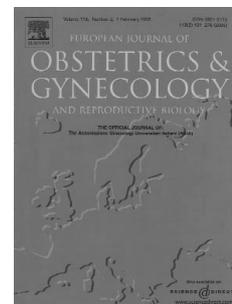


Feromoni umani e attrazione sessuale

Karl Grammer^a, Bernhard Finka^a, Nick Neave^b

^aLudwig-Boltzmann-Institute for Urban Ethology, c/o Institute of Anthropology
University of Vienna, Austria

^bHuman Cognitive Neuroscience Unit, School of Psychology and Sport Sciences, Northumbria University,
Newcastle upon Tyne, UK



Riassunto

La comunicazione olfattiva è molto comune tra animali, e dopo la scoperta di un sistema olfattivo accessorio nell'uomo, la possibilità di una tale comunicazione anche nella nostra specie ha acquistato notevole interesse scientifico. L'importanza nell'uomo del senso dell'odorato è stato di gran lunga sottostimato in passato. L'uomo e altri primati sono stati considerati principalmente "animali ottici", con un potere visivo altamente sviluppato ma un odorato relativamente poco sviluppato. Negli ultimi anni questo modo di vedere è stato sottoposto a profonda revisione. Numerosi studi indicano che in effetti l'uomo sembra usare la comunicazione olfattiva ed essere perfino in grado di percepire certi feromoni; ricerche recenti hanno rilevato che i feromoni possono svolgere un importante ruolo nella biologia comportamentale e riproduttiva umana. In questo articolo vengono presentate prove dell'effetto dei feromoni umani, e discusso il ruolo dei segnali olfattivi nel comportamento sessuale umano.

Introduzione

L'importanza dei feromoni nella comunicazione intra-specie è da tempo nota negli insetti. Ne è un classico esempio il bombicolo, l'attrattivo sessuale della farfalla *Bombyx mori*. Il bombicolo è prodotto dalle femmine nelle ghiandole odorifere dell'addome. I maschi lo identificano con le cellule sensoriali localizzate nelle antenne, e possono trovare le femmine per mezzo del gradiente del loro odore. Anche una sola molecola di bombicolo è sufficiente per stimolare le cellule recettrici e facilitare la reazione di orientamento. Numerosi studi indicano che i feromoni svolgono un importante ruolo anche nel comportamento sociale dei mammiferi e, quindi, anche dell'uomo. Il presente articolo passa in rassegna le attuali prove di come i feromoni influenzano la vita e le interazioni umane, e discute le conseguenze per l'attrazione sessuale e la scelta del partner nella nostra specie.

Olfatto

Secondo Kohl et al. [1], il senso dell'olfatto è stato largamente sottostimato nei comportamenti riproduttivi, e per lungo tempo si è ritenuto che gli esseri umani fossero "microsmatici" (cattivi annusatori) e che nella scelta dei potenziali partner si basassero essenzialmente su segnali visivi e verbali. Certamente gli stimoli visivi hanno un ruolo fondamentale nelle percezioni degli altri in un contesto sociosessuale, specialmente a distanza, ma quando gli individui sono più vicini e l'intimità personale aumenta, è probabile che anche l'odore eserciti un ruolo chiave in vari comportamenti sociosessuali. Studi recenti hanno in effetti indicato che l'olfatto (cosciente e inconscio) può ricoprire un ruolo importante nella biologia riproduttiva umana. L'ipotesi di Zajonc [2] della "supremazia affettiva" stabilisce che l'affetto, sia positivo sia negativo, può essere evocato con

Da "European Journal of Obstetrics & Gynecology and Reproductive Biology 118 (2005) 132-142"
Riprodotta con il permesso di © 2004
Elsevier Ireland Ltd. All rights reserved.

© Copyright 2005, CIC Edizioni Internazionali, Roma

l'input di uno stimolo minimo e un altrettanto minimo coinvolgimento cognitivo. I segnali olfattivi inducono risposte emotive anche se uno stimolo olfattivo non viene percepito in maniera cosciente: ciò è dovuto al fatto che i recettori olfattivi inviano proiezioni non soltanto alla neocorteccia per l'elaborazione cosciente (ad es., la natura di un particolare aroma), ma anche al sistema limbico per quella emotiva (ad esempio, ricordi e sentimenti associati a un particolare odore).

Feromoni

Il termine “feromone” fu introdotto da Karlson e Luscher [3] e deriva dalle parole greche “feroin” (portare) e “hormon” (eccitare). I feromoni sono chiamati anche “ecto-ormoni”, in quanto sono messaggeri chimici che il corpo immette nell'ambiente, ove possono poi attivare specifiche risposte fisiologiche o comportamentali in altri individui della stessa specie. Secondo McClintock [4], i feromoni possono essere divisi in due classi. La prima è quella dei “feromoni segnale”, che provocano modificazioni comportamentali di breve durata e sembrano agire come attrattanti e repellenti; la seconda, quella dei “feromoni primer”, che inducono cambiamenti di più lunga durata attraverso la attivazione dell'asse ipotalamo-ipofisi-surrene (HPA, *Hypothalamic-Pituitary-Adrenal*) [4]. In particolare, si parte dal concetto che i “feromoni primer” inneschino la secrezione di GnRH da parte dell'ipotalamo, che a sua volta promuove la liberazione di gonadotropine (LH e FSH) dall'ipofisi, le quali influenzano la secrezione degli ormoni gonadici ad esempio, la maturazione dei follicoli nelle ovaie delle femmine e la produzione di testosterone e di sperma nei maschi. A sostegno di ciò, in varie specie, le esposizioni per breve tempo delle femmine ai maschi sono state associate a un corrispondente aumento del testosterone [5]. Sono state determinate quattro specifiche funzioni dei feromoni: attrattanti per il sesso opposto, repellenti per lo stesso sesso, attrattanti per il legame madre-bambino e modulatori del ciclo mestruale [6]. È sulla prima categoria che si concentrerà la presente rassegna, sebbene si possano ricavare fonti di supporto anche dalle altre, quando pertinenti.

Identificazione dei feromoni

Nella maggior parte dei mammiferi, una regione specializzata del sistema olfattorio chiamata organo vomeronasale (VNO, *VomeroNasal Organ*), nota anche come “organo di Jacobson”, è responsabile della individuazione dei feromoni. La principale prova che il VNO svolge un ruolo nella loro identificazione deriva da studi di lesione in cui la sua rimozione provoca conseguente compromissione dei comportamenti riproduttivi [7]. Il VNO è situato al di sopra del palato duro da entrambi i lati del setto nasale ed è rivestito da cellule recettrici i cui assoni proiettano al bulbo olfattorio accessorio, che invia *le sue* proiezioni ai nuclei ipotalamici [8]. I feromoni possono quindi potenzialmente influenzare attraverso l'asse HPA i comportamenti sessuali e riproduttivi e la funzione endocrina [9]. Sulla capacità degli esseri umani di identificare i feromoni e di rispondere ad essi c'è stato un certo scetticismo, per il fatto che in alcuni primati il VNO sembra essere vestigiale, e nell'uomo il bulbo olfattorio accessorio non è distinguibile [9].

Tuttavia, da allora è stato riportato che gli esseri umani possiedono un VNO che risponde ai feromoni (anche in quantità di picogrammi) in maniera sesso-specifica [10-12]. Recentemente, l'identificazione di un gene dei recettori dei feromoni, espresso nella mucosa olfattiva umana, ha ulteriormente rafforzato la tesi di patologia VNO funzionante [13]. Ulteriori evidenze provengono da pazienti con sindrome di Kallmann, patologia che si verifica a causa dell'iposviluppo del bulbo olfattorio nell'embrione e della secrezione ridottissima di gonadotropine da parte dell'ipotalamo. I pazienti affetti da questa forma morbosa presentano gonadi iposviluppate e assenza dei caratteri sessuali secondari, sono anosmici e, secondo ricerche preliminari, non rispondono ai feromoni (comunicazione personale, citata in [1]).

Produzione dei feromoni

Le principali produttrici di feromoni umani sono le ghiandole apocrine localizzate a livello delle ascelle e della regione pubica. La loro elevata concentrazione riscontrata nelle ascelle ha portato alla definizione di “organo ascellare”, considerato un “organo” indipendente di produzione

di odori nell'uomo. Le ghiandole apocrine si sviluppano nell'embrione, ma diventano funzionanti solo con la comparsa della pubertà. Alla maturazione sessuale, esse producono secrezioni di steroidi derivati dai 16-androsteni (androstene e androsteno) via testosterone, e per tale motivo le concentrazioni di molti 16-androsteni risultano significativamente maggiori nei maschi [14]. Appena prodotte, le secrezioni apocrine sono inodori, ma vengono trasformate dai batteri corineformi aerobi in androstene e androsteno, che hanno odore [15]. Nella vagina vengono secreti acidi alifatici (denominati copuline), il cui odore varia con il ciclo mestruale [16]. È ora possibile isolare e produrre feromoni umani sintetici che sono spesso usati nella ricerca, in quanto sono relativamente facili da ottenere, comodi da conservare e semplici da applicare.

Effetti dei feromoni sui comportamenti riproduttivi animali

Studi preliminari condotti negli anni '60 hanno dimostrato che l'esposizione all'odore del verro stimolava nelle femmine la posizione di accoppiamento. Successivi esperimenti hanno dimostrato che anche l'applicazione di urina o di seme maschile sul grugno della scrofa produceva lo stesso effetto. Sono apparsi studi che hanno confermato numerosi effetti dei feromoni negli animali. In primis, l'effetto "Lee-Boot" [17] descrive l'influenza dell'ambiente sociale sul ciclo riproduttivo femminile. Gli autori hanno notato che quando 4 topi femmine erano posti in una stessa gabbia, i loro cicli estrali divenivano sincroni e più lunghi. Secondo, l'"effetto Whitten" [18] confermava che femmine di topo messe in gabbia insieme avevano un ciclo estrale prolungato, ma indicava anche che quando nella gabbia veniva introdotto un maschio, 3 o 4 giorni più tardi le femmine ovulavano sincronicamente. È stato osservato che la sostanza responsabile era costituita da feromoni a base di androgeni e che veniva secreta nell'urina del maschio.

Terzo, l'"effetto Bruce" [19] descrive gli effetti che si verificano quando topi femmine gravide vengono messi nella stessa gabbia con maschi diversi dagli abituali compagni. Entro 48 ore da questi accoppiamenti si riscontra un maggior numero di aborti. A 3-6 giorni dalla fallita gravidanza, con il nuovo maschio seguiva sempre il successivo accoppiamento; tale effetto non si manifesta se nella gabbia veniva introdotto un maschio estraneo castrato o giovane. Questa sembra essere una tattica del maschio diretta a bloccare la gravidanza da un precedente maschio e a portare rapidamente la femmina in estro. Infine, l'"effetto Vandenberg" [20] sottolinea come giovani ratti femmine esposti a maschi adulti per 20 giorni dopo il divezzamento entrino nella pubertà prima dei cuccioli femmine non esposti ad essi. I feromoni maschili stimolano la pubertà, probabilmente rilasciando LH che favorisce la crescita follicolare, presumibilmente perché possano accoppiarsi prima. Nei topi femmine è stato osservato un effetto correlato, vale a dire che, poste in gabbia da soli, raggiungono la pubertà prima di quelli posti in gabbia insieme; le femmine possono quindi differire la pubertà nelle loro cospecifiche, probabilmente sopprimendo il rilascio di LH e FSH da parte dell'ipofisi anteriore.

Feromoni e comportamenti riproduttivi umani

Numerosi autori hanno avanzato l'ipotesi che i feromoni possano influenzare i comportamenti sociosessuali umani (ad esempio [21, 22]), e prove degli effetti di ipotetici feromoni sui comportamenti sessuali umani sono offerte da numerose fonti:

1. correlati umani di effetti animali

McClintock [23] ha riferito che studentesse liceali mostravano un sincronismo nei loro cicli mestruali quando venivano sistemate in alloggi comuni (effetto Lee-Boot). Preti et al. [24] hanno esteso questa ricerca applicando 3 volte la settimana, per 4 mesi, estratti di sudore femminile sul labbro superiore di donne volontarie. Alla fine di questo periodo le partecipanti mostravano un sincronismo mestruale significativamente maggiore rispetto alle volontarie di un gruppo di controllo. Cutler et al. [25] hanno pure dimostrato che l'applicazione di secrezioni ascellari maschili sul labbro superiore di soggetti volontari di sesso femminile aveva anch'essa un effetto regolatore sul ciclo mestruale (effetto Whitten). Ellis e Garber [26] hanno dimostrato che nelle case dove c'era un patrigno le ragazze entravano in pubertà più precocemente rispetto a quelle che abitavano in case con la madre soltanto, e che quanto più giovani erano le figlie, tanto più precoce era la

maturazione sessuale (effetto Vandenberg).

2. Studi di laboratorio

In un lavoro del 1978, Kirk-Smith et al. [27] chiesero a 12 studenti universitari maschi e femmine di classificare le fotografie di persone, animali ed edifici usando una scala bipolare a 159 punti (ad esempio, non attraente-attraente), mentre indossavano mascherine chirurgiche impregnate con androstenolo o lasciate così come erano, eseguendo altresì valutazioni dell'umore. In presenza di androstenolo, gli stimoli maschili e femminili erano inoltre classificati come "più caldi" e "più amichevoli". Van Toller et al. [28] hanno dimostrato che la conduttanza della cute di soggetti volontari esposti all'androstenone era più elevata di quella dei soggetti non-esposti, fornendo così la prova degli effetti fisiologici dell'esposizione ai feromoni. Tuttavia, Bentos e Wastell [29] hanno letto a gruppi di soggetti di sesso femminile passaggi neutri o sessualmente eccitanti mentre erano esposte o all'androstenolo o a un placebo. Mentre l'eccitazione sessuale era maggiore nelle condizioni di "eccitazione", gli autori non hanno trovato la prova che l'androstenolo avesse influenzato le sensazioni sessuali.

Filsinger et al. [30] hanno chiesto a maschi e femmine di fornire descrizioni di un immaginario oggetto maschile e femminile utilizzando differenziali semantici, e di fornire altresì una autovalutazione dell'umore. I materiali test erano stati sigillati in sacchetti di plastica impregnati con androstenolo o androstenone, un muschio sintetico di controllo o una sostanza inodore anch'essa di controllo. Le femmine esposte all'androstenone fornivano classificazioni di minore attrazione sessuale del target maschio, mentre i maschi esposti all'androstenolo percepivano i target maschili come sessualmente più attraenti.

L'interpretazione di tali studi è ulteriormente complicata da due fattori. Primo, la sensibilità olfattiva delle femmine è limitata dal ciclo mestruale, con un massimo all'ovulazione [31]. Benton [32] ha osservato che l'applicazione di androstenolo influenzava le classificazioni soggettive dell'umore all'ovulazione, e Grammer [21] ha riscontrato che le femmine classificavano differenzialmente l'androstenone nelle varie fasi del ciclo mestruale. Secondo, l'uso della contraccezione orale può influenzare la sensibilità olfattiva e i livelli degli ormoni gonadici alterando, probabilmente l'identificazione dei feromoni. L'uso della pillola contraccettiva sembra in effetti influenzare la percezione dell'androstenone da parte delle femmine [21].

Più recentemente, Thorne et al. [33] hanno impiegato un disegno a misure ripetute, in doppio cieco e crossover bilanciato per valutare la possibile influenza della fase del ciclo mestruale e dell'uso della pillola contraccettiva. Sedici donne utenti e non-utenti della pillola contraccettiva sono state valutate sia durante le mestruazioni sia a metà ciclo, in condizioni di presenza o assenza di feromoni. Nel corso di ogni seduta (4 in tutto), le volontarie classificavano i caratteri di illustrazioni di maschi e fotografie di volti maschili riguardo a vari aspetti dell'attrattività. L'esposizione ai feromoni dava luogo a classificazioni significativamente più elevate dei caratteri delle illustrazioni e dei volti. L'uso della pillola contraccettiva o la fase del ciclo mestruale avevano effetti dubbi su alcuni aspetti delle illustrazioni, ma non influenzavano in alcun modo la classificazione, da parte delle femmine, dell'attrattività dei volti maschili.

Tuttavia, non in tutti gli studi condotti in laboratorio sono stati osservati risultati positivi (ad esempio [34]), e alcuni autori rimangono scettici riguardo a una significativa influenza dei feromoni sui comportamenti riproduttivi dei primati superiori. Quindi, mentre l'opinione scientifica attuale per quanto concerne l'esistenza di feromoni umani rimane positiva, è tuttora divisa sul fatto che queste sostanze influenzino o meno i comportamenti sociosessuali umani. Ciò è probabilmente dovuto al fatto che mentre è stato condotto un gran numero di ricerche di laboratorio, l'uso di metodologie assai differenti rende difficili i diversi confronti tra studi. Inoltre, gli studi metodologicamente solidi in doppio cieco, controllati con placebo e crossover sono pochi e sono stati condotti temporalmente a grande distanza l'uno dall'altro: quello di Thorne et al. [33] rappresenta, infatti, un'eccezione. Si trattava tuttavia, di uno studio di laboratorio in cui ai partecipanti veniva semplicemente richiesto di classificare l'attrattività di ipotetici caratteri dell'altro sesso sulla base di descrizioni scritte e di fotografie. La validità ecologica di questo tipo di studi è pertanto dubbia.

3. Studi in situazioni di vita reale

Mentre gli studi di laboratorio sono in grado di esercitare un maggiore controllo sui fattori

mutevoli coinvolti, di rilevanza potenzialmente superiore sono quelli che valutano gli effetti dei feromoni in situazioni di vita reale. Gli studi iniziali, peraltro, non apparivano promettenti. Ad esempio, Morris e Udry [36] prepararono strisci di acidi alifatici, formulati in modo da imitare le concentrazioni dimostrate efficaci nell'esaltare il comportamento riproduttivo delle scimmie. In 8 notti scelte in modo randomizzato nel corso di 3 cicli mestruali, la soluzione veniva spalmata sul torace di 62 donne sposate, che non riferirono alcun aumento dei rapporti sessuali in dette notti. Tuttavia, Cowley e Brooksbank [37] hanno fatto indossare a maschi e femmine durante il sonno una collana contenente o un feromone dell'altro sesso o una sostanza di controllo. Il giorno dopo, le donne nelle cui collane erano stati inseriti i feromoni maschili riferivano un numero significativamente maggiore di interazioni con i maschi, rispetto a quelle del gruppo di controllo.

Due studi che sono stati spesso citati come la più valida prova mai fornita riguardo all'influenza dei feromoni sul comportamento sociosessuale umano, sono quelli di Cutler et al. [38] e di McCoy e Pitino [39]. Entrambi hanno utilizzato metodi in doppio cieco e controllati con placebo e hanno avuto per oggetto gli effetti di feromoni sintetici sui comportamenti sociosessuali autoriferiti di giovani uomini [38] e donne [39]. Nel primo studio [38], 38 volontari di sesso maschile registravano il verificarsi di 6 comportamenti sociosessuali (petting/tenerenze/baci; appuntamenti formali; appuntamenti informali; dormire accanto a un partner; rapporti sessuali; masturbazione) durante un periodo "basale" di 2 settimane. Nelle successive 6 settimane i volontari registravano le stesse situazioni aggiungendo ogni giorno alla abituale lozione dopobarba un feromone maschile o una sostanza di controllo. Gli autori hanno riportato che una percentuale significativamente maggiore di soggetti che avevano usato il feromone dichiaravano, in confronto a quelli che avevano usato il placebo, un aumento dei "rapporti sessuali" e delle notti passate dormendo romanticamente con un partner rispetto al basale. In generale, sempre rispetto al basale, il 58% dei soggetti del gruppo feromone e il 19% di quelli del gruppo placebo mostravano un aumento di due o più comportamenti, e il 41% e il 9,5%, rispettivamente, un aumento di tre o più comportamenti.

Nel secondo studio [39], 36 volontarie hanno registrato il verificarsi degli stessi 6 comportamenti sociosessuali e di un ulteriore comportamento di "approcci al maschio" in un periodo "basale" di 2 settimane. Nelle 6 settimane successive esse aggiungevano poi ogni giorno un feromone femminile sintetico o una sostanza di controllo al loro profumo abituale. Mentre in condizioni di base i due gruppi non differivano quanto a comportamenti sociosessuali, una percentuale significativamente maggiore di donne del gruppo feromone mostravano un aumento dei seguenti comportamenti: "rapporti sessuali", "dormire accanto a un partner", "appuntamenti formali" e "petting/tenerenze/baci". Tuttavia, poiché l'esposizione al feromone può spostare il timing dell'ovulazione, gli autori hanno ricalcolato i dati per includervi solo il primo ciclo sperimentale. Dopo questo nuovo calcolo, il gruppo feromone differiva in maniera significativa da quello placebo solo per i comportamenti "rapporti sessuali" e "appuntamenti formali". In termini di percentuale, tre o più comportamenti sociosessuali erano aumentati, rispetto al basale, nel 74% delle donne che avevano usato il feromone, ma soltanto nel 23% di quelle che avevano usato il placebo. Poiché non vi era incremento della masturbazione autoriferita, gli autori sostengono che le modificazioni non riflettevano modificazioni nella motivazione sessuale, ma che i feromoni avevano "effetti positivi di attrazione sessuale...".

I risultati di questi studi sembrano fornire la impressionante evidenza degli effetti dei feromoni sintetici sull'attrazione sessuale. Tuttavia, essi presentano numerosi problemi metodologici che rendono i risultati meno eclatanti. Primo, non è stato esercitato un controllo per quanto riguarda l'attrazione dei soggetti volontari, né si è tenuto conto di ciò nella assegnazione ai gruppi. Se, ad esempio, nel gruppo feromone fossero stati arruolati individui un po' più attraenti di quelli del gruppo di controllo, allora i successivi effetti positivi attribuiti al feromone avrebbero potuto essere ingannevoli. Secondo, tutti i dati erano di tipo autoriferito (suscettibili di errore e di distorsioni soggettive, soprattutto perché nel secondo studio era consentito il "riferimento a posteriori"), e quindi non si otteneva alcuna registrazione oggettiva dei presunti effetti del feromone rispetto al placebo. Terzo, i gruppi differivano ampiamente in termini di stato di appuntamenti, essendo alcuni soggetti coniugati, altri impegnati in relazioni di lunga data, altri ancora single. Quelli impegnati in rapporti stabili avevano certamente registrato un maggior numero di determinati comportamenti sociosessuali rispetto ai volontari single, e sarebbe stato certamente

meglio se l'intero pool di soggetti fosse stato costituito da individui single in cerca di maggiori occasioni di appuntamenti/ sesso. Quarto, è difficile equiparare il periodo basale di 2 settimane e quello test di 6 settimane, anche se venivano analizzate le differenze medie rispetto al basale. Come possiamo essere certi che il comportamento sociale dei volontari sia cambiato non quale risultato della esposizione al feromone, ma in conseguenza di altri fattori attivi nel periodo sperimentale, come ad esempio, l'andare in vacanza o i festeggiamenti a un party dell'ufficio? Mentre i comportamenti reali erano registrati, non lo era invece il contesto in cui si verificavano.

Le evidenze derivanti da questi due studi indicano quindi che certi comportamenti sociosessuali si intensificano, rispetto al basale, nei maschi e nelle femmine che sono stati dotati di feromoni. Tuttavia, essi non dimostrano in maniera convincente che i gruppi feromone e placebo fossero bene accoppiati, né che le condizioni basale e sperimentale lo fossero per quanto riguarda vari fattori temporali e comportamentali sociosessuali, e che i feromoni siano serviti da "attraenti sessuali" piuttosto che, diciamo così, esaltatori dell'umore, mattoni per costruire fiducia, etc.

4. Segnali genetici

Varie teorie sui "geni buoni" della selezione sessuale hanno posto l'accento sull'importanza dell'immunocompetenza [40, 41], per cui le femmine possono ottenere dei buoni geni per la loro prole accoppiandosi con maschi i cui geni sono complementari ai propri. Un possibile meccanismo con cui arrivare a questo è attraverso gli odori del corpo. Il complesso maggiore di istocompatibilità (MHC, *Major Histocompatibility Complex*) è una vasta regione cromosomica contenente geni polimorfi strettamente legati che svolgono un ruolo nel riconoscimento immunologico del sé/non-sé: questa informazione genetica è comunicata dai feromoni a base di androgeni [42]. Numerosi studi condotti nei roditori hanno ora accertato che il genotipo MHC è implicato nella produzione degli odori, e che questi odori sono usati nella discriminazione tra individui [43]. I topi stabulati imparano a evitare di accoppiarsi con individui portatori di geni MHC familiari, e lo fanno attraverso l'uso di segnali odorosi emessi con le urine (ad esempio, [44, 45]). Esiste qualche prova che gli esseri umani posseggono queste capacità?

Alcuni studi hanno dimostrato che le donne sembrano preferire gli odori di uomini immunocompatibili. Wedekind et al. [46] hanno tipizzato nel sistema HLA (*Human Leukocyte Antigen*, l'equivalente umano dell'MHC) 49 donne e 44 uomini e hanno chiesto alle prime di classificare l'attrazione degli odori delle T-shirt indossate da tre uomini con MHC simile e da tre con MHC diverso. Le donne hanno classificato come "più gradevole" l'odore di questi ultimi, che molto probabilmente ricordava loro l'odore del proprio compagno. Cosa interessante, le preferenze delle donne che assumevano un contraccettivo orale erano invertite, nel senso che esse preferivano gli odori MHC-simili. Ciò potrebbe essere dovuto al fatto che i contraccettivi orali simulano gli effetti della gravidanza, e le donne gravide potrebbero essere attratte da individui MHC-simili che è probabile siano parenti stretti e potenziali adiutori riproduttivi.

In uno studio analogo, Thornhill e Gangstad [47] hanno misurato i tratti fisici comuni in maschi e femmine, e hanno poi chiesto ai volontari di indossare le stesse T-shirt per due notti consecutive. I partecipanti dell'altro sesso classificavano poi le T-shirt per "gradevolezza", "sex-appeal" e "intensità"; anche le attrattive facciali dei donatori erano classificate da altri volontari dell'altro sesso. Le donne che non assumevano la pillola contraccettiva o che si trovavano nella fase fertile del ciclo mestruale assegnavano i punteggi più alti alle T-shirt indossate dai maschi simmetrici; non sembrava altrettanto nelle femmine che assumevano contraccettivi orali o in quelle che si trovavano in una fase non fertile del ciclo. La simmetria femminile non influenzava la classificazione dei maschi. Gli autori hanno proposto il cosiddetto "profumo della simmetria" quale semplice indicatore della qualità genetica del maschio.

In uno studio di vita reale sulle effettive scelte dei compagni, compiuto in una popolazione di Hutteriti (una piccola setta religiosa geneticamente isolata), Ober et al. [48] hanno evidenziato prove che le preferenze erano HLA-dipendenti. Essi hanno osservato la minore probabilità che le coppie condividessero lo stesso aplotipo rispetto a quanto previsto dal caso, e dimostrato che in quelle con aplotipo simile gli intervalli tra le nascite erano insolitamente lunghi (evitamento inconscio dell'inbreeding?).

Milinski e Wedekind [49] hanno tipizzato nel sistema HLA maschi e femmine e hanno poi

chiesto loro di odorare 36 profumi comunemente usati come tali o in dopobarba. I soggetti hanno classificato ogni odore in base al proprio gradimento e al fatto di adottarlo o meno per uso personale. Gli autori hanno messo in evidenza una correlazione significativa tra HLA e punteggio del profumo per se stessi ma non per gli altri, dimostrando che le persone inconsciamente scelgono profumi che esaltano gli odori del proprio corpo che rivelando il proprio make-up genetico.

I feromoni e la battaglia dei sessi

La teoria dell'investimento differenziale dei genitori [50] stabilisce che quando cercano relazioni di lunga durata le femmine devono trovare e scegliere maschi pronti a investire risorse nella loro prole. Ciò minimizza l'investimento femminile, mentre esalta al massimo l'investimento globale aggiungendo l'assistenza maschile. Al contrario, ci si aspetta che i maschi cerchino di accoppiarsi spesso e con quante più femmine fertili è possibile, oppure sviluppino un legame di coppia di lunga durata. Ciò contribuisce ad assicurare la sopravvivenza di un gran numero di discendenti senza un significativo investimento paterno, o che l'investimento genitoriale paterno si verifichi soprattutto quando un altro maschio non genera prole.

Secondo questa teoria, è comportamento adattativo per le femmine e per i maschi sviluppare e usare, nella selezione dei compagni, la conoscenza che tenga conto delle limitazioni biologiche. Quindi, la scelta del compagno è un compito di elaborazione delle informazioni, e l'evoluzione avrebbe favorito gli individui in grado di elaborare rapidamente e in maniera affidabile quelle informazioni che avrebbero permesso loro di prendere decisioni appropriate per quanto riguarda l'accoppiamento. Ci si potrebbe aspettare che la conoscenza adattativa porti a decisioni ottimali sotto una vasta gamma di limitazioni socioeconomiche. L'esistenza di differenze sesso-specifiche ubiquitarie nei criteri di selezione per l'accoppiamento [51] è la prova che la conoscenza dei maschi e delle femmine si adatta alle limitazioni biologiche della selezione dei compagni.

Nell'uomo, né i maschi né le femmine possono percepire coscientemente l'ovulazione. Ciò è sorprendente, alla luce del fatto che è stato dimostrato che essa si accompagna a numerose evidenti modificazioni fisiologiche e comportamentali. Un meccanismo "inconscio" associato a queste modificazioni del ciclo mestruale potrebbe essere quello delle percezioni olfattive.

Alexander, Noonan [52] e Symons [53] hanno sostenuto che l'estro nascosto si è evoluto perché le femmine hanno bisogno di convincere con l'inganno i maschi a formare un legame. I maschi non a conoscenza della fertilità delle femmine resterebbero legati per assicurare la gravidanza e la paternità. Una femmina che fornisse indizi sulla sua ovulazione potrebbe rischiare di perdere l'investimento del maschio, a causa della incertezza della paternità e della limitata interazione riproduttiva temporale. Questo sviluppo implicherebbe, quale pressione evolutiva, il timore del maschio di essere tradito [50]. Ne conseguirebbe che la capacità della femmina di assicurarsi l'assistenza paterna è influenzata da meccanismi che aumentano gli aspetti temporali del legame di coppia e accrescono nel maschio la fiducia nella paternità.

In contrasto con questa linea di pensiero, Bensch e Tornhill [54] e Symons [53] hanno proposto un secondo scenario evolutivo in cui l'estro nascosto si è evoluto per aumentare la probabilità di successo del tradimento delle femmine, così da "poter sfuggire alle conseguenze negative dell'essere una pedina nei giochi del matrimonio" [55]. Una volta stabilita la monogamia, la migliore strategia della femmina sarebbe quella di copulare al di fuori della coppia, perché così può ottenere geni superiori con una certa aspettativa di investimento paterno. In questo caso, l'esito è una prole geneticamente superiore.

Queste due ipotesi implicano un differente impatto dei tratti ereditari. Se i geni che inducono la "cura" paterna fossero importanti per il successo della discendenza, una funzione di garanzia di paternità da parte del maschio per l'estro perduto sarebbe possibile. Se ci fossero altri tratti rilevanti non in relazione con questa "cura" paterna ma importanti per la sopravvivenza della prole, allora l'estro nascosto potrebbe consentire alle femmine di sfruttare opportunità occasionali di accoppiarsi al di fuori del rapporto di coppia [56]. In entrambi i casi, la conoscenza dell'ovulazione da parte del maschio potrebbe essere una scelta contro, perché ostacolerebbe le strategie di accoppiamento della femmina [52, 57].

Recentemente, la seconda ipotesi ha ricevuto parecchie conferme. Bellis e Baker [58] hanno condotto uno studio su 2.708 donne e hanno rilevato che quel 13,8% di 145 rapporti sessuali

“non protetti” al di fuori della coppia (EPC, *Extra-Pair Copulations*) erano preceduti, nella maggior parte dei casi, da rapporti all'interno della coppia (IPC, *Intra-Pair Copulations*). Raramente gli EPC erano seguiti da IPC. Secondo questo studio, gli EPC, e quindi le infedeltà femminili raggiungono il loro massimo all'ovulazione. Gli autori concludono che questi risultati suggeriscono la competizione indotta dallo sperma, che ci si aspetterebbe in base alla seconda ipotesi della funzione evolutiva della ovulazione nascosta discussa sopra. E tuttavia non è ancora chiaro quale(i) meccanismo(i) immediato(i) inneschi(no) gli EPC femminili in corrispondenza dell'ovulazione. L'ipotesi che l'ovulazione nascosta serva a ingannare i maschi è comune a tutte queste teorie. Apparentemente le femmine ingannano i maschi riguardo alla fase fertile del ciclo mestruale per contribuire ad assicurare l'investimento genitoriale maschile, che produce un numero ottimale di discendenti. Inoltre, l'ovulazione nascosta aiuta le femmine a monopolizzare la riproduzione e, di conseguenza, costringe i maschi a sviluppare strategie riproduttive per avere accesso alle femmine che si trovano nella fase ovulatoria. È ragionevole attendersi controstrategie dei maschi, che si svilupperebbero contro i tentativi ingannevoli delle femmine di celare l'ovulazione. Grammer [21] descrive una possibile controstrategia maschile: l'evoluzione del sistema di segnalazione androsterone-androstenolo. In questo studio, 290 soggetti di sesso femminile hanno classificato l'odore dell'androstenone. Nel corso dell'intero ciclo mestruale è stato osservato un cambiamento di valutazione: al momento dell'ovulazione le donne trovavano che l'androstenone, l'odore dominante dell'ascella maschile, era più gradevole di quello degli altri giorni del ciclo mestruale. Questi risultati indicano che c'è un cambiamento nella valutazione emotiva dei maschi, scatenato dalla reazione all'androstenone. I risultati confermano quelli precedenti di Maiworm [59], di significato limitato. L'odore del corpo maschile è percepito di solito dalle donne come non attraente e sgradevole, ma questa valutazione cambia nel momento del ciclo mestruale in cui il concepimento è al massimo delle probabilità. Questo reperto è messo in risalto dal fatto che l'anosmia per l'androstenone varia anch'essa con il ciclo. Al momento ottimale per il concepimento si riscontrano un minor numero di femmine anosmiche. Si potrebbe ipotizzare che anche le variazioni dell'anosmia durante il ciclo siano una strategia femminile, anche se per confermare la validità di questa ipotesi è necessario raccogliere un maggior numero di dati. Quindi, il cambiamento di atteggiamenti della femmina nei confronti dell'odore del corpo maschile potrebbe esercitare una forte influenza sulla scelta del compagno e, forse, delle copule auto-iniziate da parte delle stesse. Se consideriamo il sistema di segnalazione androstenolo-androstenone, la situazione sembra chiara per l'androstenolo, che rende i maschi più attraenti per le femmine. In questo caso il vantaggio per queste è nullo, a meno che i maschi più in forma producano più androstenolo. La situazione è più complicata perché chi produce androstenolo produce inevitabilmente anche androsterone, che ha lo svantaggio della sua sgradevolezza. Quindi, l'androstenolo che aumenta l'attrazione si ossida immediatamente ad androstenone, che respinge le femmine. Un maschio non-produttivo potrebbe andar bene in una popolazione di produttori, perché le femmine non sarebbero respinte dal suo odore. Così, la componente olfattiva che aumenta l'attrazione non sembra essere la principale, o per lo meno la sola, funzione del sistema di segnalazione. Per quanto riguarda l'androstenone, il fatto che le femmine valutino il suo odore come più gradevole al momento dell'ovulazione potrebbe rappresentare un vantaggio per i maschi, perché quelli odorosi avrebbero maggior successo nell'approccio alle femmine che ovulano, rispetto a quelle che non ovulano. Ciò indica che i maschi usano un tipo di “radar” passivo dell'ovulazione per identificare quella oggettivamente nascosta.

Le femmine che si trovano a dovere affrontare una strategia maschile evoluta per scoprire l'ovulazione nascosta svilupperebbero probabilmente una controstrategia. Una possibilità potrebbe consistere nel manipolare la conoscenza dei maschi, e quindi l'elaborazione adattativa delle informazioni nella scelta delle partner. Ricerche condotte in numerose specie di primati non-umani (specialmente nelle scimmie Rhesus) hanno dimostrato la capacità di percepire l'ovulazione dall'odore. Sebbene normalmente motivati a copulare, quando venivano resi anosmici i maschi Rhesus non mostravano un'ulteriore motivazione sessuale, nonostante un potente segnale visivo: il rigonfiamento della femmina [60]. Inoltre, i maschi Rhesus non manifestavano interesse nei confronti delle femmine ovariectomizzate, forse perché veniva perso il caratteristico odore dell'ovulazione. Essi riacquistano interesse per la copula quando alle femmine castrate vengono applicate le secrezioni vaginali di femmine non ovariectomizzate. Studi sulle variazioni,

con il flusso mestruale, della composizione in acidi grassi delle secrezioni vaginali delle donne hanno indicato che un sistema di segnalazione di tipo simile potrebbe esistere anche nella specie umana [16, 61-63]. Ad esempio, le secrezioni vaginali umane hanno una composizione simile a quella delle secrezioni vaginali delle scimmie Rhesus. L'applicazione a scimmie Rhesus ovariectomizzate di secrezioni vaginali umane o della loro stessa specie induceva un'analoga attivazione dell'interesse sessuale dei maschi Rhesus [64].

La frazione attiva dal punto di vista comportamentale delle secrezioni vaginali della scimmia Rhesus – chiamata “copuline” – è costituita da acidi grassi volatili a catena corta [65]. Queste stesse sostanze (ad esempio, gli acidi grassi a catena corta acetico, propanoico, butanoico, metilpropanoico, metilbutanoico, metilpentanoico) si trovano nelle secrezioni vaginali umane, seppure in quantità lievemente differenti [16]. Inoltre, la composizione di queste copuline varia durante il ciclo mestruale [62].

Cowley et al. [66] hanno trovato che le secrezioni vaginali della scimmia Rhesus modificano la valutazione degli individui da parte di altri, e che l'applicazione di copuline tende a fornire un'impressione femminile più positiva. Doty et al. [67] hanno utilizzato un questionario per valutare l'intensità e la gradevolezza di differenti secreti vaginali in un ciclo mestruale completo, evidenziano che l'odore al momento dell'ovulazione era al tempo stesso più intenso e meno sgradevole.

In uno studio condotto da Jouette (dati non pubblicati) sono state testate secrezioni vaginali femminili sintetiche (“copuline”) relativamente alla loro capacità di agire quali segnali per i maschi. In un esperimento in doppio cieco, sono state presentate a 60 uomini non-fumatori, per un periodo di 15 minuti, le composizioni in acidi grassi delle copuline mestruali, ovulatorie e premestruali e un'acqua inodore di controllo. Per determinare le modificazioni degli ormoni sessuali indotte dalle copuline sono stati prelevati campioni di saliva, prima e dopo la presentazione. Mentre inalavano o una composizione di copuline o l'acqua di controllo, i maschi classificavano delle immagini di donne in base alla loro attrattività. È stato dimostrato che la composizione in acidi grassi all'ovulazione stimolava la secrezione di androgeni dei maschi e modificava le loro capacità cognitive discriminatorie per ciò che riguarda l'attrazione femminile, nel senso che queste subivano una riduzione. Come possiamo apprendere dagli esempi sopra riportati, i feromoni umani sembrano agire come “armi strategiche” ben equilibrate nella “battaglia dei sessi” e nella “guerra dei segnali” derivanti dalla teoria dell'investimento asimmetrico.

Conclusioni

Come è possibile apprendere dagli studi sui feromoni passati in rassegna, il modello degli esseri umani quali animali unicamente ottici deve essere rivisto. Le interazioni sociosessuali umane sono influenzate dai feromoni, anche se questi non possono essere coscientemente identificati. Visto che i feromoni hanno il potenziale di influenzare il comportamento e la fisiologia umani, ci si deve domandare in che modo i moderni sforzi per la pulizia e l'assenza di odori influenzino la nostra vita sociale di ogni giorno e il successo riproduttivo futuro della nostra specie. Quello che per il momento sappiamo, come molti studi degli ultimi anni hanno sottolineato, è che in passato il senso dell'olfatto nell'uomo è stato di gran lunga sottostimato, e che, al pari di altri animali, l'uomo utilizza segnali olfattori per la trasmissione di informazioni biologicamente importanti.

Bibliografia

1. KOHL J.V., ATZMUELLER M., FINK B., GRAMMER K.: *Human pheromones: integrating neuroendocrinology and ethology*. Neuroendocrinol. Lett. 22, 309-21, 2001.
2. ZAJONC R.B.: *Feeling and thinking: preferences need no inferences*. Am. Psychol., 35: 151-75, 1980.
3. KARSON P., LUSCHER M.: *“Pheromones”: a new term for a class of biologically active substances*. Nature 183, 55-6, 1959.
4. McCLINTOCK M.K.: *Human pheromones: primers, releasers, signallers or modulators?* In: Wallen K., Schneider E., editors. *Reproduction in context*. Cambridge, MA: MIT Press; 335, 420, 2000.

5. GRAHAM J.M., DESJARDINS C.: *Classic conditioning: induction of luteinizing hormone and testosterone secretion in anticipation of sexual activity*. Science 210, 1039-41, 1990.
6. CUTLER W.B.: *Human sex-attractant pheromones: discovery, research, development, and application in sex therapy*. Psychiat. Ann., 29: 54-9, 1999.
7. WYSOCKI C.J., LEPRI J.J.: *Consequences of removing the vomeronasal organ*. J. Steroid Biochem. Mol. Biol. 39: 661-9, 1991.
8. TIRINDELLI R., MUCIGNAT-CARETTA C., RYBA N.J.P.: *Molecular aspects of pheromonal communication via the vomeronasal organ of mammals*. Trends Neurosci, 21: 482-6, 1987.
9. HALPERN M.: *The organization and function of the vomeronasal system*. Ann. Rev. Neurosci, 10: 325-62, 1987.
10. MONTI-BLOCH L., JENNINGS-WHITE C., BERLINER D.L.: *The human vomeronasal system: a review*. Ann. N.Y. Acad. Sci. Nov. 30, 855: 373-89, 1998.
11. SMITH T.D., SIEGEL M.I., MOONEY M.P., BURDI A.R., FABRIZIO P.A., CLEMENTE F.R.: *Searching for the vomeronasal organ of adult humans: preliminary findings on location, structure, and size*. Microsc. Res. Tech, 41, 483-91, 1998.
12. GROSSER B.I., MONTI-BLOCH L., JENNINGS-WHITE C., BERLINER D.L.: *Behavioural and electrophysiological effects of androstadienone, a human pheromone*. Psychoneuroendocrinology, 25: 289-99, 2000.
13. RODRIGUEZ I., GREER C.A., MOK M.Y., MOMBAERTS P.: *A putative pheromone receptor gene expressed in human olfactory mucosa*. Nat. Genet., 26: 18-9, 2000.
14. BROOSBANK B.W.L., WILSON D.A.A., Mc. SWEENEY D.A.: *Fate of androsta-4, 16-dien-3-one and the origin of 3 α -hydroxy-5 α -androst-16-ene in man*. J. Endocrinol., 52: 239-51, 1972.
15. GROWER D.B., RUPARELIA B.A.: *Olfaction in humans with special reference to odorous 16-androstenes: their occurrence, perception and possible social, psychological and sexual impact*. J. Endocrinol, 137: 167-87, 1993.
16. MICHAEL R.P., BONSALE R.W., KUTNER M.: *Volatile fatty acids, "Copulins", in human vaginal secretions*. Psychoneuroendocrinol, 1: 153-62, 1957.
17. van der LEE S., BOOT L.M.: *Spontaneous pseudopregnancy in mice*. Acta Physiol. Pharmacol. Nee 4: 442-62, 1955.
18. WHITTEN W.K.: *Modification of the estrous cycle of the mouse by external stimuli associate with the male*. J. Endocrinol. 13: 399-404, 1956.
19. BRUCE H.M.: *An exteroceptive block to pregnancy in the mouse*. Nature 184, 105, 1959.
20. VANDENBURGH J.G.: *Effect of the presence of the male on the sexual maturation of female mice*. Endocrinology, 81: 345-9, 1967.
21. GRAMMER K.: *5- α -androst-16en-3 α -on: a male pheromone? A brief report*. Ethol Sociobiol. 14: 201-8, 1993.
22. MILLER E.M.: *The pheromone androstenol: evolutionary considerations*. Mankind. Q. 39: 455-67, 1999.
23. McCLINTOCK M.K.: *Menstrual synchrony and suppression*. Nature 229: 244-5, 1971.
24. PRETI G., CUTLE W.B., GARCIA C.R., KRIEGER A., HUGGINGS G.R., LAWLEY H.J.: *Human axillary secretions influence women's menstrual cycles: the role of donor extracts of females*. Horm. Behav. 20: 474-82, 1986.
25. CUTLER W.B., PRETI G., KRIEGER A., HUGGINS G.R., GARCIA C.R., LAWLEY H.J.: *Human axillary secretions influence women's menstrual cycles: the role of donor extracts from men*. Horm Behav. 20: 463-73, 1986.
26. ELLIS B.J., GARBER J.: *Psychosocial antecedents in variation in girls' pubertal timing: maternal depression, stepfather presence, and marital and family stress*. Child. Dev. 71: 485-501, 2000.
27. KIRK-SMITH M., BOOTH M.A., CARROLL D., DAVIES P.: *Human social attitudes affected by androstenol*. Res. Comm. Psych. Psychiat Behav, 3: 379-84, 1978.
28. VAN TOLLER C., KIRK-SMITH M., LOMBARD J., DODD G.H.: *Skin conductance and subjective assessments associated with the odour of 5 α -androst-16en-3 α -on*. Biol. Psychol, 16: 85-107, 1983.
29. BENTON D., WASTELL V.: *Effects of androstenol on human sexual arousal*. Biol. Psychol., 22: 141-7, 1986.
30. FILSINGER E.E., BRAUN J.J., MONTE W.C.: *An examination of the effects of putative pheromones on human judgments*. Ethol Sociobiol., 6: 227-36, 1985.
31. DOTY R.L., SNYDER P.J., HUGGINS G.R., LOWRY L.D.: *Endocrine, cardiovascular, and psychological correlates of olfactory sensitivity changes during the human menstrual cycle*. J. Comp. Physiol. Psychol, 95: 45-60, 1981.
32. BENTON D.: *The influence of androstenol, a putative human pheromone-on mood throughout the menstrual cycle*. Biol. Psychol, 15: 249-56, 1982.
33. THORNE F., NEAVE N., SCHOLEY A., MOSS M., FINK B.: *Effects of putative male pheromones on female ratings of male attractiveness: influence of oral contraception and the menstrual cycle*. Neuroendocrinol Lett., 23: 291-7, 2002.
34. BLACK S.L., BIRON C.: *Androstenol as a human pheromone: no effect on perceived attractiveness*. Behav. Neural Biol., 34: 326-30, 1982.
35. ROGEL M.J.: *A critical examination of the possibility of higher primate reproductive and sexual pheromones*. Psych. Bull, 85: 810-30, 1978.
36. MORRIS N.M., UDRY J.: *Pheromonal influences on human sexual behaviour: an experimental search*. J. Biosocial Sci., 10: 147-57, 1978.

37. COWLEY J.J., BROOKSBANK B.W.L.: *Human exposure to putative pheromones and changes in aspects of social behaviour*. J. Steroid Biochem., Mol. Biol., 39: 647-59, 1991.
38. CULTER W.B., FRIEDMANN E., McCOY N.L.: *Pheromonal influences on sociosexual behaviour in men*. Arch. Sex Behav, 27: 1-13, 1998.
39. McCOY N.L., PITINO L.: *Pheromonal influences on sociosexual behaviour in young women*. Physiol Behav, 75: 367-75, 2002.
40. HAMILTON W.D., ZUK M.: *Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites*. Science, 218: 384-7, 1982.
41. FOLSTAD I., KARTER A.J.: *Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap*. Am. Nat., 139: 603-22, 1992.
42. JORDAN W.C., BRUFORD M.W.: *New perspective on mate choice and the MHC*. Heredity, 81: 239-45, 1998.
43. HURST J.L., PAYNE C.E., NEVISON C.M., MARIE A.D., HUMPHRIES R.E., ROBERTSON D.H.L., et al.: *Individual recognition in mice mediated by major urinary proteins*. Nature, 414: 631-4, 2001.
44. ALBERTS S.C., OBER C.: *Genetic variability of the MHC: a review of non-pathogen-mediated selective mechanisms*. Yb. Phys. Anthropol., 36: 71-89, 1993.
45. BROWN J.L., EKLUND A.: *Kin recognition and the major histocompatibility complex: an integrative review*. Am. Nat., 143: 435-61, 1994.
46. WEDEKIND C., SEEBECK T., BETTENS F., PAEPKE A.J.: *MHC-dependent mate preferences in humans*. Proc. R., Soc. Lond. B., 260: 245-9, 1995.
47. THORNHILL R., GANGSTAD S.W.: *The scent of symmetry: a human sex pheromone that signals fitness?* Evol. Hum. Behav., 20: 172-201, 1999.
48. OBER C., WEITKAMP L.R., COX N., DYTCH H., KOSTYU D., ELIAS S.: *HLA and mate choice in humans*. Am. J. Hum. Genet, 61: 497-504, 1997.
49. MILINKSKI M., WEDEKIND C.: *Evidence for MHC-correlated perfume preferences in humans*. Behav Ecol, 12: 140-9, 2001.
50. TRIVERS R.L.: *Parental investment and sexual selection*. In: Campbell B., editor. *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. Chicago: Aldine; 1972, p. 136.
51. BUSS D.M.: *Sex differences in human mate preferences-evolutionary hypothesis tested in 37 cultures*. Behav Brain Sci., 12: 1-49, 1989.
52. ALEXANDER R.D., NOONAN K.M.: *Concealment of ovulation, parental care, and human social evolution*. In: Chagnon N.A., Irons W.G., editors. *Evolutionary biology and human social behavior*. Scituate: North Duxbury Press; 1979.
53. SYMONS D.: *The evolution of human sexuality*. Oxford: Oxford University Press; 1979.
54. BENSHOFF L., THORNHILL R.: *The evolution of monogamy and concealed ovulation in humans*. J. Soc. Biol Struct., 2: 95-106, 1979.
55. GRAY J.P., WOLFE L.D.: *Human female sexual cycles and the concealment of ovulation problem*. J. Soc. Biol. Struct., 6: 345-52, 1983.
56. STRASSMAN B.: *Sexual selection, paternal care, and concealed ovulation in humans*. Ethol Sociobiol., 2: 31-40, 1981.
57. DANIELS D.: *The evolution of concealed ovulation and self-deception*. Ethol Sociobiol, 4: 87-96, 1983.
58. BELLIS M.A., BAKER R.R.: *Do females promote sperm-competition?* Data for humans Anim. Behav, 40(5): 997-9, 1991.
59. MAIWORM R.E.: *Influence of androstenone, androstenol, menstrual cycle and oral contraceptives on the attractivity ratings of female probands*. Paper presented at the 9th Congress of ECRO; 1990.
60. MICHAEL R.P., KEVERNE E.B.: *Pheromones in the communication of sexual status in primates*. Nature, 218: 746-9, 1968.
61. MICHAEL R.P., BONSALE R.W., WARNER P.: *Human vaginal secretions: volatile fatty acid content*. Science, 186: 1217-9, 1974.
62. PRETI G., HUGGINS G.R.: *Cyclical changes in volatile acidic metabolites of human vaginal secretions and their relation to ovulation*. J. Chem. Ecol., (3): 361-76, 1975.
63. WALTMAN R., TRICOM V., WILSON JR. G.E., LEWIN A.H., GOLDBERG N.L., CHANG M.M.Y.: *Volatile fatty acids in vaginal secretions: human pheromones?* Lancet 1973; 2: 496, 1973.
64. MICHAEL R.P.: *Determinants of primate reproductive behavior*. Acta endocrinol, 166 (Suppl.): 322-61, 1972.
65. CURTIS R.F., BALLANTINE J.A., KEVERNE E.B., BONSALE R.W., MICHAEL R.P.: *Identification of primate sexual pheromones and the properties of synthetic attractants*. Nature, 232: 396-8, 1971.
66. COWLEY J.J., JOHNSON A.L., BROOKSBANK B.W.L.: *The effect of two odorous compounds on performance in an assessment-of-people test*. Psychoneuroendocrinology, 2: 159-72, 1977.
67. DOTY R.L., FORD M., PRETI G.: *Changes in the intensity and pleasantness of human vaginal odors during the menstrual cycle*. Science, 190: 1316-8, 1975.