



Recibido: 4/02/2025

Aceptado: 30/05/2025

La paradoja evolutiva de la homosexualidad masculina: revisión de dos hipótesis

The Evolutionary Paradox of Male Homosexuality: a Review of two Hypotheses

Aline Jelenkovic¹ / aline.jelenkovic@ehu.eus 

Aritz Zorrotzua¹ / araitz.rz@gmail.com 

Esther Rebato¹ / esther.rebato@ehu.eus 

¹ Departamento de Genética, Antropología Física y Fisiología Animal, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU)

Resumen: El mantenimiento de la homosexualidad masculina en las poblaciones humanas plantea una cuestión fascinante para los investigadores. Esta revisión bibliográfica examina dos hipótesis evolutivas que intentan explicar la persistencia de esta conducta sexual desde un punto de vista adaptativo: la selección por parentesco y la selección sexualmente antagónica. El trabajo sintetiza las pruebas empíricas de dieciocho estudios, cuyos resultados sugieren que, aunque ambas hipótesis cuentan con un apoyo substancial, su grado de aplicabilidad puede variar en función de los distintos entornos culturales y sociales. Así, la hipótesis de la selección por parentesco se ve reforzada por la evidencia de que los hombres homosexuales adoptan comportamientos altruistas que benefician el éxito reproductivo de sus parientes. Por su parte, la hipótesis de la selección sexual antagónica está respaldada por estudios que muestran tasas de fertilidad más elevadas entre las parientes por vía materna de los hombres homosexuales. En conclusión, un enfoque multifactorial es esencial para una comprensión global de la dinámica evolutiva de la homosexualidad masculina.

Palabras Clave: Homosexualidad, Selección por parentesco, Selección Sexual Antagónica, Éxito Reproductivo.

Abstract: The maintenance of male homosexuality in human populations poses a fascinating question for researchers. This literature review examines two evolutionary hypotheses that attempt to explain the persistence of this sexual behaviour from an adaptive point of view: kin selection and sexually antagonistic selection. The paper synthesizes empirical evidence from eighteen studies, the results of which suggest that, although both hypotheses have substantial support, their degree of applicability may vary according to different cultural and social environments. The kin selection hypothesis is strengthened by evidence that homosexual men engage in altruistic behaviours that benefit the reproductive success of their relatives. The antagonistic sexual selection hypothesis is supported by studies showing higher fertility rates among maternal relatives of homosexual men. In conclusion, a multifactorial approach is essential for a comprehensive understanding of the evolutionary dynamics of male homosexuality.

Keywords: Homosexuality, Kin Selection, Antagonistic Sexual Selection, Reproductive Success

1. INTRODUCCIÓN

La homosexualidad es el término que se usa para describir la orientación sexual en la que las personas de un sexo presentan una preferencia estable y duradera por el emparejamiento y por las interacciones sexuales con personas del mismo sexo. El comportamiento homosexual ha existido a lo largo de la historia de la humanidad en todas las sociedades, incluidas las tradicionales como, por ejemplo, en Tahití y Hawái, en las tribus indígenas de América del Norte, en sociedades nativas de Sudamérica, Asia, África pre-colonial, y la Europa pre-moderna (Kirkpatrick, 2000). Dicho comportamiento también se observa en las sociedades contemporáneas en forma de orientación sexual gay (hombre atraído sexualmente y afectivamente por otros hombres), lesbiana (mujer atraída sexualmente y afectivamente por otras mujeres) o bisexual (atracción por ambos sexos) (Storms, 1980). La Real Academia Española (RAE, 2024) define en su diccionario el término homosexualidad como la “inclinación erótica hacia individuos del mismo sexo”, referido a nuestra especie. Sin embargo, este comportamiento está ampliamente documentado en animales, aunque la “homosexualidad animal” es una conducta controvertida debido a su relación con el debate de la homosexualidad humana. Existe información que demuestra la existencia de comportamientos homosexuales en más de 1500 especies de animales no humanos, y se han observado casos de cortejo, cópula y emparejamiento entre individuos del mismo sexo entre mamíferos, aves, reptiles, anfibios, peces, insectos, moluscos y nematodos (Bailey y Zuk, 2009; Monk et al., 2019).

La homosexualidad humana parece tener una base genética y biológica (ver la revisión de Bogaert y Skorska, 2020), como demuestran diversos estudios de heredabilidad, y los hallazgos de ligamiento genético y de asociación del genoma completo (GWAS), aunque muchos de ellos no han sido replicados. En el caso de la homosexualidad masculina, los estudios gemelares han señalado que la homosexualidad tiene un componente genético significativo, con mayores tasas de concordancia en los gemelos monocigóticos (MZ) que en los dicigóticos (DZ) (Bailey et al., 2000; Långström et al., 2010). Además, los estudios GWAS han identificado varios *loci* genéticos asociados a la homosexualidad masculina (Ganna et al., 2019); entre ellos, el controvertido marcador genético Xq28 (Hamer et al., 1993), refutado por autores como Rice et al. (1999), aunque estudios más recientes apoyan la existencia de genes en la región pericentromérica del cromosoma 8 y en la región cromosómica Xq28, que influyen en el desarrollo de la orientación sexual masculina (Sanders et al., 2015). También se ha sugerido que la metilación del ADN estaría implicada en la homosexualidad humana (Bocklandt y Hamer, 2003; Bocklandt et al., 2006, citados por Barona y Aponte, 2014), y se ha sugerido que las marcas epigenéticas heredadas, que influyen en la sensibilidad del feto a la testosterona en el útero, podrían “masculinizar” el cerebro de las niñas y “feminizar” el de los niños, lo que daría lugar a la atracción hacia personas del mismo sexo (Rice et al., 2012). En general, diversos estudios confirman un modelo poligénico, en el que

múltiples genes contribuyen a la orientación sexual (Sanders et al., 2017; Hu et al., 2021). Sin embargo, los factores socioculturales juegan un importante papel a la hora de configurar la forma en que los individuos experimentan, entienden y expresan su orientación sexual (Jannini et al., 2010), de ahí su variabilidad en los distintos grupos humanos. También hay que señalar la existencia de pruebas empíricas que respaldan la afirmación de que la homosexualidad es una variante normal de la orientación sexual humana, y no un trastorno mental (Kinney, 2015).

A pesar de su baja frecuencia, entre el 2 y el 6% según Fenton et al. (2001), la homosexualidad permanece bastante estable en todas las poblaciones humanas (Bailey y Zuk, 2009), cifrándose en población general masculina en cerca de un 10%. Su persistencia supone una paradoja en términos biológicos, pues se contradice con la teoría de la selección tradicional (MacFarlane et al., 2007) y parece incumplir una “ley” básica de la naturaleza, como la de la procreación. Si todos los individuos de una especie tuvieran comportamientos homosexuales, al menos en teoría, la especie se extinguiría (Monk et al., 2019). Por ello, desde una perspectiva evolutiva, la homosexualidad se considera una paradoja que requiere al menos de una explicación específica. ¿Cómo y por qué se han mantenido unos comportamientos sexuales que no resultan directamente en la reproducción? ¿Cómo ha evolucionado y persistido la homosexualidad si reduce la aptitud biológica (*fitness*) de los individuos? ¿Cómo no se ha producido una selección en contra de los genes que, junto con otros complejos factores, influyen en la orientación sexual individual? ¿Se trata, al menos en humanos, de un rasgo multifactorial basado en diferentes genes, experiencias vivenciales y factores socioculturales?

Estas preguntas y otras relacionadas con las posibles bases genéticas y neurobiológicas de la homosexualidad se han intentado responder en diversos estudios para poder desentrañar los posibles orígenes evolutivos de estos comportamientos, y las razones de su mantenimiento en las poblaciones tanto humanas como de otros seres vivos (Barona y Aponte, 2014; Ngun y Vilain, 2014; Gómez et al., 2023).

Los esfuerzos por resolver esta paradoja han adoptado la forma de hipótesis adaptativas (o no adaptativas) del comportamiento homosexual en los animales. Dichas hipótesis se refieren a características morfo-fisiológicas, conductuales, etc., que ofrecen ventajas de supervivencia y reproducción a los individuos que las portan (o lo contrario si no son adaptativas). Algunas de ellas consideran el comportamiento sexual entre individuos del mismo sexo una “táctica fundamentalmente errónea”, y postulan que derivan de efectos pleiotrópicos (situación en que un único gen o alelo afecta a varios fenotipos diferentes), o de limitaciones de otros aspectos de la biología animal como, por ejemplo, la identidad equivocada (Barlow, 2008), el efecto prisión (Van Gossum et al., 2005), la mala adaptación (Bagemihl, 1999), y la infección (Cochran et al., 2000). Otras hipótesis, por el contrario, sostienen que el comportamiento sexual entre individuos del mismo sexo ha evolucionado debido a “beneficios indirectos”, y asumen que los

componentes genéticos que causan, directa o indirectamente, el comportamiento homosexual, tuvieron que ser beneficiosos para que la homosexualidad surgiera y se mantuviera a lo largo del tiempo (Pillard y Bailey, 1998).

Las denominadas hipótesis adaptativas intentan conciliar la existencia de la homosexualidad con la formulación clásica de la selección natural. Entre ellas, podemos señalar las hipótesis del nexo social (Vasey et al., 1998), la del conflicto intrasexual (Preston-Mafham, 2006), la de la práctica (McRobert y Tompkins, 1988), la de la inseminación indirecta (Levan et al., 2009), la de la sobredominancia (Gavrilets y Rice, 2006), la de la selección por parentesco (Wilson, 1975; Vasey et al., 2007) y la de la selección sexualmente antagónica (Camperio Ciani et al., 2004). En este trabajo analizaremos las dos últimas, por ser consideradas las más interesantes a nivel evolutivo y sobre las que parece haber más evidencias.

1.1. Hipótesis de la selección por parentesco

Esta hipótesis es una de las más citadas en la literatura científica y sugiere que la homosexualidad en sí misma podría ser un rasgo adaptativo que ayudaría a la propagación, de forma indirecta, de los genes de los individuos homosexuales, a través de su aptitud inclusiva, que implica que la aptitud de un individuo no depende sólo de sí mismo sino también de la aptitud de sus familiares, en tanto que estos comparten con él una elevada proporción de sus genes (Hamilton, 1964 a,b). Hay que señalar que, en Biología, el término “aptitud”, también denominado adecuación biológica o eficacia biológica (*fitness* en inglés), se refiere en los modelos de genética de poblaciones al número de descendientes probables que tiene un organismo a lo largo de su vida. Bajo este escenario, a lo largo de la evolución de nuestra especie, la ausencia de cuidado de su propia descendencia, pudo permitir a los hombres homosexuales ayudar más a sus parientes, por ejemplo, ir de caza para suministrarles alimento, realizar trabajos en el lugar de residencia de la familia, cuidar de los enfermos y heridos, u ocupar puestos socialmente muy valorados como chamanes y oráculos. De esta forma podrían haber mejorado el éxito reproductivo de sus hermanos y hermanas en los entornos ancestrales, mediante la proporción de recursos y el cuidado de sus descendientes. Si este aumento del éxito reproductivo de los parientes compensaba o incluso superaba la pérdida de reproducción del hombre homosexual, la homosexualidad sería considerada una estrategia adaptativa (Wilson, 1975). En consecuencia, la selección por parentesco bastaría por sí sola para mantener la homosexualidad en la población, y los hombres homosexuales transmitirían indirectamente sus genes a través de los linajes de sus hermanos y hermanas. Como señala Clutton-Brock (2002), los homosexuales sacrificaban sus posibilidades de reproducirse para proporcionar beneficios directos a sus parientes.

Estudios antropológicos transculturales en sociedades tradicionales de Tailandia, Indonesia y Polinesia (Vasey et al., 2007; Camperio Ciani et al., 2016; Nila et al., 2018) entre otras, han documentado pautas similares a las

esperadas en los entornos ancestrales. En dichas sociedades, los individuos homosexuales y los llamados del “tercer género” (no necesariamente homosexuales), como se verá más adelante, desempeñan a menudo papeles vitales en las redes de parentesco, contribuyendo al bienestar y al éxito reproductivo de sus parientes. Sin embargo, en los entornos contemporáneos, en los que los homosexuales se ven más alejados de sus familias tanto geográfica como emocionalmente, la frecuencia de genes asociados a la homosexualidad tendría que haber disminuido (Bobrow y Bailey, 2001).

1.2. Hipótesis de la selección sexualmente antagónica

La selección sexualmente antagónica es un proceso mediante el cual se pueden mantener en una población variantes genéticas que reducen la aptitud (*fitness*) de los portadores de un sexo y al mismo tiempo aumentan la aptitud del otro. Varios estudios han observado que las parientes femeninas de los hombres homosexuales, en particular aquellas por vía materna, tienden a tener tasas de fertilidad más altas que las parientes de hombres heterosexuales (Camperio Ciani et al., 2004, 2012). La hipótesis de la selección sexualmente antagónica con respecto a la homosexualidad masculina sugiere que los mismos componentes genéticos que predisponen a los hombres a la homosexualidad podrían aumentar el éxito reproductivo de las mujeres. Esto explicaría por qué la homosexualidad masculina, que no tendría ninguna ventaja evolutiva *per se* (ya que al no tener descendencia sus genes no se transmiten a las generaciones siguientes) persiste en la población. La hipótesis se basa en una serie de observaciones, como una mayor representación de parientes homosexuales en la línea materna de los hombres homosexuales, un aumento de la fertilidad en los parientes femeninos (por línea materna de los homosexuales), y la presunta ubicación del componente genético de la homosexualidad en la región Xq28 (Hamer et al., 1993; Sanders et al., 2015), es decir, se trataría de un rasgo (conducta en este caso) ligado al sexo.

El objetivo de este trabajo de revisión es examinar ambas hipótesis evolutivas, y evaluar y discutir los resultados de diversas investigaciones empíricas que nos permitan apoyar las hipótesis analizadas o que, por el contrario, aporten evidencias que no las sustenten.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Para realizar esta revisión sistemática se ha empleado como recurso la base de datos Web Of Science (WOS). Las palabras claves utilizadas fueron “male homosexuality”, “evolution”, “hypothesis”, “theories”, “kin selection”, y “sexually antagonistic selection”, que se combinaron en pares utilizando el operador AND (por ejemplo, “male homosexuality” AND “kin selection”). Se usaron como criterios de inclusión el idioma y la fecha de publicación, de manera que solo aparecían los artículos en inglés publicados entre 2000 y 2024.

A partir de las diferentes combinaciones de las palabras clave se obtuvieron 363 artículos, 156 duplicados; tras eliminarlos, se analizaron los títulos y resúmenes de 207 trabajos y se descartaron los que no trataban sobre hipótesis evolutivas y homosexualidad. Entre ellos se encontraban artículos que trataban sobre los comportamientos sexuales entre animales del mismo sexo, sobre la homosexualidad y el VIH, y sobre la evolución del término homosexual y de la homofobia. De los 73 artículos seleccionados por el título y el resumen, se excluyeron 39 por ser revisiones bibliográficas previas. Finalmente, se analizaron los textos completos de 34 artículos, de los cuales se eliminaron 16 por tratar de otras hipótesis evolutivas no consideradas en este trabajo. Según los criterios descritos, se emplearon un total de 18 artículos para analizar los resultados. El procedimiento seguido para la selección de artículos se muestra en la Figura 1.

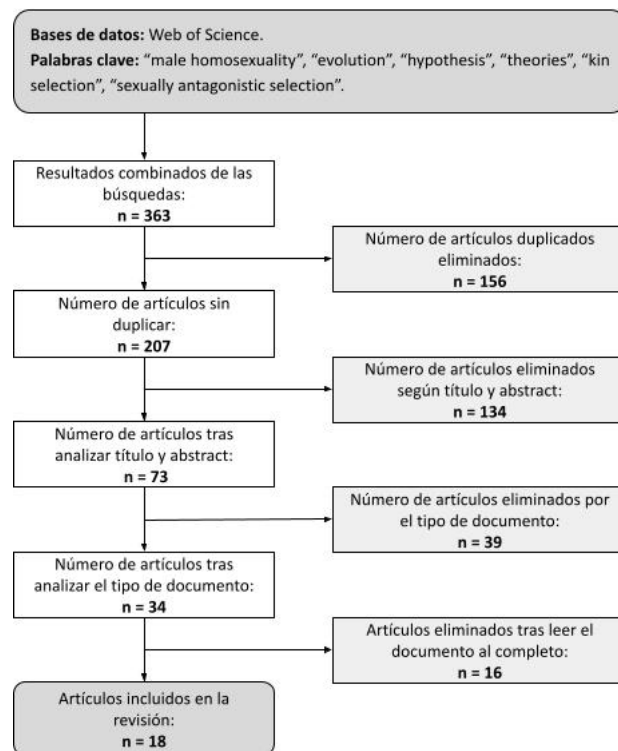


Figura 1. Diagrama de flujo de la búsqueda de artículos.

3. RESULTADOS

Debido a que los estudios recopilados difieren en los objetivos (dependiendo de la hipótesis que quieren poner a prueba los autores), metodologías (las preguntas planteadas en los cuestionarios pueden y suelen ser distintas), o consideran distintos tipos de sociedades (tradicionales e industrializadas, urbanas y no urbanas, europeas y/o de otros continentes), los resultados obtenidos han sido heterogéneos. No obstante, algunos de los artículos revisados comparten metodología (por ejemplo, tipo de cuestionarios) y algunas otras similitudes, lo que nos ha

permitido agrupar la información de la siguiente forma: por un lado, la referente a las relaciones que tienen los individuos homosexuales con sus familiares y, por otro, el linaje o la composición de la familia de los individuos. La Tabla 1 resume los distintos resultados obtenidos, que se describen en detalle a continuación.

Autores y año	Muestras analizadas	País	Metodología	Resultados
Bobrow y Bailey (2001) (I)	66 hombres homosexuales y 57 heterosexuales	Estados Unidos	Cuestionario diseñado por los autores que contenía preguntas sobre la afinidad y relación con la familia, la generosidad, la necesidad y las tendencias avunculares.	En las preguntas sobre la generosidad, la necesidad y las tendencias avunculares, las respuestas de los hombres homosexuales y heterosexuales fueron muy parecidas. La única diferencia se observó en la relación con la familia, ya que se comprobó que, en general, los homosexuales se mantenían más distantes respecto a sus parientes.
Camperio Ciani et al. (2004) (II)	98 hombres homosexuales y 100 hombres heterosexuales	Italia	Cuestionario diseñado por los autores que preguntaba por el orden de nacimiento, la cantidad, de parientes, su sexo y la orientación sexual de los hermanos y hermanas, y por la cantidad, sexo y orientación sexual de los parientes por parte materna y paterna.	Los homosexuales tenían más familiares homosexuales y las parientes eran más fértiles en la línea materna que paterna, diferencia que no estaba presente entre las líneas materna y paterna de los heterosexuales. Los homosexuales eran generalmente más tardíos en el orden de nacimiento y tenían más hermanos mayores que los hombres heterosexuales.
King et al. (2005) (II)	301 hombres homosexuales y	Reino Unido	Cuestionario diseñado por los	Los homosexuales tenían un mayor

	404 hombres heterosexuales		autores que contenía preguntas sobre la cantidad de parientes, su sexo y la orientación sexual de los familiares.	número de parientes por línea paterna que materna, diferencia que no se observó entre las líneas materna y paterna de los heterosexuales. Además, los homosexuales tenían más hermanos y hermanas mayores que los heterosexuales.
Rahman y Hull (2005) (I)	60 hombres homosexuales y 50 hombres heterosexuales	Reino Unido	Cuestionario modificado de Bobrow y Bailey (2001) que contenía preguntas sobre la afinidad y relación con la familia, la generosidad, la necesidad y las tendencias avunculares. El cuestionario preguntaba también por el número de parientes, su sexo y orientación sexual, además del orden de nacimiento, la cantidad, el sexo y la orientación sexual de los hermanos.	No se observaron diferencias entre los hombres homosexuales y heterosexuales en cuanto a la relación con sus parientes o en la composición de la familia.
Vasey et al. (2007) (I)	38 <i>Fa'afafine</i> y 43 hombres heterosexuales	Samoa	Cuestionario modificado de Bobrow y Bailey (2001) que contenía preguntas sobre la afinidad y relación con la familia, la generosidad, la necesidad y las	Respecto a la afinidad y relación con la familia, la generosidad y la necesidad, los resultados fueron muy similares entre los <i>Fa'afafine</i> y los heterosexuales. La única diferencia se observó en las tendencias avunculares, ya que los

			tendencias avunculares.	<i>Fa'afafine</i> mostraron una mayor disposición para cuidar a sus sobrinas y sobrinos que los hombres heterosexuales.
Rahman et al. (2008) (II)	147 hombres homosexuales y 156 hombres heterosexuales	Reino Unido (diversos orígenes)	Cuestionario diseñado por Camperio Ciani et al. (2004), que preguntaba por el orden de nacimiento, la cantidad de parientes, el sexo y la orientación sexual de los hermanos y hermanas, y por la cantidad, sexo y orientación sexual de los parientes por parte materna y paterna.	Los homosexuales tenían más familiares homosexuales y las mujeres de sus familias eran más fértiles en la línea materna que en la paterna, diferencia que no se observó entre las líneas materna y paterna de los heterosexuales. Sin embargo, el aumento de la fertilidad de las parientes maternas solo se observó en homosexuales de origen caucasoide pero no en los de otras etnias, que tenían parientes femeninas muy fértiles en ambas líneas.
Iemmola y Camperio Ciani (2009) (II)	152 hombres homosexuales y 98 hombres heterosexuales	Italia	Cuestionario diseñado por Camperio Ciani et al. (2004) sobre el orden de nacimiento, el número de parientes, el sexo y la orientación sexual de los hermanos y hermanas, y número, sexo y orientación sexual de los parientes por parte materna y paterna.	Los homosexuales tenían parientes (mujeres) más fértiles por línea materna que paterna, diferencia que no se observó en las familias de los heterosexuales. Los homosexuales tenían, además, más hermanos que los heterosexuales.
Vasey y VanderLaan (2009) (I)	136 <i>Fa'afafine</i> , 182 hombres heterosexuales,	Samoa	Cuestionario modificado de Bobrow y Bailey	Los <i>Fa'afafine</i> presentaban más tendencias avunculares

	40 mujeres sin hijos y 89 madres		(2001), Rahman y Hull (2005), y Vasey et al. (2007), que preguntaba sobre la afinidad y relación con la familia, la generosidad, la necesidad y las tendencias avunculares.	y mayor disposición para cuidar a sus sobrinas y sobrinos que los hombres heterosexuales y que las mujeres.
Vasey y VanderLaan (2010) (I)	115 <i>Fa'afafine</i> , 139 hombres heterosexuales y 129 mujeres	Samoa	Cuestionario modificado de Bobrow y Bailey (2001), y Vasey et al. (2007), que preguntaba sobre la afinidad y relación con la familia, la generosidad, la necesidad y las tendencias avunculares.	Los <i>Fa'afafine</i> mostraban más tendencias avunculares que los hombres heterosexuales y que las mujeres.
Camperio Ciani et al. (2012) (II)	61 mujeres, madres o tías, por parte materna de hombres homosexuales y 100 mujeres, madres o tías, por parte materna de hombres heterosexuales	Italia, Francia	Cuestionario diseñado por los autores que preguntaba por los problemas en la salud, las enfermedades del aparato reproductor, las complicaciones durante el embarazo, y el número de descendientes.	Las madres y tías maternas de los hombres homosexuales eran más fértiles y tenían menos complicaciones durante el embarazo, en el aparato reproductor y en la salud general, respecto a las madres y tías de los hombres heterosexuales.
Camperio Ciani y Pellizzari (2012) (II)	1145 mujeres, tías o abuelas, por parte materna y paterna de hombres homosexuales y 955 mujeres, tías o abuelas	Italia, Francia, España	Cuestionario diseñado por los autores que contenía preguntas sobre la edad de los descendientes y su número.	Tanto las abuelas como las tías de los hombres homosexuales por línea materna eran más fértiles que las de la línea paterna, diferencia que no se observó en las parientes de los

	por parte materna y paterna de hombres heterosexuales			hombres heterosexuales.
VanderLaan y Vasey (2012) (I)	Estudio 1: 42 <i>Fa'afafine</i>, 44 hombres heterosexuales Estudio 2: 73 <i>Fa'afafine</i>, 48 hombres heterosexuales y 37 mujeres	Samoa	Estudio 1: Cuestionario modificado de Bobrow y Bailey (2001), Rahman y Hull (2005), y Vasey et al. (2007), que preguntaba sobre la afinidad y relación con la familia, la generosidad, la necesidad y las tendencias avunculares. Estudio 2: Cuestionario diseñado por los autores que preguntaba por las relaciones románticas y/o sexuales, y el tiempo que invertían los sujetos con sus parejas.	Estudio 1: Los <i>Fa'afafine</i> mostraban más tendencias avunculares que los heterosexuales. Estudio 2: Los <i>Fa'afafine</i> mostraban el mismo nivel de relaciones románticas/sexuales que los hombres heterosexuales y que las mujeres.
VanderLaan y Vasey (2013) (I)	204 <i>Fa'afafine</i> y 272 hombres heterosexuales	Samoa	Cuestionario diseñado por los autores que incluía preguntas sobre el orden de nacimiento, sexo y orientación sexual de los hermanos, y sobre las tendencias avunculares de los sujetos.	Los <i>Fa'afafine</i> mostraban más tendencias avunculares y tenían más hermanos y hermanas mayores que los hombres heterosexuales.
Camperio	38 Urak-Lawoi	Tailandia, Italia,	Cuestionario modificado de	El nivel de avuncularidad fue

Ciani et al. (2016) (I)	(19 <i>Kathoey</i> , 19 heterosexuales), 128 italianos (64 homosexuales, 64 heterosexuales) y 112 españoles (56 homosexuales, 56 heterosexuales)	España	Bobrow y Bailey (2001), y Vasey et al. (2007) que preguntaba sobre la afinidad y relación con la familia, la generosidad, la necesidad y las tendencias avunculares.	parecido entre hombres homosexuales y heterosexuales italianos y españoles, mientras que las tendencias avunculares de los Urak-Lawoi fueron más altas. Sin embargo, no hubo diferencia alguna en el nivel de avuncularidad de los <i>Kathoey</i> y los hombres heterosexuales Urak-Lawoi.
Semenyna et al. (2017) (II)	194 <i>Fa'afafine</i> y 191 hombres heterosexuales	Samoa	Cuestionario diseñado por los autores que preguntaba por la cantidad de descendientes de las madres, tías y abuelas, tanto por línea materna como paterna.	Las madres y abuelas maternas de los <i>Fa'afafine</i> eran más fértiles que las paternas y que las de los heterosexuales. No se observó un aumento en la fertilidad de las tías maternas.
Nila et al. (2018) (I)	82 hombres homosexuales, 62 hombres heterosexuales y 34 hombres bisexuales	Java	Cuestionario diseñado por Vasey et al. (2007) que contenía preguntas sobre la afinidad y relación con la familia, la generosidad, la necesidad y las tendencias avunculares.	Los hombres homosexuales presentaban más tendencias avunculares y tenían más sobrinas y sobrinos que los hombres heterosexuales y bisexuales.
Gómez Jiménez et al. (2020) (II)	115 <i>Muxe gunaa</i> , 112 <i>Muxe nguiu</i> y 171 hombres heterosexuales	México	Cuestionario diseñado por los autores que preguntaba sobre la cantidad de descendientes de las madres, abuelas y tías tanto por la parte materna como por la paterna.	Las <i>Muxe gunaa</i> tenían madres y tías más fértiles que los <i>Muxe nguiu</i> y que los hombres heterosexuales. Las familiares paternas de las <i>Muxe gunaa</i> tenían más descendientes que las de los <i>Muxe nguiu</i> , y las parientes maternas de las <i>Muxe gunaa</i> eran más fértiles que las de los heterosexuales.

				No hubo diferencias significativas entre la fertilidad de las familiares de los <i>Muxe nguü</i> y de los heterosexuales.
Gómez Jiménez y Vasey (2022) (I)	106 <i>Muxe gunaa</i> , 106 <i>Muxe nguü</i> , 172 hombres heterosexuales y 130 mujeres	México	Cuestionario diseñado por los autores que preguntaba a los sujetos por la ayuda que ofrecían a sus hermanas, y preguntaba a las hermanas sobre la ayuda que recibían por parte de sus hermanos.	En general, los grupos <i>Muxe</i> mostraban más tendencias avunculares que los hombres heterosexuales y que las mujeres. Estos resultados fueron corroborados por las hermanas de los sujetos, siendo las parientes de las <i>Muxe</i> las que más ayuda recibían en el cuidado de sus hijos.

Tabla 1. Breve descripción de los resultados obtenidos en los artículos seleccionados, ordenados según el año de publicación¹.

3.1. Relaciones familiares y avunculares

Los resultados con respecto a la afinidad y ayuda entre los individuos homosexuales y sus familiares no han sido del todo coincidentes. Por un lado, los estudios realizados en muestras contemporáneas de Estados Unidos (Bobrow y Bailey, 2001) y Reino Unido (Rahman y Hull, 2005) no han mostrado diferencias en cuanto a las tendencias avunculares (comportamientos altruistas por parte de un tío hacia sus sobrinas y sobrinos) entre hombres homosexuales y heterosexuales. Además, algunos han revelado que los hombres homosexuales de las muestras analizadas tenían menos relación con sus familiares que los heterosexuales.

Sin embargo, varias investigaciones realizadas en sociedades tradicionales, como las de Samoa (Vasey et al., 2007; Vasey y VanderLaan, 2009, 2010; VanderLaan y Vasey, 2012, 2013), Tailandia (Camperio Ciani et al., 2016), Java (Nila et al., 2018) y México (Gómez Jiménez y Vasey, 2022), han evidenciado que los individuos de estas poblaciones mostraban mayores niveles de altruismo por parentesco que los de las sociedades postindustriales occidentales. Esto incluye principalmente a los hombres

¹ Hipótesis principales testadas en los artículos: (I) Hipótesis de la selección por parentesco; (II) Hipótesis de la selección sexualmente antagónica.

homosexuales y a los individuos del llamado “tercer género” (como los *Fa’afafine*, hombres samoanos educados como mujeres por sus familias que no son realmente homosexuales), y las *Muxes gunaa* de México (personas de sexo masculino que asumen roles femeninos a nivel social, sexual y/o personal), que están más dispuestos a invertir tiempo en el cuidado y educación de sus sobrinas y sobrinos que los hombres heterosexuales, e incluso que las mujeres (Tabla 1). Por el contrario, en la sociedad masculina tradicional de Urak-Lawoi (Tailandia), no se han observado diferencias entre las tendencias avunculares del “tercer género” tailandés (los denominados *Kathoey*, que constituyen una identidad de género cercana a los hombres travesti o a las mujeres *trans*) y las de los hombres heterosexuales.

3.2. Composición familiar y fertilidad femenina

Los resultados obtenidos con respecto al linaje, a la composición familiar y a la fertilidad femenina tampoco han sido concordantes. En varios de ellos (Camperio Ciani et al. 2004, 2012; Rahman et al., 2008; Iemmola y Camperio Ciani, 2009; Camperio Ciani y Pellizzari, 2012; Semenyna et al., 2017) se ha observado que los hombres homosexuales presentan una mayor cantidad de parientes, más familiares homosexuales y mujeres más fértiles en la línea materna que en la paterna, diferencia que no existe entre las líneas materna y paterna de los heterosexuales (Tabla 1). Sin embargo, King et al. (2005) han detectado mujeres más fértiles en la línea paterna que en la materna. Por su parte, Gómez Jiménez et al. (2020) no han encontrado diferencias de fertilidad entre las parientes de homosexuales y heterosexuales, aunque han observado que los *Muxe gunaa* de México tenían madres y tías paternas y maternas más fértiles que los *Muxes nguui* (personas que nacieron como hombres y sienten atracción por otros hombres) y que los hombres heterosexuales (Tabla 1).

4. DISCUSIÓN

4.1. Selección por parentesco

En cuanto a la hipótesis de selección por parentesco, los estudios realizados en EE.UU. (Bobrow y Bailey, 2001) y Reino Unido (Rahman y Hull, 2005) no han confirmado la existencia de mayores niveles de altruismo por parentesco entre los hombres homosexuales. Así, se ha revelado que los homosexuales estaban más distanciados emocionalmente de sus padres y hermanos mayores, y mantenían menos contacto con ambos progenitores, en comparación con los heterosexuales. Esto puede ser debido a que las investigaciones mencionadas se han realizado en muestras de sociedades postindustriales modernas, que han sufrido una transformación fundamental desde el entorno ancestral en el que pudo evolucionar la homosexualidad. Por tanto, la homosexualidad, que pudo ser un rasgo inicialmente adaptativo, habría podido perder su significado y su valor adaptativo en estas sociedades (Fořt y Kaňková, 2021). A esto han podido contribuir sin duda las transformaciones sufridas por dichas sociedades como, por ejemplo, la separación geográfica de los individuos que

componen las familias, el menor tamaño familiar, la independencia económica, y las actitudes homófobas dentro de las familias y en la propia sociedad; esto explicaría, al menos en parte, por qué los hombres homosexuales muestran menos conductas altruistas hacia sus parientes (Bobrow y Bailey, 2001).

Por el contrario, algunos de los estudios llevados a cabo sobre poblaciones tradicionales, como los indígenas de Samoa (Vasey et al., 2007; Vasey y VanderLaan, 2009, 2010; VanderLaan y Vasey, 2012, 2013), Java (Nila et al., 2018) y México (Gómez Jiménez y Vasey, 2022), han mostrado la existencia de mayores niveles de altruismo por parentesco de los hombres homosexuales y en los individuos del llamado “tercer género”. En Samoa, el grupo que presentaba más tendencias avunculares eran los *Fa’afafine* (Vasey et al., 2007; Vasey y VanderLaan, 2009, 2010; VanderLaan y Vasey, 2012, 2013). La cultura samoana es colectivista, con fuertes lazos dentro de la familia, pero lo más importante es que los *Fa’afafine* locales gozan de reconocimiento y no se enfrentan al rechazo social; en consecuencia, los lazos con sus familias no sufren una alienación potencial, como puede ser el caso de los hombres homosexuales en Occidente (Vasey et al., 2007). Estos individuos son, por tanto, más proclives a invertir tiempo en el cuidado e instrucción de sus sobrinas y sobrinos respecto a los hombres heterosexuales (Vasey et al., 2007; Vanderlaan y Vasey, 2012), e incluso con respecto a las mujeres sin hijos y a las propias madres (Vasey y VanderLaan, 2009).

Gómez Jiménez y Vasey (2022) han reproducido los resultados de las observaciones de los grupos de Samoa en México, mediante la comparación de la relación que tenían con la familia las *Muxe gunaa*, los *Muxe nguui* y los hombres heterosexuales. *Muxe* es un término zapoteca que hace referencia a personas de sexo masculino que asumen roles propios del género femenino, siendo las *gunaa* equivalentes en la cultura mexicana a los *Fa’afafine* de Samoa, y los *nguui* el término que se usa para referirse a los hombres cis-género homosexuales. Los autores observaron que ambas categorías de *Muxe* presentaban más tendencias avunculares que los hombres heterosexuales y que las mujeres. Hay que destacar que las *Muxe gunaa* son aceptadas y queridas por la sociedad, ya que cumplen un papel muy importante en la familia, en el cuidado de los padres, en las festividades y en el mantenimiento de las tradiciones.

En el estudio de Nila et al. (2018) se examinaron las tendencias avunculares de la población (étnicamente diversa) de la isla indonesia de Java, observándose que los hombres homosexuales mostraron mayores niveles de altruismo por parentesco, proporcionando más dinero a sus sobrinas y sobrinos que los hombres heterosexuales; no obstante, los autores observaron que el aumento del altruismo avuncular no era suficiente como para compensar los costes derivados de la pérdida reproductiva. Las observaciones sobre los *Fa’afafine* samoanos, de las *Muxe gunaa* mexicanas y de los hombres homosexuales javaneses puede considerarse como un apoyo a la hipótesis de selección por parentesco de

Wilson (1975) y Hamilton (1964 a,b), y respaldan la idea de que dicha hipótesis pudo ser factible en las sociedades ancestrales.

Sin embargo, la cuestión es más compleja. La investigación de Camperio Ciani et al. (2016) comparó, en muestras de tres poblaciones (Urak Lawoi tailandesa, italiana y española), medidas de avuncularidad, parentesco y altruismo entre hombres heterosexuales y homosexuales. En las poblaciones italiana y española no se observó que los hombres homosexuales tuvieran niveles más altos de altruismo avuncular o de parentesco en general. Estos resultados coinciden con los de los estudios previamente mencionados (Bobrow y Bailey, 2001; Rahman y Hull, 2005) que también se realizaron en sociedades postindustriales, en las que los hombres homosexuales no mostraban más comportamientos altruistas hacia sus familiares que los heterosexuales.

En cambio, la población masculina tailandesa Urak Lawoi fue significativamente más altruista que las poblaciones masculinas italiana y española en todos los aspectos. Hay que tener en cuenta que los Urak Lawoi son un pueblo aborigen austronesio de pescadores, buceadores y exploradores, que puebla diversas islas del archipiélago de Adang en Tailandia, cuyo modo de vida tradicional ha influido sin duda en las diferencias encontradas con respecto a las poblaciones europeas estudiadas.

Camperio Ciani et al. (2016) también compararon las tendencias avunculares de los hombres heterosexuales y los *Kathoey* de la población de Urak-Lawoi. Este “tercer género” tailandés lo forman hombres que asumen roles propios del género femenino y que, al contrario que los *Fa’afafine* o las *Muxe*, sufren distintas formas de discriminación, como la decepción o rechazo por parte de sus familiares, o la falta de reconocimiento legal. Sin embargo, y a pesar de ser una sociedad tradicional, los *Kathoey* no presentan diferencias en las tendencias avunculares respecto a sus compatriotas heterosexuales, por lo que en ellos no se constata la hipótesis de la selección por parentesco de otros grupos tradicionales similares. Por ello, los autores han hipotetizado que el mayor nivel de altruismo avuncular observado entre los *Fa’afafine* podría ser simplemente una especificidad de la cultura samoana que no se traslada a otras sociedades similares, como la tailandesa.

4.2. Selección sexualmente antagónica

En cuanto a la hipótesis de la selección sexualmente antagónica, Camperio Ciani et al. (2004) observaron que los homosexuales presentaban más familiares homosexuales y mujeres más fértiles en la línea materna que paterna, diferencia que no estaba presente entre las líneas materna y paterna de los heterosexuales. A partir de estos resultados, parece reforzarse la idea de que el componente genético de la homosexualidad masculina pudiera encontrarse ligada al sexo (cromosoma X), así como su relación con la fertilidad femenina.

Además, Camperio Ciani et al. (2008) examinaron, mediante modelos computacionales y de genética de poblaciones, varias posibilidades de localización del componente genético responsable de la homosexualidad masculina. Para ello recrearon condiciones en las que la fertilidad en los hombres disminuía mientras que la fertilidad en las mujeres aumentaba, concluyendo que la causa de la homosexualidad masculina se encontraba, efectivamente, en el cromosoma X. Sanders et al. (2015) replicaron los hallazgos de Hamer et al. (1993), y observaron que los hermanos homosexuales compartían más alelos en la región Xq28 y en el cromosoma 8 que los heterosexuales. Otros estudios (Iemmola y Camperio Ciani, 2009; Camperio Ciani et al., 2012; Camperio Ciani y Pellizzari, 2012; Semenyna et al., 2017) también coinciden en que las madres, tías y abuelas por línea materna son más fértiles que las de la línea paterna. Todos estos resultados serían coherentes con la localización del componente genético de la homosexualidad en el cromosoma X, con independencia de la existencia de otros *loci* implicados. Por su parte, Rahman et al. (2008) también observaron que los homosexuales presentaban más familiares homosexuales y mujeres más fértiles en la línea materna que en la paterna, aunque el aumento de fertilidad de las parientes maternas solo se comprobó en homosexuales de origen caucasoide (muestras occidentales), y no se cumplía en los homosexuales de otros grupos geográficos. En la actualidad se piensa que hay muchos más genes implicados, y que, al igual que otros comportamientos humanos, las conductas homosexuales tienen una naturaleza multifactorial, con diversos genes implicados a nivel neurobiológico y con una importante influencia ambiental (Barona y Aponte, 2014).

Sin embargo, algunos resultados relacionados con la selección sexualmente antagónica no se han replicado de forma consistente en todos los estudios revisados en este trabajo, lo que plantea dudas sobre su universalización. King et al. (2005) encontraron un mayor número de parientes en la línea paterna de los hombres homosexuales en comparación con los heterosexuales. Estas observaciones no concuerdan con la idea de que el componente genético de la homosexualidad se transmite por vía materna, que, como ya se ha señalado a lo largo del texto, no está totalmente claro. A su vez, Gómez Jiménez et al. (2020) compararon la fertilidad entre las parientes de las *Muxe gunaa*, los *Muxe nguui* y los heterosexuales. Estos autores no encontraron diferencias de fertilidad entre las parientes de los homosexuales y los heterosexuales de su muestra, aunque observaron que las *Muxe gunaa* tenían madres y tías paternas y maternas más fértiles que los *Muxe nguui* y que los hombres heterosexuales. Según la hipótesis del antagonismo sexual, solo las mujeres de la línea materna deberían ser más fértiles, lo que en este caso parece cumplirse, pero no queda claro por qué también se observa en las familiares por vía paterna. La similitud a nivel de fertilidad de las parientes por vía materna entre los *Muxe nguui* y los heterosexuales no tiene una explicación clara por el momento.

Con posterioridad al presente trabajo de revisión acotado hasta 2024, se ha publicado un nuevo artículo (Fořt et al., 2025) que hemos incluido en la discusión debido a que aporta datos de interés. En él se aborda la homosexualidad (tanto masculina como femenina) desde una perspectiva evolutiva, y se intenta comprobar la validez de la hipótesis de los genes antagónicos a través del estudio de la fertilidad familiar, en población checa y eslovaca. Los autores no han encontrado evidencias que apoyen dicha hipótesis para explicar la persistencia de la homosexualidad (principalmente masculina), e indican que, incluso si en etapas ancestrales hubiera existido una compensación del *fitness* a través de una mayor fertilidad de las parientes maternas femeninas de los hombres homosexuales (cuya tasa de fertilidad es muy baja), este hecho podría estar alterado en las sociedades contemporáneas debido a las bajas tasas de fertilidad y al uso de anticonceptivos. Dichos autores aluden a otras posibles causas para la ausencia de evidencias sobre la hipótesis testada, como por ejemplo la hipótesis de la pleiotropía antagonista (Miller, 2000), que afirma que los parientes varones heterosexuales de hombres homosexuales deberían tener una mayor fertilidad (posiblemente debido a sus mejores aptitudes para el cuidado de los hijos debido a su mayor feminidad). De hecho, como ya se ha indicado anteriormente, algunos investigadores también han señalado una mayor fertilidad de los parientes masculinos de los hombres homosexuales (Gómez Jiménez et al., 2020).

En relación al cromosoma X, Sanders et al. (2017) y Ganna et al. (2019) utilizaron un estudio de asociación de todo el genoma (GWAS) y, aunque identificaron regiones en los cromosomas 7, 10, 11, 12, 13 y 14, en las que diferían homosexuales y heterosexuales, no detectaron ninguna señal significativa de componentes genéticos que influyeran en el desarrollo de la orientación sexual masculina en la región del cromosoma X, lo que apoyaría la idea de que este comportamiento podría relacionarse con autosomas y no estar ligado al sexo. De hecho, se han detectado valores significativos de ligamiento en las regiones 7q36, 8p12 y 10q6 (ver Rodríguez-Larralde y Paradisi, 2009).

Aunque algunas investigaciones analizadas en este estudio y varios modelos genéticos poblacionales sugieren que la selección sexualmente antagónica desempeña un papel importante en el mantenimiento de la homosexualidad masculina, el único meta-análisis disponible (Blanchard et al., 2020) no ha podido concluir que exista dicho efecto. Este análisis, llevado a cabo mediante la recopilación de los resultados de 10 estudios y un total de 5390 hombres homosexuales, ha puesto en duda la hipótesis de la selección sexualmente antagónica, ya que no se encontró un aumento significativo en la fertilidad femenina entre las parientes de los hombres homosexuales.

5. CONCLUSIONES

Los resultados de esta revisión bibliográfica nos han permitido obtener diversas conclusiones:

1. La hipótesis de la selección por parentesco ofrece una explicación evolutiva convincente de la persistencia de la homosexualidad masculina, debido al papel que tiene el comportamiento altruista hacia los parientes en la mejora de la aptitud inclusiva de los individuos homosexuales y de sus allegados.
2. La hipótesis de la selección sexualmente antagónica proporciona asimismo un marco evolutivo persuasivo para comprender la persistencia de la homosexualidad masculina, al proponer que los genes asociados a la homosexualidad en los hombres pueden aumentar el éxito reproductivo en las mujeres.
3. Aunque ambas hipótesis se apoyan no sólo en fundamentos teóricos, sino en estudios empíricos sobre patrones de fertilidad e investigaciones genéticas, se enfrentan a retos relacionados con la complejidad de las pruebas genéticas, las limitaciones metodológicas, la variabilidad cultural y ambiental de las poblaciones estudiadas, y a la presencia de otras explicaciones alternativas.
4. Las hipótesis de selección por parentesco y de selección sexualmente antagónica sólo pueden explicar una parte del paisaje multifactorial de la conducta sexual, por lo que, para comprender la persistencia de la homosexualidad masculina en particular, y de las diversas orientaciones sexuales humanas en general, es necesario integrar las ideas de múltiples hipótesis y tener en cuenta la intrincada interacción de los factores genéticos, biológicos, ambientales y socioculturales.

Nuevas investigaciones tendrían que abordar estas limitaciones y proporcionar una comprensión más completa de la dinámica evolutiva implicada en este tipo de conducta humana.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bagemihl, Bruce. 1999. *Biological Exuberance: Animal sexuality and Natural diversity*. New York: St. Martin's Publishing Group.
- Bailey, J. Michael; Dunne, Michael P. y Martin, Nick G. 2000. Genetic and environmental influences on sexual orientation and its correlates in an Australian twin sample. *Journal of Personality and Social Psychology*, 78(3): 524-536. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.78.3.524>
- Bailey, Nathan W. y Zuk, Marlene. 2009. Same-sex sexual behavior and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(8): 439-446. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.014>
- Barlow, George. 2008. *The cichlid fishes: Nature's grand experiment in evolution*. New York: Hachette Book Group.
- Barona, Daniela y Aponte, Héctor. 2014. La naturaleza multifactorial del comportamiento homosexual humano: una breve revisión. *Revista Argentina de Ciencias del Comportamiento*, 6(3): 61-70. <https://doi.org/10.32348/1852.4206.v6.n3.8670>
- Blanchard, Ray; Krupp, Jurian; VanderLaan, Doug P.; Vasey, Paul L. y Zucker,

- Kenneth J. 2020. A method yielding comparable estimates of the fraternal birth order and female fecundity effects in male homosexuality. *Proceedings of the Biological Sciences*, 287(1923): 20192907. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2907>
- Bobrow, David y Bailey, J. Michael. 2001. Is male homosexuality maintained via kin selection? *Evolution and Human Behavior*, 22(5): 361-368. [https://doi.org/10.1016/s1090-5138\(01\)00074-5](https://doi.org/10.1016/s1090-5138(01)00074-5)
- Bocklandt, Sven y Hamer, Dean H. 2003. Beyond hormones: a novel hypothesis for the biological male sexual orientation. *Journal of endocrinological Investigation*, 26(3): 8-12.
- Bocklandt, Sven, Horvath, Steve; Vilain, Eric y Hamer, Dean H. 2006. Extreme skewing of X chromosome inactivation in mothers of homosexual men. *Human Genetics*, 118(6): 691-694. doi: 10.1007/s00439-005-0119-4.
- Bogaert, Anthony F. y Skorskab, Malvina N. (2020). A short review of biological research on the development of sexual Orientation. *Hormones and Behavior*, 119: 104659. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2019.104659>
- Camperio Ciani, Andrea y Pellizzari, Elena. 2012. Fecundity of paternal and maternal non-parental female relatives of homosexual and heterosexual men. *PloS One*, 7(12): e51088. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051088>
- Camperio Ciani, Andrea; Battaglia, Umberto y Liotta, Marina. 2016. Societal norms rather than sexual orientation influence kin altruism and avuncularity in tribal Urak-Lawoi, Italian, and Spanish adult males. *Journal of Sex Research*, 53(2): 137-148. <https://doi.org/10.1080/00224499.2014.993748>
- Camperio Ciani, Andrea; Cermelli, Paolo y Zanzotto, Giovanni. 2008. Sexually antagonistic selection in human male homosexuality. *PloS One*, 3(6): e2282. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002282>
- Camperio Ciani, Andrea; Corna, Francesca y Capiluppi, Claudio. 2004. Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings of the Biological Sciences*, 271(1554): 2217-2221. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2872>
- Camperio Ciani, Andrea; Fontanesi, Lilybeth; Iemmola, Francesca; Giannella, Elga; Ferron, Claudia y Lombardi, Luigi. 2012. Factors associated with higher fecundity in female maternal relatives of homosexual men. *The Journal of Sexual Medicine*, 9(11): 2878-2887. <https://doi.org/10.1111/j.1743-6109.2012.02785.x>
- Clutton-Brock, Tim. 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 296(5565): 69-72. <https://doi.org/10.1126/science.296.5565.69>
- Cochran, Gregory M.; Ewald, Paul W. y Cochran, Kyle D. 2000. Infectious causation of disease: An evolutionary perspective. *Perspectives in Biology and Medicine*, 43(3): 406-448. <https://doi.org/10.1353/pbm.2000.0016>
- Fenton, Kevin A.; Koroivessis, Christos; Johnson, Anne M.; McCadden, Angela; McManus, Sally; Wellings, Kaye; Mercer, Catherine H.; Carder,

- Caroline; Copas, Andrew J.; Nanchahal, Kiran; Macdowall, Wendy; Ridgway, Geof; Field, Julia y Erens, Bob. 2001. Sexual behaviour in Britain: reported sexually transmitted infections and prevalent genital Chlamydia trachomatis infection. *The Lancet*, 358: 1851-1854. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(01\)06886-6](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(01)06886-6)
- Forť, Jakub y Kaňková, Šarka. 2021. Etiologie a evoluční teorie mužské homosexuality. *Ceskoslovenska Psychologie*, 65(6): 537-557. <https://doi.org/10.51561/cspsych.65.6.537>
- Forť, Jakub; Valentova, Jaroslava Varella; Hudáčková, Kateřina; Kunc, Benjamin y Havlíček, Jan. 2025. An evolutionary perspective on homosexuality: Testing the sexually antagonistic genes hypothesis through familial fertility analysis. *Evolution and Human Behavior*, 46(1): 106649- <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2024.106649>.
- Ganna, Andrea; Verweij, Karin J.H.; Nivard, Michel G.; Maier, Robert, Wedow; Robbee, Busch; Alexander S., Abdellaoui; Abdel, Guo; Shengru, Sathirapongsasuti J.Fash; 23ANDME Research Team; Lichtenstein, Paul Lundström; Sebastian Långström; Niklas, Auton; Adam, Mullan Harris, Kathleen; Beecham, Gary W.; Martin, Eden R.; Sanders, Alan R.; Perry, John R.B.; Neale, Benjamin L. y Zietsch, Brendan P. 2019. Large-scale GWAS reveals insights into the genetic architecture of same-sex sexual behavior. *Science*, 365(6456): 7693. <https://doi.org/10.1126/science.aat7693>
- Gavrilets, Sergei y Rice, William R. 2006. Genetic models of homosexuality: generating testable predictions. *Proceedings of the Biological Sciences*, 273(1605), 3031–3038. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3684>
- Gómez Jiménez, Francisco R. y Vasey, Paul L. 2022. Kin-directed altruism and the evolution of male androphilia among Istmo Zapotec Muxes. *Evolution and Human Behavior*, 43(3): 224-233. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2022.02.002>
- Gómez Jiménez, Francisco R.; Semenyina, Scott W. y Vasey, Paul L. 2020. Offspring production among the relatives of Istmo Zapotec men and Muxes. *Archives of Sexual Behavior*, 49(2): 581-594. <https://doi.org/10.1007/s10508-019-01611-y>
- Gómez, José M.; González-Megías, Adela y Verdú, Miguel. 2023. The evolution of same-sex sexual behaviour in mammals. *Nature Communications*, 14(1): 5719. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-41290-x>
- Hamer, Dean H.; Hu, Stella.; Magnuson, Victoria L.; Hu, Nan y Pattatucci, Angela M. 1993. A linkage between DNA markers on the X chromosome and male sexual orientation. *Science*, 261(5119): 321-327. <https://doi.org/10.1126/science.8332896>
- Hamilton, William D. 1964a. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1): 1-16. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4)
- Hamilton, William D. 1964b. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1): 17-52. <https://doi.org/10.1016/0022->

[5193\(64\)90039-6](#)

- Hu, Shao-Hua; Li, Hai-mei; Yu, Hao; Liu, Yan; Liu, Chen-Xing; Zuo, Xian-bo; Lu, Jing.; Jiang, Jia-Jun; Xi, Cai-Xi; Huang, Bo-Chao; Xu, Hu-Ji; Hu, Jian-Bo; Lai, Jian-Bo; Huang, Man-Li; Liu, Jian-Ning; Xu, Dan-Ge; Guo, Xi-Chao; Wu, Wei; Wu, Xin; Jiang, Lei; Li, Meng; Zhang, Guang-Ping; Huang, Jin-Wen; Wei, Ning; Lv, Wen; Duan, Jin-Feng; Li-Qi, Hong; , Chan Hu; Chen, Jing-Kai; Zhou, Wei-Hua; Xu, Wei-Juan; Liu, Chen-Feng; Liang, Hai-Yong; Du, Jing; Zheng, Shu-Fa; Lu, Qiao-Ling; Zheng, Lin; Hu, Xiao-Wei; Chen, Feng-Xiang; Chen; Peng; Zhu, Biao; Xu, Li-Jun; Ni, Zhi-Min; Fang, Ye-Zhen; Yang, Zuo-Kai; Shan, Xin-Ren; Zheng, En-de; Zhang, Fan; Zhou, Qing-qing; Rao, Yi; Xwaab, Dick; Yue, Wei-Hua y Xu, Yi. (2021). Discovery of new genetic loci for male sexual orientation in Han population. *Cell Discovery*, 7(1): 103. <https://doi.org/10.1038/s41421-021-00341-7>
- Iemmola, Francesca y Camperio Ciani, Andrea 2009. New evidence of genetic factors influencing sexual orientation in men: female fecundity increase in the maternal line. *Archives of Sexual Behavior*, 38(3): 393-399. <https://doi.org/10.1007/s10508-008-9381-6>
- Jannini, Emmanuele A.; Blanchard, Ray; Camperio Ciani, Andrea y Bancroft, John. 2010. Male homosexuality: nature or culture? *The Journal of Sexual Medicine*, 7(10): 3245-3253. <https://doi.org/10.1111/j.1743-6109.2010.02024.x>
- King, Michael; Green, John; Osborn, David P.J.; Arkell, Jamie; Hetherington, Jacqueline y Pereira, Elizabeth. 2005. Family size in white gay and heterosexual men. *Archives of Sexual Behavior*, 34(1): 117-122. <https://doi.org/10.1007/s10508-005-1006-8>
- Kinney, Robert L. 2015. Homosexuality and scientific evidence: On suspect anecdotes, antiquated data, and broad generalizations. *The Linacre Quarterly*, 82(4): 364-90. <https://doi.org/10.1179/2050854915Y.0000000002>
- Kirkpatrick, Rob Craig. 2000. The evolution of human homosexual behavior. *Current Anthropology*, 41(3): 385-413. <https://doi.org/10.2307/3596486>
- Långström, Niklas; Rahman, Qazi; Carlstrom, Eva y Lichtenstein, Paul. 2010. Genetic and environmental effects on same-sex sexual behavior: A population study of twins in Sweden. *Archives of Sexual Behavior*, 39(1): 75-80. <https://doi.org/10.1007/s10508-008-9386-1>
- Levan, Katherine E.; Fedina, Tatyana Y. y Lewis, Sara M. 2009. Testing multiple hypotheses for the maintenance of male homosexual copulatory behaviour in flour beetles. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(1): 60-70. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01616.x>
- MacFarlane, Geoff R.; Blomberg, Simon P.; Kaplan, Gisela y Rogers, Lesley J. 2007. Same-sex sexual behavior in birds: expression is related to social mating system and state of development at hatching. *Behavioral Ecology*, 18: 21-33. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl065>
- McRobert, Scott P. y Tompkins, Laurie. 1988. Two Consequences of Homosexual Courtship Performed by *Drosophila melanogaster* and *Drosophila affinis* Males. *Evolution*, 42(5): 1093.

- <https://doi.org/10.2307/2408925>
- Miller, Edward M. 2000. Homosexuality, birth order, and evolution: Toward an equilibrium reproductive economics of homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, 29(1): 1-34. <https://doi.org/10.1023/A:1001836320541>
- Monk, Julia D.; Giglio, Erin; Kamath, Ambika; Lambert Max R. y McDonough, Caitlin E. 2019. An alternative hypothesis for the evolution of same-sex sexual behaviour in animals. *Nature Ecology & Evolution*, 3(12): 1622-1631. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1019-7>
- Ngun, Tuck C. y Vilain, Erik. 2014. The Biological Basis of Human Sexual Orientation: Is There a Role for Epigenetics? *Advances in Genetics*, 86: 167-184. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800222-3.00008-5>
- Nila, Sarah, Barthes, Julien; Crochet, Pierre-André; Suryobroto, Bambang y Raymond, Michel. 2018. Kin selection and male homosexual preference in Indonesia. *Archives of Sexual Behavior*, 47(8): 2455-2465. <https://doi.org/10.1007/s10508-018-1202-y>
- Pillard, Richard C. y Bailey, J. Michael. 1998. Human sexual orientation has a heritable component. *Human Biology*, 70(2): 347-365.
- Preston-Mafham, Ken. 2006 Post-mounting courtship and the neutralizing of male competitors through "homosexual" mountings in the fly *Hydromyza livens* F. (Diptera: Scatophagidae). *Journal of Natural History*, 40: 101-105. <https://doi.org/10.1080/00222930500533658>
- RAE. Real Academia Española. 2024. Diccionario de la lengua española. <https://dle.rae.es/>
<https://dle.rae.es/homosexualidad?m=form#sinonimosKbzldTC>
- Rahman, Qazi y Hull, Matthew, S. 2005. An empirical test of the kin selection hypothesis for male homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, 34(4): 461-467. <https://doi.org/10.1007/s10508-005-4345-6>
- Rahman, Qazi; Collins, Anthony; Morrison, Martine; Orrells, Jennifer Claire; Cadinouche, Khatija; Greenfield, Sherene y Begum, Sabina. 2008. Maternal inheritance and familial fecundity factors in male homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, 37(6): 962-969. <https://doi.org/10.1007/s10508-007-9191-2>
- Rice, George; Anderson, Carol; Risch, Neil y Ebers, George. 1999. Male homosexuality: absence of linkage to microsatellite markers at Xq28. *Science*, 284(5414): 665-667. <https://doi.org/10.1126/science.284.5414.665>
- Rice, William R.; Friberg, Urban; Gavrillets, Sergey y Handling Editor Kokko, Hanna. 2012. Homosexuality as a consequence of epigenetically canalized sexual development. *The Quarterly Review of Biology*, 87(4): 343-68. doi:10.1086/668167
- Rodríguez-Laralde, Álvaro y Paradisi, Irene. 2009. Influencia de factores genéticos sobre la orientación sexual humana. Una revisión. *Investigación Clínica*, 50(3): 377-391.
- Sanders, Alan R.; Beecham, Gary W.; Guo, Shengru; Dawood, Khytam; Rieger, Gerulf; Badner, Judith A.; Gershon, Elliot S.; Krishnappa, Rithesa S.; Kolundzija, Alana B.; Duan, Jubao; MGS Collaboration; Gejman, Pablo

- V.; Bailey, J. Michael y Martin, Eden R. 2017. Genome-wide association study of male sexual orientation. *Scientific Reports*, 7(1): 16950. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15736-4>
- Sanders, Alan R.; Martin, Eden R.; Beecham, Gary W., Dawood, Khytam; Rieger, Gerulf; Badner, Judith A.; Gershon, Elliot S.; Krishnappa, Rithesa S.; Kolundzija, Alana B.; Duan, Jubao; y Bailey, J. Michael. 2015. Genome-wide scan demonstrates significant linkage for male sexual orientation. *Psychological Medicine*, 45(7): 1379-1388. <https://doi.org/10.1017/S0033291714002451>
- Semenyna, Scott W.; Petterson, Lanna J.; VanderLaan, Doug P. y Vasey, Paul L. 2017. A comparison of the reproductive output among the relatives of Samoan androphilic fa'afafine and gynephilic men. *Archives of Sexual Behavior*, 46(1): 87-93. <https://doi.org/10.1007/s10508-016-0765-8>
- Storms, Michael D. 1980. Theories of sexual orientation. *Journal of Personality and Social Psychology*, 38: 783-792. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.38.5.783>.
- Van Gossum, Hans; De Bruyn, Luc y Stoks, Robby. 2005. Reversible switches between male-male and male-female mating behaviour by male damselflies. *Biology Letters*, 1(3): 268-270. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0315>
- VanderLaan, Doug P. y Vasey, Paul L. 2012. Relationship status and elevated avuncularity in Samoan Fa'afafine. *Personal Relationships*, 19: 326-339. <https://doi.org/10.1111/j.1475-6811.2011.01364.x>
- VanderLaan, Doug P. y Vasey, Paul L. 2013. Birth order and avuncular tendencies in Samoan men and Fa'afafine. *Archives of Sexual Behavior*, 42(3): 371-379. <https://doi.org/10.1007/s10508-012-0039-z>
- Vasey, Paul L. y VanderLaan, Doug P. 2009. Matertal and avuncular tendencies in Samoa: A comparative study of women, men, and fa'afafine. *Human Nature*, 20(3): 269-281. <https://doi.org/10.1007/s12110-009-9066-4>
- Vasey, Paul L. y VanderLaan, Doug P. 2010. An adaptive cognitive dissociation between willingness to help kin and nonkin in Samoan Fa'afafine. *Psychological Science*, 21(2): 292-297. <https://doi.org/10.1177/0956797609359623>
- Vasey, Paul L.; Chapais, Bernard y Gauthier, Carole. 1998. Mounting interactions between female Japanese macaques: Testing the influence of dominance and aggression. *Ethology*, 104(5): 387-398. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1998.tb00077.x>
- Vasey, Paul L.; Pocock, David S. y VanderLaan, Doug P. 2007. Kin selection and male androphilia in Samoan Fa'afafine. *Evolution and Human Behavior*, 28(3): 159-167. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2006.08.004>
- Wilson, Edward O. 1975. *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard: Belknap Press of Harvard University Press.