del género humano no tiene ninguna base sólida. Pero los argumentos

adaptacionistas no son el único modo de explicación evolucionista. El impulso violador podría formar parte de la naturaleza masculina humana aunque no tenga ningún valor adaptativo ni lo haya tenido en ningún momento de la evolución de nuestra estirpe, como un atavismo heredado de nuestros antepasados simiescos. Así como nuestro vello corporal no necesita tener ninguna función evidente para explicarse fácilmente como un vestigio del pelaje de nuestros ancestros mamíferos, las agresiones sexuales humanas podrían obedecer en última instancia a un instinto homólogo del que impulsa a los orangutanes a forzar a las hembras, aunque su contribución al éxito reproductivo de los violadores sea insignificante.

Esta idea podría tener algún fundamento si la cópula forzada fuese una conducta sexual típica, o por lo menos no infrecuente, entre los hominoideos en general (grupo que incluye, además de nosotros mismos, a gibones, orangutanes, gorilas y chimpancés). Pero sólo los orangutanes son «violadores» habituales. Los asaltos sexuales son tan desusados entre nuestros parientes primates como en el resto del reino animal. Así pues, la etología comparada no proporciona ningún respaldo sólido a la idea de que la conducta de los violadores humanos es una expresión de nuestra herencia simiesca antes que un producto indeseable de nuestra evolución cultural reciente.

6.4 *Sociobiología del maltrato conyugal*

Pasemos ahora a la agresión masculina sobre la propia pareja, sin duda la forma de violencia sexual más extendida. Como la violación, el maltrato conyugal es interpretado por la psicología evolucionista al uso como una forma de coerción sexual encaminada a resolver el conflicto de intereses fundamental entre los sexos a favor de la parte masculina y en contra de la femenina. Si el presunto sentido adaptativo de la violación era fecundar cuantos más óvulos mejor, el fin último

del maltrato conyugal sería salvaguardar la paternidad de la descendencia engendrada por la mujer o mujeres de uno.

Esta interpretación viene abonada por la evidencia de que, en todas partes, los celos masculinos son el inductor más corriente del maltrato de la pareja (Counts et al. 1992). Además, los ejemplos animales supuestamente asimilables a conductas humanas son más numerosos y próximos que en el caso de la violación, porque las hembras de diversos primates sociales, incluidos nuestros primos hermanos los chimpancés, son objeto de agresiones más o menos asiduas por parte de machos posesivos, sobre todo cuando están en estro (Smuts y Smuts 1993). Así ocurre en los macacos rhesus y los papiones de sabana, cuyas hembras son agredidas a menudo por los machos dominantes de su tropa cuando éstos las sorprenden «flirteando» con algún macho periférico de rango inferior (Smuts 1992; Manson 1994). Más posesivos todavía son los papiones hamadriás, que se congregan en tropas numerosas formadas por la reunión de varios harenés, controlado cada uno por un imponente macho de pelaje plateado que no quita ojo a sus hembras, a las que lanza una mirada de amenaza siempre que se apartan demasiado de su cercanía; y si alguna hace caso omiso de la advertencia, su dueño se abalanza sobre ella y la muerde en la nuca (aunque el mordisco nunca pasa de simbólico). El caso de los chimpancés es distinto, porque aquí los maltratadores acostumbran a ser machos subordinados. Como he mencionado en la sección 4.8, los chimpancés intentan a menudo escaparse con una hembra en estro para aparearse con ella en la espesura del bosque, fuera de la vista de los machos dominantes. Si la hembra se aviene a seguir al macho, entonces la pareja simplemente se escabulle con sigilo. Pero lo habitual es que la hembra se resista a abandonar el amparo del grupo, y entonces el macho procede a «convencerla» a base de golpes y amenazas.

El recurso masculino a la violencia como instrumento de dominación y coerción sexual ha sido un motivo de interés prioritario para la facción feminista de la sociobiología, que

ha puesto el énfasis en los costes presuntamente onerosos para las hembras de su sometimiento forzoso a los intereses reproductivos masculinos. Se aduce que la agresión masculina en este contexto es a menudo lesiva, incluso fatal en ocasiones (aunque lo cierto es que los machos raramente causan lesiones de consideración a las hembras, y menos aún cuando tienen óvulos fecundables que ofrecer), a lo que habría que sumar costes menos obvios como el tiempo restado a la obtención de alimento, la energía consumida en la vigilancia contra los ataques masculinos, o la restricción de la libertad de elección de los apareamientos (Smuts y Smuts 1993).

En lo que respecta a los primates no humanos, los informes de hembras en estro muertas a manos de uno o más machos pueden contarse con los dedos de una mano. Lindburg (1983) ha reportado un caso en el macaco rhesus y Smuts (1992) otro en el papión de sabana. En cuanto a los chimpancés, no se tiene noticia de agresiones masculinas con secuelas graves a hembras en estro, aunque se sabe de ataques brutales a hembras en anestro, que más de una vez se han saldado con la muerte de la víctima. Esta violencia exacerbada, siempre sobre hembras extrañas, contrasta con el recibimiento amable que dispensan esos mismos machos a las adolescentes nulíparas procedentes de una comunidad vecina. Goodall (1986) ha especulado que tales ataques podrían promover indirectamente el reclutamiento de hembras adolescentes por la comunidad de los agresores si la muerte de una hembra veterana incrementa la probabilidad de que sus hijas jóvenes abandonen su comunidad natal, y Smuts (1992) ha sugerido que, de ser así, estas agresiones deberían verse como una forma de coerción sexual, aunque en este caso la víctima directa del maltrato no sería la pareja sexual potencial, sino su madre. Encuentro esta interpretación demasiado rebuscada, porque las camarillas de machos atacan ferozmente a cualquier extraño que se cruce en su camino, sin distinción de sexos, y para ellos una hembra sin la hinchazón genital indicadora de su condición fértil (lo único que parece

apagar su feroz instinto territorial) no es más que un «enemigo». Pienso que estos ataques colectivos indiscriminados deben enmarcarse en la agresión intergrupal y no en la sexual; el hecho de que las hembras también sean víctimas ocasionales de la hostilidad permanente entre comunidades vecinas no justifica la interpretación de estos ataques como una forma de coerción sexual.

Si las justificaciones adaptacionistas de la violación tienden a considerar sólo sus beneficios reproductivos para los machos, los tratamientos sociobiológicos de la agresión masculina sobre la pareja tienden a considerar sólo el perjuicio para la parte femenina, sin tener en cuenta el precio pagado por los propios agresores. Un ejemplo con implicaciones para el caso humano es la interpretación del sociobiólogo David Barash de la conducta del azulillo montano (*Sialia currucoides*), un parente norteamericano del petirrojo europeo. En un experimento clásico, Barash colocaba un macho disecado al lado del nido de una pareja recién establecida, en ausencia del consorte masculino; cuando éste regresaba al nido y veía al «rival», reaccionaba agrediendo al señuelo y, cosa más significativa, también a su propia pareja, llegando incluso a repudiarla. Barash observó que la furia del macho se aplacaba si el señuelo se colocaba cuando la pareja ya estaba empollando, de lo que concluyó que la conducta agresiva del macho hacia su consorte era una adaptación para prevenir el adulterio (Barash 1976).

Otros autores han puesto en duda las observaciones de Barash (Gould y Lewontin 1979), pero lo que nos interesa aquí es hasta qué punto puede un macho permitirse castigar a su pareja sospechosa de adulterio sin castigarse a sí mismo. En un régimen monógamo típico no es tan fácil reemprejarse, por lo que puede ser preferible pagar el precio de criar algún hijo bastardo que perder toda opción de reproducirse. Cuando los emparejamientos no duran más allá de la temporada de cría, un

macho atractivo con un buen territorio quizá pueda contar con emparejarse en segunda instancia si aún no es demasiado tarde; pero en un régimen de monogamia a largo plazo, repudiar o eliminar a la pareja por celos puede significar el fracaso reproductivo, porque lo más probable es que las otras hembras fértiles de la población estén ya emparejadas (a no ser que haya un déficit de machos, lo que no suele ser el caso) y las jóvenes nubiles siempre preferirán un consorte de su misma edad con el que compartir una larga vida fértil.

Parece razonable pensar que la selección natural premiará a los machos monógamos prestos a interrumpir cualquier eventual devaneo de su pareja con un rival; pero una vez consumado el adulterio, agredir a la hembra consorte no reporta ningún beneficio al engañado. Lo mismo vale para los regímenes poligínicos: un macho que agrede a una hembra hasta matarla o incapacitarla sólo conseguirá restarse a sí mismo oportunidades de engendrar descendencia. (El único supuesto que se me ocurre en que un macho puede obtener un beneficio reproductivo de la eliminación de una hembra es una situación de intensa competencia femenina por unos recursos limitados. Una ilustración de este caso es el gorgojo *Brentus anchorago*. En contra de lo esperable en unos machos cuya inversión parental es nula, los de esta especie se muestran bastante selectivos a la hora de aparearse, pues manifiestan una clara preferencia por las hembras de mayor tamaño, más fecundas y resistentes a los parásitos. Pero los machos no se limitan a pelear por las hembras más rollizas, sino que, una vez se han apareado, aplastan con sus poderosas mandíbulas a cualquier competidora que aterrice en el mismo tronco que sus favoritas. La explicación de esta conducta es que la madera muerta de los troncos caídos donde se desarrollan las larvas de estos insectos es un recurso limitado, así que la selección natural ha favorecido a los machos que aseguran el alimento de su futura descendencia aun a costa de reducir sus opciones de apareamiento; Johnson 1982.)

Si la agresión lesiva sobre las hembras difícilmente puede reportar algún beneficio reproductivo a los machos, salvo que su intervención favorezca a las madres de sus hijos en la competencia con las otras hembras, entonces cuesta ver cómo puede el sexo masculino imponer sus intereses reproductivos por la fuerza. Si los machos cumplen sus amenazas y lesionan fatalmente a las hembras díscolas, éstas nunca aprenderán la lección porque habrán muerto, de manera que no podrán contribuir al éxito reproductivo masculino; y si no las cumplen, la selección natural favorecerá a las hembras que no se dejen intimidar y se aparen como mejor convenga a sus propios intereses.

6.5 *¿Es machista la selección natural?*

La indiferencia de la selección natural hacia la violencia sexual masculina obliga a reconsiderar el significado evolutivo de las relaciones de dominancia entre machos y hembras. Es indudable que la dominancia de unos machos sobre otros, y de unas hembras sobre otras, condiciona de manera decisiva el éxito reproductivo individual. Pero machos y hembras son socios reproductores antes que rivales; y si los primeros no pueden imponer sus intereses reproductivos a las segundas, entonces las relaciones de dominancia intersexuales no pueden asimilarse a las jerarquías masculinas o femeninas, porque los machos no tienen ningún poder efectivo sobre las hembras a efectos de selección sexual.

La dudosa relevancia selectiva de las relaciones de dominancia entre machos y hembras es otro motivo de desconfianza hacia los argumentos evolucionistas inspirados en la «guerra de sexos». A modo de ilustración, volvamos al insólito travestismo de la hiena manchada, cuyas hembras tienen aspecto de machos, un fenómeno explicado en su día por Hans Kruuk como una adaptación para la vida social al proporcionar

un mecanismo de reconocimiento e inhibición de la agresión entre individuos del mismo clan: la «ceremonia de salutación» (consistente en lamerse mutuamente los penes, o los clítoris peniformes en el caso femenino). Pues bien, Stephen Jay Gould adoptó la explicación de Kruuk como su ejemplo favorito de adaptacionismo panglossiano, basándose en que la masculinización de los genitales femeninos puede explicarse sin más como la consecuencia de una elevada concentración de andrógeno de origen suprarrenal (consecuencia de una hiperplasia adrenal congénita) en la sangre de las hembras de esta especie.

Ahora bien, ¿a qué obedece esta elevación de la dosis femenina de andrógeno? Para Gould, el rasgo genuinamente adaptativo del que la masculinización de los genitales femeninos no es más que un efecto colateral (una «exaptación» en su terminología) no es la ceremonia de salutación, sino la dominancia de las hembras sobre los machos. La evolución de este rasgo social habría ido aparejada a una masculinización corporal y conductual de las hembras (que en esta especie son más grandes, poderosas y agresivas que los machos) mediada por un aumento de la dosis de andrógeno de origen suprarrenal (Gould 1983).

Aunque comulgo con el evolucionismo pluralista de Gould y comparto su actitud escéptica ante cierto adaptacionismo ad hoc, pienso que, en el caso que nos ocupa, el remedio que propone es peor que la enfermedad. Para empezar, la propuesta de Gould no constituye una hipótesis alternativa; sólo añade un detalle relativo al cómo (un mecanismo hormonal para el mimetismo de los genitales masculinos) y un porqué (la dominancia femenina sobre el sexo masculino) que no excluye en absoluto la función adaptativa atribuida por Kruuk al clítoris peniforme. Además, la relación sugerida por Gould entre dominancia femenina y masculinización es aún más especulativa que la postulada por Kruuk entre masculinización y saludo ritual. El mecanismo hormonal simple descrito sugiere que la

evolución de un clítoris peniforme habría requerido únicamente una mutación en algún gen regulador de la producción de andrógeno por las glándulas suprarrenales; pero esto sólo afecta a la factibilidad evolutiva del rasgo considerado, no a la validez de su justificación adaptativa.

Gould asume que la dominación femenina sobre el sexo masculino es la adaptación primaria y que la masculinización de la anatomía genital femenina es sólo una exaptación. Ahora bien, ¿qué nos impide pensar lo contrario? Por toda justificación, Gould aduce que la primera posibilidad le parece más probable. Pero, como he argumentado en la sección previa, el valor adaptativo de la dominancia de un sexo sobre el otro no es tan obvio como se asume a menudo. Al darlo por sentado, Gould (el crítico más implacable de la sociobiología) incurre en un prejuicio sociobiológico típico.

Puestos a interpretar la anatomía seudomasculina de las hienas como una exaptación derivada de un incremento del nivel de andrógeno asociado a una agresividad exacerbada, encuentro más razonable buscar la presión selectiva responsable en la competencia entre las propias hembras antes que en el antagonismo entre los sexos. Para que la crítica de Gould tuviera más peso, debería haber justificado por qué habría sido tan fundamental en la historia evolutiva de las hienas que las hembras dominaran a los machos y cómo habrían conseguido las hembras dominantes dejar más descendencia que las sumisas a pesar de los costes derivados de la masculinización genital. En vez de eso, recurre a una especulación gratuita que, además, omite unos costes significativos.

En cualquier caso, la explicación de la masculinización genital como un producto secundario de la evolución de la dominancia femenina sobre los machos no cuenta con el respaldo de la etología comparada. ¿Hasta qué punto es necesario que las hembras se masculinicen para imponerse a los machos? A pesar del socorrido tópico que asocia el carácter dominante y agresivo con la masculinidad, no faltan ejemplos de mamíferos

sociales cuyas hembras ejercen un dominio total o parcial sobre los machos (incluidos primates como el lémur de cola anillada, el cercopiteco de cara negra o el bonobo) sin que por ello hayan adquirido genitales de aspecto masculino. Sólo las hienas manchadas han evolucionado en esta dirección. (Dicho sea de paso, los machos de esta especie se caracterizan por su temperamento desacostumbradamente pacífico en el trato con sus congéneres de ambos sexos, aunque su dosis de testosterona no es inferior a la de las agresivas hembras.)

Gould alega que un incremento sustancial de andrógeno es la vía más directa hacia la dominancia femenina (aunque ello conlleve la masculinización de los genitales femeninos). Sin embargo, esta vía directa tiene un serio inconveniente: la oclusión del canal vaginal no sólo es un estorbo para la cópula, también lo es para el alumbramiento, lo que hace que las complicaciones del parto se conviertan en una causa significativa de muerte, sobre todo entre las madres primerizas. (Se ha estimado que hasta un 18% de las hembras muere en su primer parto. Por otra parte, el alargamiento del canal del parto hace que hasta un 60% de los primogénitos muera de asfixia durante el alumbramiento. Se estima que estas complicaciones reducen la fecundidad de la especie en nada menos que un 25%; Frank 1997.)

¿Por qué no pensar que la dominación femenina en la sociedad de las hienas no es más que un efecto colateral del hecho de que en esta especie las hembras son el «sexo fuerte»? Si las hienas son la excepción y no la regla es simplemente porque el caso contrario es más frecuente (al menos entre los mamíferos). Pero los machos no se han hecho más poderosos que las hembras para someter al sexo femenino, sino porque ser grande y fuerte es una ventaja en la competencia con los otros machos. Por eso sostengo que la dominación de los machos sobre las hembras no es más que un efecto colateral de la evolución de jerarquías de dominancia masculinas, y no cabe buscarle ningún sentido adaptativo.

Si sustraerse a la dominación masculina basada en la fuerza bruta es una presión selectiva relevante para las hembras, ¿por qué la selección natural no las ha dotado de cuerpos tanto o más poderosos que los masculinos? En realidad, esta supremacía es más formal que efectiva (al menos fuera de la especie humana) (Smuts 1992). Esto vale no sólo para la coerción sexual, sino para la competencia por los recursos. Puesto que las hembras son las depositarias del capital reproductivo, al menos cuando el sexo femenino monopoliza la inversión parental (en forma de gestación interna y lactancia en el caso mamífero), los machos tienen muy poco que ganar disputándoles el alimento, porque dependen de ellas para su éxito reproductivo diferencial mucho más que ellas de ellos. Es de esperar, pues, que la selección natural favorezca a los machos que tiendan a eludir la competencia con las hembras y se muestren condescendientes con sus demandas de comida, con independencia de las relaciones de dominancia entre unos y otras. Así hacen los chimpancés machos, cuya supremacía despótica sobre el sexo femenino no impide que compartan de buen grado sus presas con las hembras en estro, aunque éstas no osen arrebatárselas la comida de las manos como ocurre en la más «feminista» sociedad de los bonobos, donde la dominancia masculina sobre las hembras, ya de por sí precaria, se torna sumisión a la hora de comer (De Waal y Lanting 1997).

Así pues, si la dominación masculina se mantiene de manera natural es porque no lesiona los intereses reproductivos femeninos, no porque la selección darwiniana promueva el machismo. Es cierto que una subordinación femenina tan absoluta que incluso los machos de rango más bajo sean capaces de doblegar a cualquier hembra parece una situación desfavorable para el sexo femenino, porque a las hembras casi siempre les convendrá aparearse con los machos situados en lo más alto de la jerarquía (los más deseables como dadores de genes) y evitar a los menos aptos. Pero las hembras han encontrado una variedad

de soluciones evolutivas para sustraerse a la coerción masculina inconveniente. Así, las hembras pueden coaligarse contra los machos para mantenerlos a raya, bien con sus parientes más cercanas (como en los régimenes matrilocales de los macacos y otros primates sociales) bien con aliadas (como en el caso del bonobo). Incluso pueden impedir que ciertos machos se integren en su grupo o tener una influencia decisiva en el establecimiento de la jerarquía masculina (como ocurre en las tropas de bonobos, donde el rango de un macho se corresponde con el de su madre), todo lo cual impone límites a la supremacía masculina (Smuts 1992). Las hembras también pueden entablar «amistades» con machos concretos que las defiendan del hostigamiento de otros miembros del grupo, como ocurre en los papiones de sabana (Smuts 1985) o concentrar sobre ellas la atención de los machos de alto rango cuando están en condiciones de ser fecundadas para que las liberen del acoso de otros machos menos deseables, como ocurre en las especies cuyas hembras anuncian llamativamente la inminencia de la ovulación.

También es cierto que no siempre los machos más dominantes son la mejor opción para una hembra (Qvarnström y Forsgren 1998), y en tal caso la supremacía masculina puede coartar la libertad de elección femenina. Así, si una hembra permanece toda su vida en su grupo natal, como ocurre en la mayoría de primates sociales, podría ocurrir que su propio padre fuese el macho alfa para cuando ella alcanzara la madurez sexual. Puesto que la penalización del incesto por la selección natural es mayor para las hembras que para los machos, al menos cuando la inversión parental masculina es ínfima, para un macho poligínico una hija puede ser una opción de apareamiento casi tan buena como cualquier otra, mientras que para la parte femenina un apareamiento incestuoso representa un riesgo aumentado de malgastar una inversión considerable en una descendencia anómala. (En un régimen monógamo, en cambio, la consanguinidad tiene un coste significativo para ambos sexos,

porque la inversión parental masculina puede ser comparable a la femenina, y porque las uniones incestuosas siempre serán menos fecundas, una diferencia tanto más importante cuanto más duradero sea el emparejamiento.) La evitación del coste de la consanguinidad puede explicar por qué algunas hembras primates parecen preferir aparearse con machos periféricos de bajo rango, casi siempre jóvenes que intentan integrarse en una comunidad adoptiva tras abandonar su grupo natal, antes que con los machos más dominantes, cosa que estos últimos no suelen estar dispuestos a tolerar. Pero este eventual conflicto de intereses entre parientes cercanos es demasiado particular y restringido para dar consistencia a una teoría general de la evolución de las estrategias de apareamiento basada en el conflicto sexual, porque sólo afecta a una minoría de hembras, mientras que el grueso de la población femenina continúa promoviendo el éxito reproductivo de los machos situados en lo más alto de la jerarquía.

Aunque las objeciones expuestas al valor adaptativo de la coerción sexual masculina no dejan de ser bastante obvias, la idea de que la violencia sexual es inherente a la naturaleza humana sigue ejerciendo una atracción irresistible sobre sociobiólogos y psicólogos evolucionistas. El hecho de que la especie humana parezca haber ido más lejos que ninguna otra en cuanto a la supeditación forzosa de los intereses femeninos a los masculinos se contempla como la continuación de una tendencia evolutiva general. Desde esta perspectiva, la génesis de la supremacía de los varones sobre las mujeres se remonta hasta mucho antes del advenimiento de la agricultura y la civilización, al origen mismo del género humano o incluso más atrás. Sin embargo, no puede decirse que la dominación masculina sea universal ni siquiera entre nuestros parientes primates, e incluso allí donde los machos dominan a las hembras a título individual, el control masculino efectivo de sus movimientos o los recursos de los que dependen suele ser muy limitado (Smuts 1992). En las sociedades humanas, en cambio, el

sexo masculino tiende a acaparar el poder tanto político como económico. Para explicar esta hegemonía masculina en términos darwinistas se ha sugerido que las hembras protohumanas habrían sido especialmente vulnerables a la coerción sexual, dado el presumible régimen patrilocal de las bandas de homínidos y la consiguiente debilidad de las alianzas entre hembras sin lazos de parentesco cercano en comparación con la robustez de las alianzas masculinas (Smuts 1995).

El contraste entre chimpancés y bonobos se ha esgrimido a menudo como respaldo indirecto de esta idea. Ambas especies son tan similares que el profano suele confundirlas. Ambas exhiben el mismo dimorfismo sexual, y también comparten la misma organización social en grupos multimacho patrilocales. Pero entre chimpancés y bonobos hay dos diferencias significativas: (1) mientras que los chimpancés machos establecen alianzas sólidas, en contraste con las hembras, cuyo único vínculo estrecho es el que hay entre madres e hijas, los bonobos machos están más unidos a sus madres que a otros machos, y son las hembras las que entablan alianzas fortalecidas mediante una actividad homosexual frecuente, y (2) mientras que los chimpancés machos dominan sobre las hembras con independencia de su rango, la dominación masculina en la sociedad de los bonobos es sólo parcial, porque las hembras de alto rango dominan sobre los machos de bajo rango, y la coerción sexual brilla por su ausencia (Kano 1992). Parece natural establecer una conexión causal entre ambas diferencias y atribuir la ausencia de coerción sexual masculina en los bonobos al hecho de que las hembras se coaligan contra los machos, mientras que éstos no hacen lo propio contra ellas (Smuts y Smuts 1993).

A partir de este ejercicio de etología comparada, se ha especulado que a lo largo de la evolución humana las alianzas masculinas se hicieron más fuertes que en ningún otro género primate, presumiblemente por la presión selectiva de la competencia creciente entre grupos rivales (Alexander 1987), lo que de rebote habría incrementado el poder masculino efectivo

sobre el otro sexo. La idea es que las alianzas masculinas contra otros machos se habrían mantenido también contra las hembras, cosa que habría dificultado la resistencia femenina a la coerción sexual, lo que junto al mayor tamaño y vigor de los machos habría restado eficacia a cualquier alianza femenina frente al dominio masculino (Smuts 1995). La debilidad de esta explicación es que nos convierte en una paradoja evolutiva, porque de ninguna otra especie puede afirmarse que los machos cooperen para imponerse a las hembras, por mucho que lo hagan para imponerse a otros machos. A fin de cuentas, por muy útil que pueda ser un aliado para competir con ventaja contra los rivales, no deja de ser un competidor a efectos reproductivos, y este conflicto de intereses fundamental entre los individuos del mismo sexo hace evolutivamente inviable cualquier frente común contra el sexo «opuesto».

Lo mismo vale para el régimen monógamo que presumiblemente ha regido la evolución del género humano tras su adopción del modo de vida cazador-recolector. A efectos selectivos, la fecundación forzada quizá lesione los intereses reproductivos de las afectadas, pero desde luego no tanto como los de sus consortes, abocados a malgastar una inversión parental considerable, y bastantes años de su vida reproductiva, en unos hijos que no son suyos. Así pues, una vez consolidada la monogamia como estrategia reproductiva preferente, los principales interesados en evitar la coerción sexual de los violadores habrían sido los propios machos. Por otra parte, como he señalado en la sección 6.3, aliarse con otros machos para asaltar e inseminar a las hembras por la fuerza implica una reducción de las posibilidades individuales de engendrar descendencia por esta vía, ya de por sí escasas (a no ser que los aliados se limiten a ayudarle a uno a reducir a la víctima o mantener a raya a un eventual defensor, sin contribuir a la inseminación; pero entonces, ¿qué beneficio obtienen ellos?). Este balance de costes y beneficios invita a pensar que la alianza entre machos y hembras en contra de los violadores

habría tenido más peso adaptativo en la evolución de nuestra estirpe que cualquier alianza masculina para facilitar la cópula forzada.

Tampoco parece probable que los machos se alíen para reprimir la tendencia femenina al adulterio, porque ésta es tan contraria a los intereses reproductivos del consorte como favorable a los del amante. Como he argumentado en la sección 2.7, para un macho cotizado la tendencia femenina a la infidelidad selectiva es más una ventaja que un inconveniente, porque sus posibilidades de seducir a las parejas de sus vecinos son mayores que su riesgo de cargar con un hijo bastardo (siempre que las hembras tengan oportunidad de dar rienda suelta a sus deseos sexuales); y puesto que los machos más dominantes suelen ser también los más cotizados para el sexo extraconyugal, y los que menos riesgo corren de ser engañados por sus parejas, cabe pensar que los líderes homínidos habrían estado más interesados en mantener un régimen de libertad sexual femenina que en ninguna alianza masculina para imponer una represión severa del adulterio que asegurase la paternidad de los hijos.

6.6 *El descubrimiento de la paternidad*

Si es improbable que la selección natural darwiniana promueva la subordinación forzosa de los intereses reproductivos femeninos a los masculinos, entonces sólo la evolución cultural puede dar cuenta de esta situación antinatural en nuestra especie, cuya máxima expresión es la violencia sexual lesiva. El acontecimiento fundamental del que parte esta perversión cultural del compromiso natural entre los intereses reproductivos de ambos sexos es, pienso, el descubrimiento de la conexión entre sexo y procreación. Este hito de la historia del conocimiento humano, sistemáticamente ignorado por sociobiólogos y psicólogos evolucionistas, no es

en absoluto trivial, porque en ninguna otra especie la actividad sexual está tan desconectada del acto generativo en sí (la fusión de un óvulo y un espermatozoide). Parece improbable, pues, que el género humano advirtiera esta conexión antes de que su sistema cognitivo alcanzara sus actuales prestaciones. Aun así, incluso los cazadores-recolectores puros que han llegado hasta nuestros días tienen una conciencia más o menos difusa de la función reproductora del sexo, lo que sugiere que su intuición es anterior al desarrollo de la agricultura y la domesticación de animales.

En cualquier caso, esta constatación tuvo que trastornar profundamente las relaciones naturales entre los sexos. Lo que hasta entonces no había pasado de ser una forma de comunicación física íntima se reveló como nada menos que la fuente de toda nueva vida, y enseguida adquirió un carácter sagrado. También se convirtió en una amenaza a ojos de las mujeres, para las que el sexo quedó asociado a las penalidades de un embarazo prolongado y un parto difícil y doloroso que, además, era una causa significativa de mortalidad femenina (un producto secundario indeseable de la evolución de nuestra postura erguida y nuestro voluminoso cerebro). (La bióloga Nancy Burley ha sugerido que el conocimiento de la conexión entre sexo y maternidad podría haber hecho que las mujeres evitaran copular durante sus días fértiles para evitar los sufrimientos y riesgos del parto, de manera que sólo aquellas que fuesen incapaces de reconocer su estado fecundable habrían dejado descendencia, lo cual explicaría el enmascaramiento de la ovulación en nuestra especie (Burley 1979); esta explicación me parece inverosímil, pero tiene el mérito de llamar la atención sobre el efecto perturbador del conocimiento consciente de la función procreadora del sexo, algo que los psicólogos evolucionistas suelen olvidar a la hora de explicar las diferentes actitudes sexuales de varones y mujeres.)

Pero la evitación deliberada de los costes y riesgos de la maternidad plantea un conflicto entre el interés personal y el

interés genético, cuya resolución a favor de la parte no darwiniana compromete la continuidad del propio linaje. Este conflicto (un efecto colateral antiadaptativo de la evolución de nuestra autoconciencia) debió propiciar una primera selección cultural, porque los grupos humanos cuyos principios morales no incluyeran la promoción de la natalidad habrían ido envejeciendo y menguando por la reticencia de las mujeres a quedarse embarazadas, lo que habría menoscabado su competitividad frente a grupos rivales más prolíficos y pujantes.

Para los varones, en cambio, el descubrimiento de la función reproductora del sexo trajo consigo la conciencia de la paternidad. Ahora cada neonato tenía un padre además de una madre. La evolución de la monogamia y la inversión parental masculina en nuestra estirpe había llevado el desarrollo de un lazo paternal instintivo entre los machos y los vástagos de sus consortes, pero el conocimiento consciente del parentesco paternofilial le dio sentido y contribuyó a intensificarlo. También tuvo que contribuir a exacerbar el nepotismo y, lo que nos interesa aquí, los celos y la fobia al adulterio. En este caso, el interés personal del varón en tener hijos propios coincide con los intereses darwinianos de sus genes, de manera que la selección cultural y la natural no sólo no entran en conflicto, sino que se refuerzan mutuamente; de ahí que tantos aspectos de la mentalidad sexual propia de las sociedades dominadas por los varones (es decir, todas) admitan una justificación adaptacionista simple, tal como han reiterado los psicólogos evolucionistas (aunque, con demasiada frecuencia, sin molestarse en discernir entre las componentes cultural y genética).

Pero la conciencia de la paternidad no basta para explicar la evolución cultural de convenios sociales para prevenir y reprimir el adulterio femenino. El matrimonio mismo puede verse como una convención por la que los varones oficializan su

derecho de acceso sexual exclusivo a sus consortes (Smuts 1995). Ahora bien, como he señalado en la sección previa, un pacto de respeto mutuo de los emparejamientos monógamos exclusivos reduce la vulnerabilidad al adulterio tanto como las posibilidades de engendrar descendencia con las mujeres de otros. En el régimen igualitario y cooperativo de los cazadores-recolectores, donde la inversión parental masculina no varía significativamente de una familia a otra, los varones más seductores verían más que compensada la pérdida de una parte de su inversión parental (un riesgo menor para ellos que para sus vecinos menos cotizados como amantes) por la ganancia de descendencia extra por vía extraconyugal. Por otro lado, los engañados por sus parejas no ganarían nada y perderían mucho si un código moral aceptado por todos les obligara a castigar severamente a su consorte, porque matarla, o siquiera repudiarla, les dejaría sin posibilidad de aumentar su descendencia hasta que volvieran a emparejarse (suponiendo que tuvieran alguna opción de hacerlo, porque los varones más vulnerables al adulterio femenino tenderían a ser los menos cotizados como consortes y, por ende, los que menos posibilidades tendrían de reemprejarse pronto). Un código de honor que respetara los derechos conyugales ajenos y castigara el adulterio femenino con la muerte o el repudio iría en detrimento de los intereses reproductivos tanto de engañadores como de engañados. Esto puede explicar por qué en las sociedades igualitarias de cazadores-recolectores puros el adulterio ni siquiera se considera un móvil legítimo de maltrato (Smuts 1992).

La evolución de convenios masculinos para reprimir la tendencia femenina al adulterio requería que el expolio de la inversión paterna fuese lo bastante oneroso para no quedar compensado por el fruto del sexo extraconyugal. Esto no fue así hasta que las sociedades humanas se estratificaron y las diferencias interfamiliares en la inversión paterna se acrecentaron en función de la clase social. Si el rango

masculino se correlaciona más con la riqueza que con las aptitudes naturales para hacerse respetar por los rivales y seducir a las mujeres, los líderes más poderosos serán también los que más recursos inviertan en su descendencia y, por ende, los que más perderán si su inversión recae en genes ajenos. En estas condiciones, todos los varones, con independencia de su posición en la jerarquía masculina y sus posibilidades de engendrar descendencia extra a través del sexo extraconyugal, podrían convenir en penalizar el adulterio femenino con la máxima severidad (Smuts 1992, 1995).

Hay que remarcar, no obstante, que esta convención moral, aunque tenga como fin último la protección de los intereses reproductivos masculinos, no puede verse como un producto de la selección natural darwiniana, y menos en los casos de repudio o asesinato de las adúlteras. A diferencia de las hembras no humanas, las mujeres eran capaces de aprender del ejemplo y comprender que sus infidelidades eran merecedoras de un escarmiento drástico por parte del consorte o la comunidad, y de obrar en consecuencia para evitar sufrirlo en sus propias carnes. El castigo tenía un efecto disuasorio que contribuía a prevenir el adulterio, lo que beneficiaba a los padres de familia en general. Pero el remedio seguía siendo peor que la enfermedad para el engañado de turno, porque la pérdida de la esposa menoscababa su éxito reproductivo más que el adulterio mismo. Sólo los prohombres polígamos, para quienes la pérdida de una de sus esposas era un precio pagable por un seguro de paternidad, o (en las sociedades que no admitieran la poligamia) lo bastante poderosos y cotizados para reemprejarse sin demora, habrían hecho valer su liderazgo para imponer códigos de honor o leyes que condenaran el adulterio femenino y lo castigaran con la máxima severidad.

La mentalidad sexual de la gran mayoría de culturas tradicionales promueve el maltrato en mayor o menor medida. En muchas partes se asume que el marido tiene el derecho, incluso

el deber, de castigar cualquier conducta sospechosa de su esposa, y hasta de matarla si se confirma el adulterio (Daly y Wilson 1988; Counts et al. 1991). (Dicho sea de paso, el castigo del adulterio masculino nunca tiene el mismo significado que su contrapartida femenina. Lo que se condena en este caso no es que el marido sea infiel a su esposa, sino que lo sea con la mujer de otro. El sexo extraconyugal con mujeres no casadas o prostitutas no se considera punible, porque al adulterio se le castiga por lesionar los intereses de sus iguales, no los de su cónyuge.)

La violación también se enmarca en este contexto como un medio indirecto de prevención del adulterio femenino. Al igual que el maltrato conyugal, esta forma de coerción sexual es menos propia de los cazadores-recolectores que de las sociedades agrícolas y civilizadas. El modelo presumiblemente más antiguo de violación punitiva es el todavía vigente en diversas culturas protoagrícolas de Sudamérica y Nueva Guinea, donde ambos sexos llevan vidas separadas y las mujeres tienen prohibido el acceso a los espacios reservados a los varones so pena de violación colectiva (Murphy y Murphy 1985; Gelber 1986; Smuts 1992). Esta prohibición no deja de restringir la libertad de movimientos de las mujeres, aunque la amenaza de un castigo tan traumático seguramente tiene bastante más peso que la reducción efectiva de las posibilidades de encuentros furtivos en la espesura del bosque.

En otras culturas tradicionales la amenaza de violación es más insidiosa y omnipresente, porque los varones asumen que toda mujer que salga a la calle sin compañía masculina es que está buscando sexo, y se consideran legitimados para forzar a cualquier mujer sola que desatienda sus proposiciones (Murphy y Murphy 1985). En muchas otras sociedades las mujeres están obligadas a hacer profesión de castidad y vestir de maneras que no despierten el interés sexual masculino si no quieren convertirse en carne de violación. El fin último de esta coacción masculina es que las mujeres se atengán a normas de

conducta que excluyan la posibilidad de adulterio (Smuts 1992, 1995).

6.7 *Sexismo horizontal y sexismo vertical*

El denominador común de todas estas actitudes violentas es el sometimiento forzoso de la mujer al varón. (De hecho, el ensañamiento de algunos maltratadores y violadores con sus víctimas en respuesta a la insumisión de éstas parece más propio de una interacción dominante-subordinado que de una interacción macho-hembra.) El origen de esta mentalidad hay que enmarcarlo en la degradación de la condición femenina ligada al desarrollo de la agricultura y la creciente dependencia económica de las mujeres (tal como sugieren algunos estudios interculturales que evidencian una correlación estadística negativa entre la incidencia de la violación y la contribución femenina a la subsistencia; Schlegel y Barry 1986). Esta evolución se evidencia ya en las culturas protoagrícolas respecto de los cazadores-recolectores puros. Compárense, por ejemplo, los yanomamos amazónicos (que practican la horticultura itinerante de tala y quema, seguramente la forma más antigua de agricultura) con los pigmeos aka africanos (cazadores-recolectores puros). Mientras que los primeros son facultativamente polígamos, pendencieros y maltratadores, los segundos son monógamos, amables y nunca violentan a sus mujeres (Chagnon 1983; Hewlett 1991). Las razones de tan acusado contraste para una distancia cultural tan corta han dado mucho que pensar a los antropólogos, pero pienso que un factor fundamental es la transición de una economía de subsistencia dependiente de la explotación del ecosistema local a otra más dependiente del trabajo de la tierra.

Seguramente los cazadores-guerreros ya tenían cierto orgullo varonil (una compensación psicológica necesaria para quienes tienen que arriesgar su integridad física cazando

animales peligrosos y repeliendo las incursiones enemigas). Pero, por lo demás, el sexismó de la humanidad preagrícola era horizontal: una cosa es que ambos sexos se repartieran las tareas conforme a una escrupulosa división sexual del trabajo, y otra que el sexo femenino estuviera supeditado al masculino. Este igualitarismo sexual cambió tras la adopción del modo de vida agrícola. Ahora la base del sustento diario dependía menos de lo que daba la naturaleza que del trabajo de la tierra, una ocupación eminentemente femenina al principio, porque la caza y la guerra continuaban siendo actividades cruciales para la supervivencia del grupo, y éstas siguieron siendo competencia de los varones, que pronto se constituyeron en una aristocracia militar y convirtieron a las mujeres en sus siervas. Del sexismó horizontal de los cazadores-recolectores primigenios (que en mi opinión no debería interpretarse como machismo, a menos que se confunda la igualdad con la identidad), se pasó a un sexismó vertical en el que las mujeres (la clase trabajadora) estaban por debajo de los varones (la clase aristocrática). En todas las culturas protoagrícolas que han llegado hasta nuestros días, desde Sudamérica hasta Oceanía, pasando por África, las mujeres son las que trabajan la tierra, mientras que los varones se dedican a cazar o pescar y guerrear.

Aun así, la contribución femenina a la subsistencia en las sociedades protoagrícolas continuó siendo lo bastante importante para que las mujeres conservaran cierto poder económico limitador del dominio masculino. Pero la degradación de la condición femenina iba a acentuarse con el desarrollo de sociedades agrícolas sedentarias. La horticultura y la ganadería itinerantes no supusieron el fin del modo de vida nómada, porque la comunidad debía trasladarse a un nuevo emplazamiento cada vez que se agotaba la fertilidad del suelo, lo que obligaba a espaciar los embarazos (a base de prolongar la lactancia) para no cargar con más de una criatura incapaz de seguir la marcha del grupo. Esta limitación dejó de regir en

los asentamientos que prosperaron en los deltas de los ríos y otros terrenos cuya fertilidad se renovaba por sí sola; y puesto que una población numerosa era la mejor defensa de estas comunidades sedentarias frente a la presión de los grupos nómadas rivales, ahora resultaba más conveniente que las mujeres se consagraran a la maternidad intensiva y los varones trabajaran duro para mantener familias todo lo numerosas que permitiera el potencial reproductivo femenino. La dedicación exclusiva a la maternidad extremó la dependencia económica femenina y, con ello, el sometimiento forzoso del sexo femenino al masculino. Las mujeres se vieron así degradadas a una condición casi subhumana. Pero las tribus con esta mentalidad se demostraron tan competitivas y pujantes que en pocos milenios se propagaron por todo el planeta, desplazando y arrinconando a otras etnias con tasas de natalidad más bajas, hasta convertir el machismo exacerbado, y la violencia sexual concomitante, en un rasgo casi universal del comportamiento social humano.

Conclusiones

En esta tesis me he propuesto como objetivo principal poner de manifiesto la forma en que algunos sesgos ideológicos distorsionan nuestra visión de la evolución del sexo en general y de la sexualidad humana en particular. He intentado demostrar que es posible detectar y corregir los sesgos ideológicos en las justificaciones adaptacionistas de las tácticas reproductivas de machos y hembras sin necesidad de poner en tela de juicio el adaptacionismo como método de razonamiento evolucionista. No se trata, pues, de sesgos ideológicos inherentes al programa de investigación adaptacionista, sino de influencias externas que deforman la visión de los hechos evolutivos y conducen a conclusiones simplistas producto de una aplicación poco rigurosa o incorrecta de la metodología adaptacionista (en particular el seleccionismo genético).

Un sesgo ideológico omnipresente en las teorías sobre la evolución del sexo y las estrategias reproductivas es el introducido por la metáfora del gen egoísta, que atribuye un individualismo radical a los actores del proceso evolutivo. La evolución de las estrategias de apareamiento se contempla como el resultado de una interacción esencialmente antagónica entre machos y hembras, comparable a una relación depredador-presa. Las hembras, atadas por su mayor inversión parental obligada, son sujetos pasivos a merced de los machos, que lo tienen todo a su favor para satisfacer sus intereses reproductivos aun a costa de los de sus parejas sexuales. Pero ni los sexos masculino y femenino son «especies» distintas ni la reproducción sexual es un juego de suma cero. La visión «ultradarwinista» de las relaciones entre los sexos tiende a pasar por alto que los genes objeto de selección no tienen sexo

(con la mínima excepción de los genes mitocondriales y los del cromosoma Y), por lo que no tiene mucho sentido hablar de una estrategia reproductora masculina y otra femenina (en todo caso, habría que hablar de tácticas distintas encuadrables en una estrategia de especie). También pasa por alto el hecho aún más obvio de que el conjunto de la población masculina no deja más descendencia que el conjunto de la población femenina. En realidad, la idea de la explotación reproductiva de un sexo (usualmente el femenino) por el otro (usualmente el masculino) es difícil de conciliar con el adaptacionismo riguroso, pues sugiere que la selección natural favorece una estrategia subóptima para el sexo explotado, lo que, al menos en teoría, debiera ser evolutivamente inestable.

La razón última de esta pretendida «injusticia» evolutiva sería la asimetría macho-hembra. Pero esta interpretación es producto de un sesgo ideológico que contempla la desigualdad de roles sexuales como una fuente de conflicto. En realidad, la segregación de las funciones masculina y femenina en machos y hembras minimiza el antagonismo entre los progenitores y permite que la cooperación prime sobre el egoísmo. Es la simetría de roles la que crea conflicto, como lo prueba la relativa rareza del hermafroditismo.

Si se espera que los genes de cada progenitor se comporten como agentes egoístas que sólo atienden a su propio beneficio inmediato, entonces la reproducción sexual misma se convierte en una paradoja evolutiva, porque implica que dos alelos de cada gen, uno materno y otro paterno, pasan juntos a la siguiente generación en lugar de competir por la exclusiva de su locus cromosómico. El sexo implica una cooperación entre alelos de un mismo gen y, por ende, una selección de grupo al nivel génico (donde lo que se selecciona es un acervo génico asociado a un genoma específico) no reducible a una selección estrictamente individual. La confusión de los neodarwinistas ortodoxos ante la persistencia y prevalencia de la reproducción sexual (al menos en las formas de vida pluricelulares) emana

más de un prejuicio ideológico individualista (y, por ende, contrario a la selección de grupo) que de un impedimento teórico. Pero el mantenimiento de la reproducción sexual frente a la alternativa asexual es indisociable de la idea de selección de grupo (como ya advirtiera Ronald Fisher), porque el sentido evolutivo del sexo (en particular la generación de genotipos nuevos por recombinación génica) es la ganancia de capacidad de anticipación a los cambios del entorno (sobre todo el entorno biótico, en particular los parásitos), lo que constituye una ventaja adaptativa sobre todo para los organismos de tiempo de generación largo.

El énfasis en la prevalencia del egoísmo sobre la cooperación, junto con la idea de que la maternidad es una ligadura que deja a las hembras a merced de los machos, conduce a la implicación de que es el interés masculino el que dicta la estrategia reproductiva de cada especie (salvo en los casos de inversión de roles, que serían la excepción que confirma la regla), y puesto que el potencial reproductivo masculino es en general mayor que el femenino, los machos tienden a eludir la inversión parental para seguir apareándose (a menos que su contribución directa o indirecta a la crianza sea imprescindible para la propagación óptima de los propios genes). Tras esta conclusión subyace otro sesgo ideológico derivado de un estereotipo cultural sin ningún fundamento teórico sólido: la presunción de que los machos son promiscuos y las hembras monógamas «por naturaleza».

Un corolario de esta idea es que la monogamia sólo puede evolucionar cuando la selección natural fuerza al macho a ocuparse de su descendencia. En otras palabras, la evolución de la monogamia implica que las madres son incapaces de sacar adelante a su prole por sí solas. Aun así, se afirma que la confianza en la paternidad es una condición necesaria para la evolución de la inversión paterna. La prueba de que esta conclusión es producto de un sesgo ideológico patriarcal y no

de un argumento adaptacionista válido es que en la mayoría de aves nominalmente monógamas la paternidad es bastante incierta, y lo es más todavía para los machos monógamos que para la minoría de machos polígamos.

La infidelidad masculina se contempla como una conducta contraria a los intereses femeninos. Esta percepción también es producto de un sesgo ideológico, pues, a diferencia del adulterio femenino, la infidelidad masculina no tiene por qué entrar en conflicto con los intereses genéticos de la hembra consorte. De hecho, como sugiere la hipótesis del «hijo sexy» y confirman las observaciones de la conducta de las aves monógamas, para una hembra puede ser más ventajoso emparejarse con un macho seductor y proclive al adulterio que hacerlo con un macho fiel pero de escaso atractivo.

Los sesgos ideológicos señalados, que impregnaban la sociobiología de los ochenta, se han perpetuado en la ecología del comportamiento y la psicología evolucionista de los noventa. El tópico de la tendencia del macho a eludir el compromiso monógamo en oposición al anhelo femenino del soporte económico masculino se perpetúa de manera aún más recalcitrante cuando se traslada al caso humano. Este sesgo ideológico impregna las justificaciones adaptacionistas de tendencias supuestamente innatas como el donjuanismo, la reticencia al compromiso y el afán de variedad sexual por parte masculina, en contra de la demanda de compromiso por parte femenina. Así, mientras que la infidelidad del varón se atribuye a la poca disposición masculina al compromiso monógamo, la femenina suele atribuirse a la incapacidad o escasa voluntad del varón para satisfacer las demandas de su consorte.

Como heredera intelectual de la sociobiología, la moderna psicología evolucionista también pone el énfasis en los conflictos de intereses y tiende a ignorar el hecho de que toda estrategia reproductora evolutivamente estable requiere que las tácticas reproductoras masculina y femenina se refuercen

mutuamente. Éste y otros sesgos ideológicos han deformado las interpretaciones evolucionistas de los rasgos de la sexualidad humana, en particular la ovulación encubierta.

La explicación clásica de nuestra actividad sexual desligada de la ovulación, la hipótesis del sexo como cebo conyugal, contiene dos prejuicios ideológicos: la idea de que el contexto «natural» de la actividad sexual humana es el marital, y el tópico del ansia masculina de sexo. La hipótesis de Alexander y Noonan viene a ser una reformulación de la idea del sexo al servicio de la familia nuclear monógama en los términos de la sociobiología, incluidos los sesgos ideológicos de la dependencia económica femenina y la confianza en la paternidad como condiciones previas para la evolución de la inversión paterna. En cambio, la hipótesis alternativa de Symons, que contempla la ovulación encubierta como un mecanismo facilitador del adulterio femenino, tiene el mérito de reconocer las ventajas selectivas de la infidelidad femenina y otorgar un papel activo y no sólo reactivo a la conducta sexual femenina. Sin embargo, mantiene el sesgo ideológico que contempla la relación entre los sexos como antagónica antes que cooperativa.

En la misma línea está la explicación de Hrdy de la ovulación encubierta como un mecanismo para prevenir el infanticidio. Pero tras los antagonismos entre los sexos casi siempre subyace la competencia intrasexual, por lo que una táctica reproductiva lesiva para unos puede ser beneficiosa para otros. Así como el adulterio femenino perjudica al consorte tanto como beneficia al inseminador furtivo, el infanticidio selectivo sobre las crías de hembras subordinadas beneficia a las hembras dominantes en la competencia por los recursos. La omisión de las rivalidades entre las hembras, a las que se les presupone una naturaleza pacífica, es otro sesgo ideológico frecuente en las discusiones sobre la evolución de la conducta sexual en general y de la humana en particular.

La dependencia económica femenina también es un sesgo ideológico omnipresente en las discusiones sobre la evolución de la división sexual de trabajo y la familia nuclear monógama en nuestra especie. Pero la investigación detallada de los rendimientos relativos de la caza y la recolección ha permitido constatar que los cazadores dependen económicamente de sus mujeres tanto como éstas de ellos.

El sesgo ideológico del individualismo egoísta y el antagonismo entre los sexos también subyace tras la hipótesis de que las vistosas librea de los machos de numerosas especies políginas, y de algunas nominalmente monógamas, son una forma de «publicidad engañosa». Esta idea también se ha querido trasladar al caso humano, pero con los roles invertidos, porque lo engañoso aquí serían los paquetes adiposos de la hembra humana, que darían la falsa impresión de unas caderas más anchas y unas glándulas mamarias más desarrolladas. Pero esta hipótesis no tiene en cuenta que el potencial reproductivo femenino es muy inferior al masculino, y que la descendencia de una mujer no es proporcional al número de sus amantes, por lo que difícilmente podría haberse dado una selección sexual como la que conduce a la exageración de los caracteres secundarios masculinos.

La selección sexual (por competencia espermática) sí puede explicar la anatomía genital del macho humano. En este caso la influencia de la ideología no contribuye a dar por buena una propuesta espuria o discutible, sino a rechazar de manera acrítica una hipótesis plausible, porque una competencia espermática (o, en otras palabras, promiscuidad femenina) lo bastante significativa para condicionar la evolución de la anatomía sexual masculina es difícil de conciliar con el tópico de la tendencia femenina a la monogamia y la fidelidad. La contrapartida de este tópico, la tendencia masculina a la promiscuidad, también oscurece la interpretación evolutiva de la anatomía de la hembra humana y los criterios masculinos de belleza femenina, que son congruentes con un régimen de

emparejamiento a largo plazo y, por ende, con una naturaleza masculina esencialmente monógama.

Un sesgo ideológico prevalente en las explicaciones biólogistas de la homosexualidad es la concepción del homosexual como un intersexo. El homosexual manifiesta una intersexualidad conductual que se presupone innata y ligada a una feminización (o masculinización en el caso femenino) cerebral, mediada por un gen feminizador (o masculinizador). Pero, puesto que la orientación homosexual implica una esterilidad de facto, esta idea es poco compatible con la alta incidencia de la homosexualidad en comparación con otros síndromes hereditarios esterilizantes. Otro sesgo ideológico omnipresente en este tema, del que el anterior es una derivación, es la concepción de la masculinidad y la feminidad como principios opuestos y mutuamente excluyentes, de manera que cualquier expresión homosexual implica un menoscabo de la masculinidad o la feminidad. Este sesgo ideológico lleva a no considerar la posibilidad de que los contactos homosexuales formen parte de la interacción social habitual entre individuos (por lo demás heterosexuales) del mismo sexo, como ocurre en muchas especies donde la homosexualidad cumple una función social.

Por último, la influencia de los sesgos ideológicos señalados, en particular el del pretendido antagonismo fundamental entre los sexos, se deja sentir especialmente en el tratamiento evolucionista de la violencia sexual. Así, tanto la violación como el maltrato de la pareja en nuestra especie se asimilan a la cópula forzada y la coerción sexual observadas en otros animales, y se justifican mediante argumentos adaptacionistas simplistas que sólo toman en consideración el beneficio reproductivo para el macho, o el perjuicio para la hembra, y omiten el coste de la agresión sexual para los propios agresores: la posibilidad de lesiones graves producto de la violencia defensiva femenina (cuyo único límite es la

capacidad femenina de causar daño, a diferencia de la mucho más restringida violencia ofensiva masculina) y la pérdida de opciones de apareamiento (sobre todo en el caso de pérdida de la pareja).

La llamada violencia de género se contempla como la expresión de nuestra naturaleza «animal», y la evolución de códigos morales encaminados a reprimir la tendencia femenina al adulterio se contempla como la continuación de una tendencia evolutiva general. Ahora bien, si se razona en términos estrictamente individualistas, como manda la ortodoxia adaptacionista, estos convenios sociales no podrían evolucionar por selección darwiniana, porque el adulterio perjudica a los engañados tanto como beneficia a los engañadores. La interpretación evolucionista de la violencia sexual humana omite un punto fundamental, y es que somos la única especie que tiene conciencia de la conexión entre sexo y procreación.

En esta tesis he pretendido mostrar que las hipótesis sobre la evolución de la reproducción sexual, la diferenciación entre los sexos masculino y femenino, y las estrategias de apareamiento, están cargadas de prejuicios ideológicos que introducen sesgos indeseables en las justificaciones adaptacionistas de dichas hipótesis, a menudo derivadas de una aplicación poco rigurosa de la metodología adaptacionista, y promueven su aceptación acrítica. Pero, como espero haber demostrado, esta carga ideológica no constituye una carga teórica inherente al programa adaptacionista, sino que es posible «purgar» la teoría mediante una aplicación más rigurosa de la metodología adaptacionista, en particular el seleccionismo génico, para demostrar que el darwinismo no puede servir de base para la naturalización ni del machismo ni del feminismo, y reinterpretar los conflictos aparentes entre machos y hembras en términos de beneficio mutuo y estrategias evolutivamente estables. Por supuesto, esto no quiere decir que no existan conflictos de intereses particulares entre machos y

hembras concretos (como el que se establece entre una hembra adúltera y su consorte, o entre machos y hembras emparentados en un régimen poligínico), pero éstos no pueden interpretarse como casos particulares de ningún conflicto de intereses general y fundamental entre los sexos masculino y femenino.

Referencias

- Adams, D.B., A.R. Gold y A.D. Burt (1978), «Rise in female-initiated sexual activity at ovulation and its suppression by oral contraceptives», *New England Journal of Medicine* 229, págs. 1145-1150.
- Alatalo, R.V., A. Carlson, A. Lundberg y S. Ulfstrand (1981), «The conflict between male polygamy and female monogamy: the case of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*», *American Naturalist* 117, págs. 738-753.
- Alatalo, R.V., L. Gustafsson y A. Lundberg (1984), «High frequency of cuckoldry in pied and collared flycatchers», *Oikos* 42, págs. 41-47.
- Alatalo, R.V., K. Gottlander y A. Lundberg (1987), «Extra-pair copulations and mate guarding in the polyterritorial pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*», *Behaviour* 101, págs. 139-155.
- Alexander, R.D. (1987), *The Biology of Moral Systems*, Aldine de Gruiter, Nueva York.
- Alexander, R.D. y K.M. Noonan (1979), «Concealment of ovulation, parental care, and human social evolution», en *Evolutionary Biology and Human Social Behavior* (eds. N. Chagnon y W. Irons), Duxbury, North Scituate (Mass.), págs. 436-453.
- Andersson, M. (1982), «Female choice selects for extreme tail length in a widow bird», *Nature* 299, págs. 818-820.
- Arnqvist, G. y L. Rowe (2002), «Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects», *Nature* 415, págs. 787-789.
- Bagemil, B. (1999), *Biological Exuberance: Animal Homosexuality and Natural Diversity*, St. Martin's Press, Nueva York.

- Bailey, J.M., L. Willerman y C. Parks (1991), «A test of the maternal stress theory of human male homosexuality», *Archives of Sexual Behaviour* 20, págs. 277-293.
- Baker, R.R. (1996), *Sperm Wars*, Fourth Estate Limited, Londres. Trad. cast.: *Batallas en la cama*, Temas de hoy, Madrid, 1997.
- Baker, R.R. y M.A. Bellis (1988), «'Kamikaze' sperm in mammals?», *Animal Behaviour* 36, págs. 937-980.
- Baker, R.R. y M.A. Bellis (1993a), «Human sperm competition: ejaculate adjustment by males and the function of masturbation», *Animal Behaviour* 46, págs. 861-885.
- Baker, R.R. y M.A. Bellis (1993b), «Human sperm competition: ejaculate manipulation by females and a function of female orgasm», *Animal Behaviour* 46, págs. 911-928.
- Baker, R.R. y M.A. Bellis (1995), *Human Sperm Competition: Copulation, Masturbation and Infidelity*, Chapman & Hall, Londres.
- Barash, D.P. (1976), «Male response to apparent female adultery in the mountain bluebird (*Sialia currucoides*): an evolutionary interpretation», *American Naturalist* 110, págs. 1097-1101.
- Barash, D.P. (1977), *Sociobiology and Behavior*, Elsevier, Nueva York.
- Bateman, A.J. (1948), «Intra-sexual selection in *Drosophila*», *Heredity*, vol. 2, págs. 349-368.
- Bateson, P. (1982), «Preferences for cousins in Japanese quail», *Nature* 295, págs. 236-237.
- Baum, M.J., B.J. Everitt, J. Herbert y E.B. Keverne (1977), «Hormonal basis of proceptivity and receptivity in female primates», *Archives of Sexual Behavior* 6, págs. 173-192.
- Beach, F.A. (1974), «Human sexuality and evolution», en *Reproductive Behavior* (eds. W. Montagna y W.A. Sadler), Plenum Press, Nueva York, págs. 333-365.

- Beach, F.A. (1976), «Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals», *Hormones and Behavior* 7, págs. 105-138.
- Bell, G. (1982), *The Masterpiece of Nature*, Croom-Helm, Londres.
- Bellis, M.A. y R.R. Baker (1990), «Do females promote sperm competition?: data for humans», *Animal Behaviour* 40, págs. 997-999.
- Berger, J. (1985), «Instances of female-like behavior in a male ungulate», *Animal Behavior* 33, págs. 333-335.
- Bernstein, H. (1983), «Recombinational repair may be an important function of sexual reproduction», *Bioscience* 33, págs. 326-331.
- Birkhead, T.R. (1988), «Behavioral aspects of sperm competition in birds», *Adv. Stud. Behav.* 18, págs. 35-72.
- Birkhead, T.R. y A.P. Møller (1992), *Sperm Competition in Birds*, Academic Press, Londres.
- Blaicher, W., D. Gruber, C. Bieglmayer, A.M. Blaicher, W. Knogler, J.C. Huber (1999), «The role of oxytocin in relation to female sexual arousal», *Gynecologic and Obstetric Investigation* 47, págs. 125-126.
- Bleier, R. (1984), *Science and Gender: a Critique of Biology and its Theories on Women*, Pergamon Press, Nueva York.
- Blumenshine, R.J. y J.A. Cavallo (1992), «Carroñeo y evolución humana», *Investigación y Ciencia* 195, págs. 70-77.
- Blurton Jones, N., L. Smith, J. O'Connell, K. Hawkes y C. Kamuzora (1992), «Demography of the Hadza, an increasing and high density population of savanna foragers», *American Journal of Physical Anthropology* 89, págs. 159-181.
- Boake, C.R.B. y R.R. Capranica (1982), «Agressive signal in courtship chirps of a gregarious cricket», *Science* 218, págs. 580-582.
- Boorse, C. (1976), «Wright on functions», *Philosophical Review* 85, págs. 70-86.

- Borgia, G. (1979), «Sexual selection and the evolution of mating systems», en *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects* (eds. M.S. Blum y N.A. Blum), Academic Press, Nueva York.
- Boyce, M.S. (1990), «The Red Queen visits sage grouse leks», *American Zoologist* 30, págs. 263-270.
- Braithwaite, L.W. (1981), «Ecological studies of the black swan III: behavior and social organization», *Australian Wildlife Research* 8, págs. 135-146.
- Bremermann, H.J. (1987), «The adaptive significance of sexuality», en *The Evolution of Sex and its Consequences* (ed. S.C. Stearns), Birkhauser, Basilea.
- Brereton, A.R. (1995), «Coercion-defense hypothesis: the evolution of primate sociality», *Folia Primatologica* 64, págs. 207-214.
- Bruen, J., W. Winkel y T. Lubjuhn (1999), «High rate of mismatched paternity in three communal bigynous pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* broods», *Ibis* 141(4), págs. 683-686.
- Burley, N. (1979), «The evolution of concealed ovulation», *American Naturalist* 114, págs. 835-858.
- Burt, A. y G. Bell (1987), «Mammalian chiasma frequencies as a test of two theories of recombination», *Nature* 326, págs. 803-805.
- Burton, E.D. (1971), «Sexual climax in female *Macaca mulatta*», en *Proceedings of the 3rd International Congress of Primatology*, (eds. J. Biegert y W. Leutenegger), vol. 3, S. Karger, Basilea, págs. 180-191.
- Buskirk, R.E., C. Frohlich y K.G. Ross (1984), «The natural selection of sexual cannibalism», *The American Naturalist* 123, págs. 612-625.
- Buss, D.M. (1994), *The Evolution of Desire: Strategies of Human Mating*, BasicBooks, Nueva York. Trad. Cast.: *La evolución del deseo*, Alianza, Madrid, 1996.

- Buss, D.M. y D.P. Schmitt (1993), «Sexual strategies theory: an evolutionary perspective on human mating», *Psychological Review* 100, págs. 204-232.
- Cardín, A. (1984), *Guerreros, chamanes y travestis*, Tusquets, Barcelona.
- Carlson, A., A.A. Ehrhardt y E. Ferris (1993), «Gender verification in competitive sports», *Sports Medicine* 16, págs. 305-315.
- Chagnon, N.A. (1983), *Yanomamo: The Fierce People*, Holt, Rinehart & Winston, Nueva York.
- Chaiken, S. (1979), «Communicator physical attractiveness and persuasion», *Journal of Personality and Social Psychology* 37, págs. 1387-1397.
- Cherry, M.I. (1990), «Tail length and female choice», *Trends in Ecology and Evolution* 6, págs. 349-350.
- Chevalier-Skolnikoff, S. (1974), «Male-female, female-female, and male-male sexual behavior in the stumptail monkey, with special attention to the female orgasm», *Archives of Sexual Behavior* 3, págs. 95-116.
- Clarke, B.C. (1979), «The evolution of genetic diversity», *Proceedings of the Royal Society of London B* 205, págs. 453-474.
- Clifford, M.M. (1975), «Physical attractiveness and academic performance», *Child Study Journal* 4, págs. 201-209.
- Clifford, M.M. y E. Walster (1973), «Research note: The effects of physical attractiveness on teacher expectations», *Sociology of Education* 46, págs. 248-258.
- Colmenares, F. (1996), *Etología, psicología comparada y comportamiento animal*, Síntesis, Madrid.
- Connor, R.C., R.A. Smolker y A.F. Richards (1992), «Dolphin alliances and coalitions», en *Coalitions and Alliances in Humans and other Animals* (eds. A.H. Harcourt y F.B.M. de Waal), Oxford University Press, Oxford.

- Conrad, M. (1983), *Adaptability: The Significance of Variability from Molecule to Ecosystem*, Academic Press, Nueva York, págs. 51-78.
- Counts, D., J.K. Brown y J.C. Campbell (1992), *Sanctions and Sanctuary: Cultural Perspectives on the Beating of Wives*, Westview Press, Boulder.
- Crews, D. (1994), «Constraints to parthenogenesis», en *The Differences Between the Sexes* (eds. R.V. Short y E. Balaban), Cambridge University Press, Cambridge.
- Crow, J.F. y M. Kimura (1965), «Evolution in sexual and asexual populations», *American Naturalist* 99, págs. 439-450.
- Cuéllar, O. (1971), «Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard, *Cnemidophorus uniparens*», *Journal of Morphology* 133, págs. 139-165.
- Cummins, R. (1975), «Functional analysis», *Journal of Philosophy* 72, págs. 741-764.
- Dahl, J.F. (1986), «Cyclic perineal swelling during the intermenstrual intervals of captive female pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*)», *Journal of Human Evolution* 15, págs. 369-385.
- Daly, M. (1979), «Why don't male mammals lactate?», *Journal of Theoretical Biology* 78, págs. 325-345.
- Daly, M. y M. Wilson (1983), *Sex, Evolution and Behavior*, Wadsworth, Belmont.
- Daly, M. y M. Wilson (1988), *Homicide*, Aldine, Nueva York.
- Dawkins, R. (1989), *The Selfish Gene* (2^a ed.), Oxford University Press, Oxford. Trad. cast.: *El gen egoísta*, Salvat, Barcelona, 1993.
- Dawkins, R. (1998): *Unweaving the Rainbow*, Penguin, Londres. Trad. cast.: *Destejiendo el arcoiris*, Tusquets, Barcelona, 2000.
- Dawkins, R. y T.R. Carlisle (1976), «Parental investment, mate desertion and a fallacy», *Nature* 262, págs. 131-133.

- Dawkins, R. y J.R. Krebs (1978), «Animal signals: information or manipulation», en *Behavioural Ecology* (eds. J.R. Krebs y N.B. Davies), Blackwell, Oxford.
- Dennett, D. (1995), *Darwin's Dangerous Idea*, Simon & Schuster, Nueva York. Trad. Cast.: *La peligrosa idea de Darwin*, Galaxia Gutenberg, Barcelona, 1999.
- DeSantis, A. y W.A. Kayson (1997), «Defendant's characteristics of attractiveness, race and sex and sentencing decisions», *Psychological Reports* 81, págs. 679-683.
- De Waal, F.B.M. (1982), *Chimpanzee Politics: Power and Sex among Apes*, Harper & Row, Nueva York. Trad. cast.: *La política de los chimpancés*, Alianza, Madrid, 1993.
- De Waal, F.B.M. (1989), «Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees», *Journal of Human Evolution* 18, págs. 433-459.
- De Waal, F.B.M. y F. Lanting (1997), *Bonobo: The Forgotten Ape*, University of California Press, Berkeley.
- Diamond, J. (1997), *Why Is Sex Fun?*, Weidenfeld & Nicolson, Londres. Trad. cast.: *¿Por qué es divertido el sexo?*, Debate, Madrid, 1999.
- Diamond, M. y M.D. Sigmundson (1997), «Sex reassignment at birth», *Arch. Pediatr. Adolesc. Med.* 151, págs. 298-303.
- Dion, K.K. (1972), «Physical attractiveness and evaluation of children's transgressions», *Journal of Personality and Social Psychology* 24, págs. 207-213.
- Dion, K.K., E. Berscheid y E. Walster (1972), «What is beautiful is good», *Journal of Personality and Social Psychology* 24, págs. 285-290.
- Dörner, G. (1981a), «Sex hormones and neurotransmitters as mediators for sexual differentiation of the brain», *Endokrinologie* 78, págs. 129-138.
- Dörner, G. (1981b), «Sexual differentiation of the brain», *Vitamins and Hormones* 38, págs. 325-381.
- Dörner, G., T. Geier, L. Ahrens, L. Krell, G. Münx, H. Sieler, E. Kittner y H. Müller (1980), «Prenatal stress as

- possible aetiogenetic factor of homosexuality in human males», *Endokrinologie* 75, págs. 365-386.
- Dörner, G., B. Schenk, B. Schmiedel y L. Ahrens (1983), «Stressful events in prenatal life of bi- and homosexual men», *Experimental and Clinical Endocrinology* 81, págs. 83-87.
- Doty, R.L., M. Ford y G. Preti (1975), «Changes in the intensity and pleasantness of human vaginal odors during the menstrual cycle», *Science* 190, págs. 1316-1318.
- Dover, K.J. (1980), *Greek homosexuality*, Vintage, Nueva York.
- Dunbar, R.I.M. (1988), *Primate Social Systems*, Cornell University Press, Ithaca.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1987), *Guerra y paz*, Salvat, Barcelona.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1993), *Biología del comportamiento humano*, Alianza, Madrid.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1995), *Amor y odio*, Salvat, Barcelona.
- Emlen, S.T., P.H. Wrege y M.S. Webster (1998), «Cuckoldry as a cost of polyandry in the sex-role reversed wattled jacana», *Proceedings of The Royal Society of London B* 265, págs. 2359-2364.
- Etcoff, N. (1999), *Survival of the Prettiest: The Science of Beauty*, Doubleday, Nueva York.
- Evans-Pritchard, E.E. (1970), «Sexual inversion among the azande», *American Anthropologist* 72, págs. 1428-1434.
- Fisher, H. (1992), *Anatomy of Love*, W.W. Norton & Co., Nueva York. Trad. cast.: *Anatomía del amor*, Anagrama, Barcelona, 1994.
- Fisher, R.A. (1930), *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon, Oxford.
- Foley, R.A. y P.C. Lee (1989), «Finite social space, evolutionary pathways and reconstructing hominid behaviour», *Science* 243, págs. 901-905.
- Folstad, I. y A.J. Karter (1992), «Parasites, bright males and the immunocompetence handicap», *American Naturalist* 139, 603-622.

- Fontdevila, A. y A. Moya (1999), *Introducción a la genética de poblaciones*, Síntesis, Madrid.
- Fontdevila, A. y A. Moya (2003), *Evolución: origen, adaptación y divergencia de las especies*, Síntesis, Madrid.
- Fox, C.A., H.S. Wolff y J.A. Baker (1970), «Measurement of intravaginal and intrauterine pressures during human coitus by radio telemetry», *Journal of Reproductive Fertilization* 22, págs. 243-251.
- Fox, C.A. y B. Fox (1971), «A comparative study of coital physiology, whith special reference to the sexual climax», *Journal of Reproductive Fertilization* 24, págs. 319-336.
- Francis, C.M., E.L.P. Anthony, J.A. Brunton y T.H. Kunz (1994), «Lactation in male fruits bats», *Nature* 367, págs. 691-692.
- Frank, L.G. (1997), «Evolution of genital masculinization: why do female hyaenas have such a large "penis"?», *Trends in Ecology and Evolution* 12, págs. 58-62.
- Frank, S.A. (1989), «The evolutionary dinamics of cytoplasmic male sterility», *American Naturalist* 133, págs. 345-376.
- Freeman-Gallant, C.R. (1997), «Extra-pair paternity in monogamous and polygynous savannah sparrows, *Passerculus sandwichensis*», *Animal Behaviour* 53, págs. 397-404.
- Gahr, M. (1994), «Brain structure: causes and consequences of brain sex», en *The Differences Between the Sexes* (eds. R.V. Short y E. Balaban) Cambridge University Press, Cambridge.
- Galdikas, B. (1981), «Orang-utan reproduction in the wild», en *Reproductive Biology of the Great Apes* (ed. C.E. Graham), Academic Press, Nueva York, págs. 281-300.
- Gangestad, S.W. y D.M. Buss (1993), «Pathogen prevalence and human mate preference», *Ethology and Sociobiology* 14, págs. 89-96.
- Geist, V. (1971), *Mountain Sheep: A Study in Behavior and Evolution*, Univ. Chicago Press, Chicago.

- Gelber, M.G. (1986), *Gender and Society in the New Guinea Highlands: An Anthropological Perspective on Antagonism Toward Women*, Westview Press, Boulder.
- Ghiglieri, M.P. (1999), *The Dark Side of Man: Tracing the Origins of Male Violence*, Perseus Books, Reading. Trad. cast.: *El lado oscuro del hombre*, Tusquets, Barcelona, 2005.
- Ghiselin, M.T. (1974), *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*, University of California Press, Berkeley.
- Gil-Burmann, C., F. Peláez y S. Sánchez (1997), «Factores ecológicos y sistemas sociales de los primates», en *Etología: bases biológicas de la conducta animal y humana* (eds. F. Peláez y J. Veà), Pirámide, Madrid.
- Gillis, J.S. y W.E. Avis (1980), «The male-taller norm in mate selection», *Personality and Social Psychology Bulletin* 6, págs. 396-401.
- Goldfoot, D.A., H. Westerborg-van Loon, W. Groeneveld y A.K. Slob (1980), «Behavioral and physiological evidence of sexual climax in the female stump-tailed macaque (*Macaca arctoides*)», *Science* 208, págs. 1477-1479.
- Gomendio, M. y E.R.S. Roldán (1993), «Mechanisms of sperm competition: linking physiology and behavioural ecology», *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 8, págs. 95-100.
- Goodall, J. (1977), «Infant killing and cannibalism in free-living chimpanzees», *Folia Primatologica* 28, págs. 259-282.
- Goodall, J. (1986), *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*, Belknap Press, Cambridge (Mass.).
- Gould, S.J. (1977), *Ontogeny and Phylogeny*, Harvard University Press, Cambridge (Mass.).
- Gould, S.J. (1983), *Hens' Teeth and Horse's Toes*, W.W. Norton, Nueva York. Trad. cast.: *Dientes de gallina y dedos de caballo*, Hermann Blume, Madrid, 1984.
- Gould, S.J. (1991), «Male nipples and clitoral ripples», en *Bully for Brontosaurus*, W.W. Norton, Nueva York. Trad.

- cast.: «Pezones masculinos y ondas clitorídeas», en *Brontosaurus y la nalga del ministro*, Crítica, Barcelona, 1993.
- Gould, S.J. y E. Vrba (1981), «Exaptation: a missing term in the science of form», *Paleobiology*, vol. 8, págs. 4-15.
- Gould, S.J. y R.W. Lewontin (1979), «The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme», *Proceedings of the Royal Society of London B*, vol. 205, págs. 581-598.
- Gouyon, P.H. y D. Couvet (1987), «A conflict between two sexes, females and hermaphrodites», en *The Evolution of Sex and its Consequences* (ed. S.C. Stearns), Birkhauser, Basilea.
- Goy, R.W., K. Wallen y D.A Goldfoot (1974), «Social factors affecting the development of mounting behaviour in male rhesus monkeys», en *Reproductive Behaviour* (eds. W. Montagna y W.A. Sadler), Plenum Press, Nueva York, págs. 223-247.
- Grammer, K. y R. Thornhill (1994), «Human (*Homo sapiens*) facial attractiveness and sexual selection: the role of symmetry and averageness», *Journal of Comparative Psychology* 108, págs. 233-242.
- Graziano, W., T. Brothen y E. Berscheid (1978), «Height and attraction: do men see women eye to eye?», *Journal of Personality* 46, págs. 128-145.
- Green, R. (1978), «Sexual identity of 37 children raised by homosexual or transexual parents», *American Journal of Psychiatry* 135, págs. 692-697.
- Greenberg, D. (1986), «Why was the berdache ridiculed?», en *Anthropology and Homosexual Behavior* (ed. E. Blackwood), Haworth Press, Nueva York.
- Gurven, M., K. Hill, H. Kaplan, A. Hurtado y R. Lyles (2000), «Food transfers among Hiwi foragers of Venezuela - tests of reciprocity», *Human Ecology* 28, págs. 171-218.

- Hamer, D. y P. Copeland (1994), *The Science of Desire: The Search of the Gay Gene and the Biology of Behavior*, Simon & Schuster, Nueva York.
- Hamer, D., S. Hu, V.L. Magnuson, N. Hu y A.M. Pattatucci (1993), «A linkage between DNA markers on the X chromosome and male sexual orientation», *Science* 291, págs. 321-327.
- Hamilton, W.D. (1964), «The genetical evolution of social behavior, I, II», *Journal of Theoretical Biology* 7, págs. 1-52.
- Hamilton, W.D. (1967), «Extraordinary sex ratios», *Science* 156, págs. 477-488.
- Hamilton, W.D. (1990), «Mate choice near and far», *American Zoologist* 30:341-351.
- Hamilton, W.D., R. Axelrod y R. Tanese (1990), «Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review)», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, vol. 87, págs. 3566-3573.
- Hamilton, W.D. y M. Zuk (1982), «Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?», *Science* 218, págs. 384-387.
- Harcourt, A.M., P.H. Harvey, S.G. Larson y R.V. Short (1981), «Testis weight, body weight and breeding system in primates», *Nature* 293, págs. 55-57.
- Hawkes, K. (1990), «Why do men hunt? Benefits for risky choices», en *Risk and Uncertainty in Tribal and Peasant Economies* (ed. E. Cashdan), Westview Press, Boulder (Colo.).
- Hawkes, K. (1993), «Why hunter gatherers work: an ancient version of the problem of public goods», *Current Anthropology* 34, págs. 341-361.
- Hawkes, K., (1995), «Foraging differences between men and women», en *The Archaeology of Human Ancestry* (eds. J. Steele y S. Shennan), Routledge, Londres.
- Hawkes, K., J.F. O'Connell y N.G. Blurton Jones (1991), «Hunting income patterns among the Hadza: big game, common

- goods, foraging goals and the evolution of the human diet», *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B-334, págs. 243-251.
- Hawkes, K., J. O'Connell y N. Blurton Jones (1997), «Hadza women's time allocation, offspring provisioning, and the evolution of long postmenopausal life spans», *Current Anthropology* 38, págs. 551-577.
- Hendricks, S.E., B. Graber y J.F. Rodríguez-Sierra (1989), «Neuroendocrine responses to exogenous estrogen: no differences between heterosexual and homosexual men», *Psychoneuroendocrinology* 14, págs. 177-185.
- Herdt, G. (1987), *The Sambia: Ritual and Custom in New Guinea*, Holt, Rinehart & Winston, Nueva York.
- Hewlett, B. (1991), *Intimate Fathers: The Nature and Context of Aka Pygmy Paternal Infant Care*, Univ. Michigan Press, Ann Arbor.
- Hill, K. (1992), «Hunting and human evolution», *Journal of Human Evolution* 11, págs. 521-544.
- Hill, K. y M. Hurtado (1996), *Ache Life History*, Aldine de Gruyter, Nueva York.
- Hill, K. y H. Kaplan (1988), «Tradeoffs in male and female reproductive strategies among the Ache», en *Human Reproductive Behavior* (eds. L. Betzig, M. B. Mulder y P. Turke), Cambridge University Press, Cambridge, págs. 277-305.
- Hill, K. y H. Kaplan (1993), «On why male foragers hunt and share food», *Current Anthropology* 34, págs. 701-706.
- Hinsz, V.B. (1989), «Facial resemblance in engaged and married couples», *Journal of Social and Personal Relationships* 6, págs. 223-229.
- Hiraiwa-Hasegawa, M. (1988), «Adaptive significance of infanticide in primates», *Trends in Ecology and Evolution* 3, págs. 102-105.
- Hite, S. (1976), *The Hite Report*, Macmillan, Nueva York. Trad. cast.: *El informe Hite*, Plaza & Janés, Barcelona, 1996.

- Howell, N. (1979), *Demography of the Dobe !Kung*, Academic Press, Nueva York.
- Hrdy, S.B. (1977), *The Langurs of Abu*, Harvard University Press, Cambridge (Mass.).
- Hrdy, S.B. (1981), *The Woman that Never Evolved*, Harvard University Press, Cambridge (Mass.).
- Huber, R. y M. Martys (1993), «Male-male pairs in greylag geese (*Anser anser*)», *Journal für Ornithologie* 134, págs. 155-164.
- Hurst, L.D. y W.D. Hamilton (1992), «Cytoplasmic fusion and the nature of sexes», *Proceedings of the Royal Society of London B* 247, págs. 189-207.
- Idani, G. (1991), «Social relationships between immigrant and resident bonobo (*Pan paniscus*) females at Wamba», *Folia Primatologica* 57, págs. 83-95.
- Imperato-McGinley, J., M. Miller, J.D. Wilson, R.E. Peterson, C. Shackleton y D.C. Gajdusek (1991), «A cluster of male pseudohermaphrodites with 5-alfa-reductase deficiency in Papua New Guinea», *Clinical Endocrinology* 34, págs. 293-298.
- Imperato-McGinley, J., R.E. Peterson, T. Gautier y E. Sturla (1979), «Androgens and the evolution of male-gender identity among male pseudohermaphrodites with 5-alfa-reductase deficiency», *New England Journal of Medicine* 300, págs. 1233-1237.
- Iwasa, Y., A. Pomiankowski y S. Nee (1991), «The evolution of costly mate preferences. II: The handicap principle», *Evolution* 45, págs. 1431-1442.
- Jackson, L.A., J.E. Hunter y C.N. Hodge (1995), «Physical attractiveness and intellectual competence: a meta-analytic review», *Social Psychology Quarterly* 58, págs. 108-122.
- Jakson, L.A. (1992), *Physical Appearance and Gender: Sociobiological and Sociocultural Perspectives*, University of New York Press, Albany.

- Jankowiak, W.R. y E.F. Fisher (1992), «A cross-cultural perspective on romantic love», *Ethnology* 31, págs. 149-155.
- Jenni, D.A. (1974), «Evolution of polyandry in birds», *American Zoologist* 14, págs. 129-144.
- Jenni, D.A. y G. Collier (1972), «Polyandry in the American jacana, Jacana spinosa», *Auk* 89, págs. 743-789.
- Johnson, L.K. (1982), «Sexual selection in a brentid weevil», *Evolution* 36, págs. 251-262.
- Jones, D. (1995), «Sexual selection, physical attractiveness, and facial neoteny», *Current Anthropology* 36, págs. 723-748.
- Kano, T. (1992), *The Last Ape: Pygmy Chimpanzee Behavior and Ecology*, Stanford University Press, Stanford.
- Kaplan, H. y K. Hill (1985a), «Food sharing among Aché foragers: test of explanatory hypotheses», *Current Anthropology* 26, págs. 223-245.
- Kaplan, H. y K. Hill (1985b), «Hunting ability and reproductive success among male Ache foragers», *Current Anthropology* 26, págs. 131-133.
- Kaplan, H. y K. Hill (1992), «Human subsistence behavior», en *Evolution, Ecology and Human Behavior* (eds. E.A. Smith y B. Winterhalder), Aldine, Chicago.
- Kempenaers, B., G.R. Verheyen, M. Van den Broeck, T. Burke, C. Van Broeckhoven, A.A. Dhondt (1992), «Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit», *Nature* 357, págs. 494-496.
- Kempenaers, B., G.R. Verheyen, A.A. Dhondt (1995), «Mate guarding and copulation behavior in monogamous and polygynous blue tits: do males follow a best-of-a-bad-job strategy?», *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36, págs. 33-42.
- Kenrick, D.T. y R.C. Keefe (1992), «Age preferences in mates reflect sex differences in human reproductive strategies», *Behavioral and Brain Sciences* 15, págs. 75-133.

- Kiltie, R.A. (1982), «On the significance of menstrual synchrony in closely associated women», *American Naturalist* 119, págs. 414-419.
- King, M.C. (1993), «Sexual orientation and the X», *Nature* 364, págs. 288-289.
- Kinsey, A.C., W.B. Pomeroy y C.E. Martin (1948), *Sexual Behavior in the Human Male*, Saunders, Filadelfia.
- Kinsey, A.C., W.B. Pomeroy, C.E. Martin y P.H. Gebhard (1953), *Sexual Behavior in the Human Female*, Saunders, Filadelfia.
- Kirkpatrick, M. (1982), «Sexual selection and the evolution of female choice», *Evolution* 36, págs. 1-12.
- Kirkpatrick, M. (1985), «The evolution of female choice and male parental investment in polygynous species: the demise of the "sexy son"», *American Naturalist* 125, págs. 788-810.
- Kleiman, D.G. (1977), «Monogamy in mammals», *Quarterly Review of Biology* 52, págs. 39-69.
- Kodric-Brown, A. y J.H. Brown (1984), «Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection», *American Naturalist* 124, págs. 309-323.
- Kondrashov, A.S (1982), «Selection against harmful mutations in large sexual and asexual populations», *Genetic Research* 40, págs. 325-332.
- Kondrashov, A.S (1988), «Deleterious mutations and the evolution of sexual reproduction», *Nature* 336, págs. 435-440.
- Kondrashov, A.S y J.F. Crow (1991), «Haploidy or diploidy: which is better?», *Nature* 351, págs. 313-314.
- Kruuk, H., *The spotted hyena*, University of Chicago Press, Chicago, 1972.
- Langlois, J.H., J.M. Ritter, R.J. Casey y D.B. Sawin (1995), «Infant attractiveness predicts maternal behaviors and attitudes», *Developmental Psychology* 31, págs. 464-472).
- Langlois, J.H. y L.A. Roggman (1990), «Attractive faces are only average», *Psychological Science* 1, págs. 115-121.

- Langlois, J.H., L.A. Roggman y L. Musselman (1994), «What is average and what is not average about attractive faces», *Psychological Science* 5, págs. 214-220.
- LeBoeuf, B.J. (1974), «Male-male competition and reproductive success in elephant seals», *American Zoologist*, vol. 14, págs. 163-176.
- LeVay, S. (1991), «A difference in hypothalamic structure between heterosexual and homosexual men», *Science* 253, págs. 1034-1037.
- LeVay, S. (1993), *The Sexual Brain*, MIT Press, Cambridge. Trad. esp.: *El cerebro sexual*, Alianza, Barcelona, 1995.
- Liebowitz, M.R. (1983), *The Chemistry of Love*, Little, Brown & Co., Boston.
- Lindburg, D.G. (1983), «Mating behavior and estrus in the indian rhesus monkey», en *Perspectives on Primate Biology* (ed. P.K. Seth), Today and Tomorrow, Nueva Delhi.
- Lockard, D. (1986), «The lesbian community: an anthropological approach», en *Anthropology and homosexual behavior* (ed. E. Blackwood), Haworth Press, Nueva York.
- Lovejoy, C.O. (1981), «The origin of man», *Science* 211, págs. 341-350.
- Low, B.S., R.D. Alexander y K.M. Noonan (1987), «Human hips, breasts and buttocks: is fat deceptive?», *Ethology and Sociobiology* 8, págs. 249-257.
- Lyttle, T.W., L.M. Sandler, T. Prout y D.D. Perkins (1991), «The genetics and evolutionary biology of meiotic drive», *American Naturalist* 137, págs. 281-456.
- Malo de Molina, C., J.M. Valls y A. Pérez (1988), *La conducta sexual de los españoles*, Ediciones B, Barcelona.
- Manning, J.T. (1995), «Fluctuating asymmetry and body weight in men and women: implications for sexual selection», *Ethology and Sociobiology* 16, págs. 145-153.
- Manson, J. (1994), «Male aggression: a cost of female mate choice in Cayo Santiago rhesus macaques», *Animal Behaviour* 48, págs. 473-475.

- Margulis, L. (1981), *Symbiosis in Cell Evolution*, W.H. Freeman, San Francisco.
- Margulis, L. y D. Sagan (1986), *Origins of Sex*, Yale University Press, New Haven.
- Margulis, L. y D. Sagan (1997), *What is sex?*, Nevraumont, Nueva York. Trad. cast.: *¿Qué es el sexo?*, Tusquets, Barcelona, 1998.
- Marshall, D.S. (1971), «Sexual behavior on Mangaia», en *Human Sexual Behavior* (eds. D.S. Marshall y R.C. Suggs), Basic Books, Nueva York.
- Martin, S.G. (1974), «Adaptations for polygynous breeding in the bobolink, *Dolichonyx oryzivorus*», *American Zoologist* 14, págs. 109-119.
- Maslin, P.T. (1971), «Parthenogenesis in reptiles», *American Zoologist* 11, págs. 361-380.
- Maynard Smith, J. (1976), «A short term advantage for sex and recombination through sib-competition», *Journal of Theoretical Biology* 63, págs. 245-248.
- Maynard Smith, J. (1978), *The Evolution of Sex*, Cambridge University Press, Cambridge (Mass.).
- Maynard Smith, J. (1982), *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Mazzella, R. y A. Feingold (1994), «The effects of physical attractiveness, race, socioeconomic status, and gender of defendants and victims on judgments of mock jurors: a meta-analysis», *Journal of Applied Social Psychology* 24, págs. 1315-1344.
- McClintock, M.K. (1971), «Menstrual synchrony and suppression», *Nature* 229, págs. 244-245.
- McCracken, K.G., R.E. Wilson, P.J. McCracken y K.P. Johnson (2000), «Are ducks impressed by drakes' display?», *Nature* 413, págs. 128.
- McGrew, W.C. (1979), «Evolutionary implications of sex differences in chimpanzee predation and tool-use», en *The*

- Great Apes (eds. D.A. Hamburg y E.R. McCown), Benjamin/Cummings, Menlo Park (Cal.).
- McHenry, H.M. (1992), «How big were early hominids?», *Evolutionary Anthropology* 1, págs. 15-20.
- McNamara, K.J. (1997), *Shapes of Time: The Evolution of Growth and Development*, The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Messenger, J.C. (1971), «Sex and repression in an Irish folk community», en *Human Sexual Behavior* (eds. D.S. Marshall y R.C. Suggs), Basic Books, Nueva York.
- Michael, R.P., R.W. Bonsall y P. Warner (1974), «Human vaginal secretions: volatile fatty acid content», *Science* 186, págs. 1217-1219.
- Michod, R.E. (1995), *Eros and Evolution: A Natural Philosophy of Sex*, Addison-Wesley, Reading (Mass.).
- Milton, K. (1985), «Mating patterns of wooly spider monkeys, *Brachyteles arachnoides*: implications for female choice», *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17, págs. 53-59.
- Mitani, J.C. (1985), «Mating behaviour of male orangutans in the Kutai Game Reserve, Indonesia», *Animal Behaviour* 33, págs. 392-402.
- Møller, A.P. (1987), «Intruders and defenders on avian breeding territories: the effect of sperm competition», *Oikos* 48, págs. 47-54.
- Møller, A.P. (1988), «Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow», *Nature* 332, págs. 640-642.
- Møller, A.P. (1990), «Effects of a haematophagous mite on secondary sexual tail ornaments in the barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of the Hamilton and Zuk hypothesis», *Evolution* 44, págs. 771-784.
- Møller, A.P. (1992), «Female preference for symmetrical male sexual ornaments», *Nature* 357, págs. 238-240.
- Møller, A.P. y A. Pomiankowski (1993), «Fluctuating asymmetry and sexual selection», *Genetica* 89, págs. 267-279.

- Møller, A.P. y R. Thornhill (1998), «Bilateral symmetry and sexual selection: a meta-analysis», *American Naturalist* 151, págs. 174-192.
- Money, J. (1986), *Lovemaps: Clinical Concepts of Sexual/Erotic Health and Pathology, and Gender Transposition in Childhood, Adolescence and Maturity*, Irvington Publishers, Nueva York.
- Money, J. y A.A. Ehrhardt (1972), *Man and Woman, Boy and Girl: the Differentiation of Gender from Conception to Maturity*, Johns Hopkins Press, Baltimore.
- Moore, H.D.M., M. Martin y T.R. Birkhead (1999), «No evidence of killer sperm or other selective interactions between human spermatozoa in ejaculates of different males *in vitro*», *Proceedings of the Royal Society of London B* 266(1436), págs. 2343-2350.
- Morris, D. (1967), *The Naked Ape*, McGraw-Hill, Nueva York. Trad. cast.: *El modo desnudo*, Plaza & Janés, Barcelona, 1968.
- Muller, H.J. (1964), «The relation of recombination to mutational advance», *Mutation Research* 1, págs. 2-9.
- Murphy, Y. y R.F. Murphy (1985), *Women of the Forest*, Columbia University Press, Nueva York.
- Nishida, T. y K. Kawanaka (1985), «Whitin-group cannibalism by adult male chimpanzees», *Primates* 2(3), págs. 274-284.
- Nitecki, M.H. y D.V. Nitecki (1994), *Origins of Anatomically Modern Humans*, Plenum Press, Nueva York.
- Nunn, C. (1999), «The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signal hypothesis», *Animal Behaviour* 58, págs. 229-246.
- O'Connell, H.E., J.M. Hutson, C.R. Anderson y R.J. Plenter (1998), «Anatomical relationship between the urethra and the clitoris», *Journal of Urology* 159, págs. 1892-1897.
- Oi, T. (1991), «Non-copulatory mounting of wild pig-tailed macaques (*Macaca nemestrina nemestrina*) in West Sumatra, Indonesia», en *Primateology Today* (eds. A. Ehara, T.

- Kimura, O. Takenata y M. Iwamoto), Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Orians, G.H. (1969), «On the evolution of mating systems in birds and mammals», *American Naturalist* 103, págs. 589-603.
- Oring, L.W., D.B. Lank y Stephen J. Maxson (1983), «Population studies of the polyandrous Spotted Sandpiper», *Auk* 100, págs. 272-285.
- Parish, A.R. (1996), «Female relationships in bonobos (*Pan paniscus*): Evidence for bonding, cooperation and female dominance in a male-philopatric species», *Human Nature* 7, págs. 61-96.
- Parker, G.A. (1982), «Why are there so many tiny sperm? Sperm competition and the maintenance of two sexes», *Journal of Theoretical Biology* 96, págs. 281-294.
- Peláez, F., S. Sánchez y C. Gil-Burmann (1996), «Supresión de la reproducción en primates», en *Etología, psicología comparada y comportamiento animal* (ed. F. Colmenares), Síntesis, Madrid.
- Peláez, F. y J. Veà (1997), *Etología: bases biológicas de la conducta animal y humana*, Pirámide, Madrid.
- Perrett, D.I., K.A. May y S. Yoshikawa (1994), «Facial shape and judgements of female attractiveness», *Nature* 368, págs. 239-242.
- Perrot, V., S. Richerd y M. Valero (1991), «Transition from haploidy to diploidy», *Nature* 351, págs. 315-317.
- Pomiankowski, A. (1987), «The costs of choice in sexual selection», *Journal of Theoretical Biology* 128, págs. 195-218.
- Pomiankowski, A., Y. Iwasa y S. Nee (1991), «The evolution of costly mate preferences. I: Fisher and biased mutation», *Evolution* 45, págs. 1422-1430.
- Pound, N. y M. Daly (2000), «Functional significance of human female orgasm still hypothetical», *Behavioral and Brain Sciences* 23(4), págs. 620-621.

- Price, E.C. (1992), «Sex and helping: reproductive strategies of breeding males and females cotton-top tamarins *Saguinus oedipus*», *Animal Behaviour* 43, págs. 717-728.
- Pruett-Jones, S.G., M.A. Pruett-Jones y H.I. Jones (1990), «Parasites and sexual selection in birds of paradise», *American Zoologist* 30, págs. 287-298.
- Qvarnström, A. y E. Forsgren (1998), «Should females prefer dominant males?», *Trends in Ecology and Evolution* 13, págs. 498-501.
- Rajpurohit, L.S. y V. Sommer (1991), «Sex differences in mortality among langurs (*Presbytis entellus*) of Jodhpur, Rajasthan», *Folia Primatologica* 56, págs. 17-27.
- Reed, C., T.G. O'Brien y M.F. Kinnaird (1997), «Male social behavior and dominance hierarchy in the Sulawesi crested black macaque (*Macaca nigra*)», *International Journal of Primatology* 18, págs. 247-260.
- Ritter, J.M., R.J. Casey y J.H. Langlois (1991), «Adults' responses to infants varying in appearance of age and attractiveness», *Child Development* 62, págs. 68-82.
- Ridley, M. (1994), *The Red Queen: Sex and the Evolution of Human Nature*, Macmillan, Nueva York.
- Ridley, M. (1996), *The Origin of Virtue*, Penguin Books, Londres.
- Scheib, J.E. (1996), «Women's choices of sperm donors: so many donors, so little information», *Human Behavior and Evolution Society Eight Annual Conference*, Northwestern University, Evanston, Illinois.
- Schlegel, A. y H. Barry (1986), «The cultural consequences of female contributions to subsistence», *American Anthropologist* 88, págs. 142-150.
- Shannon, C.E. (1948), «A mathematical theory of communication», *Bell System Tech.* 27, págs. 379-656.
- Short, R.V. (1979), «Sexual selection and its component parts, somatic and genital selection, as illustrated by man and

- great apes», *Advances in the Study of Behavior* 9, págs. 131-158.
- Short R.V. y E. Balaban (1994), *The differences between the sexes*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Sillén-Tullberg, B. y A.P. Møller (1993), «The relationship between concealed ovulation and mating systems in anthropoid primates: a phylogenetic analysis», *American Naturalist* 141, págs. 1-25.
- Singh, D. (1993), «Adaptive significance of female physical attractiveness: role of waist-to-hip ratio», *Journal of Personality and Social Psychology* 65, págs. 293-307.
- Singh, D. y S. Luis (1995), «Ethnic and gender consensus for the effect of waist-to-hip ratio on judgment of women's attractiveness», *Human Nature* 6, págs. 51-65.
- Singh, D. y R.K. Young (1995), «Body weight, waist-to-hip ratio, breasts, and hips: role in judgments of female attractiveness and desirability for relationships», *Ethology and Sociobiology* 16, págs. 483-507.
- Slagsvold, T., T. Amundsen, S. Dale y H. Lampe (1992), «Female-female aggression explains polyterritoriality in male pied flycatchers», *Animal Behaviour* 43, págs. 397-407.
- Slagsvold, T., S. Dale y H.M. Lampe (1999), «Does female aggression prevent polygyny? An experiment with pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*)», *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45, págs. 403-410.
- Small, M.F. (1993), *Female choices: sexual behavior of female primates*, Cornell University Press, Nueva York.
- Smith, R.L. (1984), «Human sperm competition», en *Sperm competition and the evolution of animal mating systems* (ed. R.L. Smith), Academic Press, Londres, págs. 601-660.
- Smuts, B. (1985), *Sex and Friendship in Baboons*, Aldine de Gruiter, Nueva York.
- Smuts, B. (1992), «Male aggression against women: an evolutionary perspective», *Human nature* 3, págs. 1-44.

- Smuts, B. (1995), «The evolutionary origins of patriarchy», *Human Nature* 6, págs. 1-32.
- Smuts B. y R.W. Smuts (1993), «Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications», *Advances in the Study of Behavior* 22, págs. 1-63.
- Smuts, R.W. (1993), «Fat, sex, class, adaptive flexibility and cultural change», *Ethology and Sociobiology* 13, págs. 523-542.
- Sober, E. (1993), *Philosophy of Biology*, Westview Press, Boulder (Colo.). Trad. Cast.: *Filosofía de la biología*, Alianza, Madrid, 1996.
- Soffer, O. (1994), «Ancestral lifeways in Eurasia: the Middle and Upper Paleolithic Records», en *Origins of Anatomically Modern Humans* (eds. M.H. Nitecki y D.V. Nitecki), Plenum Press, Nueva York, págs. 101-119.
- Sommer, V. (1987), «Infanticide among free-ranging langurs (*Presbytis entellus*) at Jodhpur (Rajasthan/India): Recent observation and a consideration of hypotheses», *Primates* 28, págs. 163-197.
- Stacey, P.B. (1979), «Kinship, promiscuity, and communal breeding in the acorn woodpecker», *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6, págs. 53-66.
- Stanford, C.B., J. Wallis, E. Mpongo y J. Goodall (1994), «Hunting decisions in wild chimpanzees», *Behaviour* 131, págs. 1-18.
- Stanford, C.B. (1999), *The Hunting Apes: Meat Eating and the Origin of Human Behavior*, Princeton University Press, Princeton.
- Stearns, S.C. (1987), *The Evolution of Sex and its Consequences*, Birkhauser, Basilea.
- Stein, E. (1998) «Essentialism and constructionism about sexual orientation», en *The Philosophy of Biology* (eds. D.L. Hull y M. Ruse), Oxford University Press, Oxford.

- Strassman, B.I. (1981), «Sexual selection, paternal care and concealed ovulation in humans, *Ethology and Sociobiology* 2, págs. 31-40.
- Strier, K.B. (1994), «Brotherhoods among atelins: kinship, affiliation, and competition», *Behaviour* 130, págs. 151-167.
- Sutherland, W.J. (1985), «Chance can produce a sex difference in variance in reproductive success and explain Bateman's data», *Animal Behaviour* 33, págs. 1349-1352.
- Symons, D. (1979), *The Evolution of Human Sexuality*, Oxford University Press, Nueva York.
- Szalay, F.S. (1994), «Hunting-scavenging protohominids: a model for hominids origins», *Man* 10, págs 420-429.
- Taylor, T. (1996), *The Prehistory of Sex*, Bantam Books, Nueva York.
- Teleki, G. (1973), *The Predatory Behavior of Wild Chimpanzees*, Bucknell University Press, Lewisburg.
- Thornhill, R. (1980), «Rape in *Panorpa* scorpionflies and a general rape hypothesis», *Animal Behaviour* 28, págs. 52-59.
- Thornhill, R. (1981), «*Panorpa* (Mecoptera: Panorpidae) scorpionflies: systems for understanding resource-defense polygyny and alternative male reproductive efforts», *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, págs. 355-386.
- Thornhill, R. y S.W. Gangestad (1993), «Human facial beauty: averageness, symmetry and parasite resistance», *Human Nature* 4, págs. 237-269.
- Thornhill, R. y S.W. Gangestad (1994), «Human fluctuating asymmetry and sexual behavior», *Psychological Science* 5, págs. 297-302.
- Thornhill, R. y S.W. Gangestad (1996), «The evolution of human sexuality», *Trends in Ecology and Evolution* 11, págs. 98-102.

- Thornhill, R., S.W. Gangestad y R. Comer (1995), «Human female orgasm and mate fluctuating asymmetry», *Animal Behaviour* 50, págs. 1601-1615.
- Thornhill, R. y N.W. Thornhill (1983), «Human rape: an evolutionary analysis», *Ethology and Sociobiology* 11, págs. 113-129.
- Tovee, M.J., S.M. Mason, J.L. Emery, S.E. McClusky y E.M. Cohen-Tovee (1997), «Supermodels: stick insects or hourglasses?», *Lancet* 350, págs. 1474-1475.
- Trivers, R.L. (1972), «Parental investment and sexual selection», en *Sexual Selection and The Descent of Man 1871-1971* (ed. B. Campbell), Aldine, Chicago, págs. 136-179.
- Tutin, C.E.G. y P.R. McGinnis (1981), «Chimpanzee reproduction in the wild», en *Reproductive Biology of the Great Apes: Comparative and Biomedical Perspectives* (ed. C.E. Graham), Academic Press, Nueva York, págs. 239-264.
- Udry, J.R. y N.M. Morris (1968), «Distribution of coitus in the menstrual cycle», *Nature* 220, págs. 593-596.
- Van Lawick, H. (1974), *Solo: The Story of an African Wild Dog*, Houghton Mifflin Co., Boston.
- Vasey, P.L. (1998), «Female choice and inter-sexual competition for female sexual partners in japanese macaques», *Behaviour* 135, págs. 1-19.
- Veiga, J.P. (1990), «Infanticide by male and female house sparrows», *Animal Behaviour* 39, págs. 496-502.
- Veiga, J. (1992), «Why are house sparrows predominantly monogamous? A test of hypotheses», *Animal Behaviour* 43, págs. 361-370.
- Verner, J. y M.F. Willson (1966), «The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds», *Ecology* 47, págs. 143-147.
- Vrba, E. (1988), «Late Pliocene climatic events and hominid evolution», en *Evolutionary History of «Robust»*

- Australopithecines* (ed. F. Grine), Aldine de Gruyter, Nueva York, 1988.
- Wagensberg, J. (2000), «Complexity versus uncertainty: the question of staying alive», *Biology and Philosophy* 15, págs. 493-508.
- Ward, P.I. (1988), «Sexual dichromatism and parasitism in British and Irish freshwater fish», *Animal Behaviour* 36, págs. 1210-1215.
- Warner, H., D.E. Martin y M.E. Keeling (1974), «Electroejaculation of the great apes», *Annals of Biomedical Engineering* 2, págs. 419-432.
- Wass, P., U. Wandenstron y D. Hellberg (1997), «An android body fat distribution in females impairs the pregnancy rate of in-vitro fertilization-embryo transfer», *Human Reproduction* 12, págs. 2057-2060.
- Weatherhead, P.L. y R.J. Robertson (1979), «Offspring quality and the polygyny threshold: the sexy son hypothesis», *American Naturalist* 113, págs. 201-208.
- Weinrich, J.D. (1987), *Sexual Landscapes*, Charles Scribner's Sons, Nueva York.
- Westneat, D.F. (1987), «Extra-pair fertilizations in a predominantly monogamous bird: genetic evidence», *Animal Behaviour* 35, págs. 877-886.
- Williams, G.C. (1966): *Adaptation and natural selection*, Princeton University Press, Princeton.
- Williams, G.C. (1975), *Sex and Evolution*, Princeton University Press, Princeton.
- Wilson, E.O. (1975), *Sociobiology: The New Synthesis*, Harvard University Press, Cambridge (Mass.). Trad. cast.: *Sociobiología*, Omega, Barcelona, 1980.
- Wilson, E.O. (1978), *On Human Nature*, Harvard University Press, Cambridge (Mass.).
- Wilson, G. (1982), *The Coolidge effect: an evolutionary account of human sexuality*, William Morrow, Nueva York.

- Wilson, J.D. (1994), «Translating gonadal sex into phenotypic sex», en *The Differences Between the Sexes* (eds. R.V. Short y E. Balaban), Cambridge University Press, Cambridge.
- Winkel, W. (1998), «Monoterritorial bigyny in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*», *Ibis* 140, págs. 178-180.
- Winterhalder, B. (1986), «Diet choice, risk and food-sharing in a stochastic environment», *Journal of Anthropological Archaeology* 5, págs. 369-392.
- Wrangham, R.W. (1993), «The evolution of sexuality in chimpanzees and bonobos», *Human Nature* 4, págs. 47-79.
- Wrangham R.W., W.C. McGrew, F.B.M. de Waal y P.G. Heltne (1994), *Chimpanzee Cultures*, Harvard University Press, Cambridge.
- Wright, L (1976), «Functions», *Philosophical Review* 85, págs. 70-86.
- Wynne-Edwards, V.C. (1962), *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*, Oliver & Boyd, Londres.
- Zaadstra, B.M., J.C. Seidell, P.A.H. Van Noord, E.R. de Velde, J.D.F. Habbema, B. Vrieswijk y J. Karbaat (1993), «Fat and female fecundity: prospective study of effect and body fat distribution on conception rates», *British Medical Journal* 306, págs. 484-487.
- Zahavi, A. (1975), «Mate selection - a selection for a handicap», *Journal of Theoretical Biology* 53, págs. 205-214.
- Zahavi, A. (1995), *The Handicap Principle: a Missing Piece of Darwin's Puzzle*, Oxford University Press, Oxford.
- Zuk, M. (1992), «The role of parasites in sexual selection: current evidence and future directions», *Advances in the Study of Behavior* 21, págs. 39-68.
- Zuk, M. (2003), *Sexual Selections*, University of California Press, Berkeley.

Zumpe, D. y R.P. Michael (1968), «The clutching reaction and orgasm in the female rhesus monkey (*Macaca mulatta*)», *Journal of Endocrinology* 40, págs. 117-123.