

### 4.3. Teorías socio-ecológicas

La hipótesis de Amici *et al.* (2008) es quizás uno de los ejemplos más claros de la combinación de factores ecológicos y sociales. La fisión-fusión es una respuesta a tener que gestionar recursos discretos, para los que hay que emplear habilidades de memoria como indicó Milton (1981). En este caso vuelven a destacar los monos araña, pero la parte importante es la organización social más que la distribución del alimento. Sin embargo, como se mencionó al inicio de este capítulo, tanto los factores sociales como los ecológicos deben desempeñar un papel en la evolución y en el desarrollo de la cognición. Hay apoyos a la idea de que tanto los problemas ecológicos como los sociales desempeñan un papel en la evolución y desarrollo de la cognición. Algunos estudios han encontrado una asociación entre la fracción de neocórtex y el engaño táctico (Byrne, 1993) y el cerebro ejecutor (una medida que incluye el neocórtex y el cuerpo estriado) y el aprendizaje social (Reader y Laland, 2002). Sin embargo, la fracción de neocórtex parece estar asociada también con aspectos de cognición física, tales como innovación, uso de herramientas y capacidad de aprendizaje (Reader y Laland, 2002). De hecho, Reader y Laland (2002) manifestaron que la asociación entre fracción de neocórtex y múltiples medidas de la cognición, algunas ecológicas y otras sociales, podía indicar un efecto sobre las habilidades generales de inteligencia en vez de sobre especializaciones para resolver problemas particulares. No obstante, se puede pensar que las medidas como la fracción de neocórtex son muy bastas para distinguir especializaciones, y en estudios futuros se deberán emplear medidas más refinadas de la anatomía y función cerebral, así como más medidas de funcionamiento cognitivo, y no sólo su substrato anatómico.

Son necesarias unas palabras finales de precaución. Todos los análisis presentados en este capítulo son correlativos, lo que significa que no se pueden establecer relaciones causales sin disponer de datos adicionales. Por ejemplo, se ha visto que las especies de primates con una alta expresión de fisión-fusión son también superiores en cuanto a la capacidad inhibitoria. Sin embargo, no está claro si las capacidades inhibitorias permiten que los sistemas sociales aparezcan o si esos sistemas han mejorado las capacidades inhibitorias. Una tercera posibilidad es que alguna variable desconocida esté generando las asociaciones observadas. Se necesitan estudios futuros para arrojar luz sobre este asunto.

## Capítulo XI

### Aproximación evolucionista al estudio del comportamiento humano

José Ramón Sánchez Martín

La teoría de la evolución biológica constituye una herramienta clave a la hora de acometer un análisis etológico de la conducta. La influencia de la óptica darwiniana en el estudio del comportamiento animal fraguó en la primera mitad del siglo XX en un gran desarrollo tanto de la etología como de la psicología comparada. A mediados del siglo XX, la perspectiva evolucionista comienza a influir, al principio tímidamente y después decididamente, en el estudio del comportamiento humano. En un primer momento, esta nueva forma de observar a los humanos se encuentra con una gran resistencia por parte de las posiciones teóricas dominantes tanto en el seno de las ciencias sociales en general, como en el de las ciencias del comportamiento en particular. En el campo de la psicología, podrían citarse varios autores que, desde un principio, apostaron por integrar esta nueva perspectiva en el estudio del comportamiento humano como es el caso de John Bowlby y su formulación sobre la teoría del apego. En 1975, el neuropsicólogo ruso Alexander R. Luria escribe un libro titulado "*Una introducción evolucionista a la psicología*" (Barcelona: Fontanella, 1977) en el que defiende que "sin esos conocimientos de los principios biológicos generales de la adaptación no cabe garantizar ninguna comprensión clara de las peculiaridades del comportamiento de los animales y todo intento de entender las complejas formas de la actividad psíquica del hombre pierde su base biológica. De ahí el por qué a la psicología científica le es totalmente indispensable el tener en cuenta las leyes fundamentales de la biología y nuevos capítulos de ésta como la ecología [...] y la etología [...]" (pág.16).

Poco a poco, el pensamiento evolucionista ha ido encontrando su propio nicho ecológico en el seno de las ciencias que se ocupan del estudio del comportamiento humano hasta el punto de que podríamos decir que hay muchos aspectos de la psicología humana que no se entienden bien si no se contemplan bajo esta perspectiva. Algunos han llegado a proponer que la teoría de la evolución podría constituir un paradigma unificador para las ciencias sociales (ciencias de la conducta, economía, sociología, antropología, etc.). Pero lo cierto es que estamos todavía muy lejos de que ésta sea una perspectiva mayoritaria. Como señalaban recientemente Hernández y Causey (2010), campos como la etología y la primatología han tenido menos influencia sobre la psicología que la inicialmente esperada y bien podría decirse que 150 años después de que Darwin postulase su teoría, la corriente principal de la psicología sigue siendo fundamentalmente no darwinista.

A pesar de ello, a lo largo de las últimas décadas ha ido emergiendo una diversidad de enfoques que, difiriendo en algunos de sus planteamientos teóricos y metodológicos, a la postre ha generado aportaciones científicas de enorme interés que han consolidado esta forma de analizar el comportamiento del *Homo sapiens*. En el presente capítulo, vamos a abordar una aproximación evolucionista del comportamiento humano, describiendo los principales paradigmas o modelos explicativos que existen desde esta óptica para, a continuación, pasar revista a algunos de los principales aspectos de la conducta humana susceptibles de ser abordados desde esta perspectiva: la elección de pareja, el altruismo, la agresión, las estrategias de historia vital y los trastornos psicológicos.

## 1. Principales enfoques

Los enfoques más característicos que en la actualidad cabe destacar a la hora de abordar un análisis evolucionista del comportamiento humano son los de la etología humana, la sociobiología, la ecología de la conducta humana, la psicología evolucionista y el de la evolución cultural. Estos enfoques no constituyen compartimentos estancos, sino que en muchos casos resultan complementarios. De hecho, muchos investigadores no pueden ser encasillados estrictamen-

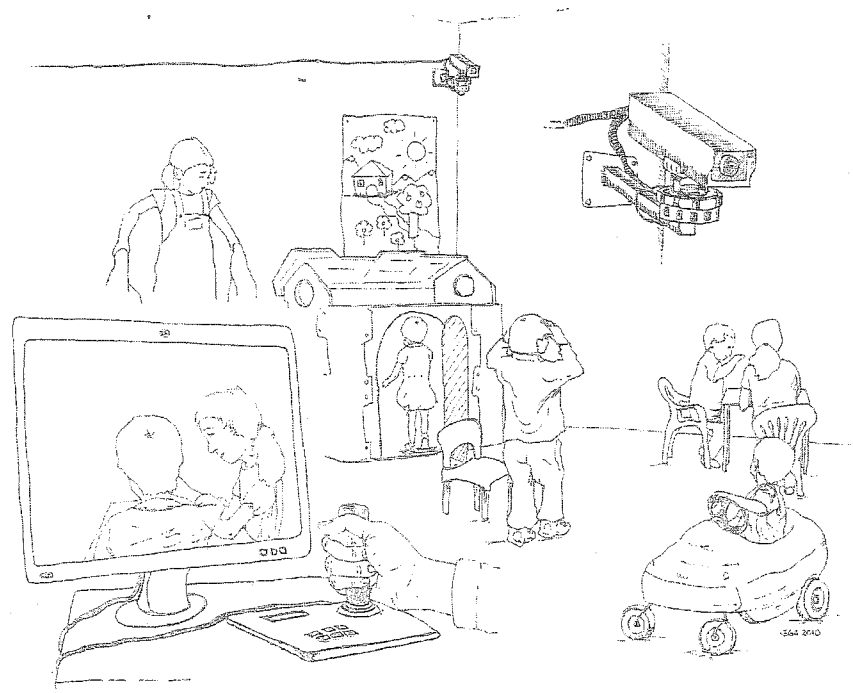
te en uno de esos enfoques sino que en sus planteamientos y en sus trabajos hay un solapamiento y una síntesis de diferentes enfoques.

### 1.1. Etología humana

A finales de los años cincuenta y principios de los sesenta del siglo XX, se empieza a fraguar una nueva disciplina, la etología humana que, enlazando con los estudios etológicos del comportamiento de otras especies animales, comienza a abordar la conducta humana con el cuádruple nivel de análisis propuesto por Niko Tinbergen (causal, funcional, ontogenético y filogenético). De esta forma, si uno está interesado en el comportamiento agresivo en humanos estudiaría, por ejemplo, en el nivel causal factores internos tales como los niveles de determinadas hormonas, los niveles de neurotransmisores específicos, etc. y factores externos tales como el contexto familiar, la ecología social y cultural, etc., que presumiblemente se encuentran entre las causas próximas de este comportamiento. En el nivel funcional, nos puede interesar conocer en qué medida determinados comportamientos agresivos facilitan la prioridad en el acceso a los recursos, pudiendo contribuir de esta forma al aumento de la eficacia biológica de los sujetos. El análisis del nivel ontogenético nos llevaría, por ejemplo, a analizar cómo se desarrolla la conducta agresiva a través del ciclo vital del individuo y si existen pautas de estabilidad o de cambio a través del trayecto vital. Y finalmente, en el nivel filogenético, nos preocuparía, por ejemplo, saber si especies cercanamente emparentadas con la humana, como es el caso de los chimpancés o los bonobos, comparten pautas de conducta agresiva con estructura y funcionalidad similar y que susceptiblemente podríamos haber heredado de un antepasado común. Estaríamos hablando, en este caso, de homologías de conducta, es decir, de pautas que tienen un origen filogenético común. No obstante, podría resultar también de enorme interés analizar las analogías en el comportamiento, es decir, pautas de nuestra especie que son muy similares a las de otras especies por un fenómeno de convergencia adaptativa debido a que hemos resuelto el mismo problema con adaptaciones similares. Con los cuatro niveles de análisis conseguimos una perspectiva sumamente integradora y holística de la conducta humana.

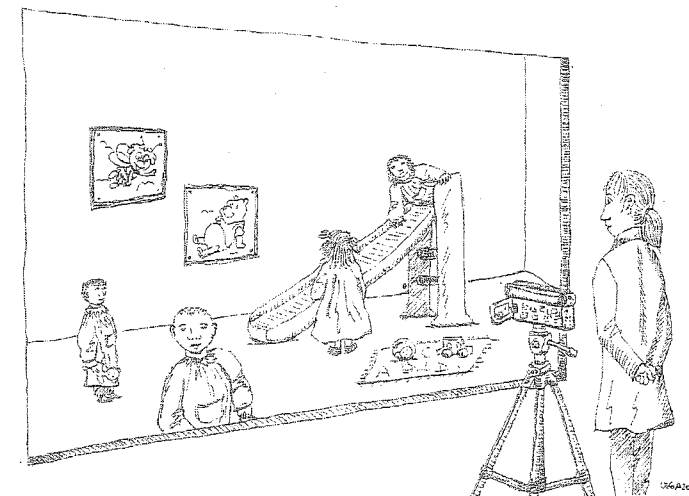
Una herramienta metodológica clásicamente asociada a la etología humana (aunque no sólo a ella) es la observación sistemática de la conducta, que tradicionalmente ha sido utilizada para llevar a cabo estudios descriptivos y transculturales de comportamientos muy ritualizados, tales como las pautas de comunicación no verbal, las modalidades de conducta agresiva, el cortejo, etc. (Eibl-Eibesfeldt, 1993).

Figura 11.1. Observación sistemática en el aula



Teniendo en cuenta que la observación sistemática de la conducta trata de captar la conducta espontánea de los sujetos sin que se sientan observados, los dispositivos de filmación deben tener en cuenta este aspecto. En el dibujo se contempla una de las posibles formas de captar la conducta infantil siguiendo esta directriz: instalando una cámara de control remoto se puede filmar la conducta espontánea de juego en el propio aula; en una habitación adyacente, los investigadores controlan la cámara y graban lo filmado. Más adelante, y a través de programas específicos de análisis conductual, como *The Observer* (Noldus), se lleva a cabo una evaluación de la conducta partiendo de un etograma o catálogo de conducta previamente establecido. Para una investigación específica utilizando este método puede consultarse Sánchez-Martín y col. (2000).

Figura 11.2. Otros dispositivos de filmación



Otra forma de filmar la conducta espontánea es utilizar una estancia con espejo unidireccional, tal y como se ve en la imagen. Alternativamente, otra forma muy utilizada consiste en aprovechar el período de juego en el patio escolar para filmarlo desde alguna ventana o lugar discreto. Para una investigación específica utilizando este último dispositivo de filmación, puede consultarse Azurmendi y col. (2006).

En la actualidad, los etólogos dedicados al estudio de los humanos, aunque con frecuencia siguen utilizando esta estrategia metodológica, se ayudan también de otras técnicas características del campo de la psicología (por ejemplo, autoinformes), de la neurofisiología (por ejemplo, análisis hormonales), de la genética, etc., en la línea de lo que hemos comentado más arriba a propósito de los cuatro niveles de análisis.<sup>1</sup>

1. Los interesados en el ámbito de la etología humana disponen de una sociedad (ISHE) que desde 1972 promueve el intercambio de opiniones y conocimiento sobre esta disciplina entre científicos de todo el mundo, tal y como señala en su web. Dispone de un boletín (*Human Ethology Bulletin*) que se publica periódicamente y en el que, tradicionalmente, han aparecido entrevistas a personalidades relevantes de este campo, noticias de investigación, revisiones de libros recientes, últimas publicaciones en el campo de la etología humana, etc. A partir del 2011, este boletín se convierte en una publicación periódica científica al uso (de revisión por pares) y de acceso en línea. La web de la sociedad nos ofrece, además, links con diversos centros y grupos de investigación a nivel internacional, no sólo en el ámbito de la etología humana, sino también de la psicología evolucionista, la ecología de la conducta, etc., lugares en los que estudiar análisis evolucionista del comportamiento humano, etc. Asimismo, la ISHE organiza cada dos años un congreso internacional de etología humana.

## 1.2. Sociobiología humana

Entre la década de los sesenta y los setenta (siglo XX), surgen nuevos enfoques en los que los principios de eficacia biológica, selección por parentesco, altruismo recíproco, selección sexual e inversión parental, aplicados a los humanos, constituyen elementos vertebradores muy importantes.

La sociobiología humana, promovida inicialmente por E. O. Wilson en el último capítulo de su obra "*Sociobiología: la nueva síntesis*" (Barcelona: Omega, 1980), produce una verdadera conmoción en el campo de las ciencias sociales. Pero ¿por qué? Porque propone estudiar de forma sistemática las bases biológicas de la conducta social humana, entendiendo ésta como una serie de adaptaciones producidas por efecto de la selección natural. Es decir, las estrategias agresivas, las prosociales, las de inversión parental, etc. estarían al servicio del éxito reproductivo de los individuos e íntimamente ligadas a éste (Crawford, Smith y Krebs, 1987). Dicho, si cabe, de una forma más simplificada, los individuos hacen lo que hacen para dejar más copias de sus genes en las siguientes generaciones (sin que deba existir para ello ningún propósito consciente). Muchos creyeron ver en esto una firme defensa del determinismo genético (y no contribuyeron a modificar esta impresión algunos de los primeros escritos de la sociobiología) y se opusieron de forma beligerante a este enfoque, de forma que el debate acabó convirtiéndose más en un asunto ideológico que científico. A la sociobiología se le acusó de defender el *statu quo* imperante (las desigualdades entre razas, sexos, etc.); se le acusó también de utilizar la falacia naturalista (confundir lo que es con lo que debe ser, lo que es natural con lo que es bueno); y de un sinnúmero de cosas más. Incluso se habló en algunas reuniones científicas de retirar de las universidades americanas cualquier programa o texto relacionado con este enfoque. El propio Wilson tuvo que sufrir el acoso de su entorno académico. Pero si se examinan con detenimiento las aportaciones de la sociobiología humana, se descubre que estas críticas no son ciertas y tienen mucho que ver con una mayor disposición en el ámbito de las ciencias humanas y sociales a abrazar un cierto determinismo cultural (el comportamiento humano estaría casi exclusivamente influido por la socialización y la cultura). De hecho, la sociobiología ha dado una gran importancia a la variabilidad de los contextos sociales y ambientales.

Finalmente, dada la polémica asociada al propio nombre *Sociobiología*, la mayoría de los investigadores dedicados desde esta perspectiva al estudio de la especie humana ha evitado utilizar esta denominación y han preferido utilizar otras etiquetas tales como ecólogos de la conducta humana, antropólogos darwinianos, antropólogos evolucionistas, etc.

## 1.3. Ecología de la conducta humana

Esta aproximación constituye uno de los enfoques evolucionistas de la conducta humana más firmemente asentados en la actualidad junto con la psicología evolucionista, de la que hablaremos más adelante (Sear, Lawson y Dickins, 2007). Heredera, en parte, de la sociobiología, la ecología de la conducta se interesa como ésta por las cuestiones funcionales (las consecuencias de la conducta sobre la adaptación y el éxito reproductivo) más que por los mecanismos. Los ecólogos de la conducta humana son, en muchos casos, antropólogos, también llamados antropólogos darwinianos para diferenciarlos de los antropólogos culturales, que generalmente rehúyen las explicaciones de corte biológico y orientan más sus planteamientos teniendo en cuenta la influencia del contexto social y cultural.

Los ecólogos de la conducta humana se reúnen en la Human Behavior and Evolution Society, sociedad interdisciplinar que promueve, desde 1982, el estudio de la evolución y de la conducta humana y que acoge en su seno a especialistas próximos a los diferentes enfoques propios de este campo (ecología de la conducta, psicología evolucionista, etc.). Organiza un congreso internacional anual y publica *Evolution and Human Behavior*, en la actualidad una de las revistas científicas más relevantes y con más impacto en lo que al estudio evolucionista del comportamiento humano se refiere.

Muchas de las investigaciones relacionadas con este enfoque se han centrado en el estudio de poblaciones de tipo tradicional o preindustrial (bandas de cazadores y recolectores, sociedades horticultoras, etc.), y tratan de explicar la diversidad conductual y cultural en función de los diferentes contextos ecológicos (físico y social) en los que viven los humanos. De esta forma, la diversidad de formas de conducta humana se explicaría, al menos en parte, como adaptaciones específicas locales a condiciones ecológicas particulares. Si para la sociobio-

logía los condicionamientos genéticos son importantes, la ecología de la conducta humana los obvia, pues entiende que existe una flexibilidad fenotípica, de forma que un mismo genotipo puede, en función de diversas condiciones ecológicas, derivar en diferentes fenotipos. La cuestión determinante es, por tanto, cómo la selección natural produce diseños adaptativos diferentes en contextos ecológicos distintos a través de la transmisión de pautas conductuales y culturales. Es decir, las formas en que los humanos forrajean los recursos que componen su dieta, los diversos sistemas de emparejamiento utilizados por distintas poblaciones humanas (monogamia, poliginia, poliandria), las diferentes estrategias de historia vital (intervalo entre nacimientos, influencia de las experiencias infantiles en las estrategias reproductivas ulteriores, etc.), las diversas modalidades de conductas prosociales que se observan en diferentes grupos humanos (selección por parentesco, reciprocidad, etc.), son contempladas como diseños adaptativos contingentes al contexto en el que viven los sujetos.

La ecología de la conducta humana se ha basado tradicionalmente, por una parte, en la utilización de los modelos de optimización, en los que el balance de costes y beneficios de la conducta constituye un factor crucial, y por otro, en los modelos matemáticos de la teoría de juegos (juegos cooperativos y no cooperativos). Para comprobar la eficacia del diseño de una estrategia (sexual, prosocial, etc.), los ecólogos de la conducta han utilizado generalmente la observación de la conducta y han centrado sus trabajos con frecuencia en el estudio de sociedades tradicionales (preindustriales), practicando lo que se ha denominado el "recuento de niños". Miden el éxito reproductivo de los individuos tratando de establecer la relación entre la utilización de determinadas pautas de conducta y la eficacia biológica.

Un buen ejemplo del tipo de estudios que se lleva a cabo desde el enfoque de la ecología de la conducta humana lo constituye el trabajo de Monique Borgerhoff-Mulder, de la Universidad de California. Entre las importantes contribuciones de esta autora al campo de la ecología de la conducta, destacan sus trabajos sobre los kipsigis, un pueblo de pastores de Kenia. Estudiando su comportamiento, Borgerhoff-Mulder observó que en el sistema de poliginia que mantienen (un hombre se empareja habitualmente con más de una mujer), un factor determinante es la cantidad de tierras y ganado que poseen los hombres. La elección del cónyuge es llevada a cabo por la familia de la novia (teniendo también en cuenta los gustos de ésta), y dicha elección está muy influida por los re-

curso de que dispone el hombre. De hecho, a lo largo de un período de más de 18 años, se observó que los hombres más pudientes habían monopolizado buena parte de los matrimonios habidos en esos años.

#### 1.4. Psicología evolucionista

A principios de los noventa (siglo xx), despegó un nuevo paradigma que en la actualidad ha cobrado un fuerza inusitada y que, a diferencia de los enfoques anteriores, va a situar el centro de su interés en los mecanismos psicológicos que subyacen a las manifestaciones de conducta que tienen significación adaptativa (agresión, prosocialidad, emparejamiento, etc.).<sup>2</sup>

La psicología evolucionista propone que la selección natural (y en su caso la selección sexual) ha dado forma a muchos de los mecanismos de procesamiento de la información que se encuentran en la base de muchos de nuestros comportamientos. ¿Cómo surgieron esos mecanismos? Nuestro cerebro procede evolutivamente de los primates y de los homínidos ancestros del *Homo sapiens*. Muchos mecanismos psicológicos los hemos heredado de ellos. De hecho, nuestro cerebro no es sustancialmente distinto al de nuestros antepasados de hace 35.000 años, por ejemplo, y probablemente tampoco lo sean los mecanismos básicos de procesamiento de la información. Lo que propone este nuevo enfoque es que los problemas adaptativos a los que se enfrentaron de forma recurrente nuestros ancestros en el "Entorno de Adaptación Evolutiva (EAE)" del Pleistoceno constituyeron presiones selectivas clave para la configuración de nuestro software cerebral.<sup>3</sup>

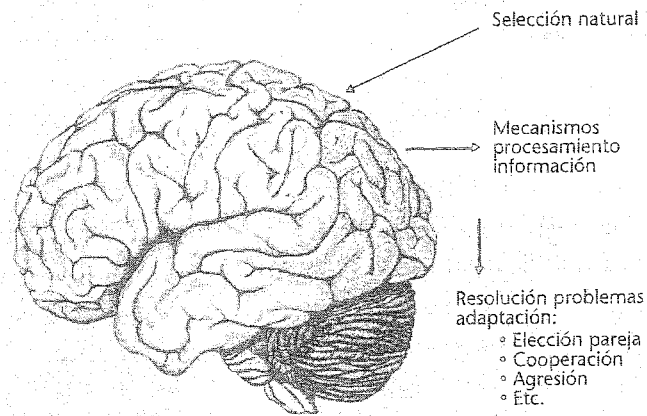
2. Inicialmente, los primeros textos dedicados al análisis evolucionista del comportamiento humano llevaban en su título el término *etología humana* y algunos recogían el término *ecología de la conducta* o *sociobiología*. En la actualidad la mayoría de los libros sobre esta temática llevan en su título el término *psicología evolucionista*. Por destacar tres textos recientes y recomendables que presentan una panorámica general bajo ese epígrafe, podríamos citar:

1) C. Crawford y D. Krebs (Eds.). (2008). *Foundations of evolutionary psychology*. New York: Lawrence Erlbaum.

2) R. I. M. Dunbar y L. Barrett (Eds.). (2007). *The Oxford Handbook of evolutionary psychology*. Oxford: Oxford University Press.

3) L. Workman y W. Reader (2008). *Evolutionary Psychology: An introduction*. Cambridge: Cambridge University Press.

Figura 11.3. Mecanismos de procesamiento de la información y selección natural



Una idea central del paradigma que plantea el enfoque de la psicología evolucionista es que el cerebro se ha formado bajo las presiones de la selección natural, de forma que los mecanismos de procesamiento de la información son también un producto de este proceso selectivo. De esta manera, dichos mecanismos de procesamiento de la información están en la base de los comportamientos que manifestamos en diversos ámbitos: cuando elegimos pareja, cuando decidimos si cooperamos con alguien o no, cuando decidimos si agredimos a alguien o no, etc.).

De esta forma, los individuos que procesaban los indicios de su entorno de forma que daban respuestas adaptativas (eligiendo pareja de la forma más adecuada, tomando buenas decisiones sobre cuándo utilizar la agresión o la cooperación, etc.), tuvieron más éxito reproductivo que los que no lo hacían así y sus descendientes tendieron a procesar la información de esta forma. Los cerebros de los humanos actuales y sus mecanismos correspondientes son herederos de esa trayectoria evolutiva y procesan la información de una forma no muy distinta a como lo hacían algunos de esos ancestros. Nuestras adaptaciones psicológicas reflejarían de alguna forma la ecología ancestral a la que se enfrentaron esos antepasados. De hecho, los psicólogos evolucionistas, a diferencia de los ecólogos de la conducta, consideran que algunas de las conductas que hoy mani-

3. *Evolutionary Psychology* es una revista científica interesante que, desde el año 2003, publica trabajos que se ubican en el ámbito de la psicología evolucionista. Los estudios publicados en *Evolutionary Psychology*, son revisados previamente por especialistas en el tema (*peer-reviewed*) como ocurre en la mayoría de las revistas científicas. Una peculiaridad es que se trata de una revista de libre acceso, es decir, gratuita. Disponible en: <http://www.epjournal.net>

fiesta el *Homo sapiens* no son del todo adaptativas, como es el caso de la disposición que presentamos a ingerir cantidades de grasa que resultan perjudiciales para nuestro organismo, mientras que en el contexto de algunas etapas de la evolución humana debió de constituir una ventaja indudable.

En el plano metodológico, la psicología evolucionista se ha servido menos que otros enfoques de la observación sistemática de la conducta y ha recurrido más a medidas de autoinforme, pruebas psicológicas específicas, situaciones experimentales, etc., centrando sus estudios generalmente en poblaciones industrializadas, aunque no exclusivamente en ellas.

### 1.5. Evolución cultural

Otro enfoque que, aun teniendo una dilatada historia, no ha irrumpido con fuerza hasta hace relativamente poco tiempo en el corpus de conocimiento del análisis evolucionista del comportamiento humano es el de la evolución cultural. Su interés se centra fundamentalmente en el estudio de los mecanismos o procesos por los que persisten o cambian los rasgos culturales a través del tiempo y cómo la cultura se convierte en un instrumento de adaptación en los diferentes grupos humanos.

Las capacidades para la imitación, para la instrucción y para el manejo de la teoría de la mente son consideradas como tres factores clave para el desarrollo de la cultura en nuestra especie. Carel P. van Schaik, de la Universidad de Zúrich-Irchel, ha señalado las dos principales diferencias, en relación con la cultura, entre los humanos y los grandes simios. Por una parte, las habilidades humanas, sobre todo las relacionadas con el desarrollo tecnológico, no dependen sólo de las capacidades cognitivas de un individuo como ocurre en otros simios (cualquiera de nosotros, partiendo de cero y sin información previa, difícilmente podría llegar a construir muchas de las producciones humanas), siendo la experiencia acumulativa (a través de distintas generaciones) un factor muy importante. Por otra parte, el uso extensivo de símbolos tiene una enorme proyección en diferentes ámbitos y en el desarrollo de la cultura (normas sociales, organización, etc.) (van Schaik, 2007).

La mayor parte de las teorías evolucionistas sobre la cultura (teoría de la herencia dual, teoría de la coevolución genes-cultura, etc.) toma en consideración la influencia tanto de los genes como de la cultura en las elaboraciones cognitivas y conductuales de los sujetos. Algunas de estas teorías sugieren, además, que los humanos podrían estar predispuestos a aprender más fácilmente algunos hábitos culturales que otros, de forma que habría una cierta preprogramación a este nivel.

Un aspecto que centra muchos esfuerzos de investigación en la actualidad es la cuestión de cuál es la principal fuente de variabilidad cultural, la transmisión vertical (por ejemplo, de padres a hijos) o la horizontal (entre individuos de la misma generación, vecinos, etc.), sin que exista un consenso a este nivel.

En relación con la disputa surgida entre la psicología evolucionista y la ecología de la conducta humana sobre si los comportamientos actuales del *Homo sapiens* cumplen una función adaptativa, desde el enfoque de la evolución cultural se ha propuesto la teoría de la construcción del nicho. Según esta teoría, los humanos habríamos ido modificando, a través de la cultura, nuestro propio entorno de adaptación, por lo que tiene sentido considerar las conductas actuales de los humanos desde una perspectiva de la adaptación actual, no como una adaptación a épocas pretéritas. De hecho, se señala que si la conducta actual no fuese adaptativa, no se entendería el actual éxito reproductivo de la especie humana (en incremento progresivo).

Con respecto a la metodología utilizada por este enfoque, hay que señalar que se mueve más en un terreno de producción teórica que empírica, proponiendo, por ejemplo, modelos matemáticos interesantes para explicar la evolución de algunos rasgos culturales.

## 2. Estrategias de búsqueda de pareja

Son numerosos los aspectos relacionados con la sexualidad humana que son susceptibles de ser abordados desde la perspectiva evolucionista, y de hecho se han sugerido interpretaciones sumamente interesantes para muchos de ellos: la no restricción del intercurso sexual en nuestra especie al período de ovulación (o celo) como sí ocurre en otras especies (a excepción quizás de los bonobos), la extraordinaria capacidad orgásmica de la hembra humana en comparación con las hembras de otras especies, en las que dicha capacidad parece brillar por su ausencia, etc. (García, 2005).

También las cuestiones relativas a la forma de cortejarse los humanos y la forma de establecer vínculos (monogamia, poliginia, poliandria, poliginandria) han sido objeto de estudio, así como el frecuente establecimiento de relaciones extra-pareja (infidelidad) y la disolución de los vínculos con patrones que permiten atisbar razones y presiones evolutivas a la luz del estudio comparado con otras especies.

Uno de los temas estrella, al que sobre todo desde la psicología evolucionista se ha dedicado un considerable número de investigaciones, es el de las estrategias que los humanos utilizan en la búsqueda de pareja. Cuando se aplican los principios de la selección sexual a la especie humana, el planteamiento es similar en muchos aspectos al llevado a cabo con otras especies de mamíferos; es decir, también aquí y acorde a lo propuesto por Trivers, el sexo que más invierte en la reproducción es más selectivo y el que menos invierte es más competitivo. También en nuestra especie, como es el caso de la mayoría de los mamíferos, es la hembra la que más invierte: produce óvulos (que son más caros de producir que los espermatozoides al ser de mayor tamaño y menor número), son las que asumen la gestación, la lactancia, etc. Pero hay un factor relevante a este nivel en nuestra especie, y es que el macho humano invierte en la reproducción (sobre todo en la crianza de los hijos) más que los machos de la mayoría de los mamíferos. Así, lo que se observa es una estrategia mixta en la que las hembras humanas son más selectivas pero pueden estar dispuestas a competir por machos dispuestos a hacer una alta inversión, y los machos son más competitivos, pero dada su relativa alta inversión, pueden ser también selectivos (Geary,

2010). De esta forma encontramos en ambos sexos los dos vectores de la selección sexual, la competición intrasexual y la elección.

### 2.1. Elección en las mujeres

En otros mamíferos, las hembras cuando eligen prefieren machos con recursos y/o machos con buenos genes. Lo mismo cabe esperar en los humanos, y las evidencias que hay apuntan en esta dirección. Tanto en sociedades preindustriales como en sociedades industrializadas, las mujeres, de promedio, dan más importancia al estatus socioeconómico y ocupacional de los hombres como potenciales parejas que la importancia que éstos le dan, de promedio, al estatus de las mujeres. Si, de acuerdo con el principio de Bateman, el factor limitante del éxito reproductivo de una hembra humana es la cantidad de recursos que puede aportar a sus descendientes (para que sobrevivan y les den nietos), el emparejamiento con hombres con recursos habrá sido adaptativo, al menos para nuestros antepasados. Lo que ocurre es que, como dicen los psicólogos evolucionistas, seguimos procesando la información con un cerebro muy similar al de aquellos. Además, las mujeres prefieren hombres atractivos físicamente, aunque dan menos importancia a esta cuestión, de promedio, que la que le dan los hombres al atractivo en las mujeres. Prefieren, así, hombres con rostros simétricos, lo que, al menos en parte, parece estar relacionado con menos enfermedades a lo largo del desarrollo. Prefieren también hombres con un complejo mayor de histocompatibilidad (responsable de las diferencias inmunitarias individuales, con siglas en inglés MHC) distinto al suyo, algo que se ha observado también en otras especies. Los hombres con un MHC distinto al suyo les parecen más sexys (probablemente lo detectan a través de feromonas asociadas). Los hijos resultantes de esta preferencia tendrán un mayor potencial de defensas a nivel inmunitario, dada la mayor heterocigosis para esta característica.

En un artículo publicado en inglés en la revista *Evolutionary Psychology* (2008, vol. 6, 134-146), y encabezado por David Buss, psicólogo evolucionista de la Universidad de Texas, se presentaba un trabajo titulado *Las mujeres atractivas lo quieren todo: buenos genes, inversión económica, proclividad parental y compromiso emocional*. En dicho estudio, con una muestra de 107 mujeres, se encontró una correlación entre el atractivo de las mujeres, evaluado por jueces externos, y las preferencias de éstas, manifestadas

en torno a varias características de los hombres que se consideran indicadores de buenos genes (masculinidad, buen aspecto, etc.), de inversión económica (potencial de ingresos, nivel educativo, etc.), de proclividad parental (deseo de tener familia, considerar la crianza de los niños como una prioridad, etc.) y de compromiso emocional (ser una pareja amorosa). Estos resultados concuerdan con las predicciones evolucionistas de que las mujeres con un mejor estatus en el mercado biológico del emparejamiento serán más selectivas.

No obstante, las características a las que las mujeres dan más importancia para mantener una relación estable son las que se asocian a un carácter amable, inteligencia, sentido del humor, etc., es decir, aquellas que pueden constituir indicadores de un cierto equilibrio y que facilitan la consecución de una relación duradera. Éstas son las características que también los hombres valoran más para establecer una relación a largo plazo.

### 2.2. Competición en las mujeres

Aunque de promedio las mujeres son más selectivas que los hombres, pueden estar también dispuestas a competir por la pareja. Dado que con frecuencia los machos humanos tienden a invertir en las crías, las hembras competirán por determinados machos, sobre todo donde exista monogamia socialmente impuesta y un macho sólo se pueda emparejar con una mujer. Se pueden observar diferentes comportamientos que implican alguna forma de competición en el ámbito del emparejamiento. Por ejemplo, se ha observado que las mujeres emparejadas con hombres de alto estatus llevan a cabo prácticas más acentuadas de vigilancia y retención de su pareja que las mujeres emparejadas con hombres de estatus más bajo. Otra de las formas de competición más frecuente pasa por atacar la reputación de otras mujeres, haciendo correr rumores sobre ellas, sus costumbres sexuales (promiscuidad), etc. El efecto de este tipo de agresión indirecta o relacional puede llegar a ser demoledor, afectando al atractivo percibido por los hombres, condenando al ostracismo a la mujer afectada, e incluso, a través del estrés inducido, disminuyendo la fertilidad. Otra forma de competición entre hembras es la que adoptan algunas culturas, consistente en que la familia de la novia pague una dote al hombre que se desposa con ella.



### 2.3. Competición en los hombres

Por su parte, los hombres son más competitivos, tal y como veremos con más detalle en un apartado posterior dedicado a la agresión, porque esa estrategia será la que les facilite el acceso a los recursos, lo que tal y como hemos señalado les hace más sexys para las mujeres. Además, los hombres estarían más motivados para el sexo casual (coyuntural) y serían menos selectivos a este nivel (Buss, 2004), por lo que estarían más dispuestos a competir por múltiples parejas. El factor limitante del éxito reproductivo de un macho de la especie humana es el número de hembras con las que puede tener relaciones sexuales. Se conocen algunos casos de hombres que han tenido entre 900 y 1.000 hijos; sin embargo, las mujeres no aumentan el número de hijos de esta forma (el caso conocido de más hijos en una mujer es de 69 hijos a través de varios partos múltiples).

### 2.4. Elección en los hombres

Y cuando eligen, ¿en qué se fijan los hombres? La predicción es que se fijarán en indicadores de fertilidad, y eso es a lo que las evidencias parecen apuntar. La preferencia por mujeres más jóvenes (cuanto más mayor es el hombre, mayor es la diferencia de edad buscada) apunta en esa dirección, lo que es consistente, desde un punto de vista evolucionista, con el hecho de que el pico de fertilidad en las mujeres se sitúa en torno a las 25 años. Uno de los indicadores de atractivo que ha recibido una notable atención es la ratio cadera-cintura (WHR, del inglés *waist-hip-ratio*). Los hombres prefieren mujeres con una WHR de 0,7, y parece existir una cierta relación entre esta ratio y la fertilidad y la facilidad para el parto, en comparación con otras ratios.

## 3. La evolución de la conducta altruista

La disposición a la cooperación en la especie humana constituye, como algunos autores han señalado, la cara más amable o luminosa de la naturaleza humana, frente a la otra cara más oscura representada por la disposición a la agresión

(que analizaremos en el siguiente apartado). El primatólogo Frans de Waal se refiere al *Homo sapiens* como al mono bipolar que se mueve entre estas dos disposiciones estratégicas aparentemente antagónicas. En relación con la conducta altruista, pocas dudas existen sobre la implicación de los procesos de adaptación biológica en el desarrollo de esta conducta en nuestra especie (Gintis y col., 2008).

Se han descrito ya en otras especies animales diferentes modelos para explicar la evolución de la conducta altruista, tales como el de la selección por parentesco, el del altruismo recíproco, etc. En nuestra especie, algunos autores han considerado que también la selección de grupo, tan denostada en el análisis del comportamiento animal, podría jugar un papel en el desarrollo de la conducta altruista en humanos. Por otra parte, conviene aclarar que, aunque a nivel conceptual, tendemos a introducir el término *desinterés* en la definición, cuando hablamos de altruismo en nuestra especie, aquí lo consideraremos como "la conducta que beneficia a otro con algún coste para el que proporciona la ayuda".

En los últimos años, el comportamiento altruista ha sido objeto de una investigación intensiva en la especie humana desde la óptica evolucionista, siendo de interés no sólo para los psicólogos y biólogos del comportamiento, sino también para los economistas y otros científicos sociales.

En consonancia con la idea de que la teoría de la evolución pudiera constituir un marco unificador para las ciencias sociales, los trabajos del equipo liderado por Ernst Fehr, de la Universidad de Zurich, constituyen un excelente exponente de esta perspectiva. Sus estudios sobre economía experimental y microeconomía han tomado en consideración factores de naturaleza no económica, tales como el sentido de la justicia, las normas sociales y la reciprocidad, relevantes para las interacciones humanas con connotaciones económicas. A través de juegos de la teoría de juegos, este grupo ha puesto en evidencia aspectos muy interesantes de la conducta prosocial humana. Nuevos ámbitos de investigación, tales como la economía conductual y la neuroeconomía, les han llevado a analizar las bases neurales, endocrinas, etc. de la conducta cooperativa.

En un trabajo publicado en la revista *Nature* (2010, vol. 463, pp. 356-356) por ejemplo, este equipo de investigación presentaba evidencias de que la adminis-

tración sublingual de testosterona en mujeres provocaba un aumento de la conducta de negociación justa, dando lugar a una disminución de los conflictos y potenciando la eficacia de las interacciones sociales. Sin embargo, los sujetos que creían estar recibiendo una inyección de testosterona (independientemente de que la recibieran o no) se comportaban de una forma más injusta que los que recibían un placebo (existen expectativas respecto a que la testosterona debe inducir a la agresión).

Los modelos derivados de la aplicación de la teoría de juegos han sido muy fructíferos a la hora de analizar el valor adaptativo de las diferentes estrategias relacionadas con la prosocialidad, siendo consideradas algunas de ellas como estrategias evolutivamente estables, es decir, estrategias que resultan difíciles de desbancar por estrategias alternativas (véase también capítulo VIII, "Etología social").

### 3.1. La reciprocidad

El análisis de la reciprocidad ha dado buenos frutos utilizando el dilema del prisionero, de forma que, por ejemplo, en un torneo computerizado ya célebre, Robert Axelrod demostró que, aunque no exista una autoridad central que obligue a cooperar, los individuos pueden obtener a través de la cooperación más beneficios que a través de la no cooperación, siempre y cuando no sean explotables por los estafadores. Esto es lo que caracteriza a "toma y daca" (*tit for tat*), estrategia que empieza siempre cooperando y luego hace lo que el otro jugador haya hecho en la jugada anterior (es decir, si el otro ha cooperado, coopera y si el otro defrauda, "toma y daca", también lo hace) y que ganó el primer torneo organizado por Axelrod. Esta estrategia demuestra ser una estrategia difícil de desbancar por estrategias alternativas (de hecho, ganó un segundo concurso tras haberse hecho públicos los resultados del primero). En su libro *La evolución de la cooperación* (Madrid: Alianza, 1986), Robert Axelrod propone como ejemplo de esta estrategia la guerra de trincheras de la Primera Guerra Mundial, en la que cuando dos batallones enemigos pasaban cierto tiempo estancados en sus posiciones tendían a establecer pautas tácitas de cooperación (no disparando a determinadas horas o a determinados lugares, por ejemplo). De esta forma, al cabo de un tiempo, los mandos de los ejércitos de ambos bandos sustituían los batallones para romper esta forma de cooperación y tratar de avanzar sus líneas.

### 3.2. La reputación social

Otro juego cooperativo, el juego del ultimátum, ha puesto de manifiesto otra estrategia de gran valor adaptativo. En este juego, un individuo recibe, por ejemplo, una cantidad de dinero con la consigna de ofrecer parte de la misma a otro jugador con el que no existe relación previa. No hay negociación posible y sólo se puede hacer una propuesta. Si el receptor acepta la oferta se reparte el dinero, de lo contrario, los dos se quedan sin nada. Los resultados utilizando estos modelos encuentran que, generalmente, los proponentes tienden a ofrecer entre el 40 y el 50% y los receptores rara vez aceptan menos del 30% (aunque se han encontrado algunas diferencias transculturales relacionadas sobre todo con la mayor o menor implicación del grupo estudiado en procesos de intercambio comercial o en procesos de producción colectiva). ¿Y por qué rechazar por ejemplo un 15% que es menos que nada? ¿Qué se consigue con ello? Básicamente, hacerse una reputación: todo aquel que haya observado la interacción planteada sabe, para interacciones ulteriores, que con ese individuo "no se juega". Más vale salir perdiendo una vez (y quedarse sin nada) que labrarse una reputación de que se es fácilmente explotable. Si por otra parte, un individuo hace buenas propuestas, los observadores de la interacción lo considerarán un buen candidato para interacciones recíprocas, justo lo que plantea la teoría del altruismo competitivo, de la que hablaremos en el siguiente subapartado. Además, en juegos de reciprocidad indirecta en los que los individuos reciben retornos en función de sus interacciones altruistas previas, se observa que los sujetos están realmente motivados por adquirir una buena reputación.

### 3.3. Altruismo competitivo

Como acabamos de comentar, otra de las formas en que la reputación social parece jugar un importante papel en la evolución de la prosocialidad ha sido desarrollada en la teoría del altruismo competitivo (Van Vught y col., 2008). Según ésta, los individuos podrían estar motivados a ser altruistas con otros, independientemente de que éstos actúen o no recíprocamente con ellos, si su conducta ddivosa es observada por otros (efecto audiencia) con los que potencialmente puede

establecer relaciones de interacción social o alianzas en el futuro. De esta forma, el altruismo de un individuo podría ser una señal costosa de producir y por lo tanto honesta, que haría que fuese valorada por otros como un indicativo de que con ese individuo se pueden mantener relaciones de cooperación fiables, lo que a su vez podría conferirle un mayor estatus social y de liderazgo y aumentar el valor de dicho individuo como pareja potencial. Existen algunas evidencias, tanto en situaciones de laboratorio como procedentes de observaciones llevadas a cabo en sociedades preindustriales, que sugieren que lo anterior es cierto y que los individuos suelen estar más dispuestos a ser altruistas en público que en privado, y que en algunos contextos el altruismo confiere prestigio y estatus al que lo practica.

### 3.4. El castigo altruista

Otro aspecto sorprendente, ya implícito en la dinámica del juego del ultimátum, relacionado con la evolución de la prosocialidad, es la disposición de los seres humanos a castigar las actitudes egoístas observadas en otros, incluso aunque el castigo tenga costes para el que lo inflige y sin beneficios aparentes, llegando incluso a castigar a individuos que no cooperan con otros (castigo por terceras partes no implicadas en la interacción). Utilizando el juego de los bienes públicos, en el que los individuos pueden (o no) invertir parte del capital que reciben para iniciar el juego de forma que por cada unidad que invierten se beneficia todo el grupo, cuando no se castigan las estrategias egoístas, la cooperación (inversión por el bien común) decae progresivamente. Ha de tenerse en cuenta que castigar a los individuos poco cooperadores supone costes para el castigador (pierde parte de su capital por castigar), pero aun así, se tiende a castigar las actitudes egoístas, incluso cuando el afectado por la defección no es uno mismo sino que uno es observador de tal interacción.

### 3.5. Causas próximas

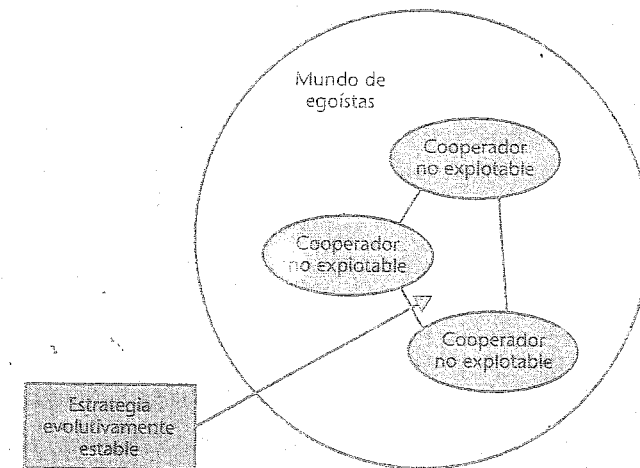
La evolución de la conducta altruista supone la existencia de mecanismos psicológicos (y fisiológicos) con base evolutiva, que facilitan el establecimiento

de dicha estrategia conductual con implicaciones para la eficacia biológica de los individuos. Empatía, culpa, vergüenza, envidia, aversión a la desigualdad, sensibilidad a las sanciones sociales, sesgos en la percepción de grupo (intra y extra grupo), etc. constituyen procesos emocionales y cognitivos que, moldeados a través de los procesos de socialización propios del contexto cultural específico en el que se desarrolla un individuo, permiten implementar estrategias que favorecen la adaptación en el ámbito del intercambio social.

### 3.6. Causas distales

La conducta altruista podría haber evolucionado inicialmente en el seno del grupo familiar, promoviendo la eficacia biológica inclusiva (selección por parentesco) y favoreciendo la ayuda hacia individuos con similitud fenotípica (existen evidencias de que estamos más dispuestos a ayudar a aquellos que se nos parecen). La reciprocidad pudo surgir en grupos pequeños, en los que además muchos individuos se hallaban emparentados.

Figura 11.4. "Toma y daca" como estrategia evolutivamente estable



Si un grupo de cooperadores no explotables forman una piña que monopoliza una cantidad importante de sus interacciones, esto confiere a esta estrategia una extraordinaria robustez, incluso en contextos poco propicios.

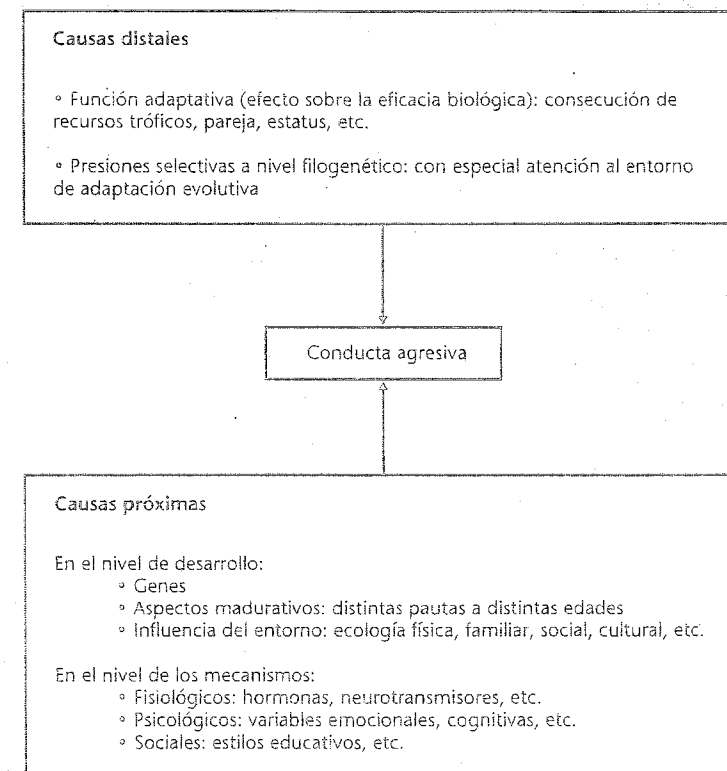
En la medida en que los grupos sociales fueron creciendo de tamaño, el altruismo competitivo, el castigo altruista, etc. debieron de convertirse en mecanismos relevantes para la evolución de la prosocialidad. Los antropólogos de la Universidad de California, Robert Boyd y Joan Silk, han propuesto la hipótesis del gran error (*big mistake*), según la cual en las sociedades actuales integradas por numerosos individuos desconocidos entre sí los sujetos se ayudarían porque "creerían" estar ayudando a parientes.

#### 4. Agresión

En 1986, un numeroso grupo de científicos reunidos en la ciudad de Sevilla promulgaron lo que se ha dado en llamar Declaración de la Violencia de Sevilla, en la que se concluía que es científicamente incorrecto mantener que: 1) la tendencia a hacer la guerra se deba a la herencia de nuestros ancestros animales; 2) la guerra, o cualquier otra forma de conducta violenta, esté genéticamente programada; 3) en el curso de la evolución, haya habido una hiperselección de la conducta agresiva; 4) exista un instinto para la guerra; 5) los hombres posean un cerebro violento.

Ciertamente, no hay nada en nuestra biología que nos obligue o determine a la práctica de la violencia, pero esas premisas no deben llevarnos a la conclusión de que no hay nada en nuestra biología ni en nuestro pasado evolutivo que nos ayude a entender la agresión en nuestra especie. Si entendemos por patología la existencia de algún fallo en los mecanismos psicológicos o fisiológicos, no parece apropiado considerar, en general, la conducta agresiva como una forma de patología. Nos proponemos considerar, en este apartado, las causas distales o últimas y las causas próximas de la agresión en los humanos.

Figura 11.5. Causas distales y causas próximas de la agresión



En la figura se presentan, de forma muy esquemática, algunos de los principales factores que se puede tomar en consideración a la hora de abordar las causas distales y las causas próximas de la conducta agresiva en humanos.

##### 4.1. Causas distales

Es un hecho la prevalencia de la agresión en nuestra especie (con las diferencias individuales y grupales correspondientes), no sólo en las sociedades industrializadas, sino también en los más diversos tipos de sociedad. Esto, unido al hecho de que la existencia de agresión y violencia es constatable a través de los tiempos (la utilización de la violencia no es privativa de la sociedad actual sino

que existen evidencias de su uso a lo largo de la historia y de la prehistoria), nos sitúa en la tesitura de considerar el potencial adaptativo de dicha conducta.

Se han sugerido diferentes clasificaciones funcionales de la agresión en el *Homo sapiens*, tomando en consideración los contextos a través de los que dicha conducta podría favorecer la eficacia biológica de los individuos. Los psicólogos evolucionistas David Buss de la Universidad de Texas y Todd K. Shackelford de la Universidad de Oakland han sugerido siete contextos en los que habría evolucionado la agresión como una respuesta que habría favorecido, en el entorno de adaptación evolutiva de nuestros antepasados homínidos, el éxito reproductivo de los mismos: cooptar a los recursos de otros, defensa contra el ataque, infligir costes a los rivales sexuales, negociar estatus y jerarquía de poder, disuadir a los rivales de futuras agresiones, disuadir a la pareja de la infidelidad sexual y conflictos padres-hijos.

Que la selección natural haya favorecido una respuesta adaptativa en los ámbitos en los que se dirime la posesión de un recurso no quiere decir que se haya producido una hiperselección de la agresión. Con gran probabilidad, como ocurre en la actualidad, los individuos que entre nuestros ancestros fueron excesivamente agresivos o utilizaban la agresión de forma descontextualizada tuvieron más costes que beneficios. Por otra parte, ser unilateralmente no agresivo en un mundo en que otros individuos pueden recurrir a dicho recurso conductual no parece ser una estrategia evolutivamente estable.

El análisis de las causas últimas de la agresión nos sitúa ante un hecho contrastado, el de las diferencias sexuales en la manifestación de algunas modalidades de dicho comportamiento (Archer, 2009).

Los machos de nuestra especie de prácticamente todas las edades presentan más agresión física que las hembras. ¿Y esto por qué? La respuesta la hemos anticipado en un apartado anterior: en nuestra especie, como en otras especies de mamíferos, los machos presentan mayor varianza reproductiva que las hembras (es decir, algunos individuos tienen muchos más hijos que otros) y realizan una menor inversión parental que éstas, por lo que sirven mejor a su éxito reproductivo compitiendo (por los recursos, por las hembras, etc.).

Si tomamos en consideración las estadísticas criminológicas (por ejemplo, los datos relativos a homicidios), existen múltiples evidencias que demuestran que son los chicos jóvenes los principales perpetradores y víctimas de violencia. Se ha denominado a este fenómeno el "síndrome del macho joven". Justo en el momento en el que el individuo puede estar labrándose un estatus a nivel social (que no olvidemos, le hace más atractivo ante las hembras) o está intentando mantener el estatus conseguido, se producen contextos de mayor susceptibilidad o proclividad a la violencia. Por ejemplo, si uno es retado o provocado en presencia de otros, puede responder agresivamente porque tiene una reputación que mantener (es la cultura del honor). Si por otra parte, uno no tiene posibilidad de triunfar por las vías socialmente aceptadas puede buscar estrategias alternativas (agresivas) para la obtención de los recursos y el estatus (la reputación de ser fuerte y temible es un valor en muchos ambientes marginales).

¿Y qué decir de la agresión en las hembras de nuestra especie? Diversos estudios evidencian que desde etapas tempranas del desarrollo, la forma de agresión más utilizada por las mujeres es la agresión indirecta (por ejemplo, hacer correr rumores sobre otra persona para aislarla socialmente). Anne Campbell, de la Universidad de Durham, ha sugerido que, dado que la presencia de las hembras, también en nuestra especie, puede llegar a ser condición necesaria para la supervivencia de las crías, utilizar estrategias menos arriesgadas que la agresión física sería muy adaptativo. Si el objetivo es poder competir por los recursos si es necesario, pero permaneciendo viva, es más adecuada la agresión indirecta que la física.

#### 4.2. Causas próximas

Con relación a los mecanismos que subyacen a la conducta agresiva y la evolución de la misma a través del desarrollo del individuo, existe una investigación intensiva que ha producido resultados muy interesantes.

Mucho se ha discutido sobre si el factor fundamental en la génesis de la conducta agresiva (nos referiremos aquí sobre todo a la agresión física) a nivel ontogenético es el aprendizaje social. La evidencia es contundente: más que aprender a ser agresivos físicamente, parece que los niños aprenden a no serlo. El pico de

la agresión física, tal y como han demostrado los estudios dirigidos por Richard Tremblay de la Universidad de Montreal, se observa sobre todo entre los 2 y los 4 años y a partir de ahí, la frecuencia de esta conducta disminuye paulatinamente (Tremblay, Hartup y Archer, 2005). Esto no quiere decir que los individuos no compitan físicamente por los recursos más allá de esa edad, sino que la mayoría utiliza además (y sobre todo) otras estrategias que incluyen la implementación de otras formas de agresión (verbal e indirecta) o de conducta prosocial (solicitud, afiliación, etc.) que requieren del concurso, entre otras cosas, de la inteligencia social y emocional. De hecho, con la edad, son los individuos biestratégicos (a la vez coercitivos y prosociales) los más dominantes en el control de los recursos en comparación con los que son sobre todo coercitivos, o los que son sobre todo prosociales, tal y como han demostrado los estudios de Patricia Hawley de la Universidad de Texas Tech. La disminución progresiva en los niveles de agresión física afecta a la mayoría de los niños aunque un cierto porcentaje de ellos mantiene unos niveles altos de agresión a lo largo del desarrollo.

Hay muy pocos estudios longitudinales sobre la conducta agresiva en los que se siga a los individuos desde la infancia hasta la madurez, por las obvias dificultades de abordar investigaciones de tal naturaleza. En un volumen de la revista *Aggressive behavior* (2009, vol. 35), se publicaron cuatro trabajos de este tipo. Casi todos comienzan estudiando a sujetos a la edad de 8-10 años y el seguimiento se ha hecho hasta los 42-48 años. Uno de los aspectos que más llama la atención de dichos estudios es la existencia de diferentes cursos de historia vital con relación a la agresión, asociados a diferentes características psicológicas y comportamentales. Así, por ejemplo, en uno de los estudios (Pulkkinen, Lyyra y Kokko, 2009), se encontraron cuatro categorías de varones en relación con la delincuencia: persistente antes y después de los 21 años, limitada a la adolescencia, de comienzo en la adultez y no delincuencia.

Por otra parte, a nivel ontogenético, las evidencias obtenidas a partir de estudios con gemelos apuntan a que la contribución de los genes y del medio está bastante equilibrada en cuanto a la manifestación de la agresión física se refiere. Y ambos factores inciden sobre diversas variables de naturaleza biológica, psicológica o social en dicho comportamiento. En la actualidad, cada vez cobra más relevancia el análisis bio-psico-social de la agresión, es decir, la consideración de variables de diferente naturaleza, así como la interacción de las mismas a la hora de causar o, sobre todo, predecir la agresión. Entre las variables biológicas que

han demostrado una contribución a este comportamiento podemos destacar los niveles de algunos neurotransmisores (como es el caso de la serotonina), los niveles de algunas hormonas (como es el caso de la testosterona), patrones específicos de la función neural (como la dominancia del parasimpático), factores prenatales o perinatales (como el consumo de tabaco por la madre durante el embarazo), etc. Entre las variables psicológicas, cabe destacar factores cognitivos (tales como el desarrollo del lenguaje), factores emocionales (tales como la disposición a la ira), factores temperamentales (tales como la impulsividad), etc. Y entre las variables de tipo social, podemos destacar los estilos educativos (como es el caso del estilo autoritario o dominante), la relación con los iguales (como las características de los amigos), etc. Este tipo de perspectiva bio-psico-social resulta muy prometedora para avanzar en el conocimiento de los mecanismos subyacentes a una conducta que, aunque sin duda tiene una vertiente adaptativa, en muchos casos genera profundos desajustes del individuo a su entorno.

### 5. Estrategias de historia vital

Los humanos, como otras especies animales, disponen de recursos finitos de energía o de nutrientes que han de distribuir entre los requisitos que se derivan del crecimiento, del automantenimiento y de la reproducción.

La teoría de historia vital analiza las estrategias que los individuos adoptan a la hora de balancear dichos recursos energéticos y metabólicos y para ello toma en consideración aspectos tales como el comienzo y el fin de la reproducción (menarquía y menopausia), la tasa reproductiva, el intervalo entre nacimientos, la cantidad/calidad de la inversión parental, etc. Por ejemplo, si un individuo madura pronto sexualmente, eso implicará que empezará antes a tener descendencia, con lo que se asegurará un cierto éxito reproductivo, lo que a su vez supone un beneficio desde un punto de vista biológico. Por otra parte, esta precocidad supone que su crecimiento se detendrá antes (muchos

procesos de desarrollo se detienen al llegar a la pubertad) y no alcanzará un gran tamaño. Esto, en el caso de un macho que tengan que competir con otros, puede ser un hándicap.

### 5.1. Experiencias infantiles y estrategia reproductiva

En este contexto teórico, se han encontrado evidencias de que las experiencias infantiles tempranas pueden afectar a diferentes facetas de la conducta reproductiva y de inversión parental en humanos. En concreto, por ejemplo, se ha demostrado de forma consistente que la ausencia del padre, o la presencia de un padrastro, en los primeros 5 años de vida, se asocia en las chicas con un adelanto de la menarquía, un adelanto en la edad de intercurso sexual y un aumento en la tasa de embarazo precoz. Se han propuesto varios modelos explicativos para abordar este fenómeno, y la mayoría de ellos abundan en la idea de que el entorno familiar, en etapas precoces del desarrollo, es un indicador del mundo en que a uno le tocará vivir: sin implicación paterna en el cuidado de la prole, los indicios que se reciben pueden ser señales de un entorno inestable (conflictivo y/o estresante), de escasez de recursos y de relaciones de pareja oportunistas, casuales o coyunturales. Todo ello incidiría, a través de mecanismos todavía no bien conocidos (se han propuesto algunos tales como la influencia genética compartida, la ausencia de feromonas paternas, que en su caso retardarían el desarrollo sexual de la hija, la ausencia de una conducta de vigilancia paterna sobre los hábitos sexuales de la hija adolescente, etc.) en que el balance a nivel de estrategias reproductivas se incline a favor de un adelanto de la madurez y del comienzo del intercurso sexual, una inestabilidad en las relaciones de pareja, etc. Sin embargo, en un hogar caracterizado por estabilidad conyugal, inversión parental, presencia de recursos, buena calidad de apego, etc., los indicios del entorno influyen en la estrategia reproductora de las chicas derivando en un retraso de la menarquía, del primer intercurso sexual, etc. Se trata por tanto, y como podemos observar, de un campo de investigación sumamente sugerente y prometedor en el que cabe destacar la contribución de Jay Belsky, de la Universidad de Londres (Belsky, 2010).

### 5.2. La menopausia

La especie humana es prácticamente la única, con la excepción de algunos mamíferos marinos (como es el caso de las ballenas piloto), en la que las hembras llegan a vivir largos periodos de tiempo más allá de su periodo de vida fértil. La menopausia implica el cese de la actividad menstrual y de la producción de óvulos y de estrógenos asociada a la misma.

En el resto de las especies animales, las hembras se reproducen prácticamente hasta su muerte, aunque en algunos animales, sobre todo en primates no humanos, las hembras pueden vivir algún tiempo después del cese de la fertilidad (unos dos años), pero nada comparable a lo observado en nuestra especie. Por ejemplo, en chimpancés, la mayoría de las hembras no tiene ya capacidad reproductiva para los 45 años, y sólo el 3% de los adultos suele sobrevivir a esa edad. Sin embargo, en humanos, la pérdida de la capacidad reproductora suele aparecer en torno a la misma edad (entre los 45 y los 55 años) y ya en las sociedades de cazadores-recolectores más del 30% de los individuos superan los 45 años. Las estadísticas se disparan cuando consideramos las sociedades industrializadas.

La cuestión es que si tenemos en cuenta la teoría de historia vital, no debiéramos esperar que la selección, en general, favorezca esta larga vida postreproductiva en las mujeres (recordemos que en los hombres no existe un cese tan repentino y precoz del potencial reproductivo), y lo que cabría predecir es que la energía dedicada al mantenimiento corporal (para una prolongación del período vital) se dedicase a un mayor esfuerzo reproductivo en años previos. Para explicar este fenómeno, se ha propuesto la "Hipótesis de la abuela" que propone que una mujer puede aumentar su eficacia biológica favoreciendo el éxito reproductivo de sus hijos al contribuir de diversas maneras a la supervivencia de sus propios nietos: proporcionando nutrientes, cuidados, educación, conocimientos, etc. Por ejemplo, en los Hazda, cazadores y recolectores de Tanzania, las mujeres mayores trabajan esforzadamente y realizan un aporte considerable de alimentos de los que se benefician sus nietos. En las sociedades occidentales actuales, cerca de un 58% de las abuelas y un 49% de los abuelos proporciona habitualmente cuidados a sus nietos (Coall y Hertwig, 2010).

Se ha sugerido que el mecanismo que ha dado lugar a este alargamiento de la vida post-reproductiva habría evolucionado en un contexto, el de la homini-

zación, en el que las hembras homínidas podrían tener varios hijos caracterizados por la larga etapa de dependencia propia de la cría humana. Cualquier ayuda añadida sería de un valor inestimable en términos de eficacia biológica. Aquí entraría en juego el papel de la abuela. Estudios actuales confirman el valor de la abuela en términos de eficacia biológica. Mirkka Lahdenpera y colaboradores, de la Universidad de Turku, en un trabajo publicado en la revista *Nature* (2004), encontraron que las mujeres de comunidades de granjeros y pescadores finlandeses y canadienses (siglos XVIII y XIX) tuvieron una media de dos nietos más por cada diez años que sobrevivían después de la menopausia hasta los 70 años. Los autores han demostrado que los efectos de la abuela son claros pues cuando la abuela vivía a más de 20 km de sus hijas, éstas tenían menos hijos que cuando vivía más cerca.

El grupo de investigación de la Universidad de Turku, liderado por Virpi Lummaa, está llevando a cabo estudios sumamente interesantes sobre variaciones en longevidad y éxito reproductivo, entre otros temas de interés. Cuenta para ello con un material excepcional, ya que parten del estudio de poblaciones sobre las que existe, por la costumbre de clérigos luteranos de así hacerlo, un registro completo con fechas de nacimiento, boda y fallecimiento, número de hijos y sus fechas de nacimiento, migraciones, etc. Han trabajado con datos de más de 20.000 personas en un período de estudio que va desde el año 1700 al año 1900, por lo que se trata de una investigación sobre aspectos de historia vital que incluye la consideración multigeneracional sobre tasas de éxito reproductivo.

Alternativamente a la hipótesis de la abuela se ha propuesto la "hipótesis de la buena madre". Se entiende aquí que la menopausia facilita un tiempo de supervivencia de la madre tras haber tenido a su última cría, lo que, considerando el largo período de dependencia de la cría humana al que antes hacíamos referencia, tiene un efecto sumamente beneficioso sobre la supervivencia de la propia cría. Esta hipótesis y la de la abuela no son mutuamente excluyentes y de hecho, estudios llevados a cabo en pueblos de Gambia han demostrado una influencia conjunta del papel de la "buena madre" y de la "abuela asistente" sobre la supervivencia de las crías.

Algunos han querido considerar también otra perspectiva del fenómeno que nos ocupa y han propuesto la "hipótesis del patriarca". Esta hipótesis propone que el objeto inicial de la selección natural no fue la longevidad post-reproductiva de las mujeres, como propone la hipótesis de la abuela, sino la longevidad

de los hombres, quienes continúan produciendo gametos funcionales hasta una edad avanzada. Se ha de tener en cuenta que los hombres generalmente a medida que van teniendo más edad ganan en estatus y en recursos, y que su continuada espermatogénesis les permite seguir procreando y siendo atractivos para las mujeres en edad fértil (recordemos lo señalado a propósito del estatus y el atractivo en un apartado anterior). De esta forma, si los genes que favorecen la longevidad no estuvieran en el cromosoma Y, y dicho fenómeno se extendiera también a las mujeres, éstas podrían aumentar su eficacia biológica incluso ayudando en la crianza de sus nietos.

Para explicar el fenómeno de la longevidad en humanos (y la larga etapa post-reproductiva de las mujeres) se ha propuesto también recientemente el modelo del capital encapsulado (*embodied capital model*). Gurven y Kaplan (2008) sugieren que este capital se refiere a aspectos tales como el cerebro, el sistema inmunitario, etc. y desde un punto de vista funcional incluye fuerza, conocimiento, etc. Un aspecto crucial aquí es el capital vinculado con el cerebro de forma que el tamaño cerebral y la longevidad habrían seguido un proceso coevolutivo. En la especie humana nos encontraríamos con una etapa inicial de larga dependencia e intenso aprendizaje en la que la productividad inicial es baja (se invierte en conocimiento), pero se compensa con una productividad ulterior, lo que conduce a que la selección favorezca tasas de mortalidad más bajas y una mayor longevidad.

Finalmente, algunos han planteado la menopausia como un epifenómeno, es decir, como un fenómeno asociado a la longevidad derivada de unas condiciones de vida mejores (más higiene, descubrimientos en el ámbito de la salud, etc.) que propician un alargamiento de la vida. Aunque hay evidencia de la existencia de sociedades en las que la contribución de los abuelos al bienestar y la supervivencia de los nietos es prácticamente nula (como es el caso de los Ache de Paraguay), en este apartado hemos mostrado algunos argumentos y evidencias en sentido contrario sobre el papel de los abuelos. Sea como fuere, aunque la larga vida postreproductiva de las mujeres no hubiera sido objeto específico de la selección natural (con objeto de aumentar la supervivencia de los nietos), la aparición de este fenómeno ha generado las condiciones para que la ayuda pueda producir efectos en este sentido.



## 6. Análisis evolucionista de los trastornos psicológicos

Otro ámbito de aplicación del análisis evolucionista del comportamiento humano de gran interés para la psicología y la psiquiatría es el de la psicopatología.

La cuestión fundamental aquí ha girado en torno a la consideración de si los trastornos están ahí, y se mantienen en las poblaciones, porque aportan alguna forma de ventaja adaptativa o, en la otra posición extrema, constituyen errores en los mecanismos psicológicos, fisiológicos y sociales que afectan de forma negativa a la adaptación. A continuación comentaremos brevemente algunos de los principales modelos de base genética para los trastornos mentales para, posteriormente, considerar de forma muy sintética algunos trastornos mentales desde la óptica evolucionista.

### 6.1. Modelos de base genética

La cuestión de la adaptación o desadaptación relacionada con los trastornos psicológicos ha ido asociada a diferentes modelos sobre la potencial base genética de los mismos, modelos que se ajustan bastante bien a un gradiente adaptación-desadaptación (Keller y Miller, 2006). Por una parte, se ha planteado la posibilidad de que las mutaciones genéticas que favorecen algunas patologías mentales puedan haber sido neutrales en el medio ancestral (entorno de adaptación evolutiva), es decir, no afectar ni positiva ni negativamente a la adaptación a este medio, pero haberse convertido en negativas al haber cambiado el medio de adaptación humano. Por ejemplo, el aumento de la depresión en la sociedad actual podría explicarse por la falta de apoyo social (redes de amigos y familiares) característica de la misma, a diferencia de las redes propias de las pequeñas y cohesivas comunidades ancestrales.

Otra posición interesante es la que plantea un balance entre efectos positivos y negativos de algunos genes (argumento pleiotrópico). De la misma forma que

existe una superioridad de los heterocigotos en el caso de los sujetos que tiene un tipo de hemoglobina que les hace inmunes a la anemia falciforme, se sugiere que en algunos trastornos podría subyacer algún mecanismo semejante. Algún estudio, por ejemplo, sugirió que los esquizofrénicos eran más resistentes a los traumatismos, infecciones, etc. y que además sus familiares no afectados por la sintomatología psicótica se beneficiarían también de dicha resistencia biológica. Este estudio no ha podido ser replicado y estudios posteriores con muestras muy amplias (de hasta 11.00 sujetos esquizofrénicos) no han encontrado que sus hermanos tengan más éxito reproductivo que la población promedio.

El tercer modelo propuesto es el del balance selección-mutación poligénica. Partiendo del hecho de que existen múltiples mutaciones dañinas para múltiples genes, se observa que muchas de estas mutaciones afectan a procesos orgánicos que dependen del buen o mal funcionamiento de dichos genes. De esta forma, el normal funcionamiento mental es vulnerable a mutaciones de esta naturaleza. A menudo, estos genes perjudiciales son neutralizados o amortiguados por otros genes no dañinos. Pero si éstos últimos no están presentes en un individuo, aumentan las posibilidades de trastorno.

### 6.2. El autismo

De forma pionera, Niko Tinbergen presentó, junto con su mujer, Elisabeth A. Tinbergen, un análisis etológico del autismo que supuso un hito relevante en el comienzo de la etología humana (Tinbergen y Tinbergen, 1987). Estos autores llevaron a cabo un análisis de los comportamientos de los niños autistas, sobre todo de sus manías o estereotipias (balanceos, giros, etc.) considerándolos como exponentes de un conflicto motivacional entre la tendencia a acercarse a los demás y la huida motivada por el miedo y la ansiedad que provoca el contacto social. La explicación que daban del origen de dichas estereotipias era la misma que la que los etólogos utilizaban para explicar el origen de las conductas a las que subyace un conflicto motivacional en otras especies, es decir, en términos de actividades de sustitución, señales de intención, etc.

Más recientemente, el grupo dirigido por Simon Baron-Cohen, un experto en autismo, profesor de la Universidad de Cambridge, y que dirige el Centro de

Investigación de Autismo en esa misma ciudad, ha planteado que los niños autistas tendrían un "cerebro macho extremo": el cerebro de estos niños habría sufrido un exceso de andrógenos en la etapa fetal, lo que habría afectado a algunas capacidades relacionadas con la teoría de la mente tales como la empatía, provocando así las dificultades de relación de estos niños.

Aparte de los propios trabajos de este equipo de investigación sobre la relación entre niveles de testosterona fetal y rasgos de la condición autista, diversas evidencias apuntan en la dirección indicada: la ratio niños/niñas en el autismo es de 4/1 y en el síndrome de Asperger es de 9/1. Además, el cerebro de los niños autistas es más grande y pesado que el de los niños sin esta condición. La ratio 2D:4D (dedo anular dividido por el índice) es más baja en autistas; las ratios bajas son más propias de los varones y se han relacionado con un mayor nivel de andrógenos en la etapa fetal. Baron-Cohen propone, como telón de fondo, la teoría de que los chicos son más propensos a la sistematización (análisis de los sistemas, mecanismos, etc.) y las chicas a la empatía, lo que estaría a su vez relacionado con procesos selectivos a nivel filogenético. Un exceso de andrógenos facilitaría la sistematización, y un nivel bajo facilitaría la empatía.

Recientemente, el equipo dirigido por Simon Baron-Cohen ha publicado una investigación que ha suscitado una cierta polémica (Auyeung y col., 2009). En dicho estudio, una amplia muestra de mujeres cumplimentó dos pruebas para evaluar rasgos autistas en sus hijos (Cast y AQ-Child) cuando estos tenían entre 6 y 10 años. Previamente, cuando estas mujeres estaban embarazadas, a través de amniocentesis se evaluó el nivel de testosterona fetal de sus hijos. Los autores del estudio encontraron una asociación positiva entre las puntuaciones de esas pruebas que miden rasgos de la condición autista y los niveles de testosterona fetal. Numerosos medios de comunicación se hicieron eco del hallazgo y se suscitó un debate ético pues algunos sugirieron que en un futuro los padres podrían decidir si interrumpir o no el embarazo en función del riesgo que unos determinados niveles de testosterona podrían establecer en relación a la posibilidad de padecer autismo. Al margen de otras posibles consideraciones, con nuestros conocimientos actuales sobre las causas del autismo pensar que pueda establecerse un diagnóstico del autismo a partir de los niveles de testosterona resulta sencillamente absurdo.

### 6.3. La depresión: hipótesis de la competición social

Uno de los planteamientos más conocidos sobre la depresión desde el punto de vista evolucionista es el realizado por John Price, quien propuso que la de-

presión se observa en sujetos que son incapaces de imponerse en la jerarquía. Una estrategia adaptativa en situaciones de incapacidad de imponerse en el conflicto es asumir un papel sumiso, lo que da lugar a una inhibición de la conducta de reto y de lucha del individuo, evitando así los conflictos derivados de la lucha jerárquica. Cuando esta estrategia no se produce voluntariamente, se desencadena un estado de depresión que puede prolongarse en el tiempo. Se ha propuesto que este ámbito de la competición social sería un elemento más dentro de un abanico de ámbitos en los que la depresión constituiría un mecanismo para desconectarse de logros que son difíciles de alcanzar (Nesse, 2000, Cases-SanJuan, 2005).

### 6.4. Otros trastornos

**Sociopatía.** Se trata de un trastorno en el que los individuos manipulan a los demás para obtener sus beneficios a bajo coste. En términos de juego cooperativo, serían individuos que no practican la reciprocidad (no-cooperadores o estafadores), y con una presencia en frecuencias bajas en la población obtendrían buenos réditos en términos reproductivos y de obtención de recursos, siempre que su estrategia no fuera detectada por otros. Linda Mealey (1995) distingue entre sociopatas primarios y secundarios. Si bien en los secundarios no habría una influencia tan definida del genotipo en su conducta, en los primarios sí la habría. Estos últimos tendrían además un perfil fisiológico característico (hipoactivación autonómica) y una incapacidad para presentar sentimientos de culpa.

**Anorexia.** Según algunos autores, a este trastorno alimentario podría subyacer una percepción distorsionada respecto a algunas cuestiones relacionadas con aspectos reproductivos. Así, el retraso de la pubertad asociado a este trastorno implicaría una estrategia de demora en la utilización de los propios recursos reproductivos en contextos que son evaluados como poco propicios para el emparejamiento. Dada la alta prevalencia de la anorexia en mujeres (de cada 10 personas afectadas 9 son mujeres), desde esta perspectiva, se trataría preferentemente de contextos en los que éstas perciben una alta competición entre hembras por la pareja o en los que los hombres son percibidos como potenciales explotadores.

**Esquizofrenia.** Existen numerosas teorías para explicar la esquizofrenia en clave evolucionista. Sanjuán (2007), en una revisión de dichas teorías, plantea una propuesta de integración de modelos evolucionistas y neuropsicológicos. Su modelo integra varios niveles: 1) una base genética, que en determinadas combinaciones de genes produciría trastornos del lenguaje y del pensamiento así como rasgos esquizotípicos, afectando a la normal conectividad cerebral, mientras que en otras combinaciones daría lugar a un fenotipo normal (el autor concluye que la esquizofrenia sería el precio que paga nuestra especie por la complejidad cerebral alcanzada evolutivamente; 2) daño cerebral directo producido potencialmente por diversos factores (problemas obstétricos, enfermedades que afecten al neurodesarrollo, efectos de drogas, etc.).

Además de para los trastornos aquí referenciados, se han propuesto explicaciones de naturaleza evolucionista para otras muchas patologías tales como las fobias, el trastorno bipolar, etc. Más información sobre esta cuestión puede encontrarse en la interesante literatura específica que existe al respecto.<sup>4</sup>

4. Existen varios libros ciertamente interesantes, en los que se puede encontrar un análisis evolucionista de los trastornos mentales. En castellano podríamos destacar: J. Sanjuán y C. J. Cela Conde (Eds.). (2005). *La profecía de Darwin. Del origen de la mente a la Psicopatología*. Madrid: Ars Medica.

Ya en inglés, podemos destacar tres textos también muy sugerentes:

S. Baron-Cohen (Ed.). (1997). *The maladapted mind. Classic readings in evolutionary psychopathology*. London: Psychology Press.

M. McGuire y A. Troisi (1998). *Darwinian Psychiatry*. New York: Oxford University Press.

M. Brüne (2008). *Textbook of evolutionary psychiatry. The origins of psychopathology*. Oxford: Oxford University Press.

## Bibliografía

### Capítulo I. Historia de la etología

- Abril, A., Ambrosio, E., de Blas, M. R., Caminero, A. A., García, C., y de Pablo, J. M. (2009). *Fundamentos de psicobiología* (1.ª ed.) Sanz y Torres: Madrid.
- Alcock, J. (2001, 7.ª ed.; 2013, 10.ª ed.). *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sinauer Associates: Sunderland, Massachusetts.
- Alcock, J. (2013, 10.ª ed.). *Animal behavior. An evolutionary approach*. Sinauer Associates: Sunderland, Mass. (Trad. cast. 1978: *Comportamiento animal*. Barcelona: Salvat).
- Barnard, C. (2004). *Animal behaviour. Mechanism, development, function and evolution*. Prentice-Hall: Londres.
- Beach, F. A. (1950). The snark was a boojum. *American Psychologist*, 5, 115-124.
- Boakes, R. A. (1989). *Historia de la Psicología animal: de Darwin al Conductismo*. Alianza: Madrid. (*From Darwin to Behaviorism. Psychology and the Minds of Animals*, 1984).
- Camhi, J. M. 1984: *Neuroethology. Nerve cells and the natural behavior of animals*. Sinauer Associates: Sunderland, Massachusetts.
- Carranza, J. (Ed.). (1994). *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Extremadura: Cáceres.
- Cassini, M. H. y Hermitte, G. (1994). Etología aplicada a la producción animal. En J. Carranza (Ed.), *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento* (pp. 469-491). Servicio de Publicaciones de la Universidad de Extremadura: Cáceres.
- Colmenares, F. (Ed.). (1996). *Etología, Psicología Comparada y comportamiento animal*. Síntesis: Madrid.
- Craig, W. (1918). Appetites and aversions as constituents of instincts. *Biological Bulletin*, 34, 91-107.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species*. Murray: Londres. (*El origen de las especies*, 1977).
- Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. Murray: Londres. (*El origen del hombre y la selección en relación al sexo*, 1982).
- Darwin, C. (1872). *The expression of emotions in man and animals*. Murray: Londres. (*La expresión de las emociones en los animales y en el hombre*, 1984).
- Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford University Press: Nueva York. (*El gen egoísta*, 1985).
- Dewsbury, D. A. (1992). Comparative Psychology and Ethology. A reassessment. *American Psychologist*, 47, 208-215.
- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press: Nueva York.
- Drickamer, L. y Dewsbury, D. (Eds.). (2009). *Leaders in animal behaviour: the second generation*. Cambridge University Press: Cambridge.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1989). *Human ethology*. De Gruyter: Nueva York.

- Tinbergen (1951). *The study of instinct*. London: Oxford University Press.
- Tinklepaugh, O. L. (1928). An experimental study of representative factors in monkeys. *Journal of Comparative Psychology*, 8, 197-236.
- Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55 (4), 189-208.
- Tomasello, M. y Call, J. (1997). *Primate cognition*. New York: Oxford University Press.
- Tomasello, M., Hare, B., Lehmann, H., y Call, J. (2007). Reliance on head versus eyes in the gaze following of great apes and human infants: The cooperative eye hypothesis. *Journal of Human Evolution*, 52, 314-320.
- Von Uexkull, J. (1921). *Umwelt und Innenwelt der Tiere* (2.ª ed.). Berlin.
- Watts, D. P., Colmenares, F., y Arnold, K. (2000). Redirection, consolation, and male policing: How targets of aggression interact with bystanders. En F. Aureli y F. B. M. de Waal (Eds.), *Natural conflict resolution* (pp. 281-301). Berkeley: University of California Press.
- Weir, A. A. S., Chappell, J., y Kacelnik, A. (2002). Shaping of hooks in new Caledonian crows. *Science*, 297, 981-981.
- Whiten, A. y Ham, R. (1992). On the nature and evolution of imitation in the animal kingdom: Reappraisal of a century of research. En P. J. B. Slater, J. S. Rosenblatt, C. Beer y M. Milinsky (Eds.), *Advances in the Study of Behavior* (pp. 239-283).
- Wimpenny, J. H., Weir, A. A. S., Clayton, L. et al. (2009). Cognitive Processes Associated with Sequential Tool Use in New Caledonian Crows. *Plos one*, 4, e6471.
- Wimpenny, J. H., Weir, A. A. S., y Kacelnik, A. (en prensa). New Caledonian crows use tools for non-foraging activities. *Animal Cognition*.
- Zentall, T. R. y Galef Jr., B. G. (Eds.). (1988). *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives* (pp. 3-28). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Zuberbuhler, K. (in press). Communication strategies. En J. Mitani, J. Call, P. Kappeler, R. Palombit y J. Silk (Eds.), *The evolution of primate societies*. Chicago: The University of Chicago Press.

## Capítulo XI. Aproximación evolucionista al estudio del comportamiento humano

- Archer, J. (2009). Does sexual selection explain human sex differences in aggression? *Behavioral and Brain Sciences*, 32, 249-311.
- Auyeung, B., Baron-Cohen, S., Ashwin, E., Knickmeyer, K., y Hackett, G. (2009). Fetal testosterone autistic traits. *British Journal of Psychology*, 100, 1-22.
- Azurmendi, A., Braza, F., García, A., Braza, P., Muñoz, J. M., y Sánchez-Martín, J. R. (2006). Aggression, dominance and affiliation: Their relationship with androgen levels and intelligence in 5-year-old children. *Hormones and Behavior*, 50, 132-140.
- Barret, L., Dunbar, R., y Lycett, J. (2002). *Human evolutionary psychology*. New York: Palgrave.
- Belsky, J. (2010). Childhood experience and the development of reproductive strategies. *Psicothema*, 22, 28-34.

- Boyd, R. y Silk, J. B. (2001). *Cómo evolucionaron los humanos*. Barcelona: Ariel.
- Buss, D. (2004). *La evolución del deseo. Estrategias del emparejamiento humano*. Madrid: Alianza.
- Buss, D. (2012). *Evolutionary psychology: The new science of the mind* (4.ª ed.). Boston: Allyn and Bacon.
- Cases, N. y Sanjuán, J. (2005). Teoría de la competición social y trastornos afectivos. En J. Sanjuán y C. J. Cela Conde (Eds.), *La profecía de Darwin. Del origen de la mente a la Psicopatología* (pp. 149-168). Barcelona: Ars Medica.
- Coall, D. A. y Hertwig, R. (2010). Grand parental investment: past, present, and future. *Behavioral and Brain Sciences*, 33, 1-59.
- Crawford, C., Smith, M., y Krebs, D. (Eds.). (1987). *Sociobiology and psychology*. Hillsdale: Erlbaum.
- Crawford, C. y Krebs, D. (Eds.). (2008). *Foundations of evolutionary psychology*. New York: Lawrence.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1993). *Biología del comportamiento humano. Manual de etología humana*. Madrid: Alianza.
- García, A. (2005). *La conjura de los machos. Una visión evolucionista de las sexualidad humana*. Barcelona: Tusquets.
- Geary, D. (2010). *Male, female. The evolution of human sex differences*. Washington: APA.
- Gintis, H., Bowles, S., Boyd, R., y Fehr, E. (2008). Gene-culture coevolution and the emergence of altruistic behavior in humans. En C. Crawford y D. Krebs (Eds.), *Foundations of evolutionary psychology* (pp. 313-329). New York: Lawrence Erlbaum.
- Curven, M. y Kaplan, H. (2008). Beyond the grandmother hypothesis: evolutionary models of human longevity. En J. Sokolovsky (Ed.), *Cultural Context of Aging: Worldwide Perspectives* (pp. 53-60). Santa Barbara: Greenwood Press.
- Hernández, C. y Causey, K. (2010). Evolutionary psychology and evolutionary developmental psychology: Understanding the evolution of human behavior and development. *Psicothema*, 22, 1-3.
- Keller, M. C. y Miller, G. (2006). Resolving the paradox of common, harmful, heritable mental disorders: Which evolutionary genetic models work best? *Behavioral and Brain Sciences*, 29, 385-452.
- Mealey, L. (1995). The sociobiology of sociopathy: An integrated evolutionary model. *Behavioral and Brain Sciences*, 18, 523-541.
- Nesse, R. (2000). Is depression an adaptation? *Archives of General Psychiatry*, 57, 14-20.
- Pulkkinen, L., Lyyra, A., y Kokko, K. (2009). Life success of males on nonoffender, adolescence-limited, persistent and adult-onset antisocial pathways: Follow-up from age 8 to 42. *Aggressive Behavior*, 35, 117-135.
- Sánchez-Martín, J. R., Fano, E., Ahedo, L., Cardas, J., Brain, P.F., y Azpiroz, A. (2000). Relating testosterone levels and free play social behavior in male and female preschool children. *Psychoneuroendocrinology*, 25, 773-783.
- Sanjuán, J. (2007). Teorías evolucionistas de las esquizofrenias. *Claves de Psiquiatría*, 2, 3-9.
- Sear, R., Lawson, D., y Dickins, T. (2007). Synthesis in the human evolutionary behavioural sciences. *Journal of Evolutionary Psychology*, 5, 3-28.

- Soler, M. (2009). *Adaptación del comportamiento: comprendiendo al animal humano*. Madrid: Síntesis.
- Tinbergen, N. y Tinbergen, E. A. (1987). *Niños autistas. Nuevas esperanzas de curación*. Madrid: Alianza.
- Tremblay, R. E., Hartup, W. W., y Archer, J. (Eds.). (2005). *Developmental origins of aggression*. New York: The Guilford Press.
- Van Schaik, C. P. (2007). Culture in primates and other animals. En R. I. M. Dunbar y L. Barret (Eds.), *The Oxford Handbook of evolutionary psychology* (pp. 103-113). Oxford: Oxford University Press.
- Van Vught, M., Roberts, G., y Hardy, C. (2007). Competitive altruism: a theory of reputation-based cooperation in groups. En R. I. M. Dunbar y L. Barret (Eds.), *The Oxford Handbook of evolutionary psychology* (pp. 531-540). Oxford: Oxford University Press.

