Collège Doctoral du Languedoc-Roussillon

THÈSE

Pour obtenir le grade de

Docteur

Délivré par **UNIVERSITE MONTPELLIER 2**

Préparée au sein de l'école doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosciences, Environnement.
Et de l'unité de recherche : Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier

Spécialité : **Biologie**

Présentée par **Julien BARTHES**

Approche évolutionniste de la préférence homosexuelle masculine

Soutenue le 11/12/2014 devant le jury composé de

Mr Michel RAYMOND Directeur de recherche, ISEM-CNRS/Université de Montpellier	Directeur de thèse
Mr Pierre-André CROCHET Chargé de recherche, CEFE-CNRS/Université de Montpellier	Directeur de thèse
Mr Jacques BALTHAZART Chargé de cours, Université de Liège, Belgique	Rapporteur
Mme Jacqui SHYKOFF Directrice de recherche, Université Paris-Sud XI	Rapporteur
Mr Jean-François BONNEFON Directeur de recherche, Université Jean Jaurès Toulouse	Examinateur
Mr Frédéric THOMAS (Président du jury) Directeur de recherche, IRD-CNRS	Examinateur

UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2
SCIENCES ET TECHNIQUES

Collège Doctoral du Languedoc-Roussillon

THÈSE

Pour obtenir le grade de

Docteur

Délivré par **UNIVERSITE MONTPELLIER 2**

Préparée au sein de l'école doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosciences, Environnement.
Et de l'unité de recherche : Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier

Spécialité : **Biologie**

Présentée par **Julien BARTHES**

Approche évolutionniste de la préférence homosexuelle masculine

Soutenue le 11/12/2014 devant le jury composé de

Mr Michel RAYMOND Directeur de recherche, ISEM-CNRS/Université de Montpellier	Directeur de thèse
Mr Pierre-André CROCHET Chargé de recherche, CEFE-CNRS/Université de Montpellier	Directeur de thèse
Mr Jacques BALTHAZART Chargé de cours, Université de Liège, Belgique	Rapporteur
Mme Jacqui SHYKOFF Directrice de recherche, Université Paris-Sud XI	Rapporteur
Mr Jean-François BONNEFON Directeur de recherche, Université Jean Jaurès Toulouse	Examinateur
Mr Frédéric THOMAS Directeur de recherche, IRD-CNRS	Examinateur

UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2
SCIENCES ET TECHNIQUES

Remerciements :

« *Vous avez 3 mois pour mettre en ligne la version définitive de votre manuscrit de thèse, incluant les remerciements* ». C'est après cette annonce de la représentante de la DRE(A)D[1] que la panique s'installe. Il faut écrire les remerciements, « *C'est la partie la plus difficile de la thèse* » me dit Michel, rassurant. Pour la première fois de ma longue carrière de poète, je connais la leucosélophobie[2]. Pour ceux que ça ferait rire, sachez quand même que Wikipedia nous en dit ceci : « *Elle peut se traduire, lorsqu'elle se prolonge dans la durée, par un abandon de l'auteur ou une période de dépression au cours de laquelle il perd totalement confiance en lui* »[3]. Alors, je dois le confesser, j'ai failli abandonner et barrer ma section remerciements d'un grand « Merci » qui aurait clos le sujet, mais me voilà écrivant les remerciements dans une tentative de surmonter ma phobie. Je vais donc essayer d'être méthodique, organisé, je vais écrire un plan, puis me lancer dans l'écriture.

Pour commencer, je voudrais remercier **Michel** et **Pierre-André**. Tout au long de ma thèse, ça a été un vrai plaisir de travailler avec vous. Votre disponibilité sans limite procure un confort de travail unique. Votre ingéniosité dans la résolution des problèmes facilite grandement la tâche d'un apprenti scientifique. L'originalité des idées scientifiques que l'on partage à votre contact est extrêmement excitante.

Merci à **Jacques Balthazart**, **Jacqui Shykoff**, **Frédéric Thomas** et **Jean-François Bonnefon** d'avoir accepté d'évaluer mon travail de thèse.

Merci à **Bernard Godelle**, qui a été mon encadrant de M2 et dont l'aide, en particulier sur l'aspect modélisation de mon travail, a été inappréciable. Enfin, un grand merci à **Alexandra Alvergne** qui su me mettre le pied à l'étrier, lorsque en première année de Master, les modèles linéaires généralisés mixtes étaient pour moi un mystère absolu.

J'ai eu le plaisir de passer cinq années dans l'équipe de Biologie Évolutive Humaine de l'ISEM, et je voudrais remercier tous les membres de cette équipe pour les passionnantes discussions scientifiques, et le plaisir d'être au quotidien à leurs côtés. Merci donc à **Charlotte**, **Claire**, **Jean-Baptiste**, **Clément**, **Arnaud**, **Aïda**, **Alice**, **Julio** et **Georges**. Merci aux étudiants de Master qui ont

1 Direction de la Recherche et des Études Docorales.

2 Syndrome de la page blanche.

3 http://fr.wikipedia.org/wiki/Blocage_de_l%27%C3%A9crivain

travaillé avec moi : **Blaise** et **Clémentine**. Un grand merci à **Valérie** pour son aide dans la récolte des données et dans la navigation dans les eaux, parfois troubles, de l'administration.

Au cours de ces cinq années, j'ai eu la joie de partager mes névroses avec celles (ô combien nombreuses) de mes camarades doctorants. Un immense merci à **Maxime** (qui apparaît en premier du fait du droit d'aînesse), **Jeanne** et **Loïc** (l'occitan du nord).

Un projet passionnant durant ma thèse a été l'organisation des 10ème rencontres **Ecology & Behaviour**. Merci à tous les organisateurs qui ont rendu la tâche facile et agréable !

Merci à mes amis qui partagent mes escapades verticales. Vers les hauteurs, « *de haut en bas, de la terre jusqu'au ciel et du ciel jusqu'à la terre, aller-retour* » notamment, **Cotto**, **Michel**, **Christelle** (choisis Vian) & **Jean-François** pour les plus assidus, mais également vers les profondeurs avec **Lapouge** bien souvent.

A tout ceux qui ont embelli ces trois années, **Franzi** macht frei, **le Druide** dont les incantations ont placé mon manuscrit sous de bonnes augures, **Ghyslaine** l'africaine, **Charlotte** Faury d'Aubertin, **Ahmed**, **Fidel**, **Christina**, mes amis de **Chile Setenta** (*largo sensu*), **Jenni**, **Emile, Antonio Cid** et tout ceux que j'ai forcément oublié : merci pour ce moment.

Le onzième merci ira à **ma famille** qui m'a toujours soutenu et offert des conditions d'études parfaites. Enfin merci à **Hilda** qui m'a supporté en cette fin de thèse, et qui colore de la plus belle des manières le début de ma post-thèse.

J'arrive à la fin de mes remerciements avec l'angoisse d'avoir oublié des personnes importantes, si c'est le cas, je les supplie d'excuser ma distraction. En regardant les lignes qui précèdent, je finis par me convaincre que la leucosélophobie était vraiment une mauvaise excuse...

Table des matières

I.**Introduction**....11
I.1.*La préférence homosexuelle masculine*....11
I.2.*Comportements homosexuels temporaires chez l'Homme*....11
I.3.*Un paradoxe darwinien*....13
I.3.1.Héritabilité et génétique de la préférence homosexuelle....13
I.3.2.Baisse du succès reproducteur....17
I.3.3.Prévalence....18
I.3.4.Vers une explication évolutionniste....19
I.4. *Hypothèses évolutionnistes*....19
I.4.1.Superdominance....19
I.4.2.Polymorphisme équilibré....20
I.4.3.Sélection de parentèle....23
I.4.4.Effet génétique sexuellement antagoniste....26
I.4.5.Vers la prise en compte de la spécificité humaine de la PHM....33
I.4.5.1.Préférence homosexuelle chez les animaux non-humains....33
I.4.5.2.Hypothèse d'hypergynie....37
I.5.*Hypothèses biologiques*....44
I.5.1.Effet grand frère....44
I.6.*Autres hypothèses non biologiques*....46
I.6.1.Psychanalyse....46
I.6.2.Expérience sexuelle précoce....47
I.6.3.Apprentissage par le genre....48
I.7.*Objectif et plan de la thèse*....49
II.**Effet grand frère et Effet génétique sexuellement antagoniste (Indonésie)**....53
III.**Sélection de parentèle et Préférence homosexuelle masculine en Indonésie**....79
IV.**Hypothèse d'hypergynie**....115
IV.1. *Critique de l'hypothèse d'hypergynie : réponse à Vanderlaan et al. 2014*....145
V.**Féminité chez les femmes apparentées**....153
VI.**La préférence homosexuelle masculine : où, quand, comment?**....179
VII.**Discussion**....221
VII.1.*PHM & Contexte social*....221
VII.2.*Hypothèse d'hypergynie*....222
VII.3.*PHM et signaux détectables chez les apparentés*....225
VII.4.*Hypothèse de sélection sexuellement antagoniste*....226
VII.5.*Hypothèse d'hypergynie, de nouvelles pistes à explorer*....227
VII.6.*Nécessité de données cross culturelles : l'Indonésie*....229
VII.7.*Sélection de parentèle en Indonésie*....229
VII.8.*Limites de l'approche biologique*....232
VIII.**Conclusion**....233
IX.**Bibliographie**....235

I Introduction

I.1 La préférence homosexuelle masculine

La préférence homosexuelle masculine (PHM) peut être définie comme la préférence pour des partenaires sexuels et/ou amoureux de même sexe, alors même que des partenaires de sexe opposé sont accessibles. Cette préférence est généralement exprimée de façon durable au cours de la vie. Il est nécessaire de faire une claire distinction entre la préférence homosexuelle, sujet de cette thèse, et les comportements homosexuels temporaires.

I.2 Comportements homosexuels temporaires chez l'Homme

Les comportements homosexuels temporaires peuvent être ritualisés ou constituer une réponse momentanée à l'absence de partenaire de sexe opposé. De nombreux récits d'anthropologues décrivent des comportements homosexuels ritualisés, généralement exclusifs d'une période de la vie (Godelier, 2010; Herdt, 1993; Mathews, 1907; Róheim, 1945). Par exemple, chez les Baruyas de Papouasie-Nouvelle-Guinée, les garçons prépubères pratiquent de façon rituelle des fellations sur les jeunes hommes pubères qui ne sont pas encore mariés, et qui sont vierges de toute relation sexuelle avec des femmes. En effet, les Baruyas considèrent l'ingestion de sperme comme une phase nécessaire au bon développement des hommes. Cette pratique sera cependant abandonnée lorsque le jeune garçon se mariera et accédera au statut d'homme adulte (Godelier, 2010). Ces comportements homosexuels peuvent êtres spécifiques d'une période de la vie (Godelier, 2010 ; Herdt, 1993), mais peuvent également être associé à une relation de filiation intellectuelle liant un élève à son maître ou à des relations d'appariement, d'entraide au sein de structures militaires antiques (Crompton, 2003). Par ailleurs, des comportements homosexuels sont souvent observés lorsque des partenaires de sexe opposé sont inaccessibles durant une période importante, par exemple dans les ordres religieux

exclusivement masculins, e.g, « *The monasteries in Tibet proper have however a very strong reputation for male homosexuality and jokes about master-novice relations are often made along these lines*[1] » (Prince of Greece, 1963), en prison (Berman, 2003 ; Sagarin, 1976), dans les armées ou dans les pensions de garçons (Kinsey, Pomeroy, & Martin, 1948). Ce type de comportements homosexuels temporaires est donc principalement déterminé par des mécanismes socio-culturels. Une fois la phase rituelle terminée, ou lorsque des partenaires de sexe opposé sont de nouveau accessibles, ces comportements sont généralement abandonnés.

L'objet de cette thèse est l'évolution de la PHM. Les questions relatives aux comportements homosexuels temporaires tels que décrits dans ce paragraphe ne seront donc pas traitées. Par ailleurs, cette thèse est limitée à la préférence homosexuelle masculine, la préférence homosexuelle féminine ne sera pas non plus traitée ici. Cette dernière ne peut pas être vue, pour ce qui concerne la biologie de la préférence homosexuelle, comme le parallèle de la PHM. En effet, plusieurs éléments montrent que les causes de la préférence homosexuelle féminine ainsi que ses manifestations sont différentes de la PHM. Par exemple, les femmes ont plus tendance à se classer dans les valeurs intermédiaires de l'échelle de Kinsey [2], c'est à dire ayant à la fois une attirance pour des partenaires de même sexe et de sexe opposé, alors que les hommes ayant une PHM ont généralement une préférence exclusive pour des partenaires de même sexe. La prévalence et l'héritabilité de la PHM sont également plus élevées que celles de la préférence homosexuelle féminine (Berman, 2003). Pour toutes ces raisons, ce travail est limité à l'étude de l'évolution de la PHM.

---

1 *« Les monastères du Tibet ont une très forte réputation quant à l'homosexualité masculine et des plaisanteries sur les relations maîtres- novices sont courantes »*

2 L'échelle de Kinsey comprend les catégories suivantes : 0. Exclusively heterosexual, with no homosexual, 1. Predominantly heterosexual, only incidentally homosexual, 2. Predominantly heterosexual, but more than incidentally homosexual, 3. Equally heterosexual and homosexual, 4. Predominantly homosexual, but more than incidentally heterosexual, 5. Predominantly homosexual, but incidentally heterosexual, 6. Exclusively homosexual. Figure 161. Page 638 in Kinsey 1948).

I.3 Un paradoxe darwinien

Chez l'Homme, la préférence homosexuelle masculine a longtemps été considérée comme un paradoxe darwinien. Pour être considéré comme un paradoxe darwinien, un trait phénotypique doit répondre à trois critères. Il doit être au moins partiellement héritable, conduire à une baisse du succès reproducteur (i.e., l'individu ayant ce trait laissera moins de descendants) ou de la survie et se maintenir à une fréquence relativement élevée dans la population. Or l'héritabilité de la préférence homosexuelle masculine est estimée à environ 40 % (Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Kendler, Thornton, Gilman, & Kessler, 2000; Kirk, Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Långström, Rahman, Carlström, & Lichtenstein, 2010), elle conduit à une baisse du succès reproducteur (Bell & Weinberg, 1978; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rieger, Linsenmeier, Gygax, & Bailey, 2008) et se maintient à une fréquence estimée entre 2 et 6 % de la population (Berman, 2003). De plus elle est décrite au moins depuis l'antiquité (Crompton, 2003).

I.3.1 Héritabilité et génétique de la préférence homosexuelle

Depuis de nombreuses années, une base génétique à la PHM a été suggérée. En effet, des personnes déclarant une PHM sont observés de façon récurrente dans certaines familles (Pillard, Poumadere, & Carretta, 1981), laissant penser que la PHM était favorisée par des facteurs génétiques. Depuis, deux principales approches ont été utilisées. Premièrement, les méthodes de génétique quantitative ont été utilisées afin d'estimer l'héritabilité de la PHM. L'étude de la concordance de l'orientation sexuelle des jumeaux monozygotes (100% de gènes en commun) et dizygotes (50% de gènes en commun) a permis d'estimer l'héritabilité de la PHM. Une des premières études, australienne, dont le protocole utilisait la concordance d'orientation sexuelle des jumeaux ($N_{monozygote}$ = 312, $N_{dizygote}$ = 182), a estimé l'héritabilité de la PHM à 45% (V_A = 45 [0,71] V_{EP} = 0[0,41], V_{EnP} =55 [18,85][1]) ; cependant, l'intervalle de confiance de cette estimation va de 0 à 71%, du fait d'un échantillon trop

1 V_A = Variance additive V_{EP} = Variance associée à l'environnement partagé, V_{EnP} = Variance associée à l'environnement non-partagé. (V_X= proportion de la variance [Intervalle de confiance à 95%])

faible (Bailey, Dunne, & Martin, 2000). Une autre méthode d'analyse des données (« multivariate structural equation modeling ») a permis d'estimer l'héritabilité d'une mesure composite de l'orientation sexuelle à la fois comportementale et psychologique à partir des mêmes données (l'échantillon est très légèrement réduit :$N_{monozygote}$ = 290, $N_{dizygote}$ = 172). Les estimations obtenues renforcent l'idée que la PHM a une composante héritable (V_A = 0.3 [0.15,0.46]) due à des facteurs génétiques (Kirk, Bailey, Dunne, & Martin, 2000). Une autre étude ($N_{monozygote}$ = 324, $N_{dizygote}$ = 240) a permis d'estimer l'héritabilité de la PHM à 62% (V_A = 0.62 V_{EP} = 0.05, V_{EnP} = 0.33[1]), cependant, l'analyse n'a pas été menée en séparant les sexes. La PHM et la préférence homosexuelle féminine étaient considérées dans l'analyse comme l'expression d'un même phénomène. Cette étude est donc informative mais ne permet pas d'avoir une vision précise de l'héritabilité de la PHM. Enfin, l'étude de Långström et al. (2010), qui est actuellement celle qui repose sur l'échantillon le plus grand de jumeaux pour lesquels la préférence sexuelle est connue ($N_{monozygote}$ = 807, $N_{dizygote}$ = 517) estime une héritabilité de 39% pour la PHM (V_A = 0.39 [0,0.59] V_{EP} = 0 [0,0.46], V_{EnP} = 0.61[0.41,0.85][2]). Bien que cet échantillon ne soit pas suffisamment grand pour conclure sur l'héritabilité de la PHM, les estimations obtenues sont très voisines de celles de Bailey et al. (2000) et de Kirk et al. (2000). Ces études laissent penser que la PHM est au moins partiellement héritable, avec de façon très probable un effet de facteurs génétiques sur le déterminisme de la PHM.

Par ailleurs, de nombreuses études rétrospectives ont montré que des comportements sexuellement atypiques (« cross-gender ») étaient beaucoup plus fréquents chez les enfants qui une fois adulte déclarent une préférence homosexuelle. Ces comportements précoces ont été observés dans de nombreux pays : Brésil, Guatemala, Philippines, Thaïlande, Turquie et États-Unis d'Amérique. La précocité de ces comportements, leur récurrence et le fait qu'ils apparaissent dans des cultures très différentes laissent penser que des facteurs biologiques exprimés très tôt affecte l'orientation

1 L'information sur les intervalles de confiance de ces estimations n'est pas disponible.

2 Estimé à partir de la concordance à la question « Avez-vous déjà eu un partenaire de même sexe au cours de votre vie? »

sexuelle (Cardoso, 2005; Cardoso, 2009; Whitam & Zent, 1984). Cette méthode a cependant été critiquée, car elle était basée sur les souvenirs, qui pourraient être biaisés. Des chercheurs ont donc demandé à des individus ayant une PHM et à des hétérosexuels de fournir des vidéos dans lesquelles ils apparaissaient durant leur enfance (âge moyen pour les enfants préhomosexuels : 4,6 ans, et préhétérosexuels :5,5 ans). Ces vidéos ont ensuite été jugées par des juges indépendants qui après chaque extrait vidéo devaient noter sur une échelle de 1 (masculin) à 7 (féminin), le comportement de l'enfant sur la vidéo. Les enfants qui adultes rapportaient une préférence homosexuelle ont été jugés dans ces vidéos comme plus féminins, confirmant l'existence de traits sexuellement atypiques dès l'enfance chez les individus ayant une préférence homosexuelle (Rieger, Linsenmeier, Gygax, & Bailey, 2008) Ces comportements ne sont probablement pas induits par des facteurs culturels car ils apparaissent très tôt durant l'enfance et sont présents dans des cultures très différentes, laissant plutôt penser que les facteurs influençant à la fois les comportements sexuellement atypiques précoces et la PHM sont d'ordre biologique.

L'autre approche utilisée pour étudier la génétique de la PHM a consisté à tenter d'identifier les facteurs génétiques affectant l'orientation sexuelle. Une première étude a été conduite aux États-Unis dans le but d'identifier les facteurs génétiques favorisant la PHM. Une analyse de pedigree a été menée sur 114 familles. Seuls les frères (13.5% des frères déclaraient une PHM), oncles maternels (~7.5% déclarant une PHM) et cousins maternels (~7.5% déclarant une PHM) avaient une plus forte probabilité de déclarer une PHM que ce qui était attendu (du fait de la prévalence de la PHM), laissant penser que les facteurs génétiques favorisant la PHM étaient hérités maternellement. De plus, une analyse de liaison (« Linkage analysis ») sur 40 paires de frères déclarant une PHM a permis de mettre en évidence une association entre la PHM et la région chromosomique Xq28, renforçant l'idée d'une transmission via la mère (Hamer et al., 1993). Cependant, une tentative de réplication au Canada sur 46 paires de frères et 2 familles avec 3 frères déclarant une PHM, n'a pas permis de confirmer ce résultat (Rice, Anderson, Risch, & Ebers, 1999). Les androgènes jouant un rôle très important dans la différenciation sexuelle, deux études ont

essayé de cibler a priori des gènes candidats liés aux androgènes. Les variants des gènes codant pour le récepteur à androgènes (situé dans la région Xq12) et une aromatase, responsable de la transformation d'androgènes en œstrogènes (située dans la région 15q21.2), ont été étudiés sans réussir à détecter de différence entre individus déclarant une PHM et individus hétérosexuels (DuPree et al., 2004; Macke et al., 1993). Par la suite, une étude a étudié le génome complet de 456 individus provenant de 146 familles (137 avec 2 frères homosexuels et 9 avec trois frères homosexuels) comprenant les familles étudiées dans Hamer (1993) Cette étude, en utilisant 403 marqueurs microsatellites, a permis d'identifier 3 régions chromosomiques d'intérêt sur des autosomes ; mais la région Xq28 n'a pas été détectée comme impliquée dans le déterminisme de la préférence homosexuelle. Il est possible que cette absence de lien soit due à la plus faible résolution de l'analyse dans cette zone en comparaison des analyses précédentes (Mustanski et al., 2005). Enfin, une étude génétique, non encore publiée, de l'équipe de Michael J. Bailey semble confirmer l'implication de facteurs génétiques dans le déterminisme de la préférence homosexuelle. Cette étude n'identifie ni les gènes impliqués, ni les mécanismes favorisant la préférence homosexuelle mais montre une association entre ce trait et deux régions d'importances sur le chromosome 8 et dans la région chromosomique Xq28, ce qui confirmerait les résultats de Hamer et al. (Sample, 2014).

Bien que plusieurs études aient permis de mettre en évidence que des zones chromosomiques sont impliquées dans le déterminisme de la préférence homosexuelle, elles n'ont permis ni d'identifier les gènes impliqués, ni les mécanismes sous-jacents. Ce déterminisme génétique n'est pas dû à un seul gène, et n'est pas absolu ; en effet, l'héritabilité de la préférence homosexuelle masculine est partielle (voir précédemment) et la concordance d'orientation sexuelle entre jumeaux monozygotes n'est pas absolue (Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Långström, Rahman, Carlström, & Lichtenstein, 2010).

I.3.2 Baisse du succès reproducteur

Il est difficile d'estimer la baisse de succès reproducteur lié à la préférence homosexuelle masculine. En effet, la baisse de succès reproducteur associée à la préférence homosexuelle peut être en partie liée à l'acceptation de la préférence homosexuelle et à la pression sociale qui s'exercent sur les individus déclarant une PHM pour qu'ils se marient et aient des enfants. Dans une étude portant sur 2580 hommes australiens déclarant une préférence homosexuelle, la comparaison des individus de moins de 49 ans à ceux de plus de 49 ans (~90 et 10 % de l'échantillon, respectivement) montre que les hommes homosexuels plus âgés ont une probabilité plus élevée de se marier (62.9 % d'entre eux étaient mariés) et d'avoir des enfants (56.4 % d'entre eux avaient des enfants) (Van de Ven, Rodden, Crawford, & Kippax, 1997). Ces données laissent penser que les coûts reproductifs associés à la PHM augmentent avec l'acceptation croissante de la PHM en société occidentale. En Indonésie, pays où l'acceptation de la PHM est assez limitée (Gollmer, 2011; Pew research center, 2013), sur un échantillon de 50 individus récolté dans le but premier d'avoir des individus ayant une préférence homosexuelle, 23 déclaraient une préférence homosexuelle alors que 27 déclaraient une préférence bisexuelle. Cette forte proportion d'individus bisexuels reflète en partie la pression sociale pour se marier et fonder une famille exercée sur les individus ayant une préférence homosexuelle en Indonésie (Voir Chapitre III Sélection de parentèle et Préférence homosexuelle masculine en Indonésie.). Ce lien entre reproduction et acceptation de la préférence homosexuelle semble encore corroboré par les données des individus appartenant au troisième genre à Samoa (appelé fa'afafine). Les fa'afafine ont généralement des relations avec des hommes non fa'afafine, qui se considèrent comme hétérosexuels mais qui ont généralement des relations sexuelles à la fois avec des fa'afafine et des femmes. Il est donc nécessaire de garder à l'esprit que les fa'afafine ne sont pas l'exact parallèle, à Samoa, des hommes occidentaux ayant une préférence homosexuelle, mais constitue un sous-groupe dans la diversité des formes associées à la préférence homosexuelle. Les membres de ce troisième genre sont décrits comme bien intégrés à la fois au sein de la famille et au sein de la société. Une étude a montré que dans un échantillon de 235 fa'afafine dont l'âge moyen était de

29.28 ans, aucun n'avait d'enfant contrairement à un échantillon de 447 hommes hétérosexuels Samoan (âge moyen = 31.01 ans) qui avaient en moyenne 1.21 enfant (Vasey, Parker, & VanderLaan, 2014). Les auteurs de cette étude extrapolent ce résultat et font l'hypothèse que cette situation était générale aux troisième genres qui existent et existaient ailleurs dans le monde. Les coûts reproductifs associés à l'expression de ces troisièmes genres seraient alors assez importants.

Dans tous les cas, une baisse du nombre d'enfants est observée dans de nombreuse études chez les individus déclarant une PHM (Bell & Weinberg, 1978; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; King et al., 2005; Rieger et al., 2012; Schwartz et al., 2010 ; Vasey, Parker, & VanderLaan, 2014).

I.3.3 Prévalence

Les estimations de la prévalence de la PHM varient également en fonction des définitions utilisées et des populations étudiées. Elles se heurtent à des problèmes de représentativité des échantillons et au problème de l'acceptation de la préférence homosexuelle. Il est en effet difficile de correctement estimer la prévalence de la PHM si les individus interrogés ne déclarent pas leur préférence réelle. Quatre pour cents des hommes étudiés dans l'échantillon américain de Kinsey, déclaraient une préférence exclusivement homosexuelle tout au long de leur vie (Kinsey, Pomeroy, & Martin, 1948 in Berman , 2003). Sur la base de 6 études (n'utilisant pas toutes les mêmes définitions), une fourchette allant de 2 à 6 % de la population générale est proposée par Berman (2003) Dans les pays non occidentaux pour lesquels des données sont accessibles, les estimations varient également. Par exemple, dans la république de Palau, 1.9 % d'hommes de plus de 20 ans déclarent avoir des « activités homosexuelles ». Une étude auprès d'étudiants Thaï rapportent que 4.5 % sont attirés de façon prédominante par des partenaires de même sexe (Diamond, 1993).

Les estimations varient en fonction des études, des définitions utilisées et des peuples étudiés, mais une estimation incluse dans une fourchette allant de 2 à 6 % de la population générale en société occidentale semble raisonnable au vue des données disponibles.

I.3.4 Vers une explication évolutionniste

Les trois composantes d'un paradoxe darwinien, héritabilité partielle, réduction du succès reproducteur et prévalence relativement élevée ont été clairement identifiées pour la PHM. L'identification de ce paradoxe a conduit les biologistes à proposer plusieurs hypothèses évolutionnistes proposant des mécanismes compensatoires, en termes de valeur sélective inclusive, pour expliquer l'émergence et le maintien de la PHM au cours de l'évolution.

I.4 Hypothèses évolutionnistes

I.4.1 Superdominance

La superdominance est la situation dans laquelle le génotype hétérozygote a une valeur sélective plus élevée que les génotypes homozygotes dominants ou homozygotes récessifs. Ce mécanisme a permis d'expliquer la persistance de phénotypes apparemment maladaptatifs comme l'anémie falciforme. Cette maladie est due à un gène qui à l'état homozygote induit l'anémie falciforme mais dont le variant hétérozygote favorise la résistance à la malaria. Ce gène est donc maintenu à une fréquence relativement élevée dans certaines zones infestées par la malaria (Allison, 1954). Le mécanisme de superdominance a été postulé pour expliquer le maintien de la préférence homosexuelle chez l'homme. Le polymorphisme d'un gène diallélique à codominance serait maintenu du fait de l'avantage sélectif de sa forme hétérozygote, correspondant au phénotype hétérosexuel, sur les formes homozygotes, l'une correspondant à un phénotype hétérosexuel désavantagé du fait d'une masculinisation excessive, l'autre correspondant au phénotype homosexuel (Hutchinson, 1959). Un premier travail théorique de modélisation a montré que le mécanisme de superdominance pouvait potentiellement expliquer le maintien de la préférence homosexuelle (MacIntyre & Estep, 1993). Cependant une approche par modélisation plus récente a montré que l'hypothèse de superdominance était une explication plus probable si les déterminants génétiques favorisant la préférence homosexuelle masculine étaient localisés sur des autosomes

(Gavrilets & Rice, 2006). Plusieurs études sont en faveur d'un déterminisme lié au chromosome X (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012; Hamer, 1999; Hamer et al., 1993; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009), ce qui de fait réduit la probabilité que le mécanisme de superdominance ait un rôle important dans l'évolution de la PHM. Enfin, les études de pedigrees et les données de génétique quantitative montrent que les facteurs génétiques affectant la préférence homosexuelle masculine ne sont pas monogéniques (Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Kendler, Thornton, Gilman, & Kessler, 2000; Kirk, Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Långström, Rahman, Carlström, & Lichtenstein, 2010). Cette hypothèse évolutive, une des premières à avoir été proposée, ne semble donc pas convaincante pour expliquer le maintien de la PHM.

I.4.2 Polymorphisme équilibré

L'hypothèse du polymorphisme équilibré (« balanced polymorphism ») a été proposée par l'économiste américain Edward M. Miller (Miller, 2000). Selon cette hypothèse, un nombre important de gènes est impliqué dans le déterminisme de la préférence homosexuelle masculine. Ces gènes ont des allèles qui protègent d'une masculinisation (« androgenization ») excessive des hommes au cours du développement. Si un individu possède trop peu d'allèles protégeant de la masculinisation, il va développer des traits considérés comme délétères tels que la cruauté, l'égoïsme, l'absence de sensibilité, ou le manque de compassion et aura des difficultés sociales : ce phénotype sera donc coûteux, par exemple en terme reproductif. La situation contraire, un excès de ces allèles, conduirait à la PHM, et donc également à une baisse du succès reproducteur. La compensation des coûts reproductifs associés à ces deux situations extrêmes viendrait d'un succès reproducteur augmenté chez les individus possédant un nombre intermédiaire de ces allèles. Ces derniers développeraient des traits préférés tels qu'une plus grande gentillesse, sensibilité, tendresse et empathie qui leur permettrait un meilleur accès aux femmes et donc un succès reproductif plus élevé (Miller, 2000; Santtila et al., 2009; Zietsch et al., 2008).

Deux études ont tenté de tester cette hypothèse. La première a étudié des variables liés à la valeur

sélective, certaines associées positivement à la valeur sélective telles que le nombre d'enfants, le nombre de partenaires de sexe opposé, l'âge à la première relation sexuelle hétérosexuelle, la fréquence des relations avec pénétrations vaginales, ainsi qu'une variable sur le type de sexualité (« unrestricted sociosexuality »). Ainsi que des variables négativement associées à la valeur sélective telles que l'importance des traits psychopathiques, l'attraction pour l'agression sexuelle, et les comportements sexuels coercitifs. Les prédictions de cette étude étaient que les hommes hétérosexuels ayant un frère homosexuel (en comparaison des hommes hétérosexuels ayant un frère hétérosexuel) devraient avoir des valeurs 1) plus élevées sur les variables associés positivement à la valeur sélective, et 2) plus faibles sur les variables associés négativement à la valeur sélective. Cet avantage devrait disparaître chez les individus hétérosexuels ayant un jumeau homozygote déclarant une PHM, étant donné qu'ils partagent trop de variants alléliques induisant une féminisation, même s'ils n'ont pas déclaré une PHM. Cette étude est menée sur 1827 participants (1546 hétérosexuels dont les frères sont hétérosexuels, 94 hétérosexuels dont les frères (pleins frères ou jumeaux dizygotes) déclarent une PHM, 32 hétérosexuels dont les frères jumeaux monozygotes déclarent une PHM et 155 individus déclarant une PHM dont les frères déclarent également une PHM). Cependant, aucune prédiction n'est soutenue par les données. Les individus ayant une forte probabilité d'avoir un nombre intermédiaire d'allèles féminisant n'ont pas de traits spécifiques associés à une plus forte valeur sélective (Santtila et al., 2009).

Le protocole expérimental de la seconde étude est légèrement différent. En effet, il utilise uniquement des jumeaux (312 hommes jumeaux monozygotes et 185 hommes jumeaux dizygotes). La variable considérée comme un proxy de la valeur sélective est le nombre de partenaire de sexe opposé tout au long de la vie. Afin de mesurer la féminisation des individus, les auteurs utilisent un questionnaire pour estimer l'identité de genre[1] (« gender identity »). Les prédictions sont : i) Les hommes dont l'identité de genre est atypique auront plus de chances d'être non-hétérosexuels et si

1 Les questions posées sont par exemple "Pour plusieurs aspects, je me sens plus proches des femmes que des hommes", "Je ne me sens pas très masculin", "Je suis fier de ma féminité". Les participants devaient répondre par oui ou par non.

ils sont hétérosexuels, auront plus de partenaires de sexe opposé. ii) Ces corrélations sont associées à des facteurs génétiques pléiotropes communs, et enfin iii) Les hommes hétérosexuels ayant un jumeau non-hétérosexuel auront un nombre plus élevé de partenaires de sexe opposé. Ces prédictions ne sont que partiellement soutenues par les données. En effet, les individus dont l'identité de genre est atypique ont une plus grande chance d'être non hétérosexuels et s'ils sont hétérosexuels d'avoir un plus grand nombre de partenaires. Ces corrélations sont partiellement associés à des facteurs génétiques pléiotropes communs, cependant, les hommes hétérosexuels ayant un frère non-hétérosexuels n'ont pas significativement plus de partenaires sexuels (Zietsch et al., 2008).

Ces deux études sont confrontées à des problèmes méthodologiques. En effet, les catégories d'individus utilisées sont « hétérosexuels » et « non-hétérosexuels », cette dernière catégorie englobe tous les individus dont l'attirance n'est pas « exclusivement hétérosexuelle » sur l'échelle de Kinsey[1]. Un certain nombre d'individus de cette catégorie ne se considèrent pas comme homosexuels et peuvent n'avoir que très rarement une attirance pour un partenaire de même sexe. Cette catégorisation, utilisée afin d'obtenir un échantillon suffisamment élevé, doit affecter les résultats. Par ailleurs, l'hypothèse de Miller ne prend pas en compte le fait que la fixation d'un génotype qui équilibrerait de façon optimale les coûts et les bénéfices d'un phénotype sur l'échelle masculinité-féminité est attendue par sélection naturelle. Cette hypothèse ne peut qu'expliquer une situation évolutive transitoire (Zietsch et al., 2008) ou nécessite une explication spécifique au maintien de ce polymorphisme. L'hypothèse du polymorphisme équilibré ne semble donc pas, au vu des données actuellement disponibles, être une explication viable de l'évolution de la préférence homosexuelle masculine.

1 L'échelle de Kinsey comprend les catégories suivantes : 0. Exclusively heterosexual, with no homosexual, 1. Predominantly heterosexual, only incidentally homosexual, 2. Predominantly heterosexual, but more than incidentally homosexual, 3. Equally heterosexual and homosexual, 4. Predominantly homosexual, but more than incidentally heterosexual, 5. Predominantly homosexual, but incidentally heterosexual, 6. Exclusively homosexual. Figure 161. Page 638 in Kinsey (1948).

I.4.3 Sélection de parentèle

Une autre hypothèse proposée pour expliquer le maintien de la PHM est l'hypothèse de sélection de parentèle (Wilson, 1975). Selon cette hypothèse, un comportement conduisant un individu à transférer des ressources à des individus apparentés, au détriment de son propre succès reproducteur, peut être sélectionné si la réduction du succès reproductif propre à l'individu altruiste est inférieure à l'augmentation du succès reproductif des individus vers lesquels les ressources ont été transférées, pondéré par le degré d'apparentement à ces individus (Hamilton, 1964). Wilson (1975)a proposé que les individus ayant une PHM transfèrent des ressources à leurs apparentés et favorisant ainsi leur succès reproductif ce qui permettrait de compenser le coût reproductif de la PHM. Afin de tester cette théorie, plusieurs équipes ont comparés la tendance d'individus déclarant une PHM et d'hétérosexuels à investir dans leurs neveux et nièces. Un questionnaire a été créé pour mesurer la tendance avunculaire (« avuncular tendency), définie comme la volonté de transférer des ressources à ses neveux nièces sous la forme de cadeaux, de soutien financier ou aide sociale (Bobrow & Bailey, 2001). Les études menées en sociétés occidentales (Canada, États-Unis d'Amérique et Royaume-Uni) et au Japon, n'ont pas permis de mettre en évidence une augmentation de la tendance avunculaire chez les individus déclarant une PHM (Bobrow & Bailey, 2001; Forrester, VanderLaan, Parker, & Vasey, 2011; Rahman & Hull, 2005; Vasey & VanderLaan, 2012). Ces résultats laissent penser que la sélection de parentèle n'est pas un mécanisme favorisant le maintien de la PHM. Cependant plusieurs études à Samoa semblent confirmer que les individus ayant une PHM ont une plus grande tendance avunculaire (Vanderlaan & Vasey, 2012; Vasey & VanderLaan, 2007; Vasey & VanderLaan, 2009; Vasey & VanderLaan, 2010b). Ces derniers appartiennent à un troisième genre appelé « Fa'afafine » (signifiant « à la manière des femmes »). Il existe une hétérogénéité dans l'expression de genre des fa'afafines, cependant, la majorité d'entre eux adoptent des activités typiquement féminines. Outre une plus grande volonté de transférer des ressources vers leurs neveux et nièces, une étude a montré que cette volonté se concrétisait par un transfert d'argent plus élevé pour leurs neveux et nièces en comparaison des hommes hétérosexuels

(Vasey & VanderLaan, 2010c). Les résultats sont donc contrastés entre un rejet de l'hypothèse de sélection de parentèle dans les sociétés occidentales et au Japon d'une part et des résultats en accords avec les prédictions de cette hypothèse à Samoa d'autre part.

Plusieurs hypothèses ont été évoquées pour expliquer les divergences de résultats. Premièrement, l'acceptation de la préférence homosexuelle pourrait jouer un rôle dans l'expression des comportements avunculaires altruistes (Vanderlaan & Vasey, 2012). Il est concevable que l'acceptation sociale et familiale de la PHM permette de mieux être intégré au sein de sa famille, d'entretenir de meilleures relations avec ses frères et sœurs et donc de pouvoir plus facilement transférer des ressources à ses neveux et nièces. Deuxièmement, l'étendue du réseau de parenté et l'intensité des liens entre parents éloignés ont été évoquées pour expliquer la différence entre Samoa, dont la famille se caractérise traditionnellement par un réseau de parenté étendu avec des lieux de vie généralement peu éloignés, et les sociétés occidentales et le Japon, pour lesquelles les interactions entre apparentés se concentrent sur la famille nucléaire et où les apparentés peuvent être dispersés à des distances importantes (Bobrow & Bailey, 2001; Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007) Un réseau d'apparentés étendu pourrait favoriser les interactions entre individus ayant une PHM et leurs neveux et nièces. Une tendance plus élevée à transférer des ressources vers les neveux et nièces ne pourrait alors s'exprimer que lorsque des contacts fréquents sont possibles et lorsque le transfert de ressources est facile vers des neveux/nièces. Cependant, une étude au Canada a montré que les hommes déclarant une PHM n'avait pas une volonté de transférer des ressources vers leurs neveux et nièces plus élevée que les hétérosexuels, même lorsque ces transferts de ressources sont possibles à distance (Abild, Vanderlaan, & Vasey, 2014). Ce résultat affaiblit l'hypothèse d'une médiation par la distance géographique de la volonté de transférer des ressources aux apparentés, sans toutefois exclure que les contacts jouent un rôle dans l'expression d'un plus grand altruisme envers les apparentés. Troisièmement, l'expression de la PHM sous la forme d'un troisième genre pourrait affecter la tendance avunculaire des individus ayant une PHM. Contrairement aux pays occidentaux et au Japon dans lesquels l'acceptation de la PHM est limitée et où l'expression de la

PHM ne se fait pas sous la forme d'un troisième genre, les fa'afafines, troisième genre de Samoa, sont relativement bien acceptés au sein de leurs familles et au sein de la société (Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007). Enfin, une différence dans le type de sociétés étudiées a été évoquée. Les peuples du Canada, des États-Unis d'Amérique et du Royaume-Uni sont généralement considérés comme individualiste alors que le peuple de Samoa est généralement considéré comme collectiviste (Vasey & VanderLaan, 2012). L'individualisme se définit comme l'état d'esprit au sein duquel les gens se considèrent premièrement comme des individus et considèrent que leurs propres intérêts et valeurs passent en premier. L'individualisme caractérise les sociétés dans lesquelles les liens entre les individus sont lâches, où on s'attend à ce que chacun s'occupe de lui-même et de sa famille immédiate. Le collectivisme se définit, lui, comme l'état d'esprit dans lequel les valeurs et buts du groupe sont premiers, que le groupe soit la famille étendue, l'ethnie ou l'entreprise. Les sociétés collectivistes sont celles au sein desquelles, à partir de la naissance, les individus sont intégrés dans un groupe fort et cohésif qui protège ses membres tout au long de leur vie en échange de leur loyauté inconditionnelle (Hofstede, 1993; Mangundjaya, 2010). Bien que ces concepts soient bien définis et compréhensibles, il est difficile d'obtenir des mesures correctes afin de caractériser une société. Ceci est particulièrement vrai dans les sociétés en mutation qui s'industrialisent et subissent l'influence culturelle des sociétés occidentales (Mangundjaya, 2010). De plus, il semble improbable que la différence de résultats entre sociétés occidentales et Samoa soit due à une différence du fait de la nature collectiviste ou individualiste des sociétés étudiées. En effet, au Japon, les individus déclarant une PHM n'ont pas une tendance plus élevée à transférer des ressources à leurs neveux et nièces comparé aux individus hétérosexuels, bien que la société Japonaise soit traditionnellement considérée comme collectiviste (Vasey & VanderLaan, 2012)[1].

L'étude détaillée de la situation de Samoa a permis de mieux comprendre l'augmentation de tendance altruiste des individus ayant une PHM envers leurs neveux et nièces. Cet effet ne semble

1 Il faut cependant noter que les individus ayant une PHM échantillonnés dans cette étude faisaient partie d'une sous-communauté dont les membres sont appelés Gaisen et se caractérisent par la recherche de partenaires de même sexe et d'origine occidentale. La représentativité de cet échantillon est donc limitée.

pas être un sous-produit d'une féminité augmentée, les fa'afafines ayant une tendance avunculaire plus élevée que les femmes samoanes (Vasey & VanderLaan, 2009). Cet altruisme plus élevé n'est ni dû à un plus grand intérêt pour les enfants, les fa'afafines souhaitent transférer plus de ressources vers leurs neveux et nièces que vers des enfants non apparentés (Vasey & VanderLaan, 2010a), ni à l'absence de responsabilité parentale puisque leur tendance avunculaire est plus élevée que celle d'hommes ou de femmes hétérosexuels sans enfants (Vasey & VanderLaan, 2009; Vasey & VanderLaan, 2010b). Enfin, contrairement aux hommes hétérosexuels et aux femmes, la volonté des fa'afafines d'investir dans leurs neveux et nièces n'est pas affectée par leur situation relationnelle (Vanderlaan & Vasey, 2012).

Étant donné le faible nombre de sociétés étudiées, et en particulier le fait qu'une augmentation de la tendance altruiste envers les neveux et nièces des hommes ayant une PHM n'est observée jusqu'ici qu'à Samoa, il est difficile de tirer des conclusions sur l'importance du mécanisme de sélection de parentèle sur son rôle dans le maintien de la PHM au cours de l'évolution. Les données obtenues en sociétés occidentales et au Japon conduisent à penser que la sélection de parentèle n'agit pas pour le maintien de la PHM au cours de l'évolution. La conclusion contraire est obtenue à partir des données samoanes (Bobrow & Bailey, 2001; Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007). De plus, Il est difficile d'identifier quel trait culturel, quelle spécificité d'une population, favorise l'expression d'un plus grand altruisme chez les hommes ayant une PHM. Il semble difficile, au vu des données actuelles, que la sélection de parentèle soit, à elle seule, un mécanisme suffisant pour permettre l'émergence et le maintien de la PHM au cours de l'évolution (Vasey & VanderLaan, 2010c). Ce mécanisme pourrait cependant être sélectionné afin de réduire les coûts de la PHM. Afin de mieux comprendre l'effet de la sélection de parentèle sur le maintien de la PHM au cours de l'évolution, il est nécessaire d'obtenir des données d'autres sociétés.

I.4.4 Effet génétique sexuellement antagoniste

Parmi les propositions les plus débattues actuellement, se trouve l'hypothèse d'un effet génétique

sexuellement antagoniste. Selon cette hypothèse, les mêmes facteurs génétiques qui favorisent la PHM chez l'homme augmentent la fécondité lorsqu'ils sont exprimés chez des femmes. Le coût reproductif de la PHM serait alors compensé par une augmentation de la fertilité des femmes apparentées (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004). A la suite des travaux de Hamer (1993), l'hypothèse d'un effet génétique sexuellement antagoniste telle que proposée à l'origine postulait que les facteurs génétiques impliqués étaient associés au chromosome X, et donc qu'une augmentation de la fertilité des apparentés serait uniquement détectable dans la lignée maternelle. L'équipe de Camperio-ciani a montré, à partir de plusieurs échantillons indépendants (Italie, Espagne, France), une augmentation de la fertilité dans la lignée maternelle des individus ayant une PHM (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009). De plus, une équipe indépendante a répliqué ce résultat en Angleterre (Rahman et al., 2008) Dans cette dernière étude, un sous-échantillon d'individus non caucasiens (d'origine : africaine, sud asiatique, est-asiatique, hispanique et autre) était étudié. Les résultats obtenus à partir de cet échantillon donnent des résultats contredisant l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste (Rahman et al., 2008), mais ce résultat semble dû à une erreur dans l'analyse ou la présentation des données (Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012). De plus, un certain nombre d'études fournissent des résultats concordants avec l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste, même s'il est impossible d'exclure une autre étiologie conduisant au même résultat. Par exemple, plusieurs étude trouvent que les mères d'individus ayant une PHM ont une fécondité plus élevée que les mères d'hétérosexuels (Blanchard & Lippa, 2007; Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009 ; VanderLaan & Vasey, 2011; Vasey & VanderLaan, 2007). Enfin, des études ont montré une augmentation de la fécondité chez les apparentés à des individus ayant une PHM, mais uniquement dans la lignée paternelle (Schwartz et al., 2010) ou dans les lignées paternelles et maternelles (King et al., 2005 ; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012). Ces résultats ne sont pas cohérents avec une transmission liée au chromosome X des facteurs génétiques pléiotropes favorisant la PHM. Ces analyses ont été menées sur des classes ne séparant pas les sexes, il est donc

Article	Country [Ethnicity]	Orientation	N	Mother's fecundity		Fecundity of maternal aunts	Fecundity of maternal uncles	Fecundity of maternal grandparents		Test
				all focals	focal is firstborn			mother+ number of aunts and uncles	Cumulative fecundity of mothers maternal aunts uncles	
Camperio-Ciani 2004	Italy	MHP	98	0.02	n.s	0.001	n.s.	n.s.	0.001	Mann-Whitney test
		Heterosexuals	100							
Iemmola 2009	Italy	MHP	152	0.001	0.01	0.001	n.s.	0.09 (n.s.)	0.001	Mann-Whitney test
		Heterosexuals	98							
Camperio-Ciani 2012	Italy	MHP				<0.001		0.066 (n.s.)		Independent t-test
		Heterosexuals								
Rahman 2008	England [White]	MHP		n.s.		<0.01	n.s.	n.s.		Mann-Whitney U test
		Heterosexuals								
	England [Non-white]	MHP		<0.01		n.s.	n.s.	<0.01		Mann-Whitney U test
		Heterosexuals								
VanderLaan 2012	Samoa [Polynesian]	MHP	86			0.546 (n.s.)	0.522 (n.s.)	<0.001		Independent t-test
		Heterosexuals	86							
Vasey 2007	Samoa [Polynesian]	MHP	83		<0.001					Independent t-test
		Heterosexuals	114							
VanderLaan 2011	Samoa [Polynesian]	MHP	133		<0.001					Independent t-test
		Heterosexuals	208							
Blanchard 2007	British study [Unknown]	MHP			0.007					One-way ANOVA
		Bi								
		Heterosexuals								
Blanchard 2011		MHP	799	n.s.	0.0002					Independent t-test
		Heterosexuals	3807							
		MHP	302	n.s.	0.03					Independent t-test
		Heterosexuals	434							
		MHP	8279	0.002	<0.0001					Independent t-test
		Heterosexuals	79519							
		MHP	569	n.s.	n.s.					Independent t-test
		Heterosexuals	281							
		MHP	807	n.s.	0.0001					Independent t-test
		Heterosexuals	1957							
		MHP	385	0.02	n.s.					Independent t-test
		Heterosexuals	225							
Rieger 2012	USA & Canada [90.5% White]	MHP	283		0.04					ANCOVA

Table 1 : Comparison of the reproductive success of various classes of relatives of MHP individuals & Heterosexuals

Article	Country [Ethnicity]	Orientation	N	Fecundity of paternal aunts	Fecundity of paternal uncles	Paternal grandparents		Test
						mother+ number of aunts and uncles	Cumulative fecundity of paternal aunts and paternal uncles	
Camperio-Ciani 2004	Italy	MHP	98	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	Mann-Whitney test
		Heterosexuals	100					
Iemmola 2009	Italy	MHP	152	n.s.	0.05	n.s.	n.s.	Mann-Whitney test
		Heterosexuals	98					
Camperio-Ciani 2012	Italy	MHP		0.856 (n.s.)		0.827 (n.s)		Independent t-test
		Heterosexuals						
Rahman 2008	England [White]	MHP		n.s.	n.s.	n.s.		Mann-Whitney U test
		Heterosexuals						
	England [Non-white]	MHP		0.02	0.03	<0.01		Mann-Whitney U test
		Heterosexuals						
VanderLaan 2012	Samoa [Polynesian]	MHP	86	0.625 (n.s.)	0.791 (n.s.)	<0.001		Independent t-test
		Heterosexuals	86					

Table 1 (second part) : Comparison of the reproductive success of various classes of relatives of MHP individuals & Heterosexuals

Maternal line
Paternal line
Neutral

Male homosexual preference men (MHP)
Heterosexuals

Fecundity of the considered class higher in MHP individuals than in the heterosexuals
No significant difference in the considered class between MHP individuals and heterosexuals
Fecundity of the considered class lower in MHP individuals than in the heterosexuals

Author	Country	Orientation	N	Maternal aunts and uncles	Maternal cousins	Maternal complete generation	Paternal aunts & uncles	Paternal cousins	Paternal complete generation	Nieces & Nephews	Offspring	Paternal total	Maternal total	Paternal+ Maternal total	Test
King 2005	England [White]	MHP	301	n.s.	n.s.	n.s.	0.012	0.045	0.019	0.005	<0.001	0.036	0.058	0.029	Wald test
		Heterosexuals	404												
Schwartz 2010	USA & Canada [90.5% White]	MHP	894	n.s.	n.s.	n.s.	0.014	n.s.	0.092	0.00030	<0.00001	0.077	n.s.	n.s.	Logistic regression
		Heterosexuals	694												

Table 1 bis (third part) : Comparison of the reproductive success of various classes of relatives of MHP individuals & Heterosexuals

n.b. Complete generation = aunts+uncles+cousins+siblings (without nieces & nephews)

n.b. Totals = (Mat/Pat) aunts + (Mat/Pat) uncles + (Mat/Pat) cousins + siblings + nieces & nephews + offspring; Mat = maternal. Pat = paternal.

difficile de savoir si ces résultats sont en faveur de l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste ou si cette augmentation de fécondité ne suit pas les patrons prédits par l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste. Une réanalyse des données de Schwartz et al. (2010) par Camperio-ciani et al. (2012) suggère que les données disponibles sont en faveur de l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste, avec notamment une augmentation de fécondité des tantes maternelles par rapport aux tantes paternelles uniquement chez les individus ayant une PHM. De plus, pour les individus focaux ayant une PHM, la probabilité de trouver des apparentés avec une PHM était plus élevée du côté maternel que du côté paternel, ce qui plaide en faveur d'une transmission par le chromosome X (Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012). L'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste semble donc assez bien soutenue par les données disponibles. Cependant, il est difficile de distinguer les prédictions dérivées de « l'effet grand frère » et celles de l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste. En effet, du fait de l'augmentation de la probabilité d'avoir une préférence homosexuelle avec le nombre de grands frères (voir le paragraphe I.5.1 : Effet grand frère), on s'attend à ce que les individus ayant une PHM aient un plus grand nombre de grands frères, et donc fassent partie de familles plus grandes. De la même façon, si les facteurs génétiques sexuellement antagonistes augmentent la fertilité, on s'attend à trouver les individus ayant une PHM dans des familles plus grandes. Une méthode pour tester l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste en s'affranchissant de l'effet grand frère est de restreindre l'échantillon étudié aux aînés (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004). Plusieurs études ont utilisé ce protocole et ont trouvé une augmentation de la fécondité chez les mères d'individus aînés ayant une PHM (Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rieger et al., 2012), une autre étude trouve une différence dans le sens attendu mais cette différence n'est pas significative (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004). Enfin, une étude réanalysant 6 échantillons préalablement publiés n'a pas trouvé de différence entre individus ayant une PHM et hétérosexuels pour deux des échantillons étudiés et a trouvé, contrairement à ce qui était attendu, un plus faible nombre de frères et sœurs chez les hommes ayant une PHM pour les 4 échantillons restants (Blanchard, 2011). Étonnamment, dans 4 des 6

échantillons étudiés, les individus ayant une PHM, quel que soit leur rang de naissance, n'ont pas plus de frères et sœurs que les individus hétérosexuels, contrairement à ce que l'on s'attend à trouver si la taille des fratries est également augmentée par l'effet grand frère. Ces derniers résultats appellent à la prudence dans l'extrapolation de cette hypothèse. Le débat reste ouvert sur la validité de l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste. Un certain nombre d'études détectent une augmentation de fertilité chez certains apparentés, mais la question des classes d'apparentés concernées et de la réplicabilité des résultats publiés reste ouverte. Les données utilisées pour tester l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste viennent très majoritairement de sociétés occidentales. Une étude menée à Samoa a mis en évidence une augmentation de fécondité à la fois dans les lignées paternelle et maternelle. L'augmentation de fécondité concernait un groupe rassemblant la mère et les oncles et tantes. Cette étude n'a cependant pas détecté d'augmentation de fécondité chez les tantes seules (VanderLaan & Vasey, 2011). La question de la validé de cette hypothèse hors des sociétés occidentales reste donc en suspens en l'absence de données permettant une meilleur analyse comparative.

I.4.5 Vers la prise en compte de la spécificité humaine de la PHM

La plupart des hypothèses évolutives proposées précédemment pourraient s'appliquer à d'autres espèces animales que l'Homme. Or, les données ne semblent pas corroborer la présence de PHM chez les animaux.

I.4.5.1 Préférence homosexuelle chez les animaux non-humains

Contrairement à la préférence homosexuelle, des comportements homosexuels temporaires ont été décrits chez un grand nombre d'espèces animales (Bagemihl, 1999). Ils sont généralement dus à des conditions sociales particulières et sont généralement temporaire. Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer ces comportements, qui semblent à première vue délétère en termes de succès reproducteur. Parmi ces hypothèses, il a été proposé que les comportements homosexuels agiraient comme un liant social (« social glue ») chez le grand dauphin de l'océan Indien (Tursiops

sp.), favorisant les relations durables entre mâles. De façon étonnante, alors que des relations à long terme entre mâles, associées à des comportements homosexuels existent, les appariements à long terme entre mâles et femelles ne sont pas décrits (Bagemihl, 1999 ; Bailey & Zuk, 2009). Dans d'autres espèces, les comportements homosexuels permettraient d'établir et de renforcer les hiérarchies entre individus de même sexe, dans le cadre de conflits intrasexuels pour l'accès aux femelles, comme par exemple chez le bison (Bailey & Zuk, 2009). Chez plusieurs espèces de Drosophiles (Drosophila melanogaster & Drosophila affinis), les comportements homosexuels entre mâles matures et immatures favorisent le succès reproducteur des deux protagonistes. Les mâles immatures qui ont été « courtisés » par des mâles matures copulent plus rapidement, à maturité, lorsqu'ils sont mis en présence de femelles vierges. Par ailleurs, les mâles matures engagés dans des cours avec les jeunes mâles immatures ont plus de succès en terme d'accès à des femelles vierges lorsqu'ils sont en compétition avec des jeunes drosophiles (McRobert & Tompkins, 1988). Il est intéressant de noter que les comportements homosexuels décrits ici sont temporaires et adaptatifs. Les associations avec des partenaires de même sexe sont parfois explicables par des facteurs non directement bénéfiques en termes de succès reproductif, souvent dépendant du contexte social, et qui permettent de réduire les coûts de la non formation de couples hétérosexuels. Par exemple, une étude comparative inter-espèces a montré un lien entre la fréquence des comportements homosexuels (cours et montes) chez les mâles, et le type de système social (monogamie, polygynie facultative ou polygynie obligatoire), la fréquence de comportements homosexuels mâles augmentant avec le degré de polygynie (MacFarlane, Blomberg, Kaplan, & Rogers, 2007). Une fois encore, la difficulté pour les mâles d'accéder à des partenaires de sexe opposé est évoquée pour expliquer ce patron de comportement. Une hypothèse alternative propose que le sexe qui est en compétition pour accéder aux partenaires est celui qui va le plus s'impliquer dans des interactions avec des individus de même sexe, les comportements homosexuels étant alors un sous-produit de la recherche d'interactions sexuelles hétérosexuelles. Cependant, les données pour trancher entre ces deux hypothèses ne sont pas disponibles, en effet, il n'y a que très peu de données disponibles sur

les comportements homosexuels chez les espèces d'oiseaux polyandres (MacFarlane, Blomberg, Kaplan, & Rogers, 2007).

Les comportements homosexuels chez les animaux sauvages sont temporaires, généralement associés à un contexte social particulier et généralement abandonnés lorsque des partenaires de sexe opposé sont de nouveau accessibles. Quelques cas d'appariement homosexuels exclusifs entre mâles et durant toute la vie ont été documentés chez l'oie cendrée (Anser anser) dans des conditions semi-naturelles (Bagemihl, 1999). Cependant, la préférence homosexuelle telle qu'observée chez l'Homme n'a pas été décrite chez des mammifères. Il semble peu probable qu'un phénomène semblable à la préférence homosexuelle, aussi fréquent que ce qui est observé chez l'Homme - 2 à 6% de prévalence en population occidentale (Berman, 2003) - n'ait pas été détecté, malgré les efforts importants de suivi de population qui existent pour de nombreuses espèces. Il faut cependant noter que chez plusieurs espèces de primates, la reproduction est accaparée par un groupe très restreint de mâles dominants (un seul par groupe de gorilles). De ce fait, un nombre important de mâles sont exclus de la reproduction, parfois même du groupe social et peuvent former des troupes de célibataires « Bachelor herds ». Certains membres de ces groupes de célibataires réussiront au cours de leur vie à renverser la hiérarchie sociale et à prendre le contrôle d'un groupe de femelles. Cependant, il est envisageable que certains passent toute leur vie dans ces troupes de célibataires, sans jamais réussir à accéder aux femelles. Il est difficile dans ce type de structures sociales de déterminer si ces mâles n'accèdent pas aux femelles du fait de leur préférence pour des partenaires de même sexe, ou bien s'ils n'ont pas la capacité de se hisser dans la hiérarchie sociale pour accéder aux femelles (Bagemihl, 1999).

Hors des espèces sauvages, un cas intéressant de préférence homosexuelle a été décrit chez une lignée de moutons domestiques (Ovis aries) (Roselli, Reddy, & Kaufman, 2011). Dans un premier temps, les études ont montré que jusqu'à un tiers des béliers de cette population sont inefficaces en tant que reproducteur. Des béliers homosexuels, hétérosexuels, bisexuels et asexuels ont été détectés. Afin de tester la réelle préférence sexuelle de ces béliers, ils ont été soumis à des tests de

performance sexuelle (« serving capacity tests »). Ce test se déroule en plusieurs phases. Au cours de la première, les béliers mis en présence de 2 à 3 brebis en œstrus, le test est répété entre 9 et 18 fois durant une période de deux mois. Les béliers qui ne montrent pas d'intérêt pour des brebis sont ensuite soumis à un test de préférence de partenaire (« sexual partner choixe test »). Au cours de ce test, les béliers sont mis en présence de 2 béliers mâles adultes et de deux femelles en œstrus. Les stimuli sont entravés pour empêcher les interactions ou les agressions. Les chercheurs mesurent alors la fréquence des comportements précopulatoires (tels que les reniflements de la zone ano-génitale, les coups de patte avant (« foreleg kicks »), le retroussement de la lèvre supérieure afin d'utiliser l'organe voméro-nasal pour capter les phéromones émises par le partenaire - attitude dite flehmen ou muser - et les vocalisations) et copulatoires ainsi que le sexe des partenaires choisis. Les béliers n'ayant des interactions sexuelles qu'avec des mâles sont classés comme homosexuels. Le test est répété deux fois lorsque le bélier a 18 mois et deux fois un an plus tard pour vérifier que la préférence sexuelle est stable. Les chercheurs ont mis en évidence que 8 % des béliers de cette population avaient une préférence exclusive pour des partenaires de même sexe (Roselli, Reddy, & Kaufman, 2011). Il est important de noter que le mouton est une espèce qui a été domestiquée par l'Homme depuis environ 11 000 ans (Kijas et al., 2012). Des caractéristiques telles qu'une forte production de laine, de lait, de viande ou une fertilité élevée ont été sélectionnées artificiellement par l'Homme. Il est possible que l'émergence de la préférence homosexuelle chez les béliers soit un sous-produit de la sélection artificielle pour une fertilité augmentée chez les brebis. Ce mécanisme serait alors un parallèle de l'augmentation de fertilité chez les femmes apparentées à des hommes ayant une préférence homosexuelle telle que postulée par l'hypothèse d'un effet génétique sexuellement antagoniste (Voir le paragraphe : I.4.4 : Effet génétique sexuellement antagoniste). Une étude au cours de laquelle une sélection artificielle était appliquée pour obtenir une lignée très fertile et une lignée peu fertile de brebis n'a pas réussi à mettre en évidence un tel mécanisme. Cependant, le nombre de bélier préférant des partenaires de même sexe dans cette étude était trop faible (N= 1) pour en tirer des conclusions valides (Stellflug & Berardinelli, 2002).

Bien que les comportements homosexuels soient courants chez les animaux, la PHM n'a pas été décrite chez d'autres mammifères que l'Homme, alors même que les hypothèses évolutionnistes proposées pour expliquer la PHM chez l'homme pourrait s'appliquer à d'autres animaux. Les explications visant à comprendre comment la PHM a pu apparaître et être maintenue au cours de l'évolution doivent prendre en compte cette situation.

I.4.5.2 Hypothèse d'hypergynie

Une extension de l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste appelée hypothèse d'hypergynie a été proposée (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). En effet, la préférence homosexuelle masculine est présente à une fréquence importante (entre 2 et 6%) chez les humains (voir paragraphe I.3.3: Prévalence). Hors, la PHM n'est pas décrite chez les mammifères sauvages, malgré des suivis soutenus de population (Bagemihl, 1999; Bailey & Zuk, 2009). S'il est impossible d'affirmer que la PHM est totalement absente chez les mammifères, il semble évident qu'un cas comparable à la PHM chez l'Homme, en particulier en terme de fréquence, n'existe pas chez les mammifères sauvages (voir paragraphe I.4.5.1 : Préférence homosexuelle chez les animaux non-humains). Cette situation est d'autant plus étonnante qu'un mécanisme tel que la sélection sexuellement antagoniste pourrait s'appliquer chez des animaux non-humains. La raison pour laquelle la PHM est limitée à l'Homme est actuellement inconnue. Il est possible qu'une caractéristique spécifique des humains soit nécessaire à l'émergence de la PHM. Une de ces caractéristiques est la stratification sociale. L'invention de l'agriculture et de l'élevage il y a environ 11000 ans (Gupta, 2004), ont permis un accès à des ressources concentrées et prédictibles qu'il est possible de s'approprier, de défendre et de transmettre à ses descendants (Kaplan, Hooper, & Gurven, 2009). La révolution néolithique a permis l'émergence de sociétés stratifiées caractérisées par une structuration en classes sociales. Les membres de ces classes partagent des conditions socio-économiques similaires. Les classes supérieures se caractérisent par un meilleur accès aux ressources ce qui conduit à des inégalités en terme de succès reproductif avec un avantage aux

classes supérieures – voir Box A : Stratification sociale & succès reproducteur – (Betzig, 1992; Betzig, 1986; Betzig, 1993; Boone, 1986; Dickemann, 1979; Fieder & Huber, 2007; Fieder et al., 2005; Hopcroft, 2006; Mealey, 1985; Nettle & Pollet, 2008; Rickard et al., 2010; Skjærvø et al., 2011; Vandenberghe & Mesher, 1980; Voland, 1990; Weeden, Abrams, Green, & Sabini, 2006). Par ailleurs, dans les sociétés stratifiées, la majorité des appariements se font entre individus appartenant à une même classe, ce phénomène est appelé endogamie (Davis, 1941; Van Leeuwen & Maas, 2010). L'exception à ce patron majoritaire est principalement dû à des appariements hypergynes, c'est à dire entre une femme de statut inférieur à l'homme auquel elle se marie (Boone, 1986; Davis, 1941; Dickemann, 1979; Wooding et al., 2004). L'hypergynie conduit à un avantage en termes de valeur sélective pour les femmes qui accèdent à des classes sociales supérieures, d'une part du fait d'un meilleur accès aux ressources et à un succès reproductif plus élevé, d'autre part parce que ses descendants vont hériter d'un statut social plus élevé. Plusieurs études ont montré qu'un des critères importants pour les femmes dans le choix de partenaire est la quantité de ressources du partenaire, alors que les hommes considère la beauté de leur partenaire comme un critère plus important (Grammer, Fink, Moller, & Thornhill, 2003). On peut donc s'attendre à ce que les hommes de statut social élevé, lorsqu'ils dérogent à la tendance sociale à l'endogamie, choisissent leur partenaire en fonction de leur beauté. En effet, plusieurs sources anthropologiques montrent que les femmes engagées dans des mariages hypergynes sont particulièrement attractives (Ames, 1953; Betzig, 1992; Betzig, 1986). Par exemple, Ames(1953) note à propos du mariage chez les Wolof de Gambie : *« La principale exception au patron de rigidité de classe est le mariage socialement accepté entre un homme né libre et une femme "jam" [la classe la plus basse]. Ces femmes, appelées "tara" sont sélectionnées pour leur beauté. Elles sont considérées comme des épouses, non comme des concubines et par vertu de leur mariage avec une personne née libre, elles obtiennent, de même que leurs enfants, un statut de femmes libres et ne sont plus discriminées […] Dans tous les cas, ces mariages sont rares, et seulement les chefs et les hommes riches et né libres peuvent se le permettre. Dans aucun cas, un homme n'avait plus de deux ou trois "tara". Le*

mariage entre un homme "jam" et une femme née libre est interdit ». Le lien entre hypergynie et attractivité des femmes impliquées dans ces mariages semble donc bien établi. Du fait de l'avantage sélectif pour les femmes de se marier avec un homme de statut social supérieur, tout trait conduisant à augmenter la probabilité pour une femme de se marier de façon hypergyne sera sélectionné, même s'il induit un coût reproductif pléiotrope lorsqu'il est exprimé chez les hommes (comme par exemple la PHM). Un facteur génétique sexuellement antagoniste tel que postulé pour expliquer le maintien de la PHM, en augmentant la fécondité chez les femmes portant ces facteurs génétiques pourrait également affecter leur probabilité de se marier avec un homme de classe sociale élevée (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). En effet, de nombreuses études ont montré un lien entre fécondité et signaux détectables tels qu'une attractivité, une féminité et une symétrie plus élevée. Par exemple, un haut taux d'oestradiol est associé avec la probabilité pour une femme de tomber enceinte (Lipson & Ellison, 1996), avec une asymétrie fluctuante plus faible (Jasieńska et al., 2006; Rhodes, 2006), un visage plus attractif (Law Smith et al., 2006), des seins plus gros et un ratio taille/hanche (Jasieńska et al., 2004). Toutes ces caractéristiques sont considérées comme attractives. Les femmes avec un taux d'oestradiol plus élevée se considèrent comme plus attractive et sont plus sélectives dans leurs choix de partenaires (Durante & Li, 2009). De façon plus générale, les femmes ayant des caractéristiques phénotypiques jugées attractives sont plus sélectives dans leurs choix de partenaire (Pawlowski & Jasienska, 2008). Un lien direct entre le succès reproducteur et l'attractivité a été établi par deux études. La première utilisait les photos prises pour les albums de promotion des élèves de licence aux États-Unis. L'attractivité à 18 ans prédisait le succès reproducteur à l'échelle de la vie (Jokela, 2009). La seconde a trouvé un lien entre l'attractivité des participants lorsqu'ils étaient jeunes (entre 19 et 23 ans) et le nombre total d'enfants et de grossesses, pour les femmes qui n'utilisaient pas de contraceptifs hormonaux (Pflüger et al., 2012). Ces études montrent qu'il existe un lien entre des signaux détectables d'une part, tels qu'une plus grande attractivité féminité ou symétrie et le succès reproducteur d'autre part (le débat reste cependant d'actualité, voir notamment Pound et al., 2014; Silva et al., 2012). Ces signaux s'ils sont exprimés chez les femmes ayant une

fécondité augmentée du fait de facteurs génétiques sexuellement antagonistes, tels que ceux postulés pour expliquer la PHM, pourraient constituer le mécanisme qui les conduit à avoir une plus grande probabilité de se marier avec des hommes de statut social supérieur à leur propre statut social.

L'hypothèse d'hypergynie doit être étudiée d'un point de vue théorique, en explorant l'évolution de facteurs sexuellement antagonistes dans des sociétés stratifiées dont la majorité des mariages inter-classes sont de type hypergynes, et à partir de données anthropologiques en testant les prédictions qui dérivent de cette théorie. D'autre part, l'identification de signaux détectables associés à une plus grande fécondité chez les femmes apparentées à des individus ayant une PHM est un autre axe de recherche pour confirmer la plausibilité de cette hypothèse.

Box A. Stratification sociale & succès reproducteur

Les classes supérieures se caractérisent par un meilleur accès aux ressources ce qui conduit à des inégalités en terme de succès reproductif avec un avantage aux classes supérieures (Betzig, 1992; Betzig, 1986; Betzig, 1993; Boone, 1986; Dickemann, 1979; Fieder & Huber, 2007; Fieder et al., 2005; Hopcroft, 2006; Mealey, 1985; Nettle & Pollet, 2008; Rickard et al., 2010; Skjærvø et al., 2011; Vandenberghe & Mesher, 1980; Voland, 1990; Weeden, Abrams, Green, & Sabini, 2006). Cette tendance a été démontré dans de nombreuses sociétés traditionnelles, chez les pastoralistes turkmènes, chez les Kipsigis ou encore chez les Yanomamö (Fieder et al., 2005) et dans les sociétés pré-industrielles, par exemple chez les mormons de l'Utah (Mealey, 1985) dans les communauté paroissiale de Krummhörn en Allemagne au 18 et 19ème siècle (Voland, 1990), dans la noblesse portugaise au 15ème et 16ème siècle (Boone, 1986), ou dans la Rome ancienne (Betzig, 1992), voir Hopcroft (2006) pour une revue concernant plus de 25 sociétés traditionnelles et préindustrielles. Certaines études se sont intéressées aux facteurs qui pouvaient moduler cet effet en société préindustrielle. Une étude utilisant des données de Norvège au 19ème siècle a montré un effet de l'accès aux ressources (propriétaire foncier vs sans propriété) sur le succès reproducteur (nombre de petit-enfants). Cet effet pouvait être modulé par des facteurs écologiques, dans leur cas, l'habitat, côtier ou à l'intérieur des terres (Skjærvø et al., 2011). Par ailleurs, une étude récente utilisant des données finlandaise du 18ème siècle a montré que la quantité de nourriture disponible à la naissance (estimée par l'abondance de la récolte) affectait le succès reproductif à l'échelle de la vie des individus, mais que cet effet interagissait avec le statut social, les individus possédant des terres ayant une plus grand probabilité de se marier et ayant un succès reproducteur plus élevé (Rickard et al., 2010). Le débat a longtemps perduré sur la réalité du lien entre statut social et succès reproducteur en sociétés modernes. En effet, plusieurs études n'ont pas réussi à mettre en évidence ce lien (e.g.Perusse, 1993). Cependant, ces études ont utilisé des méthodologies et des échantillons par la suite considérés comme problématiques (Nettle & Pollet, 2008). Afin de mettre en évidence le lien entre succès reproducteur et statut social, il semble nécessaire de faire la différence entre le niveau d'éducation qui pour les hommes a un effet négatif sur le nombre d'enfants produits et la richesse qui par contre a un effet positif aux Etats-Unis (Hopcroft, 2006). A partir d'un échantillon représentatif d'hommes et de femmes Suédois, Fieder et Huber (2007) ont montré un lien entre le succès reproductif chez les hommes et le niveau d'éducation et le statut socio-économique

principalement dû à une probabilité plus élevée de ne pas trouver de partenaire pour les hommes ayant des plus faibles revenus et une plus faible éducation. Dans un échantillon de même niveau d'éducation, les hommes ayant de plus hauts revenus ont plus d'enfants aux États-Unis (Weeden, Abrams, Green, & Sabini, 2006). De même à l'intérieur d'un groupe relativement homogène et dont les relations hiérarchiques sont explicites, les employés de l'Université de Vienne, les hommes ayant un statut plus élevé dans la hiérarchie de l'université ont un plus grand nombre d'enfants (Fieder et al., 2005). Enfin, à partir d'un échantillon Britannique, après avoir contrôlé pour le niveau d'éducation, une relation positive est détectée entre le nombre d'enfants et les revenus pour les hommes. Cette relation étant principalement due à une probabilité plus élevée pour les hommes ayant de faibles revenus de ne pas accéder à des partenaires (Nettle & Pollet, 2008). Cette dernière étude a mesuré la force de la sélection sur la richesse pour les hommes. Bien qu'inférieure aux estimations obtenues en sociétés traditionnelles et préindustrielles, la force de la sélection reste substantielle (Nettle & Pollet, 2008). Il faut noter que dans la plupart des études évoquées précédemment, le lien entre succès reproducteur et revenu est négatif pour les femmes (Fieder & Huber, 2007; Fieder et al., 2005; Nettle & Pollet, 2008; Weeden, Abrams, Green, & Sabini, 2006). L'obtention de revenus élevés pour une femme se fait donc au détriment du succès reproducteur. Il faut noter que ce résultat n'est pas contradictoire avec l'idée que les femmes mariées à des hommes ayant de hauts revenus ont plus d'enfants. En conclusion, le lien entre succès reproducteur et richesse est bien établi pour les sociétés traditionnelles et préindustrielles, celles qui représentent le contexte évolutif pertinent pour l'évolution d'un facteur sexuellement antagoniste tel que celui postulé pour la PHM. Bien que les résultats ne soient pas aussi évidents pour les sociétés industrielles, notamment du fait de l'effet confondant du niveau d'éducation, plusieurs études récentes tendent maintenant à montrer que cette relation persiste dans le contexte moderne.

I.5 Hypothèses biologiques

Outre les hypothèses évolutionnistes, plusieurs hypothèses biologiques ont été proposées pour expliquer la PHM. Ces hypothèses ne proposent pas de mécanisme de compensation du coût reproductif de la PHM.

I.5.1 Effet grand frère

Une de ces hypothèses biologiques est appelée effet grand frère (« fraternal birth order »). Dans un premier temps, l'étude de la composition familiale des fratries d'individus ayant une PHM a montré que ces derniers avaient un rang de naissance moyen plus élevé que celui des hétérosexuels (Blanchard & Bogaert, 1996). Ray Blanchard et Anthony Bogaert furent les premiers à montrer un lien entre préférence homosexuelle et nombre de grands frères, indépendamment du nombre de grandes sœurs, petits frères et petites sœurs (Blanchard & Bogaert, 1996). Ce résultat a été par la suite répété à de nombreuses reprises et par des équipes indépendantes (Blanchard & Bogaert, 1996; Blanchard & Bogaert, 2004; Blanchard et al., 2006; Blanchard & Lippa, 2007; Bogaert, 2006; Bogaert & Shorska, 2011; Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rahman, Clarke, & Morera, 2009). La confirmation de la nature biologique de cet effet a été obtenue par une étude dont l'échantillonnage était composé d'individus hétérosexuels et ayant une PHM dont la composition de la fratrie était connue. Une partie de l'échantillon était composée d'individus élevés avec les frères/sœurs non-biologiques (par exemple adoptés), des familles recomposées comprenant des demi-frères/sœurs et des enfants de beaux-parents – step siblings. Dans ce sous-échantillon, le nombre d'années de vie ensemble (même foyer) avec chaque apparenté était connu. Le nombre de frères/sœurs biologiques avec lesquels l'individu focal n'avait jamais été en contact (e.g., abandon) était également connu. Les analyses de cet échantillon ont permis de montrer que seul le nombre de grands frères biologiques, qu'ils soient élevés avec l'individu focal

où qu'ils n'aient jamais été en contact avec l'individu focal prédisent la probabilité d'avoir une préférence homosexuelle. Ni les frères non-biologiques, ni le temps passé avec les membres de la fratrie ne prédisent l'orientation sexuelle de l'individu focal (Bogaert, 2006). L'absence d'effet du contexte familial et des frères « sociaux », joint à l'effet de frères biologiques avec lesquels le focal n'a pas eu de contacts plaide contre un effet social ou psychologique. Cette étude a permis de prouver la nature biologique de l'effet grand frère, qui agit probablement de façon prénatale. L'estimation de l'importance de l'effet grand frère montre que chaque grand frère supplémentaire augmente de 33 % les chances d'avoir une PHM (Blanchard & Bogaert, 1996; Cantor, Blanchard, Paterson, & Bogaert, 2002). L'effet grand frère serait à l'origine de la préférence homosexuelle d'un individu sur sept ayant une PHM (Blanchard & Bogaert, 1996; Cantor, Blanchard, Paterson, & Bogaert, 2002). Par ailleurs, des études ont montré une interaction entre l'effet grands frères et la latéralité. Il semblerait que le nombre de grand frère n'affecte la probabilité d'avoir une PHM que chez les droitiers (Blanchard et al., 2006).

L'hypothèse d'une réponse immunitaire de la mère a été proposée afin d'expliquer l'effet grand frère (Blanchard & Bogaert, 1996). Selon cette hypothèse, certaines mères développent une réponse immunitaire à une substance importante pour le développement des fœtus de sexe masculin. La réponse immunitaire qui affecterait l'orientation sexuelle des fœtus, pourrait augmenter avec le nombre de grossesses successives d'enfants de sexe masculin ce qui induirait l'effet grand frère observé. Plusieurs études ont montré la plausibilité de cette hypothèse[1], mais aucune preuve directe n'a été mise en évidence (Bogaert & Shorska, 2011). Il est intéressant de noter que l'effet grand frère ne semble pas limité aux populations occidentales, puisqu'il affecte la probabilité d'avoir une PHM chez les hommes de Samoa (VanderLaan & Vasey, 2011; Vasey & VanderLaan, 2007). Cependant,

1 Par exemple, des cellules fœtales traversent la barrière placentaire et se retrouvent dans le système circulatoire de la mère, certaines y restant jusqu'à 27 ans. Les mères ayant donné naissance à des garçons ont des réactions immunologiques plus importantes à des antigènes spécifiquement masculins, des substances antigéniques liées au chromosome Y sont exprimées dans le cerveau et sont potentiellement impliquées dans la différenciation sexuelle, etc. (Bogaert, 2011).

ces études mettent également en évidence une augmentation du nombre de grandes sœurs, interprétée comme un sous-produit de l'augmentation de fécondité des mère d'individus ayant une PHM (voir ci-après I.5.4 :Effet génétique sexuellement antagoniste). De façon intéressante, l'effet grand frère à Samoa est supérieur à l'effet grande sœur et augmente la probabilité d'avoir une PHM d'environ 34% par grand frère, une valeur très similaire à celle estimée en population occidentale (Blanchard & Bogaert, 1996; Cantor, Blanchard, Paterson, & Bogaert, 2002; VanderLaan & Vasey, 2011). Les résultats de Samoa constituent les seules réplications de l'effet grand frère hors population occidentale. L'universalité de cet effet reste donc encore à prouver.

L'effet grand frère est l'un des mécanismes favorisant la PHM qui est le mieux supporté par les données. Cet effet, bien que biologique, n'est pas génétique, le rang de naissance n'étant (par définition) pas héritable. Cependant l'effet grand frère pourrait avoir un rôle adaptatif en excluant les plus jeunes frères de la compétition pour l'accès à des partenaires.

I.6 Autres hypothèses non biologiques

Les biologistes ne sont pas les seuls à s'être proposé d'expliquer les conditions menant à la préférence homosexuelle. Plusieurs théories ont été proposées par des psychologues ou des sociologues (Whitam & Mathy, 1986). Cependant, ces théories résistent mal à l'épreuve des données (LeVay, 2010 ; Whitam & Mathy, 1986).

I.6.1 Psychanalyse

Parmi ces explications, les plus courantes en France sont celles découlant des théories psychanalytiques. Ces théories dérivent des idées de Freud sur la genèse de l'homosexualité. Freud théorise la mise en place de la sexualité dans son livre « Trois essais sur la théorie sexuelle », dans lequel il postule l'existence d'une énergie ou pulsion sexuelle dès la naissance qu'il nommera libido. La mise en place de la sexualité consiste pour Freud en une succession de phases (successivement buccale, sadico/anale, phallique) qui sont caractérisées par l'objet vers lequel est dirigée la libido.

Jusqu'à la phase phallique, la libido est dirigée vers soi-même, puis l'objet de la libido devient l'autre, et d'abord les autres hommes « puisqu'ils possèdent un pénis » (i.e., homosexualité pré-œdipienne). Les petits garçons entreront ensuite dans la phase œdipienne, au cours de laquelle, selon Freud, l'objet sexuel devient la mère. Après une phase de latence, les garçons entrent dans la phase génitale, qui correspond à l'hétérosexualité adulte. L'homosexualité serait une interruption de ce processus, les homosexuels étant bloqués dans la phase œdipienne, dont l'objet sexuel est la mère. N'arrivant pas à satisfaire ce désir, l'individu va s'identifier à la mère et rechercher des partenaires qui seront des représentations de lui-même, donc des hommes. L'origine de ce blocage en phase œdipienne viendrait du comportement de la mère, trop proche de l'enfant ou qui aurait une relation de séduction avec celui-ci, ainsi que de l'absence ou de l'hostilité du père (LeVay, 2010). La construction de cette théorie de la sexualité, et plus globalement de la psychanalyse, est arbitraire, ne repose pas sur une méthode rigoureuse, et ne peut donc pas être considérée sérieusement dans un cadre scientifique(Balthazart, 2010; LeVay, 2010; Onfray, 2010; Whitam & Mathy, 1986).

I.6.2 Expérience sexuelle précoce

Une autre théorie a été proposée par les tenants de la psychologie comportementale. Cette théorie postule qu'aucune orientation sexuelle n'est déterminée a priori, et que la force conduisant à l'hétérosexualité ou à l'homosexualité est la recherche du plaisir. Dans ce contexte, il est considéré que si les premiers contacts sexuels ont lieu avec des partenaires de même sexe, l'individu va avoir une orientation homosexuelle. Quelques études ont mis en évidence un lien entre PHM et abus sexuels durant l'enfance (Tomeo, Templer, Anderson, & Kotler, 2001). Selon LeVay (2010), ce lien pourrait s'expliquer par des signaux détectables liés à la PHM dès l'enfance, rendant les enfants pré-homosexuels plus susceptibles d'être victimes d'abus sexuels. Cependant, les comportements sexuels précoces ne peuvent expliquer la grande majorité des cas pour lesquels les individus sont conscients de leur préférence homosexuelle alors qu'ils n'ont jamais eu de contact sexuel (volontaire ou subi). Par ailleurs, certaines sociétés, telles que les Baruyas de Papouasie Nouvelle-Guinée imposent des comportements homosexuels durant une période de la jeunesse, sans que cela n'affecte

l'orientation sexuelle à l'âge adulte (Godelier, 2010; LeVay, 2010).

I.6.3 Apprentissage par le genre

Selon l'hypothèse d'apprentissage par le genre (« gender learning »), l'orientation sexuelle est apprise. Cet apprentissage se fait par imitation, par exemple des parents, et sous la pression sociale, via des interactions sociales, conduisant à une conformation à la concordance entre son sexe et l'orientation sexuelle qui lui est associée dans la majorité des cas. Cette hypothèse a été rejetée à la suite des échecs de chirurgie de réassignation de sexe. Alors que cette hypothèse était admise par certains médecins, plusieurs enfants ayant eu des lésions des parties génitales à la naissance ont subi, sur les conseils de praticiens convaincus par l'apprentissage par le genre, des opérations chirurgicales de réassignation du sexe. Les parties génitales masculines étaient opérées pour construire un sexe féminin. Dans d'autres cas, un déficit enzymatique ne permettait pas le développement correct des parties génitales à la naissance. Ces enfants ont par la suite été éduqué en tant que filles. Malgré cette éducation, dans la plupart des cas, ces individus ont connu des troubles de leur identité sexuelle, et connaissaient une attirance pour des partenaires de sexe opposé à leur sexe chromosomique (LeVay, 2010; Whitam & Mathy, 1986). Par ailleurs, les enfants élevés par des couples homosexuels n'ont pas, contrairement à ce qui est prédit par cette théorie, plus de chances d'avoir une préférence homosexuelle que les enfants élevés par des hétérosexuels (Crowl, Ahn, & Baker, 2008 ; Vecho & Schneider, 2005).

Les théories proposées par les psychologues et psychanalystes, bien qu'elles soulèvent souvent l'intérêt du grand public, résistent mal à l'épreuve des données. L'approche biologique ne permet pas jusqu'ici de comprendre toutes les conditions et tous les paramètres conduisant à la préférence homosexuelle ; cependant, si des facteurs psychologiques ou sociologiques sont impliqués dans la mise en place de l'orientation homosexuelle, ils n'ont pas jusqu'ici été identifiés et une théorie scientifique de la PHM, qui soit issue de la sociologie ou de la psychologie, reste à construire. Ceci est hors du cadre de cette thèse, dont l'objet est une meilleure compréhension des facteurs

biologiques favorisant la PHM.

I.7 Objectif et plan de la thèse

Le travail mené ici a permis d'aborder différentes questions relatives à la biologie de la préférence homosexuelle masculine.

1) Plusieurs études ont montré une augmentation de fertilité chez les apparentés d'individus ayant une PHM, ainsi qu'un plus grand nombre de grands frères. Cependant ces études ont été pour la plupart menées en sociétés occidentales. Un des objectif de cette thèse était de tester l'effet grand frère et l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste dans une société non occidentale..

2) La sélection de parentèle a été proposée comme un mécanisme pouvant conduire à l'émergence et au maintien de la PHM si les individus ayant une PHM transféraient plus de ressources vers leurs apparentés. Les données en société occidentale n'ont pas permis de mettre en évidence une plus grande volonté de transférer des ressources vers les neveux et nièces chez les hommes ayant une PHM. Cependant, des résultats contraires ont été obtenus à Samoa où plusieurs études ont montré que les individus ayant une PHM avaient une plus grande volonté de transférer des ressources vers leurs neveux et nièces et que cette volonté était traduite par un plus grand transfert d'argent vers les neveux et nièces. L'effet de ce transfert de ressources n'a cependant pas été quantifié.

Ici, l'hypothèse de sélection de parentèle a donc été testée dans une société non occidentale, et une estimation de la valeur sélective inclusive des individus ayant une PHM a été proposée.

3) Alors que les hypothèses évolutionnistes proposées pour expliquer la PHM chez l'Homme pourraient potentiellement s'appliquer à d'autres espèces, la PHM semble absente, au moins chez les mammifères sauvages. Une caractéristique spécifique des Hommes doit affecter l'évolution des facteurs favorisant la PHM. Nous avons proposé que la stratification sociale et l'hypergynie pouvaient favoriser l'évolution de facteurs génétiques sexuellement antagonistes tels que ceux proposés pour expliquer l'évolution de la PHM. Cette hypothèse a été testée au cours de ce travail

de thèse.

4) L'existence de caractères détectables liés à une fécondité plus élevée chez les femmes apparentées à des individus ayant une PHM a été testée. Cette association est une condition nécessaire pour que l'hypothèse d'hypergynie soit plausible.

5) Enfin, une revue critique des données archéologiques disponibles sur la PHM a été réalisée. L'absence de PHM dans certaines sociétés a été mise en perspective et l'hypothèse d'hypergynie a été réévaluée à partir de nouvelles données.

II.Effet grand frère et Effet génétique sexuellement antagoniste (Indonésie)

II Effet grand frère et Effet génétique sexuellement antagoniste (Indonésie)

Plusieurs études ont montré que chez les hommes, la probabilité d'avoir une préférence homosexuelle augmentait avec le nombre de grands frères (Blanchard & Bogaert, 1996; Blanchard & Bogaert, 2004; Blanchard et al., 2006; Blanchard & Lippa, 2007; Bogaert, 2006; Bogaert & Shorska, 2011; Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009). Ray Blanchard et Anthony Bogaert ont postulé que cette relation était due à une immunisation progressive de la mère à des antigènes masculins au cours de grossesses successives. Cette immunisation induirait une réponse immunitaire qui augmenterait graduellement, jusqu'à induire une modification, au cours de la grossesse, de l'orientation sexuelle d'un fœtus mâle vers la PHM (Bogaert & Shorska, 2011). Bien que le lien entre nombre de grands frères et probabilité d'avoir une préférence homosexuelle ait été répliquée de plusieurs fois en société occidentale, peu de données sont disponibles hors des sociétés occidentales. Les seules données non occidentales proviennent de Samoa, et montrent une augmentation du nombre de grands frères, mais également du nombre de grandes sœurs(VanderLaan & Vasey, 2011; Vasey & VanderLaan, 2007). Savoir si cet effet grand frère est limité aux sociétés occidentales ou s'il s'applique également hors des sociétés occidentales est une question ouverte. La détection d'un effet grande sœur ouvre également la possibilité d'autres effets liés à la structure de la fratrie dans les sociétés non occidentales. Ce constat invite à tester cet effet grand frère à partir de nouvelles données provenant de sociétés non occidentales. Dans la présente étude, des données ont été récoltées à Java en Indonésie, afin de tester l'effet de la composition de la fratrie (nombre de grands frères, grandes sœurs, petits frères, petites sœurs) sur la probabilité d'avoir une préférence homosexuelle.

Le même constat s'applique à l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste. Cette hypothèse,

proposée par Andrea Camperio-Ciani (2004) propose que les coûts reproductifs associés à la PHM sont compensés par une fécondité augmentée des femmes apparentées. L'hypothèse de Camperio-Ciani à la suite des travaux de Hamer (1993)postule que les facteurs génétiques sexuellement antagonistes associés à la PHM sont portés par le chromosome X. Ceci implique que l'augmentation de fécondité n'affecte que les femmes de la lignée maternelle (i.e., les individus qui potentiellement partagent le même chromosome X que la personne ayant une PHM). Ceci a été confirmé par plusieurs études (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009 ; Rahman et al., 2008), cependant, d'autres études ont trouvé une augmentation de fécondité chez les apparentés, sans que cette association soit limitée à la lignée maternelle (King et al., 2005; Schwartz et al., 2010; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012) De plus les seules données disponibles, hors sociétés occidentales, ont mis en évidence une augmentation de la fécondité à la fois dans la lignée paternelle et dans la lignée maternelle (VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012). De même que pour l'effet grand frère, la rareté des données hors sociétés occidentales nous a conduit à tester l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste dans une société non-occidentale (Java, en Indonésie).

Afin de tester ces deux hypothèses, des données sur la structure de la fratrie et sur la fertilité des apparentés ont été obtenues pour 50 hommes ayant une PHM et 52 hommes hétérosexuels.
L'analyse de ces données a permis de montrer que les individus ayant une PHM ont un nombre plus élevé de grands frères, confirmant les résultats obtenus en sociétés occidentales. Contrairement aux données de Samoa, les hommes ayant une PHM de Java n'avaient pas un nombre plus élevé de grandes sœurs. De plus, une augmentation de fécondité a été détectée chez les oncles maternels et dans la lignée maternelle (oncle + tantes), bien qu'il n'ait pas été possible de mettre en évidence cet effet chez les tantes maternelles d'hommes ayant une PHM, lorsqu'elles sont considérées seules. Ce résultat confirme une augmentation de fécondité chez les apparentés des individus ayant une PHM, mais remet en question la limitation de cette augmentation de fécondité aux femmes. De plus, les mères d'individus ayant une PHM avaient également une fécondité plus élevée que les mères

d'hétérosexuels. L'acquisition de nouvelles données en société non occidentale (à Java) a permis de montrer que les patrons associés à la PHM mis en évidence en sociétés occidentales pouvaient être répliqués pour l'effet grand frère, et partiellement répliqué pour l'augmentation de fertilité chez les apparentés.

Male homosexual preference: Older brother effect and Sexually antagonistic genetic effect in Indonesia

J. BARTHES[a,*], S. NILA[b], P-A. CROCHET[c], B. SURYOBROTO[b] & M. RAYMOND[a]

a. Institute of Evolutionary Sciences (ISEM), University of Montpellier, France.

b. Department of Biology, Faculty of Mathematics and Natural Sciences, Bogor Agricultural University, Indonesia.

c. Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (CEFE), Montpellier, France.

*. Corresponding author:

Postal adress: Institut des Sciences de l'Evolution (CNRS-UMR 5554), Université Montpellier II (case postale 065), Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05.

E-mail address: julien.barthes@univ-montp2.fr

Tel.: +33 (0)4 67 14 49 66

1. Introduction

Male homosexual preference (MHP) can be defined as the preference, in men, for same sex sexual and romantic partners even if opposite sex partners are available. MHP is considered as a Darwinian paradox since it has been shown to be partially heritable (Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Kendler, Thornton, Gilman, & Kessler, 2000; Kirk, Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Långström, Rahman, Carlström, & Lichtenstein, 2010), to induce a reproductive cost (Bell & Weinberg, 1978; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rieger et al., 2012; Schwartz et al., 2010), and to have a prevalence estimated to range between 2 and 6 % in western societies (Berman, 2003). The last two decades have seen some progress in our understanding of the conditions leading to male homosexual preference (LeVay, 2010), and several biological hypotheses have been proposed to explain the determinant of MHP (Bobrow & Bailey, 2001; Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Miller, 2000), most notably the “Older brother effect” and the “Sexually antagonistic gene hypothesis” (Jannini, Blanchard, Camperio-Ciani, & Bancroft, 2010).

The “Older brother effect” is based on the observation that MHP men have more older brothers than heterosexual men (Blanchard & Bogaert, 1996). The underlying mechanism appears biological and prenatal, since MHP was neither predicted by the number of non-biological older brothers, nor by the amount of time spent with biological or non-biological older brothers (Bogaert, 2006). The proposed explanation is a maternal immune reaction to successive male pregnancies, with each male foetus increasing the likelihood of an immune response of the mother. This maternal immune reaction would lead to an alteration of the typical development of sex dimorphic brain structures relevant for the sexual orientation of the foetus (Bogaert & Shorska, 2011). There is currently no molecular evidence for or against this specific immune reaction (Bogaert & Shorska, 2011).The observation that individuals reporting a MHP had an increased number of older brother has been made several times in western societies, and is currently one of the most robust effects known to

predict MHP (Blanchard, 2004; Bogaert & Shorska, 2011). In one replication, a younger sister effect was also detected and was tentatively explained as a consequence of the maternal immune response, as the increasing immune response of the mothers after successive male pregnancies could lead to the natural abortion of subsequent male foetuses, and a normal development of female foetuses (Schwartz et al., 2010).

Few studies have evaluated the existence of the older brother effect in non-western societies. Considering cases with a sufficient sample size (thus discarding two studies from Polynesia with respectively 5 and 13 individuals (Poasa, Blanchard, & Zucker, 2004; Zucker & Blanchard, 2003)), only data from Samoa are available. In this ethnic group, an older brother effect was also found, although an older sister effect and a younger brother effect were also present (Vasey & VanderLaan, 2007). While the younger brother effect was subsequently identified as a false positive, the older sister effect was found again in an independent sample (VanderLaan & Vasey, 2011). As an older sister effect cannot be explained by the maternal immune response, at least an additional explanation is required. Clearly, more data from non-western countries are required to better understand the links between male sexual orientation and sex-specific rank birth-order.

The sexually antagonistic gene hypothesis proposes that the same genetic factors that favour MHP in male induce an increased fecundity in female, thus compensating the reproductive cost of MHP (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004). These genetic factors were supposed to increase the female fecundity only in the maternal line since genetic factors involved in the determinism of MHP were first identified on the X chromosome (Hamer et al., 1993; but see Mustanski et al., 2005; Rice, Anderson, Risch, & Ebers, 1999). Several studies from western societies support this hypothesis and found, in the maternal line, an increased fecundity of the female relatives of individuals reporting a MHP (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rahman et al., 2008). However, other studies that did not studied the classes of relatives separately but merged into groups without distinguishing between

the sexes (e.g., the fecundity of the aunts and uncles were summed and analysed together) found an increased fecundity of the maternal and paternal relatives (King et al., 2005), or only an increased fecundity in the paternal relatives (Schwartz et al., 2010). Furthermore, due to the older brother effect, individuals with a MHP should belong, on average, to larger families than the heterosexuals. This could be a confounding effect when comparing the fecundity of the different classes of relatives of MHP individuals and heterosexuals. To control for this, only first-born offspring were compared, and an increased fecundity of the mothers of MHP individuals was still found (Blanchard & Lippa, 2007; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rieger et al., 2012; VanderLaan & Vasey, 2011; Vasey & VanderLaan, 2007). However, in another study, six previously published independent samples were analysed to test this hypothesis. They provided contradictory evidence, with 2 of these samples showing no difference between mothers of MHP individuals and heterosexuals, and 4 samples showing a decreased fecundity of the mothers of MHP individuals (Blanchard, 2011). Thus conflicting evidence has been obtained in the tests of the sexually antagonistic gene hypothesis in western societies. In Samoa, an increased fecundity of the mothers of first-born MHP individuals has been found (VanderLaan & Vasey, 2011; Vasey & VanderLaan, 2007), and an increased fecundity of the relatives of both paternal and maternal grandparents was found (VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012). More data from non-western societies are needed to better understand the sexually antagonistic gene hypothesis.

Here, data were gathered in Indonesia, a non-western country where MHP is known for a long time (Boellstorff, 2004), to test the links between male sexual orientation, sex-specific rank birth-order, and increased fecundity in relatives, in order to better understand the older brother effect and the sexually antagonistic gene hypothesis and their cross-cultural validity.

2. Materials and Methods

2.1. Participants

Male participants were recruited during March 2014 in Jakarta and Bogor, two cities in western Java, Indonesia. Additional sampling took place in a healthcare centre in Bogor frequented by members of a local LGBT association. At the beginning of each interview, participants were informed of the general aim of the study, type of data collected and that the data would only be used anonymously for a scientific purpose. A written voluntary agreement was obtained prior to data collection. Interviews were conducted in Bahasa Indonesian language in the presence of one local researcher. . A compensation of 50 000 Rupiah (~4 €) was provided for the subjects' participation.

2.2. Questionnaire

2.2.1. General information

Biographical data were collected for each participant: birth date, nationality, ethnic group (of the participant, parents and grandparents), self-reported sexual orientation (heterosexual, homosexual, bisexual, other), highest level of education, self reported weight and height, handedness (preference to write, throw something, use a knife), net monthly income, income of their father and mother, the quality of their relationship with their father and mother (on a scale ranging from 0 to 10), and if their parents were aware of their sexual orientation. Participants were also asked if they were aware of any relative reporting a homosexual orientation.

2.2.2. Family composition

For each participant, demographic variables were collected concerning their biological children (number, sex and age), their siblings or half siblings (number, sexes, sexual orientations, birth dates and number of sons or daughters), and their uncles and aunts (paternal or maternal, number, sexes,

number and sex of their children). The number of older brothers, older sisters, younger brothers and younger sisters were derived from these data.

2.3. Statistical analyses

2.3.1. Older brother effect

The Older brother hypothesis was tested using a logistic regression with the sexual orientation as a response variable (MHP men were coded 1 and heterosexuals 0). The explanatory variables were the number of older brothers, the number of older sisters, the number of younger brothers and the number of younger sisters.

2.3.2. Sexually antagonistic genetic effect

The fecundity of various classes of relatives were calculated for each group (MHP individuals and Heterosexuals): mothers (the number of siblings and the number of siblings' children, i.e., nephews and nieces); maternal aunts (male and female cousins through maternal aunts); maternal uncles (male and female cousins through maternal uncles); maternal grandparents (number of siblings of the mother plus the mother); sons and daughters of maternal grandparents (cumulative fecundity of mother, maternal aunts and maternal uncles); paternal aunts (male and female cousins through paternal aunts); paternal uncles (male and female cousins through paternal uncles); paternal grandparents (number of siblings of the father plus the father); and sons and daughters of paternal grandparents (cumulative fecundity of paternal aunts and paternal uncles). For comparison with previous studies (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rahman et al., 2008), and as the data were non-normally distributed, the fecundity of the MHP relatives were compared to their heterosexuals' counterpart, using Wilcoxon – Mann – Whitney tests.

The differences in fertility for each class of relatives were further scrutinised using a modelling

approach. For each class of relatives, a generalised linear models was performed with the fecundity of the class of relatives considered as a response variable. A Poisson distribution was assumed for all the subsequent models, except for the analysis of the fecundity of the mothers for which, due to overdispersion, a Quasi-Poisson distribution was used. The explanatory variable was the sexual orientation of the participant (homosexual or heterosexual). The age of the focal participant, and his ethnicity (either Java, Sunda, Batak or other) were considered as covariables. The fecundities of the maternal and paternal aunts and uncles were analysed separately using generalised linear mixed models: as a participant can have more than one maternal or paternal aunt or uncle, the identity of the family was used as a random effect. The adequacy of the use of the Poisson distribution in the generalised linear mixed models was checked using Bolker's overdisper_fun() R function. All the analyses were carried out using R version 3.0.2. The package lme4, glmm_PQL, MASS, AER, car and glmmADMB were used (Bates, Maechler, Bolker, & Walker, 2014; Fox & Weisberg, 2011; Kleiber & Zeileis, 2008; R-Core-Team, 2013; Skaug et al., 2014; Venables & Ripley, 2002).

3. Results

3.1. Participants

The final sample consisted of one-hundred and two participants, with 52 men reporting a heterosexual orientation, 23 a homosexual orientation, and 27 a bisexual orientation. MHP is not totally accepted in Indonesia (Gollmer, 2011; Pew_research_center, 2013), and during post interview chats, several participants have reported having been bullied because of their sexual orientation and said that they do not publicly display their sexual preference. Generally MHP individuals are incited by their family to marry and have children. For this reason, many participants reported a bisexual orientation. Thus the last two categories (homosexual and bisexual orientation) were merged for the subsequent analyses

In the sample, individuals reporting a MHP did not differ from heterosexuals in income (meanMHP

= 2 478 kilo-Rupiah/month, meanHetero = 1 942, W = 1381.5, P = 0.47) or number of siblings (meanMHP = 3.4, meanHetero = 3.1, W = 1460.5, P = 0.28). There was a tendency to have more nieces and nephews for MHP men but this was not significant (meanMHP [SD] = 6 [± 8.63], meanHetero [SD] = 4.48 [± 7.39], W = 1529, P = 0.12). There was also tendency, while not significant, for MHP men to be older (Wilcoxon-Mann-Whitney, meanMHP = 31.1 years, meanHetero = 30.9 years, W = 1036.5, P = 0.08). The frequencies of the 21 ethnic groups represented, calculated through the ethnicity of the grandparents, varied between the two categories (see Supplementary materials for details), but in both, the two main groups were the Sundanese (33.2% of the Heterosexual sample, 59.0% of the MHP sample) and the Javanese (23.6% of the Heterosexual sample, 17.5% of the MHP sample).

3.2. Older brother effect

The number of older brothers did not predict sexual orientation (X^2 = 2.02, df = 1, P = 0.16). This results is the consequence of the presence in our data of a strong outlier (See table XXX), one heterosexual participant reported 10 older brothers. The Cook's D, that measure the influence a given point on the outcome of the regression, was calculated for each point, showing a disproportionated importance for this individual (Cook's D = 0.64), (see figure S1 in the supplementary materials). When this individual was removed from the sample, increasing numbers of older brothers significantly increased the probability of displaying homosexual orientation (X^2 = 7.73, df = 1, P = 0.005). Each additional older brother increased the odds ratio by 1.83 (95% CI: 1.12 – 2.97). The other sibling categories did not affect the sexual orientation: older sister (X^2 = 0.38, df = 1, P = 0.54), younger brother (X^2 = 0.72, df = 1, P = 0.39), and younger sister (X^2 = 0.02, df = 1, P = 0.90). This model explained 6.16% of the deviance. The excess of older brothers was also confirmed by an analysis of the whole sample (thus including the outlier) using a non-parametric approach: MHP men had significantly more older brothers compared to heterosexuals (MeanMHP = 1.12; MeanHetero = 0.69; W = 1625.5; P = 0.009), but they did not differ in number

of older sisters (MeanMHP = 1.06; MeanHetero = 0.96; W = 1482.5; P = 0.13), younger brothers (MeanMHP = 0.63; MeanHetero = 0.73; W = 1139.5; P = 0.32) or younger sisters (MeanMHP = 0.57; MeanHetero = 0.67; W = 1193; P = 0.54).

3.3. Sexually antagonistic genetic effect

Wilcoxon – Mann – Whitney tests were first used to replicate the methods of previous studies. The maternal uncles and paternal aunts of MHP individuals displayed an increased fecundity compared to those of homosexuals (see Table 2). However, after controlling for several potential confounding variables, namely the age of the participants and their ethnicity, the outcomes differed (see Table 3). Mothers of MHP individuals had higher fecundity (β = 0.30 [SD = 0.14], P = 0.04) as did their maternal uncles (β = 0.30 [SD = 0.11], P = 0.007) and two composite groups of relatives; the maternal line i.e., the cumulative fecundity of the maternal aunts and uncles (β = 0.20 [SD = 0.10, P = 0.03) and the maternal and paternal line, i.e., the cumulative fecundity of the maternal and paternal aunts and uncles (β = 0.19 [SD = 0.07], P = 0.007).

4. Discussion

Several biodemographic features have been shown to be linked to MHP in western societies. Among them, MHP individuals have an excess of older brothers compared to their heterosexuals counterparts (Bogaert & Shorska, 2011). Furthermore, several studies have shown an increased fecundity among the relatives of the individuals reporting a MHP. In some studies, this increased fecundity was limited to the maternal line (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rahman et al., 2008), in others, it affected both lines (King et al., 2005; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012), finally, a study found an increased fecundity restricted to the paternal line (Schwartz et al., 2010). Almost all of these studies have been carried out in western societies. Here, our aim was to test these hypotheses in a non-western society using data from Indonesia that were gathered in western Java.

We found an “older brother effect” consistent with studies from western societies (Bogaert & Shorska, 2011), with participants reporting MHP having more older brothers. Though, they did not differ from their heterosexual counterparts in number of older sisters, younger brothers or younger sisters. This older brother effect is particularly interesting since the individuals reporting MHP and the heterosexuals did not significantly differ in their total number of siblings. The older sister effect found in Samoa was not found in Java (VanderLaan & Vasey, 2011; Vasey & VanderLaan, 2007). Thus, we need specific explanations to explain this local discrepancy, but the present results are consistent with the findings from western societies, and thus argue for a common pathway that could apply to various populations. These findings are in line with several studies showing that some specific aspects of MHP are found cross-culturally. For example, early cross-gender or atypical behaviour have been retrospectively assessed among MHP men in Brazil, Guatemala, Philippines, Thailand, Turkey, and USA (Cardoso, 2005; Cardoso, 2009; Whitam & Zent, 1984). These behaviours are displayed early during childhood and are found in very distinct cultures, it is thus another argument for a biological basis of this sexual preference. The developmental pathway of male homosexual preference could thus rely on the same biological basis in very distinct populations.

Concerning the sexually antagonistic gene hypothesis, our data did not follow the pattern originally postulated (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004). The fecundity of the different classes of relatives were first compared between MHP individuals and heterosexuals using Wilcoxon-Mann-Whitney tests for comparison with previous studies (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rahman et al., 2008). We expected an increased fecundity of the relatives of MHP individuals limited to females of the maternal lines. In contrast, we found an increased fertility of maternal uncles and paternal aunts in this sample (see table 2). However, after controlling for two potential confounding variables, namely the age of the participants and their ethnicity, a different pattern emerged, with an increased fecundity of various classes of relatives of

MHP men, namely the mothers, the maternal uncles, and of two merged categories, the cumulative fecundity of the maternal aunts and uncles and the cumulative fecundity of the maternal and paternal aunts and uncles (see table 3). This difference highlight the importance of considering these confounding variables, in particular, the age of the participant was linked to the realised fecundity of various classes of relatives, even if there was not a significant difference between individuals reporting a MHP and heterosexuals when the whole sample was considered. The pattern found in this sample, did not follow the predictions of the original formulation of the sexually antagonistic hypothesis (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004). Indeed, increased fecundity was displayed in some males, namely the maternal uncles, while the hypothesis predicted an increased fecundity in females. An increased fertility was also detected when the cumulative fecundity of the maternal uncles and aunts was considered. It is not possible to exclude that this effect was driven by the higher fecundity of the maternal uncles, but it should be noted that the maternal aunts of the MHP individuals had on average 17.9% more children than the maternal aunts of the heterosexuals, even if this difference was not significant. Finally the higher cumulative fecundity of the maternal and paternal aunts and uncles could also be driven by the maternal uncles, but the paternal aunts of the MHP individuals had also 25% more children than the paternal aunts of the heterosexuals and might contribute to the difference in this composite measure. Again, this difference was not significant, probably because of low statistic power given the sample size. Overall, an increased fecundity was found among some relatives of the individuals reporting a MHP, but this higher fecundity did not match the pattern predicted by the sexually antagonistic selection hypothesis as this higher fecundity affected male relatives and probably also paternal relatives. These results should be interpreted with caution because of the small sample size. Previous studies in have shown that this kind of data could be subject to false positives and thus that replication is necessary (VanderLaan & Vasey, 2011; Vasey & VanderLaan, 2007). However, some studies have also shown an increased fecundity of the relatives of MHP individuals in both lines, paternal and maternal, and in composite

groups including males (King et al., 2005; Schwartz et al., 2010; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012). A competing evolutionary hypothesis, the balanced polymorphism hypothesis, could partially explain these results. This hypothesis postulates that several feminising allele predisposing to homosexuality also contribute to enhance the reproductive success of the heterosexuals by protecting them from an excessive masculinisation (Miller, 2000). This hypothesis has received little empirical support (Santtila et al., 2009; Zietsch et al., 2008), but it could explain an increased reproductive success in some male relatives of individuals reporting a MHP. While several studies have found an increased fecundity in some relatives of MHP individuals, the difficulty of replicating the original findings of Camperio-Ciani et al. (2004), in western and in non-western societies, questions the stability of this potential effect, and its applicability to non-western societies in which MHP is present.

This is a first step in the study of the biodemographic characteristics of MHP in non-western societies but no doubt that this approach should be extended if we want to improve our understanding of MHP.

5. References

Bailey, J. M., Dunne, M. P., & Martin, N. 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.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. (2014). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. *ArXiv* e-print.

Bell, A. P., & Weinberg, M. S. (1978). Homosexualities: A Study of Diversity among Men and Women. New York, Simon and Schuster.

Berman, L. A. (2003). The puzzle. Exploring the evolutionary puzzle of male homosexuality. Wilmette, Godot.

Blanchard, R. (2004). Quantitative and theoretical analyses of the relation between older brothers and homosexuality in men. *Journal of Theoretical Biology,* 230(2), 173-187.

Blanchard, R. (2011). Fertility in the Mothers of Firstborn Homosexual and Heterosexual Men. *Archives of Sexual Behavior,* 41(3), 551-556.

Blanchard, R., & Bogaert, A. F. (1996). Homosexuality in men and number of older brothers. *American Journal of Psychiatry,* 153, 27-31.

Blanchard, R., & Lippa, R. A. (2007). Birth order, sibling sex ratio, handedness, and sexual orientation of male and female participants in a BBC Internet research project. *Archives of Sexual Behavior,* 36(2), 163-176.

Bobrow, D., & Bailey, J. M. (2001). Is male homosexuality maintained via kin selection? *Evolution and Human Behavior,* 22(5), 361-368.

Boellstorff, T. (2004). Playing back the nation: Waria, Indonesian transvestites. *Cultural Anthropology,* 19(2), 159-195.

Bogaert, A. F. (2006). Biological versus nonbiological older brothers and men's sexual orientation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(28), 10771-10774.

Bogaert, A. F., & Shorska, M. (2011). Sexual orientation, fraternal birth order, and the maternal immune hypothesis: A review. *Frontiers in Neuroendocrinology,* 32(2), 247-254.

Camperio-Ciani, A., Corna, F., & Capiluppi, C. (2004). Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings of the Royal Society London, B,* 271, 2217–2221.

Camperio-Ciani, A., & Pellizzari, E. (2012). Fecundity of Paternal and Maternal Non-Parental Female Relatives of Homosexual and Heterosexual Men. *PloS one*, 7(12), e51088.

Cardoso, F. L. (2005). Cultural universals and differences in male homosexuality: The case of a

Brazilian fishing village. *Archives of Sexual Behavior,* 34(1), 103-109.

Cardoso, F. L. (2009). Recalled Sex-typed Behavior in Childhood and Sports' Preferences in Adulthood of Heterosexual, Bisexual, and Homosexual Men from Brazil, Turkey, and Thailand. *Archives of Sexual Behavior,* 38, 726-736.

Fox, J., & Weisberg, S. (2011). An {R} Companion to Applied Regression. Thousand Oaks (USA).

Gollmer, A. (2011). It's OK to be gay in Indonesia so long as you keep it quiet. *Deutsche Welle*, Berlin/Bonn.

Hamer, D. H., Hu, S., Magnuson, V. L., Hu, N., & Pattatucci, A. M. (1993). A linkage between DNA markers on the X chromosome and male sexual orientation. *Science,* 261(5119), 321-327.

Iemmola, F., & Camperio-Ciani, A. (2009). New evidence of genetic factors influencing sexual orientation in men: Female fecundity increase in the maternal line. *Archives of Sexual Behavior,* 38, 393-399.

Jannini, E. A., Blanchard, R., Camperio-Ciani, A., & Bancroft, J. (2010). Male homosexuality: nature or culture? *The journal of sexual medicine*, 7(10), 3245-3253.

Kendler, K. S., Thornton, L. M., Gilman, S. E., & Kessler, R. C. (2000). Sexual orientation in a US national sample of twin and nontwin sibling pairs. *American Journal of Psychiatry,* 157(11), 1843-1846.

King, M., Green, J., Osborn, D. P. J., Arkell, J., Hetherton, J., & Pereira, E. (2005). Family size in white gay and heterosexual men. *Archives of Sexual Behavior,* 34(1), 117-122.

Kirk, K. M., Bailey, J. M., Dunne, M. P., & Martin, N. G. (2000). Measurement models for sexual orientation in a community twin sample. *Behavior Genetics*, 30(4), 345-356.

Kleiber, C., & Zeileis, A. (2008). Applied Econometrics with {R}.

Långström, N., Rahman, Q., Carlström, E., & Lichtenstein, P. (2010). Genetic and

environmental effects on same-sex sexual behavior: A population study of twins in sweden. *Archives of Sexual Behavior,* 39, 75-80.

LeVay, S. (2010). Gay, straight, and the reason why: The science of sexual orientation. Oxford University Press.

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

Mustanski, B. S., DuPree, M. G., Nievergelt, C. M., Bocklandt, S., Schork, N. J., & Hamer, D. H. (2005). A genomewide scan of male sexual orientation. *Human genetics*, 116(4), 272-278.

Pew research center (2013). Global Acceptance of Homosexuality. In. *Pew research Global Attitudes Project*.

Poasa, K. H., Blanchard, R., & Zucker, K. J. (2004). Birth Order in Transgendered Males from Polynesia: A Quantitative Study of Samoan Fa'afafine. *Journal of sex & marital therapy*, 30(1), 13-23.

R-Core-Team (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing.

Rahman, Q., Collins, A., Morrison, M., Orrells, J. C., Cadinouche, K., Greenfield, S., & Begum, S. (2008). Maternal Inheritance and Familial Fecundity Factors in Male Homosexuality. *Archives of Sexual Behavior,* 37, 962-969.

Rice, G., Anderson, C., Risch, N., & Ebers, G. (1999). Male homosexuality: Absence of linkage to microsatellite markers at Xq28. *Science*, 284(5414), 665-667.

Rieger, G., Blanchard, R., Schwartz, G., Bailey, J. M., & Sanders, A. R. (2012). Further Data Concerning Blanchard's (2011) ''Fertility in the Mothers of Firstborn Homosexual and Heterosexual Men''. *Archives of Sexual Behavior,* 41(3), 529-531.

Santtila, P., Högbacka, A.-L., Jern, P., Johansson, A., Varjonen, M., Witting, K., Von Der

Pahlen, B., & Sandnabba, N. K. (2009). Testing Miller's theory of alleles preventing androgenization as an evolutionary explanation for the genetic predisposition for male homosexuality. *Evolution and Human Behavior,* 30(1), 58-65.

Schwartz, G., Kim, R. M., Kolundzija, A. B., Rieger, G., & Sanders, A. R. (2010). Biodemographic and physical correlates of sexual orientation in men. *Archives of sexual behavior,* 39(1), 93-109.

Skaug, H., Fournier, D., Bolker, B., Magnusson, A., & Nielsen, A. (2014). Generalized Linear Mixed Models using AD Model Builder. Version 0.8.0.

VanderLaan, D. P., Forrester, D. L., Petterson, L. J., & Vasey, P. L. (2012). Offspring production among the extended relatives of Samoan men and fa'afafine. *PloS one,* 7(4), e36088.

VanderLaan, D. P., & Vasey, P. L. (2011). Male Sexual Orientation in Independent Samoa: Evidence for Fraternal Birth Order and Maternal Fecundity Effects. *Archives of Sexual Behavior,* 40, 495-503.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2007). Birth order and male androphilia in Samoan fa'afafine. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 1437-1442.

Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). Modern Applied Statistics with S. New York, Springer.

Whitam, F. L., & Zent, M. (1984). A cross-cultural assessment of early cross-gender behavior and familial factors in male homosexuality. *Archives of Sexual Behavior,* 13(5), 427-439.

Zietsch, B. P., Morley, K. I., Shekar, S. N., Verweij, K. J. H., Keller, M. C., Macgregor, S., Wright, M. J., Bailey, J. M., & Martin, N. G. (2008). Genetic factors predisposing to homosexuality may increase mating success in heterosexuals. *Evolution and Human Behavior,* 29(6), 424-433.

Zucker, K. J., & Blanchard, R. (2003). Birth order in the Fakafefine. *Journal of Sex &Marital*

Therapy, 29(4), 251-253.

6. Figures and tables

Number of Older brothers	Heterosexuals	MHP men
0	33	18
1	13	20
2	3	5
3	1	3
4	1	1
5	0	0
6	0	2
7	0	0
8	0	0
9	0	0
10	1	0

Table 1: Distribution of the Number of older brothers and sexual orientation.

Class of relatives	MHP men			Heterosexuals			
	N	Average fecundity	SD	N	Average fecundity	SD	p
Mothers*	50	10.86	11.01	52	9.35	10.61	0.20
$\text{Mothers}_{\text{Stricto Sensu}}$**	50	4.44	2.44	52	4.06	2.67	0.28
Mothers of first borns	18	4.83	3.49	33	6.21	6.12	0.82
Maternal Aunts	102	3.36	1.90	116	2.85	1.83	0.26
Maternal Uncles	111	3.03	1.73	128	2.34	1.53	**0.06**
Maternal grandparents	47	5.49	2.81	50	5.88	2.51	0.32
Sons and daughters of maternal grandparents***	26	13.26	5.83	36	14.31	11.91	0.40
Paternal aunts	82	3.25	1.43	96	2.59	1.59	**0.02**
Paternal uncles	101	2.88	1.39	121	2.92	1.69	0.64
Paternal grandparents	47	4.89	2.19	47	5.62	2.50	0.17
Sons and daughter of paternal grandparents (excluding father)****	28	5.97	2.01	28	5.35	2.73	0.13

*Mothers = Siblings + nephews/nieces + focal's children + 1
** Mothersstricto Sensu = Siblings + 1
*** Cumulative fecundities of the mothers , maternal aunts and maternal uncles
**** Cumulative fecundities of the paternal aunts and uncles

Table 2: Comparison of the fecundity of several classes of relatives of MHP individuals and heterosexuals. P-values refer to Wilcoxon – Mann – Whitney tests .

	Sexual orientation*		
Class of relative	β	SD	p
Mothers	0.30	0.14	**0.04**
Mothers of first borns	-0.09	0.15	0.57
Maternal Aunts	0.16	0.12	0.19
Maternal Uncles	0.30	0.11	**0.007**
Maternal grandparents	-0.008	0.09	0.93
Maternal aunts and uncles	0.20	0.10	**0.03**
Paternal aunts	0.16	0.11	0.14
Paternal uncles	0.07	0.10	0.51
Paternal grandparents	-0.11	0.10	0.27
Paternal aunts and uncles	0.12	0.09	0.16
*Mat + Pat lines***	0.19	0.07	**0.007**

*The reference is "heterosexuals"
**Maternal and paternal aunts and uncles

Table 3: Outcome of the models comparing the fecundity of several classes of relatives of MHP individuals and heterosexuals.

III.Sélection de parentèle et Préférence homosexuelle masculine en Indonésie

III Sélection de parentèle et Préférence homosexuelle masculine en Indonésie.

Une des hypothèses pour laquelle l'acquisition de données en société non occidentale est la plus importante est l'hypothèse de sélection de parentèle. Cette hypothèse postule que les coûts reproductifs associés à la PHM peuvent être compensés par un transfert de ressources des individus ayant une PHM vers leurs apparentés (neveux et nièces), favorisant ainsi leur valeur sélective inclusive au travers de la reproduction de leurs frères et sœurs (Wilson, 1975) Alors que les tests de cette hypothèse en société occidentale (Canada, États-Unis et Royaume-Unis) et au Japon n'ont pas permis de mettre en évidence une volonté plus élevée d'investir dans les apparentés chez les hommes ayant une PHM (Abild, Vanderlaan, & Vasey, 2014; Bobrow & Bailey, 2001; Rahman & Hull, 2005; Vasey & VanderLaan, 2012), les fa'afafines de Samoa, un troisième genre rassemblant des individus ayant une PHM, ont une volonté plus élevée d'investir dans les neveux et nièces en comparaison des hétérosexuels. De plus, cette volonté se traduit par un transfert plus élevé d'argent vers les neveux et nièces (Vasey & VanderLaan, 2007; Vasey & VanderLaan, 2010c).

A l'aide d'un questionnaire, des données sur la volonté d'investir dans les neveux et nièces ont été récoltées à Java (Indonésie) auprès de 52 individus hétérosexuels et 50 individus ayant une PHM. Pour ces mêmes individus, la quantité d'argent transférée sous forme de cadeaux ou pour les loisirs et l'éducation des neveux et nièces a été enregistrée. Enfin, une quantification de la compensation reproductive de la PHM au travers des neveux et nièces a été estimée.

Ces données ont permis de montrer que conformément aux prédictions de l'hypothèse de sélection de parentèle, les individus ayant une PHM à Java ont une volonté plus élevée d'investir dans leurs neveux et nièces. Cette volonté est confirmée par le fait qu'ils transfèrent réellement plus d'argent vers leurs neveux et nièces. L'estimation de la compensation reproductive de la PHM a montré

qu'après avoir contrôlé pour le rang de naissance, les individus ayant une PHM ne semblent pas compenser suffisamment leur perte directe de succès reproducteur pour revenir au niveau de reproduction des hétérosexuels, ce qui laisse penser que l'hypothèse de sélection de parentèle ne permet pas, au moins dans son expression actuelle, d'expliquer l'émergence et le maintien de la PHM. Cependant, les estimations de la valeur sélective utilisées ici ne prennent en compte que la quantité de descendants produits. L'analyse de l'influence d'un investissement plus élevé des individus ayant une PHM sur la qualité des neveux et nièces reste une question ouverte. Par ailleurs, les données indonésiennes montrent que la pression sociale sur les individus ayant une PHM pour fonder une famille et avoir des enfants induit une réduction des coûts reproductifs associés à la PHM.

Does kin selection promote male homosexual preference in non-western societies? Insights from Indonesia

J. BARTHES[a,*], S. NILA[b], P-A. CROCHET[c], B. SURYOBROTO[b] & M. RAYMOND[a]

a. Institute of Evolutionary Science of Montpellier, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, France.

b. Department of Biology, Faculty of Mathematics and Natural Sciences, Bogor Agricultural University, Indonesia.

c. CEFE, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, France.

*. Corresponding author:

Postal address: Insitute of Evolutionary Science of Montpellie, CC065, Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05. France.

E-mail address: julien.barthes@univ-montp2.fr

Tel.: +33 (0)4 67 14 49 66

Abstract

Male homosexual preference (MHP), a classical evolutionary puzzle, is partially heritable, induces a reproductive cost and its prevalence is relatively important. It has been proposed that individuals with a MHP counterbalance reproductive costs through the transfer of resources to kin, thereby improving reproductive success. However, this kin selection hypothesis is not supported in Western countries and Japan, although consistent evidence has been obtained in Samoa. Here data from Java (Indonesia) was obtained to examine and quantify the kin selection hypothesis. Consistent with the kin selection hypothesis, individuals reporting MHP displayed increased willingness to transfer resources towards nephews and nieces, and this willingness translated into actual behaviours, as individuals reporting MHP transferred more money to nephews and nieces. However, estimates of the inclusive fitness remained lower for MHP men compared with heterosexuals, suggesting that kin selection alone is insufficient to explain the maintenance of MHP, but could be considered as a cost modifier mechanism to reduce reproductive costs.

1. Introduction

Human male homosexual preference (MHP), i.e., the preference in males for same sex mates, despite the availability of partners of the opposite sex, has long been considered an evolutionary puzzle. Indeed, reproductive cost is observed among individuals reporting MHP (Bell & Weinberg, 1978; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rieger, Linsenmeier, Gygax, & Bailey, 2008), and MHP is partially heritable (Alanko et al., 2009; Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Kendler, Thornton, Gilman, & Kessler, 2000; Kirk, Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Långström, Rahman, Carlström, & Lichtenstein, 2010). Thus, from an evolutionary standpoint, the frequency of MHP is expected to decrease. However, MHP has been described at least since antiquity (Crompton, 2003), and is relatively common in several societies, e.g., between 2 and 6% in western countries (Berman, 2003).

It has been proposed that individuals displaying MHP could behave as “helpers”, favouring the reproduction of kin and thereby directly compensating for the reproductive cost of their preference for same sex partners (Wilson, 1975). In western/industrialised societies (Canada, UK and US) and in Japan, individuals reporting a MHP did not display increased avuncular tendency (i.e., a willingness to channel resources toward nieces and nephews, including gifts, monetary support, and help with childcare) compared with heterosexuals (Bobrow & Bailey, 2001; Forrester, VanderLaan, Parker, & Vasey, 2011; Rahman & Hull, 2005; Vasey & VanderLaan, 2012), suggesting that kin selection is not involved in the evolution of MHP in these societies. However, in Samoa, individuals reporting a MHP (referred to as fa'afafine) displayed an increased avuncular tendency

compared with heterosexuals (Vanderlaan & Vasey, 2012; Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007; Vasey & VanderLaan, 2007; Vasey & VanderLaan, 2009; Vasey & VanderLaan, 2010b) and exhibited higher avuncular altruistic behaviours, translating as monetary transfers toward nephews and nieces (Vasey & VanderLaan, 2010c). Apparently, this higher avuncular tendency, translated in inclusive fitness, is not large enough to compensate for the fecundity cost of homosexual preference (Vasey & VanderLaan, 2010c), thus kin selection only reduces the cost and contributes to the maintenance of MHP, but cannot explain the emergence of this trait. It is difficult to determine whether this hypothesis was true in the past, and the importance of kin selection for the emergence or maintenance of MHP remains uncertain. Several cultural traits modulating the expression of help among kin, including the degree of acceptance of MHP, the presence of a third gender as an expression of MHP (as in Samoa), the extent of the kin network, or the individualistic/collectivistic nature of the societies (Abild, Vanderlaan, & Vasey, 2014; Bobrow & Bailey, 2001; Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007; Vasey & VanderLaan, 2010c; Vasey & VanderLaan, 2012), have been proposed as potential explanations for the discrepancies between Samoa and other countries. The social factor that promotes the expression of this effect is rather speculative, as there is only one traditional society (Samoa) displaying a higher avuncular tendency for men expressing MHP, while several industrial societies (Canada, UK, US and Japan) do not display this tendency. Thus, obtaining information concerning the avuncular tendencies of individuals with MHP from other traditional societies is crucial.

Here we studied the non-western society Indonesia, using samples from western Java. MHP exists in Indonesia since several centuries (Boellstorff, 2004), but the

relationship between MHP and kin selection has never been investigated. We measured the avuncular tendencies of men with contrasting sexual orientation to evaluate the importance of kin selection with respect to MHP in this society.

2. Materials and Methods

2.1. *Participants*

Male participants were recruited during March 2014 in Jakarta and Bogor, two cities in western Java, Indonesia. Targeted sampling was performed in a healthcare centre in Bogor, frequented by members of a local LGBT association. At the beginning of each interview, the participants were informed of the general aim of the study, the type of data collected and the fact that the data would only be used anonymously for scientific purposes. A written voluntary agreement was obtained prior to data collection. All the participants were interviewed using a standardised questionnaire, modified from Bobrow and Bailey (2001), Vasey and Vanderlaan (2007; 2010c). Interviews were conducted in Bahasa Indonesian in the presence of only one local researcher to limit potential audience biases. The identity of the interviewer was recorded. A compensation of 50,000 Rupiah (~4 €) was provided to the subjects for participation in the present study.

2.2. *Questionnaire*

2.2.1. General information

The following biographical data were collected for each participant: birth date, nationality, ethnic group (of the participant, parents and grandparents), self-reported sexual orientation (heterosexual, homosexual, bi, other), highest level of education, self-

reported weight and height, net monthly income, parent (mother and father) income, the quality of their relationship with their parents (on a scale ranging from 0 to 10), and whether the parents were aware of the subject's sexual orientation. The participants were also asked whether they were aware of any relative reporting a homosexual orientation. Demographic variables were also collected, concerning the subject's biological children (number, sex and age), siblings or half siblings (number, sexes, sexual orientations, birth dates and number of sons or daughters).

2.2.2. Kin selection hypothesis test

2.2.2.1. *Willingness to assist nieces and nephews*

A modified version of the questionnaire according to Vasey et al. (2007; 2010c), modified from Bobrow et al. (2001), was used (See supplementary materials). The participants were asked to answer the following questions on a seven point Likert scale ranging from 0 (Strongly disagree) to 6 (Strongly agree), including three subsections:

(1) The Overall Generosity subscale (n = 11 items) measuring the participants' willingness to provide resources, both financial and emotional, to family members. The items included (a) I would undergo a serious operation if it could possibly help a family member; (b) my family relies on me in times of stress; (c) if I owned a company, I would preferentially hire relatives over non relatives; (d) in general, my family would describe me as a generous person; (e) I would be willing to have my parents live with me if they became unable to live alone; (f) if one of my siblings needed money, I would help them; (g) if one of my siblings needed a place to live, I would let them live with me; (h) I would donate an organ if one of my siblings needed it; (i) I often give gifts to my siblings and

their children; (j) I have often loaned money to my siblings; and (k) my siblings often ask me for advice.

(2) The General Neediness subscale (n = 6 items) measuring the extent to which participants received financial and emotional resources from family members. The items included (a) I rely on my family for support, (b) family members have helped me find work in the past, (c) my family has helped me financially when I needed assistance, (d) my family has given me emotional support during times of stress, (e) I have often borrowed money from my siblings, and (f) my siblings would let me live with them if I needed to.

(3) The Avuncular Tendencies subscale (n = 9 items) measuring the participant's theoretical willingness to channel resources toward nieces and nephews. The items included the willingness of the participant to help by (a) babysitting for an evening, (b) babysitting on a regular basis, (c) taking care of the children for a week while their parents are away, (d) buying toys for the children, (e) tutoring one of the children in a subject you know well, (f) helping to expose the children to art and music, (g) contributing money for day care, (h) contributing money for the children's medical expenses, and (i) contributing money for the children's education.

2.2.2.2. *Actual amount of money spent on nieces and nephews*

To determine whether MHP individuals spend more money than heterosexual individuals for the leisure/education/care of their nephews and nieces, the participants were asked to answer the following questions (n = 5 items) for each of their siblings:

(a) How far do you live from this brother/sister (in km), (b) On a scale from 1 to 10, with

1 being the worst possible and 10 being the best possible, how would you relate your relationship with your brother/sister? (c) On average, during the last year, how many times have you been in contact with this brother/sister (number of meetings or phone calls), (d) How much money, on average during the last year, did you spent in gifts for each of your nephew/niece? (e) If you directly spent money for the education/leisure time of your nephews/nieces. How much money did you spend, on average during the last year, for each nephew/niece?

2.2.3. Statistical analyses

2.2.3.1. *Willingness to assist nieces and nephews*

As the distribution of the data was discrete and bounded, non-parametric methods were used. Wilcoxon-Mann-Whitney tests were used to assess potential differences between individuals reporting MHP and heterosexuals in their response to the overall generosity, the neediness and the avuncular tendencies scales.

2.2.3.2. *Actual amount of money spent for nieces and nephews*

The distribution of the money spent by the participants for their nephews/nieces, either for their education/leisure time or for gifts, displayed a zero-inflated distribution (due to a large part of the individuals in the sample spending no money). For both types of money transfer (education/leisure time or gifts), three tests were conducted.

i) First, the effect of sexual orientation on the mean amount of money invested in each niece and nephew and on the total amount of money spent for all nieces and nephews was evaluated using a Wilcoxon-Mann-Whitney test.

ii) Second, the effect of sexual orientation on the probability to spend money for nephews and nieces was evaluated. A logistic regression was performed: the response variable was binary (having transferred money to at least one nephew or niece or not), and the explanatory variable was the sexual orientation of the focal individual. The income and total number of nephews/nieces of this focal participant were entered in the model as potential confounding variables.

iii) Third, the effect of sexual orientation on the amount of money transferred to nephews and nieces was evaluated, restricting the analysis to individuals who actually gave money to their nephews/nieces. A linear model was performed: the response variable was the mean amount of money spent by the focal participant for each nephew/niece. The same explanatory and confounding variables were used as in the previous model. A similar analysis was performed using the total amount of money spent for all the nephews/nieces of the focal participant as a response variable.

2.2.3.3. *Compensation of the reproductive cost of MHP*

The effect of the avuncular tendency was estimated as the inclusive fitness of MHP men relative to heterosexual men. The inclusive reproductive value Ri of class i was estimated as a direct (C: number of children) and indirect (Sb and Ss: number of nieces and nephews from brothers and sisters, respectively) contribution using the following formula:

$$R_i = \frac{C_i + \frac{S_{ib} + S_{is}}{2}}{N_i} \quad (1)$$

where N is the number of individuals in a given class, i in{MHP, hetero}. To measure

only the avuncular tendencies and not the increased female fertility associated with a sex-antagonistic effect (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004), only nieces and nephews from brothers were considered. Assuming a 1:1 sex ratio, equation (1) was revised as:

$$R_i = \frac{C_i + S_{i^b}}{N_i} \tag{2}$$

The difference in inclusive reproductive value between MHP men and heterosexual men was defined from equation (2) as:

$$K = R_{MHP} - R_{hetero} \tag{3}$$

K = 0 suggests that the inclusive reproductive value of MHP men is not different from that of heterosexual men, and K > 0 indicates that MHP men have a higher inclusive reproductive value than heterosexual men. The 95% confidence interval was assessed using a bootstrap procedure with 100,000 successive re-samplings. The relative inclusive fitness advantage of MHP men was defined from equation (2) as:

$$A = \frac{R_{MHP} - R_{hetero}}{R_{hetero}} \tag{4}$$

A potential confounding effect was the higher number of older brothers displaying MHP (see e. g.Blanchard & Bogaert, 1996; Bogaert & Shorska, 2011), thus potentially increasing the number of nephews and nieces of MHP individuals. To control this effect, the following analysis was performed. For each class of older brothers (0, 1 and more than one), a random sampling was performed in the largest sample (either MHP or heterosexual men) to match the size of the lowest sample. A sample with a balanced

number for each category was thus obtained, and the K statistics (Eq. 3) were computed. This process was repeated for 100,000 successive re-samplings, to obtain the distribution of the potential results, and the mean of the distribution was computed. All analyses were performed using R software version 3.0.2.

3. Results

3.1. *Participants*

A total of 102 participants answered the questionnaire, with 52 individuals reporting a heterosexual orientation, 23 individuals reporting a homosexual orientation, and 27 individuals reporting a bisexual orientation. MHP is not totally accepted in Indonesia (Gollmer, 2011; Pew_research_center, 2013), and during post interview conversations, several participants reported bullying because of their sexual orientation, and revealed that they do not publicly display their sexual preference. Generally MHP individuals were incited by their families to marry and have children, and consequently, some of the participants reported a bisexual orientation. Thus, the last two categories (homosexual and bisexual orientation) were merged for subsequent analyses.

In this sample, individuals reporting a MHP and heterosexual orientation did not differ in income (meanMHP = 2 478 kilo-Rupiah/month, meanHetero = 1 942, W = 1381.5, P = 0.47) and the number of siblings (meanMHP = 3.4, meanHetero = 3.1, W = 1460.5, P = 0.28). There was a tendency for MHP men to have more nieces and nephews, but this difference was not significant (meanMHP [SD] = 6 [± 8.63], meanHetero [SD] = 4.48 [± 7.39], W = 1529, P = 0.12). There was also a tendency, although not significant, for MHP men to be older in age (Wilcoxon-Mann-Whitney, meanMHP = 31.1 years, meanHetero =

30.9 years, W = 1036.5, P = 0.08),

The frequencies of the 21 ethnic groups were calculated through the ethnicity of the grandparents, varying between the two categories (see Supplementary materials for details). However in both categories, the two main groups included the Sundanese (33.2% of the Heterosexual sample, 59.0% of the MHP sample) and the Javanese (23.6% of the Heterosexual sample, 17.5% of the MHP sample). Moreover, individuals reporting MHP, compared with heterosexuals, have a worse relationship with their father (meanMHP [SD] = 6.7 [± 2.4], meanHetero [SD] = 7.8 [± 2.1], W = 827.5, P = 0.008), and no difference was observed in their relationship with their mother (meanMHP [SD] = 8.5 [± 1.8], meanHetero [SD] = 8.6 [± 1.8], W = 1241, P = 0.68) or their siblings, although there was a tendency for a worst relationship quality with their siblings (meanMHP [SD] = 7.32 [± 2.38], meanHetero [SD] = 7.84 [± 1.85], W = 11630, P = 0.09).

3.2. *Willingness to assist nephews and nieces*

Individuals reporting MHP and heterosexuals did not differ in their willingness to give resources, both financial and emotional, to family members (Overall Generosity scale, meanMHP [SD] = 4.57 [± 0.82], meanHetero [SD] = 4.68 [± 0.57], W = 1225.5, P = 0.62). However, they differed in their perception of receiving financial and emotional resources from family members, with MHP men reporting a lower perception than heterosexual men (Neediness scale, meanMHP [SD] = 3.59 [± 1.37], meanHetero [SD] = 4.12 [± 1.23], W = 979.5, P = 0.04) (see table 1). The two groups of men differed in their willingness to assist nephews and nieces, with higher values for MHP men (Avuncular

tendencies scale, tables 1 and 2 for details, meanMHP [SD] = 5.76 [± 0.99], meanHetero [SD] = 5.34 [± 0.87], W = 1689, P = 0.005).

3.3. *Actual amount of money spent for nieces and nephews*

i) The mean amount of money invested in each nephew/niece for their leisure time/education was not different between the participants reporting MHP and heterosexual orientations (meanMHP [SD] = 357.7 [± 766.6], meanHetero [SD] = 234.1 [± 515.1], W = 375.5, P = 0.41). However, the two groups differed in the mean amount of money spent on gifts for each nephew/niece: individuals reporting a MHP spent more money on gifts than their heterosexual counterparts (meanMHP [SD] = 1329.0 [± 2623.0], meanHetero [SD] = 239.9 [± 357.6], W = 632.5, P = 0.001).

Concerning the total amount of money spent on leisure time/education for all the nephews/nieces, no difference was observed between the participants reporting MHP and heterosexuals (meanMHP [SD] = 749.8 [± 2113.5], meanHetero [SD] = 296.18 [± 827.8], W = 1305.5, P = 0.97). However, the total amount of money spent on gifts for all the nephews/nieces was higher among the participants reporting MHP compared with heterosexual individuals (meanMHP [SD] = 1773.7 [± 4173.4], meanHetero [SD] = 306.9 [± 618.4], W = 1750, P = 0.001).

ii) The probability of the participants to give money for leisure time/education to at least one nephew or niece in this model was not affected by sexual orientation (X^2 = 2.22, df = 1, P = 0.14) or the total number of nephews/nieces (X^2 = 0.76, df = 1, P = 0.38). As a control variable, the income positively affected the probability to give money to the nephews/nieces (X^2 = 11.3, df = 1, P = 0.0008). In contrast, the probability to spend

money in gifts for the nephews/nieces was not affected by the sexual orientation (X^2 = 2.47, df = 1, P = 0.12), income (X^2 = 0.19, df = 1, P = 0.67) or total number of nephews/nieces (X^2 = 2.52, df = 1, P = 0.11) of the participants.

iii) Among those individuals (N = 26) that actually spent money for the leisure time/education of their nephews/nieces, the MHP participants gave on average more money to each nephew/niece than the heterosexual individuals (F = 4.8, df = 1, P = 0.04). As control variables, the income of the participants (F = 0.69, df = 1, P = 0.41) and their total number of nephews/nieces (F = 3.05, df = 1, P = 0.09) did not significantly affect the amount of money spent. Among those individuals (N = 52) that actually spent money on gifts, the MHP participants spent more money on gifts for each nephew/niece than the heterosexual individuals (F = 5.37, df = 1, p = 0.02). As control variables, the income of the participants affected the amount of money spent on gifts (F = 5.53, df = 1, p = 0.02), however the total number of nephews/nieces had no effect (F = 3.04, df = 1, p = 0.09).

The total amount of money spent on the leisure time/education of all the nephews/nieces was higher among participants reporting MHP (F = 5.21, df = 1, P = 0.03). The income of the participants (F = 0.25, df = 1, P = 0.63) and their total number of nephews/nieces (F = 0.15, df = 1, P = 0.70) did not affect the total amount of money spent. Moreover, the total amount of money spent on gifts for all the nephews/nieces was higher among participants reporting MHP (F = 4.93, df = 1, P = 0.03). The income of the participants positively affected the total amount of money spent in gifts (F = 6.45, df = 1, P = 0.01); however, the total number of nephews/nieces did not have a significant effect (F = 1.99, df = 1, P = 0.17).

3.4. *Compensation for the reproductive cost of MHP*

MHP men displayed higher inclusive reproductive output (RMHP = 2.72) than heterosexual men (Rhetero = 2.38), resulting in a difference in inclusive reproduction (K) of 0.34 additional inclusive children (95% confidence interval: -1.46; 2.15). This result also corresponded to a relative inclusive fitness advantage of A = 14.1% for MHP men, although this value was not different from zero (similar results were obtained when nephew and nieces from all sibs were considered, details not shown). When the number of older brothers was matched between MHP and heterosexual men, the inclusive reproduction of MHP men was K = -0.65 (95% CI: -1.48; 0.19), corresponding to a relative inclusive fitness advantage of A = -23% for MHP men.

4. Discussion

The aim of the present study was to test the kin selection hypothesis of male homosexuality through an examination of the propensity to receive family support and aid kin, particularly nephews and nieces, and to measure the transfer of resources towards the children of siblings. The data showed that MHP men, compared with heterosexual men, are more willing to channel resources towards nephews and nieces, and that this effect did not extend to other family members as they did not differ in their score on the overall generosity scale. The measure of money transferred to nephews and nieces confirmed that this willingness translates into actual behaviour. Similar research conducted in industrialised countries (Abild, Vanderlaan, & Vasey, 2014; Bobrow & Bailey, 2001; Rahman & Hull, 2005; Vasey & VanderLaan, 2012) has not reported any differences in the altruistic tendencies of MHP and heterosexual males. Thus, support for

the basic prediction of the Kin Selection Hypothesis, stating that MHP men should direct more altruistic behaviour toward kin than heterosexual men, has thus far only been demonstrated in Western Java (this study) and Samoa (Vanderlaan & Vasey, 2012; Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007; Vasey & VanderLaan, 2009; Vasey & VanderLaan, 2010a; Vasey & VanderLaan, 2010b).

The inclusive reproductive output of the MHP men, through direct and indirect reproduction, was compared with that of their heterosexual counterparts. The reproductive cost of the MHP men was apparently not compensated by the increased reproductive success of their siblings, although the large confidence interval precluded further conclusions. Interestingly, when the number of older brothers was not controlled for, the inclusive reproduction of MHP men (+14.6%) was increased compared with that of heterosexual men. This effect reflected an excess of older brothers for MHP men having necessarily completed a higher part of their reproductive lifetime, leading to more nephews and nieces and thus increased inclusive reproduction, independent of any kin selection mechanism.

The present estimation has several limitations. First, the individuals considered had a mean age of 29.1 years, and it is therefore possible that the reproductive gap between MHP and heterosexual men changes with age, potentially increasing the reproductive cost of MHP. Secondly, inclusive fitness estimates only consider the number of offspring (or its inclusive equivalent). However, increasing the resources available through avuncular tendencies enhances the quality of the siblings' children without increasing the number of nephews and nieces. For example, the resources transferred from the uncle could increase the potential survival of their nephews/nieces until reproduction or affect

the amount of resources for the nephews and nieces available to find a mate. This aspect remains to be investigated in Western Java and Samoa to better evaluate the inclusive fitness of MHP men. Moreover, the kin selection hypothesis is not necessarily an exclusive mechanism of compensation of the reproductive cost of MHP, and other hypotheses have been proposed (e.g., the sexually antagonistic genetic effect hypothesis). Interestingly, the familial pressure on MHP men to marry and have children could represent a form of selection, limiting the reproductive cost of MHP men. In our MHP sample, 18% of men had children. Ignoring these children, in a situation without social and familial influence to conform to the heterosexual life, the inclusive reproductive output of MHP men was -23%. It would be interesting to determine whether the mechanism of compensation is enhanced in populations where individuals reporting a MHP typically do not reproduce, such as in Samoa (Vasey, Parker, & VanderLaan, 2014). An increased avuncular tendency could thus be seen as a mechanism (among others), that reduces the reproductive cost of MHP.

Based on currently available data, the higher avuncular tendency of MHP men is expressed in two societies, Western Java and Samoa, and not in industrialised countries, such as Canada, USA, UK and Japan. Several cultural traits modulating the expression of help among kin could potentially explain these discrepancies. First, the social and familial acceptance of MHP men: the limited acceptance of MHP men in Western countries (Bobrow & Bailey, 2001) and in Japan contrasts with the fairly adequate acceptance of these individuals in Samoa (Vasey & VanderLaan, 2012). In Western Java, MHP is also poorly accepted socially and familially, revealed through conversations with participants after interviews and also in the results of the present study, as MHP

individuals have a lower perception of receiving financial and emotional resources from family members (table 1). In addition, individuals reporting MHP divulged lower ratings concerning their relationships with their fathers compared with heterosexual individuals. While there was no difference in the relationships with their mothers, these individuals rate the quality of the relationship with their siblings lower than the heterosexual individuals (this difference only approaches significance). Indeed, the overall acceptance of MHP is limited in Indonesia (Gollmer, 2011; Pew_research_center, 2013). Officially, no national law prohibits homosexual relationships, however, several participants reported verbal public bullying, and many individuals did not publicly assume their sexual orientation. Within the family, same-sex preference was not always accepted. For example, among participants reporting MHP, only 22% of MHP individuals declared that their father was aware of their sexual orientation, and 27% of MHP individuals reported that their mother was aware of their sexual orientation (compared with 94% for the parents of heterosexual individuals). Thus, the social acceptance of MHP is not a critical feature to observe increased avuncular behaviours among individuals reporting MHP.

Second, the social expression of MHP through a third gender, i.e., a known class of MHP men associated with social prerogatives, could affect the expression of increased avuncularity. In western countries and Japan, MHP is typically not associated with transgender clothing or behaviour, while in Samoa, there is a third gender associated with MHP men (the Fa'afafine), which potentially could adopt a feminine gender role and a feminine presentation in society (see Vasey et al. (2007) for a detailed description). In Western Java, MHP men did not typically adopt transgender behaviours. Although third genders associated with transgender behaviours exist in Indonesia (see for example the

Waria) (Boellstorff, 2004), and these individuals represent a minority among those reporting MHP in West Java (we did not meet any of these individuals during the sampling procedure). Nevertheless, the expression of MHP as a third gender is not a necessary condition to observe increased avuncularity among the individuals reporting this sexual orientation.

Third, a limited kin network, with kin not necessarily living close to each other, is typical of most industrialised societies with nuclear families, but is not favourable for the expression of valuable resource transfer toward kin (Bobrow & Bailey, 2001). In contrast, Samoans have extended kin networks, in which related individuals typically live in close proximity and individuals have numerous social contacts (Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007). Javanese and Sundanese (the main ethnic groups of Western Java) have a kin network centred on the nuclear family according to (Mangundjaya, 2010; Schröder-Butterfill, 2006), while the "Preferred Family Form" for the Javanese is coded as "extended" in the Standard Cross Cultural Sample. An Indonesian anthropologist classified the traditional Javanese and Sundanese family as an extended kin network. A quantitative measure of kin network is likely required to settle this point and evaluate whether this aspect contributed to the higher avuncular tendencies of MHP men.

Fourth, the individualistic/collectivistic nature of the societies could affect the expression of avuncular tendencies (Vasey & VanderLaan, 2010c). However, as Japan and Samoa are classified as collectivistic, and Canada, UK and USA are classified as individualistic (Vasey & VanderLaan, 2012), this concept is not useful to explain the expression of avuncular tendencies. In addition, the current quantitative measure is unreliable, as Indonesian people were either collectivist (Hofstede & Hofstede, 2005) or individualistic

(Mangundjaya, 2010). An Indonesia anthropologist classified the traditional Indonesian as collectivist.

Thus, increased avuncularity is not dependent on the existence of a third gender or the overall social acceptance of MHP men. The relevant social variable is perhaps the extent and functioning of the kin network, although reliable measures should be first performed cross-culturally for comparison.

There are several limitations of the present study. First, the ethnic diversity, reflecting sampling in an urban area, generated a sample of individuals whose grandparents belonged to 21 ethnic groups. As the various ethnic groups resulted from distinct evolutionary histories, these individuals might differ in the expression of MHP or in the features associated with this sexual orientation. However, this higher variability makes the significant results more conservative. Second, Indonesians and Samoans are both considered as descendants of the Austronesian expansion, and thus these individuals could be considered as culturally dependent. However, the Javanese settlement occurred circa 2,000 BCE (Taylor, 2003), and the Samoan settlement occurred circa 1,500 BCE (Leach & Green, 1989). Thus, both ethnic groups have diverged for more than 3,500 years. There are no cultural constraints known to persist for these time scales, which are sufficient for genetic adaptation to occur (Itan et al., 2009; Perry et al., 2007). Samoa and Western Java have diverged in sufficient time to safely consider that the higher avuncular tendencies in both groups result from independent selection.

5. Conclusion

Compared with heterosexuals, individuals reporting MHP from western Java show an

increased willingness to channel resources toward nieces and nephews, and this avuncular tendency is translated in a higher financial support for their siblings' children. However, this higher avuncular tendency of MHP men, after matching the samples for the number of older brothers, was not associated with a higher number of nieces and nephews. Thus, the direct reproductive cost of MHP is likely decreased through familial and social pressures for conformity, reflecting a specific mechanism of cost reduction. Estimates of inclusive fitness suggest that the avuncular tendencies are insufficient to compensate for the direct reproductive loss of MHP, although the large confidence intervals preclude further conclusions. Kin selection could still play a role in the evolution of MHP, for example by increasing the quality of nephews and nieces, although this effect remains to be established. The culturally variable expression of avuncular tendencies, perhaps associated with the extent of the kin network, remains poorly understood.

6. References

Abild, M. L., Vanderlaan, D. P., & Vasey, P. L. (2014). Does geographic proximity influence the expression of avuncular tendencies in Canadian androphilic males? *Journal of cognition and culture*, 14(1-2), 41-63.

Alanko, K., Santtila, P., Harlaar, N., Witting, K., Varjonen, M., Jern, P., Johansson, A., von der Pahlen, B., & Sandnabba, N. K. (2009). Common genetic effects of gender atypical behavior in childhood and sexual orientation in adulthood: A study of Finnish twins. *Archives of Sexual Behavior,* 39(1), 81-92.

Bailey, J. M., Dunne, M. P., & Martin, N. 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.

Bell, A. P., & Weinberg, M. S. (1978). Homosexualities: A Study of Diversity among Men and Women. New York, Simon and Schuster.

Berman, L. A. (2003). The puzzle. Exploring the evolutionary puzzle of male homosexuality. Godot, Wilmette.

Blanchard, R., & Bogaert, A. F. (1996). Homosexuality in men and number of older brothers. *American Journal of Psychiatry*, 153, 27-31.

Bobrow, D., & Bailey, J. M. (2001). Is male homosexuality maintained via kin selection? *Evolution and Human Behavior*, 22(5), 361-368.

Boellstorff, T. (2004). Playing back the nation: Waria, Indonesian transvestites. *Cultural Anthropology*, 19(2), 159-195.

Bogaert, A. F., & Shorska, M. (2011). Sexual orientation, fraternal birth order, and the maternal immune hypothesis: A review. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 32(2), 247-254.

Camperio-Ciani, A., Corna, F., & Capiluppi, C. (2004). Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings of the Royal Society London, B*, 271, 2217–2221.

Crompton, L. (2003). Homosexuality and Civilization. Cambridge, Massachussetts, and London, England, the belknap press of harvard university press.

Forrester, D. L., VanderLaan, D. P., Parker, J. L., & Vasey, P. L. (2011). Male sexual orientation and avuncularity in Canada: Implications for the kin selection hypothesis.

Journal of Cognition and Culture, 11(3-4), 3-4.

Gollmer, A. (2011). It's OK to be gay in Indonesia so long as you keep it quiet. *Deutsche Welle,* Berlin/Bonn.

Hofstede, G., & Hofstede, G. J. (2005). Cultures and Organizations. Software of the Mind. 2005. McGrawHill, New York.

Iemmola, F., & Camperio-Ciani, A. (2009). New evidence of genetic factors influencing sexual orientation in men: Female fecundity increase in the maternal line. *Archives of Sexual Behavior,* 38, 393-399.

Itan, Y., Powell, A., Beaumont, M. A., Burger, J., & Thomas, M. G. (2009). The Origins of Lactase Persistence in Europe. *Plos Computational Biology,* 5(8).

Kendler, K. S., Thornton, L. M., Gilman, S. E., & Kessler, R. C. (2000). Sexual orientation in a US national sample of twin and nontwin sibling pairs. *American Journal of Psychiatry,* 157(11), 1843-1846.

Kirk, K. M., Bailey, J. M., Dunne, M. P., & Martin, N. G. (2000). Measurement models for sexual orientation in a community twin sample. *Behavior Genetics*, 30(4), 345-356.

Långström, N., Rahman, Q., Carlström, E., & Lichtenstein, P. (2010). Genetic and environmental effects on same-sex sexual behavior: A population study of twins in sweden. *Archives of Sexual Behavior,* 39, 75-80.

Leach, H. M., & Green, R. C. (1989). New information for the Ferry Berth site, Mulifanua, western Samoa. *The Journal of the Polynesian Society,* 319-329.

Mangundjaya, W. L. H. (2010). Is There Cultural Change In The National Cultures Of

Indonesia? In Y. Kashima, E. S. Kashima, R. Beatson (eds), *Steering the cultural dynamics* (pp. 59-68). International Association for Cross-Cultural Psychology.

Perry, G. H., Dominy, N. J., Claw, K. G., Lee, A. S., Fiegler, H., Redon, R., Werner, J., Villanea, F. A., Mountain, J. L., Misra, R., Carter, N. P., Lee, C., & Stone, A. C. (2007). Diet and the evolution of human amylase gene copy number variation. *Nature Genetics*, 39(10), 1256-1260.

Pew research center (2013). Global Acceptance of Homosexuality. In. *Pew research Global Attitudes Project.*

Rahman, Q., & Hull, M. S. (2005). An empirical test of the kin selection hypothesis for male homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, 34(4), 461-467.

Rieger, G., Linsenmeier, J. A. W., Gygax, L., & Bailey, J. M. (2008). Sexual orientation and childhood gender nonconformity: evidence from home videos. *Developmental Psychology*, 44(1), 46.

Schröder-Butterfill, E. (2006). The impact of kinship networks on old-age vulnerability in Indonesia. *Annales de démographie historique*, 139-163.

Taylor, J. G. (2003). Indonesia: peoples and histories. Yale University Press.

Vanderlaan, D. P., & Vasey, P. L. (2012). Relationship status and elevated avuncularity in Samoan fa'afafine. *Personal Relationships*, 19(2), 326-339.

Vasey, P. L., Parker, J. L., & VanderLaan, D. P. (2014). Comparative reproductive output of androphilic and gynephilic males in Samoa. *Archives of sexual behavior*, 43(2), 363-367.

Vasey, P. L., Pocock, D. S., & VanderLaan, D. P. (2007). Kin selection and male

androphilia in Samoan fa'afafine. *Evolution and Human Behavior,* 28(3), 159-167.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2007). Birth order and male androphilia in Samoan fa'afafine. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 1437-1442.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2009). Materteral and Avuncular Tendencies in Samoa A Comparative Study of Women, Men, and Fa'afafine. *Human Nature-an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, 20(3), 269-281.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2010a). An Adaptive Cognitive Dissociation Between Willingness to Help Kin and Nonkin in Samoan Fa'afafine. *Psychological Science*, 21(2), 292-297.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2010b). Avuncular tendencies and the evolution of male androphilia in Samoan fa'afafine. *Archives of sexual behavior,* 39(4), 821-830.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2010c). Monetary exchanges with nieces and nephews: a comparison of Samoan men, women, and fa'afafine. *Evolution and Human Behavior,* 31(5), 373-380.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2012). Sexual orientation in men and avuncularity in Japan: Implications for the Kin Selection Hypothesis. *Archives of sexual behavior,* 41(1), 209-215.

Wilson, E. O. (1975). Sociobiology: the new synthesis. Cambridge, Harvard University Press.

7. Figures and tables

Scale	Items (n)	Cronbach (α) – MHP individuals	Cronbach (α) – Heterosexuals	MHP individuals (mean ± SE)	Heterosexuals (mean ± SE)	W	P-value	Cohen's d
Avuncular tendencies	9	0.84	0.70	5.76 ± 0.99	5.34 ± 0.87	1687	0.005	0.45
Overal Generosity	11	0.70	0.35	4.57 ± 0.82	4.68 ± 0.57	1225.5	0.62	0.15
Neediness	6	0.72	0.73	3.59 ± 1.37	4.12 ± 1.23	979.5	0.04	0.41

Table 1: Family Relationship Scales: group means and standard errors, W values for Wilcoxon – Mann-Whitney tests, P values, and effect sizes (d)

Act	MHP individuals (mean ± SE)	Heterosexuals (mean ± SE)	W	P-value
Babysitting for an evening	5.66 ± 1.90	4.31 ± 2.10	1803	**0.0002**
Babysitting on a regular basis	4.46 ± 2.05	4.88 ± 1.70	1156.5	0.4144
Taking care of the children for a week while their parents are away	5.92 ± 1.51	5.59 ± 1.53	1483.5	0.1374
Buying toys for the children	6.46 ± 0.97	5.4 ± 1.50	1845.5	**<0.0001**
Tutoring one of the children in a subject you know well	5.41 ± 1.04	5.20 ± 1.10	1421	0.1868
Helping to expose the children to art and music	6.96 ± 1.67	6.73 ± 1.72	1400	0.3654
Contributing money for day care	5.45 ± 1.46	4.76 ± 1.74	1551.5	**0.03262**
Contributing money for the children's medical expenses	5.76 ± 1.33	5.80 ± 1.28	1237.5	0.7904
Contributing money for the children's education	5.74 ± 1.44	5.44 ± 1.67	1368.5	0.3973

Table 2: Individual Avuncular Tendencies subscale items for MHP and heterosexual individuals: group means and standard errors, W values for Wilcoxon-Mann-Whitney tests, and p values

Type of expense	Variable	MHP - Mean [±SD]	Heterosexuals - Mean [SD]	W Statistic*	P-value*
Gifts	mean money given	1329.02 [±2623.02]	239.93 [±357.64]	632.5	0.001
	total money given	1773.66 [± 4173.4]	306.94 [±618.43]	1750	0.001
Leisure time/Education	mean money given	357.73 [±766.62]	234.11 [±515.14]	375.5	0.41
	total money given	749.8 [±2113.54]	296.18 [±827.84]	1305.5	0.97
* test de Wilcoxon-Mann-Whitney					

Table 3: Differences in the money spent on the nephews and nieces

Independent variable	Money spent in	Probability to give money			
		β	se	X^2	P-value
Sexual orientation. MHP	Leisure time/Education	-0.86	0.58	2.22	0.14
Income		$5*10^{-04}$	$2*10^{-04}$	11.3	0.008
Number of nephews/nieces		0.03	0.03	0.76	0.38
Sexual orientation. MHP	Gifts	1.09	0.71	2.47	0.12
Income		$-8.5*10^{-05}$	$1.9*10^{-04}$	0.19	0.67
Number of nephews/nieces		$-5.6*10^{-02}$	$3.48*10^{-02}$	2.52	0.11

Table 4: Effects of several variables (Sexual orientation, Income, Number of nephews/nieces) on the propensity to give money, based on logistic regressions.

Independent variable	Measure	Money spent in	Amount of money spent*			
			β	se	F	P-value
Sexual orientation. MHP	*Mean amount of money spent*	Leisure time/Education	1.07	0.49	4.8	0.04
Income			$1.1*10^{-04}$	$1.3*10^{-04}$	0.69	0.41
Number of nephews/nieces			0.05	0.03	3.05	0.09
Sexual orientation. MHP		Gifts	0.93	0.40	5.37	0.02
Income			$2.7*10^{-04}$	$1.1*10^{-04}$	5.53	0.02
Number of nephews/nieces			-0.05	0.03	3.04	0.09
Sexual orientation. MHP	*Total amount of money spent*	Leisure time/Education	1.1	0.48	5.21	0.03
Income			$6.3*10^{-5}$	$1.3*10^{-4}$	0.25	0.63
Number of nephews/nieces			0.012	$3.1*10^{-2}$	0.15	0.70
Sexual orientation. MHP		Gifts	0.84	0.38	4.93	0.03
Income			$2.7*10^{-04}$	$1.1*10^{-04}$	6.45	0.01
Number of nephews/nieces			0.035	0.025	1.99	0.17
*only those that have given something are considered						

Table 5: Effects of several variables (Sexual orientation, Income, Number of nephews/nieces) on the amount of money given to the nephews and nieces, based on linear models.

8. Supplementary Materials

8.1. *Frequency of the grandparents' ethnic groups in the sample*

Ethnic group	Heterosexual individuals rank	frequency	MHP individuals rank	frequency
Sundanese	(1)	33.2	(1)	59.0
Javanese	(2)	23.5	(2)	17.5
Batak	(3)	17.8	(4)	6.5
Minangkabau	(4)	11.5	(6)	2.0
Chinese	(5)	3.4	-	-
Bugis	(6)	1.9	-	-
Sabu	(9)	1.4	-	-
Palembang	(9)	1.4	-	-
Betawi	(9)	1.4	(3)	7.5
Dutch	(12)	1	-	-
Arab	(12)	1	-	-
Acehnese	(12)	1	(13)	0.5
Rote	(15)	0.5	-	-
Maluku	(15)	0.5	-	-
Kalimantan	(15)	0.5	(13)	0.5
Minahasan	-	-	(6)	2.0
Malay	-	-	(8)	1.0
Bantenese	-	-	(8)	1.0
Half-Sunda, half-Java	-	-	(13)	0.5
Japanese	-	-	(13)	0.5
Flores	-	-	(13)	0.5

Table A1: Frequencies and ranks of the different ethnic groups represented in this sample (at the level of the grandparents).

8.2. *Compensation of the reproductive cost of MHP*

Nephews and nieces considered through	*Match**	C_{MHP}	C_{hetero}	S_{MHP}	S_{hetero}	R_{MHP}	R_{hetero}	*K [95%CI]*	*A*
Brothers	Y	-	-	-	-	-	-	-0.65 [-1.48; 0.19]	-0.23
Brothers	N	17	42	119	82	2.72	2.38	0.34 [-1.46; 2.15]	0.14
Sisters	N	17	42	198	193	3.96	3.71	0.25 [-2.27; 2.82]	0.067
All siblings	N	17	42	317	275	3.34	3.05	0.29 [-1.50; 2.11]	0.096
Brothers – children not considered	N	0	42	119	82	2.38	2.385	-0.005 [-1.72; 1.71]	-0.002

*Match for the number of older brothers (Y: yes; N: no)

Table A2: Estimations of the compensation of the reproductive cost of MHP. The estimations were obtained separately after considering the reproductive success of various classes of siblings (Brothers, Sisters, All siblings).

IV.Hypothèse d'hypergynie

IV Hypothèse d'hypergynie

Plusieurs hypothèses évolutionnistes ont été proposées pour expliquer l'émergence et le maintien de la PHM (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Hutchinson, 1959; Miller, 2000; Wilson, 1975). Cependant, les mécanismes proposés pourraient s'appliquer à d'autre espèces, or, la PHM semble absente chez les mammifères sauvages (Bagemihl, 1999; Bailey & Zuk, 2009). Il apparaît peu probable qu'un trait similaire à la PHM chez l'Homme n'ait pas été détecté en population animale. Une caractéristique spécifique des sociétés humaines doit donc permettre d'expliquer pourquoi la PHM ne semble avoir été sélectionnée que chez l'Homme. Une des caractéristiques spécifiques à l'Homme, est la stratification sociale. Il n'existe dans aucune autre espèce un système de classes sociales comprenant un nombre aussi important d'individus et dont l'appartenance de classe est aussi stable et héritable. Au sein de sociétés stratifiées, la majorité des mariages se font entre individus appartenant à la même classe. Ce phénomène est appelé endogamie de classe (Davis, 1941; Van Leeuwen & Maas, 2010). Les exceptions à ce patron majoritaire d'endogamie de classe sont dominées par un type de mariage appelé hypergynie qui correspond au mariage d'une femme à un homme de statut social supérieur à son propre statut de naissance (Boone, 1986; Davis, 1941; Dickemann, 1979; Wooding et al., 2004). Ce déséquilibre dans la mobilité de classe peut avoir des incidences importantes. En effet, il a été montré qu'un statut social élevé était associé à un meilleur succès reproductif (Betzig, 1992; Betzig, 1986; Betzig, 1993; Boone, 1986; Dickemann, 1979; Fieder & Huber, 2007; Fieder et al., 2005; Hopcroft, 2006; Mealey, 1985; Nettle & Pollet, 2008; Rickard et al., 2010; Skjærvø et al., 2011; Vandenberghe & Mesher, 1980; Voland, 1990; Weeden, Abrams, Green, & Sabini, 2006). Dans ce contexte, un trait qui favorise chez une femme la probabilité d'accéder, via un mariage hypergyne, à un statut social supérieur pourra être sélectionné, même s'il induit des coûts pléiotropiques. Les facteurs génétiques sexuellement antagonistes postulés pour expliquer l'évolution de la PHM, qui favorisent la PHM chez les hommes tout en

augmentant la fécondité des femmes apparentées (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004), pourraient être affectés par ce type de stratification sociale. Plusieurs études ont en effet montré un lien entre fécondité et des signaux détectables tels qu'une plus grande attractivité ou féminité (Durante & Li, 2009; Jasieńska et al., 2006; Jasieńska et al., 2004; Jokela, 2009; Law Smith et al., 2006; Lipson & Ellison, 1996; Pawlowski & Jasienska, 2008; Pflüger et al., 2012; Rhodes, 2006). Cette attractivité ou féminité plus élevée chez les femmes apparentées à des hommes ayant une PHM pourrait être un trait augmentant la probabilité de se marier de façon hypergyne.

Dans l'étude présentée ici, nous avons étudié comment la stratification en classes sociales ainsi que l'hypergynie affectent l'évolution d'un facteur sexuellement antagoniste tel que celui postulé pour la PHM, augmentant la fécondité chez les femmes et réduisant le succès reproducteur chez les hommes. L'exploration théorique de cette question a été réalisée par modélisation. Une approche analytique ainsi qu'une approche par simulation ont été utilisées. Ceci a permis de montrer que l'évolution d'un facteur sexuellement antagoniste favorisant la PHM était favorisée en société stratifiée s'il induisait une probabilité augmentée chez les femmes de se marier avec un homme de statut social plus élevé. Par ailleurs, si la stratification sociale et l'hypergynie sont des conditions nécessaires à l'émergence de la PHM, la présence ou l'absence de PHM devrait être liée au niveau de stratification. Cette hypothèse a été testée en utilisant des données issues de monographies anthropologiques consultées dans la base de données HRAF (Human Relations Area Files). Des indices de présence ou d'absence de PHM ont été récoltés pour 48 sociétés. Les indices d'absence de PHM étaient l'absence de concept, de mot pour décrire l'homosexualité, l'absence de cas observé, ou encore la conclusion de l'absence de PHM par l'anthropologue après avoir soulevé la question. Les informations sur le niveau de stratification ainsi que la zone géographique, la densité de population et l'existence de dieux moralisateurs ont été obtenues à partir du Standard Cross Cultural Sample. L'analyse de ces données a permis de montrer que la probabilité d'observer de la PHM augmentait avec le niveau de stratification sociale conformément à la prédiction de l'hypothèse d'hypergynie.

Evolution and Human Behavior 34 (2013) 155–163

Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Evolution and Human Behavior

journal homepage: www.ehbonline.org

Review Article

Human social stratification and hypergyny: toward an understanding of male homosexual preference

Julien Barthes [a,*], Bernard Godelle [a], Michel Raymond [b]

[a] ISEM-CNRS, University Montpellier II, Place Eugène Bataillon 34095, Montpellier Cedex 05, France
[b] CNRS, Institute of Evolutionary Sciences, CC 065, Place Eugène Bataillon, Montpellier, France

ARTICLE INFO

Article history:
Initial receipt 5 October 2012
Final revision received 21 January 2013

Keywords:
Male homosexual preference
Hypergyny
Social stratification
Darwinian paradox
Sexually antagonistic gene
Fertile sister effect

ABSTRACT

Male homosexual preference (MHP) challenges evolutionary thinking because the preference for male–male relationships is heritable, implies a fertility cost (lower offspring number), and is relatively frequent in some societies (2%–6% in Western countries) for a costly trait. Proximate explanations include the hypothesis of a "sexually antagonistic factor" in which a trait that increases fertility in females also promotes the emergence of MHP. Because no animal species is known to display consistent MHP in the wild (only transient and contextual homosexual behavior has been described), additional human-specific features must contribute to the maintenance of MHP in human populations. We built a theoretical model that revealed that, in a stratified society, a relatively high frequency of MHP could be maintained as a result of the social ascension of females signaling high fertility (hypergyny). Additional computer simulations confirmed that this result applies to populations with various numbers of classes, conditions of demographic regulation, and mating systems. The prediction that MHP is more prevalent in stratified societies was significantly supported in a sample of 48 societies for which the presence or absence of MHP has been anthropologically documented. More generally, any traits associated with up-migration are likely to be selected for in a stratified society and will be maintained by frequency dependence even if they induce a pleiotropic cost, such as MHP. These results offer a new perspective for understanding seemingly paradoxical traits in human populations.

© 2013 Elsevier Inc. All rights reserved.

1. Introduction

Male homosexual preference (MHP) is a poorly understood trait despite decades of research efforts. This trait challenges evolutionary thinking because the preference for male–male relationships is heritable (Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Kendler, Thornton, Gilman, & Kessler, 2000; Långström, Rahman, Carlström, & Lichtenstein, 2010), implies a lower offspring number and thus a reproductive cost (Bell & Weinberg, 1978; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rieger, Blanchard, Schwartz, Bailey, & Sanders, 2012), and is relatively frequent in some societies (2%–6% in Western countries, Berman, 2003). In addition, MHP has been documented in some human societies during several millennia (Crompton, 2003). The relatively high prevalence of an apparent deleterious and heritable trait suggests that a pleiotropic advantage must exist.

Several evolutionary explanations have been proposed to explain the maintenance of MHP in human populations. First, men displaying a homosexual preference could redirect their parental investment toward nephews and nieces, thereby compensating for their reduced direct reproductive expectations by increasing their inclusive fitness (Wilson, 1975). This kin selection hypothesis has received little empirical support in Western societies and is still debated (Bobrow & Bailey, 2001; Rahman & Hull, 2005; Vasey & VanderLaan, 2010). Second, overdominance has been proposed to explain the maintenance of MHP (MacIntyre & Estep, 1993). According to this hypothesis, a gene-inducing MHP in its homozygous form would be maintained because of a selective advantage provided by its heterozygous form. This hypothesis has been theoretically explored but has restricted conditions of where it is applicable (Gavrilets & Rice, 2006; Camperio-Ciani, Cermelli, & Zanzotto, 2008). The third hypothesis is drawn from the theory of sexually antagonistic selection (for a review, see Bonduriansky & Chenoweth, 2009). This hypothesis postulates that male homosexual preference could be genetically associated with a higher expected fertility in their female relatives. It has been supported by several independent studies (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Rahman et al., 2008; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; VanderLaan & Vasey, 2011; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012; but see Blanchard, 2011). In addition to these evolutionary explanations, a poorly understood "fraternal birth order effect" has been observed. Here, the probability of displaying a homosexual preference increases with the number of older brothers. This effect has been tentatively explained by assuming an increase in maternal immunity against male specific antigens during successive

* Corresponding author. Tel.: +33 4 67 14 46 15.
E-mail address: julien.barthes@univ-montp2.fr (J. Barthes).

1090-5138/$ – see front matter © 2013 Elsevier Inc. All rights reserved.
http://dx.doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2013.01.001

male pregnancies, leading to a modification in the developmental pathway of the brain (Blanchard & Bogaert, 1996; Vasey & VanderLaan, 2007; Bogaert & Shorska, 2011). The "fraternal birth order effect" may account for 15%–29% (Cantor, Blanchard, Paterson, & Bogaert, 2002; Blanchard & Bogaert, 2004) of the cases of MHP but is not sufficient to explain why homosexual preference also appears in firstborn children (Blanchard, 2011; Rieger et al., 2012). Furthermore, no clear reproductive advantage is known to be associated with the fraternal birth order effect. Why and how this effect could have evolved remains a puzzling question.

Interestingly, the above explanations could potentially operate in other species. It is necessary to make a clear distinction between *homosexual behavior* and *homosexual preference*. Homosexual behavior could be defined as non-exclusive same-sex sexual behavior in specific social contexts generally related to the paucity of accessible females. Male homosexual preference is the long-lasting preference for same-sex partners even if accessible females are present.

Male homosexual behaviors have been reported many times in animals (Bagemihl, 1999; Van Gossum, De Bruyn, & Stoks, 2005; MacFarlane, Blomberg, Kaplan, & Rogers, 2007; Bailey & Zuk, 2009), often with an age-specific expression (Bailey & Zuk, 2009). Homosexual behaviors have also been reported in humans under similar conditions, for example, when the access to females was restricted, as in prison (Sagarin, 1976), or when it was socially institutionalized. Institutionalized homosexual behaviors in humans have been described, for example, in Melanesia, where young men only became social adults after a compulsory period of semen ingestion, which is a prerequisite to later marry heterosexually (Herdt, 1993). If homosexual behavior is commonly reported in animals, it is interesting to note that no clear cases of exclusive *homosexual preference* (i.e., preference for same-sex partners even if opposite-sex partners are available) have been documented in any species observed in natural populations (excluding zoo and domesticated animals) (Bagemihl, 1999; Bailey & Zuk, 2009). Why MHP seems restricted to humans is currently unknown. We tested the hypothesis that specific features of human societies can explain the occurrence of MHP.

One of these specific features is the importance of social stratification in most human societies. Social stratification appeared in human societies when access to concentrated, predictable, defensible, and heritable resources was possible (Kaplan, Hooper, & Gurven, 2009), generally just after the rise of agriculture (Gupta, 2004). In a stratified society, populations are organized into different groups (or classes) in which people share similar socio-economic conditions. These groups can be ranked hierarchically depending on their access to resources (with more resources for the top class). This social inequality also affects the expected reproductive success of each group (with higher reproductive success associated with the top class) (Vandenberghe & Mesher, 1980; Betzig, 1986; Betzig, 1993; Nettle & Pollet, 2008; Rickard, Holopainen, Helama, Helle, Russell, & Lummaa, 2010). In all known highly stratified societies, past or present, the majority of marriages take place between people of the same social class (Davis, 1941; Van Leeuwen & Maas, 2010). Only a small proportion of marriages occur between classes. In these cases, the dominant pattern is hypergyny, that is, the union of a woman with a man of higher social status (Davis, 1941; Dickemann, 1979; Boone, 1986; Wooding et al., 2004). In stratified societies, there is a general reproductive advantage to migrating upwards; selection should therefore promote any trait increasing up-migration. Hypergyny presents the interesting possibility that a trait enhancing the probability of females marrying up could be selected for, even if this trait has an antagonistic effect in males. A likely candidate could be the heritable factor described above that would increase female fertility and decrease male reproductive value (e.g., by increasing the probability of displaying a homosexual preference). Here, "fertility" refers to the intrinsic ability to produce children either as a potential or a realized production. It is thus a component of the reproductive value of the individuals.

In this paper, we propose that social stratification and hypergyny could be the mechanisms favoring the emergence and maintenance of MHP in humans. These parameters have not been taken into account in the models of Gavrilets and Rice (2006) and Camperio-Ciani et al. (2008), which describe the evolution of genetic factors favoring the maintenance of MHP, nor in the abundant literature on MHP. If highly fertile females have a greater probability of up-migrating—according to the well-established link between fertility, femininity, and attractiveness (Buss, 2005; Jasienska, Lipson, Ellison, Thune, & Ziomkiewicz, 2006; Jokela, 2009; Singh, Dixson, Jessop, Morgan, & Dixson, 2010)—this could simultaneously promote the presence of males with lower expected direct reproductive success. Such a sex-antagonistic effect could lead to an intermediate equilibrium value that could potentially explain the observed prevalence of MHP. To investigate the validity of this verbal argument, a formal theoretical model was first built, describing the evolution of a sexually antagonistic gene in a two-class stratified society in the presence or absence of hypergyny. To further explore the different factors affecting the evolution of such a gene, an individual-based model was then built, taking into account a higher number of classes, and various hypergyny modalities. Finally, a strong prediction from these models was tested empirically using anthropological data.

2. Materials and methods

2.1. ESS model: effect of hypergyny

Our aim was to determine the conditions under which a rare mutant does not invade a population of resident alleles in a stratified society. This information would allow us to determine the evolutionary stable strategy (ESS). Let us consider a two-class stratified society with a resident genotype *aa* and a mutant genotype *Aa* (genotype *AA* is considered too rare). The model describes the evolution of the frequency of the mutant after one generation. The mutant allele slightly modifies three life history traits: hypergyny, i.e., the female probability to up-migrate (m); female fertility (f); and male heterosexual mating success (r). Allelic variation is assumed to occur along a one-dimensional gradient of genetic value (X) from high femininity (female: very fertile and attractive) to low femininity (female: weakly fertile and not attractive) values.

The r, f and m values are obtained from the genotypic value (X) as follows:

$$r = \frac{e^{-s*X}}{1+e^{-s*X}} \quad m = \frac{e^{s*X}}{1+e^{s*X}} \quad f = F_{\max}\frac{e^{s*X}}{1+e^{s*X}}, \tag{1}$$

with s being the parameter controlling the slope of the function linking the phenotype to the genotype and $F_{\max}$ being the maximal number of offspring.

The model passes through three successive stages: female up-migration, intra-class reproduction and demographic regulation. During the female up-migration stage, some females will migrate from the C2 class (lower class) to the C1 class (upper class). The probability of up-migrating depends on the genotype. Mutant females have a probability of up-migrating that differs from that of the resident female. Then, the population passes to the intra-class reproduction stage in which the couples reproduce. The number of offspring produced depends on the genotype of the females. Furthermore, the probability of a man finding a mate and transmitting his genes to the next generation also depends on his genotype. The last step is the demographic regulation stage in which the demographic excess of the upper class is poured into the lower class and the

demographic excess of the lower class is removed. For simplicity, all individuals are assumed to have the same survival rate to adulthood, and the sex ratio is balanced; it is then possible to solely consider females in the model without loss of information.

The initial situation is described by Ini_Y^Z, which is the number of females in class Z (C1 or C2) with the Y genotype (*aa* or *Aa*). The number of females is described by Mig_Y^Z after migration, by Rep_Y^Z after reproduction and by Reg_Y^Z after regulation.

The recurrence relation can thus be written:

$$\begin{pmatrix} \mathrm{Reg}^{C1}_{Aa(t+1)} \\ \mathrm{Reg}^{C2}_{Aa(t+1)} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathrm{Reg}^{C1}_{Aa(t)} \\ \mathrm{Reg}^{C2}_{Aa(t)} \end{pmatrix} \tag{2}$$

with

$$a = \frac{1}{2}\left(\frac{k\frac{r'}{r}}{\frac{r'}{r}+k-1} + \frac{f'}{f}\varphi\right) \qquad b = \frac{1}{2}\frac{(1-\varphi)}{\rho}\frac{f'm'}{fm}$$

$$c = \frac{1}{2}w\rho\left(\frac{k\frac{r'}{r}}{\frac{r'}{r}+k-1} + \varphi\frac{f'}{f}\right) \qquad d = \frac{1}{2}w(1-\varphi)\frac{f'm'}{fm} + \frac{1}{2}(1-w) \times \left(\frac{k\frac{r'}{r}}{\frac{r'}{r}+k-1} + (1+\mu)\frac{f'}{f} - \mu\frac{f'm'}{fm}\right)$$

and

$$\mu = \frac{m_0}{1-m_0}$$

$$\rho = \frac{\mathrm{Ini}^{C2}_{aa}}{\mathrm{Ini}^{C1}_{aa}}$$

$$\varphi = \frac{\mathrm{Ini}^{C1}_{aa}}{\mathrm{Ini}^{C1}_{aa} + m_0\mathrm{Ini}^{C2}_{aa}}.$$

The parameters m_0, w and k control the female up-migration basal rate (proportion of females that migrate from the lower class to the upper class), the demographic down-regulation rate (proportion of males and females that migrate from the upper class to the lower class), and the limit number of reproductive partners for men, respectively.

The dynamics of the mutant *Aa* genotype are driven by the highest eigenvalue λ of the matrix $\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$, which verifies:

$$\det\left[\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} - \lambda I\right] = 0 \tag{3}$$

(I: identity matrix)

If $\lambda > 1$, the mutant allele increases in frequency when rare. If $\lambda < 1$, the mutant allele approaches extinction. The limit condition of invasion is thus given by $\lambda = 1$ or:

$$(a-1)(d-1) = bc. \tag{4}$$

The mutant's life history traits are considered to be close to those of the resident. It is then possible to reduce Eq. (4) by a first-order approximation (see electronic supplementary material, available on the journal's Web site at www.ehbonline.org).

Thus, Eq. (4) becomes:

$$\alpha\frac{\delta r}{r} + \beta\frac{\delta f}{f} + \gamma\frac{\delta m}{m} = 0 \tag{5}$$

with

$$\alpha = (\varphi - w - w\varphi - 1)\left(\frac{1}{4k} - \frac{1}{4}\right)$$

$$\beta = \frac{1}{2}w + \frac{1}{4}(1-w)(1-\varphi)$$

$$\gamma = \frac{1}{2}w(1-\varphi) - \frac{1}{4}\mu(1-w)(1-\varphi)$$

(see electronic supplementary material, available on the journal's Web site at www.ehbonline.org).

Eq. (5) reduces to

$$\delta\ln\left(r^\alpha f^\beta m^\gamma\right) = 0, \tag{6}$$

which gives

$$r^\alpha f^\beta m^\gamma = K, \tag{7}$$

with K as a constant.

When r, f and m are replaced with their values as functions of the genotypic value (X) (see Eq. (1)) and with $V = e^{s*X}$, the following equation is obtained:

$$V^{\beta+\gamma}(1+V)^{-\alpha-\beta-\gamma} = K, \tag{8}$$

which means that the function $V^{\beta+\gamma}(1+V)^{-\alpha-\beta-\gamma}$ necessarily increases during the selective replacement of one allele by another: this is a Lyapunov function. The convergence stability equilibrium is obtained at the maximum of the Lyapunov function.

This maximum is obtained when the derivative of the Lyapunov function is zero, yielding

$$V = \frac{\beta+\gamma}{\alpha}. \tag{9}$$

Furthermore, Eq. (9) can be developed, and the following equation is obtained:

$$V = \frac{2kw + k\rho m_0\left(3w + 1 + (w-1)\frac{m_0}{1-m_0}\right)}{(-2w - \rho m_0 w - \rho m_0)(1-k)}. \tag{10}$$

Thus

$$X = \ln\left(\frac{2kw + k\rho m_0\left(3w + 1 + (w-1)\frac{m_0}{1-m_0}\right)}{(-2w - \rho m_0 w - \rho m_0)(1-k)}\right)/s, \tag{11}$$

with X being the genotypic value at equilibrium. The genotypic value (X) in Eq. (11) corresponds to the highest individual fitness for a given set of parameters (m_0, ρ, w, k) with the corresponding r^*, f^* and m^* values of the individual life history traits describing the ESS (see electronic supplementary material, available on the journal's Web site at www.ehbonline.org). Hypergyny was studied by varying the rate of females' up-migrating in a plausible range of values (0–0.1) (Wooding et al., 2004) in order to understand its effect on the genetic value of the population at equilibrium.

2.2. Simulation model

Individual-based models were then built to further scrutinize the effect of different parameters on the evolution of this sexually antagonistic gene and to take into account stochasticity. The aim was to confirm and extend the results obtained with the theoretical model. Various types of demographic regulation could be explored, and up-migration could be made dependent on or independent from

the individual genetic value. The individual-based models were made with the same structure as the theoretical model (code available upon request). For each generation, there are four successive steps: mutation, female up-migration, intra-class reproduction and demographic regulation.

Mutation: There is no genetic variation in the initial condition, but mutation generates random variation at each generation (see electronic supplementary material, available on the journal's Web site at www.ehbonline.org).

Female up-migration: In the female up-migration stage, some females will migrate from their social class to an upper social class. Two distinct cases of female up-migration have been explored: an indiscriminate migration (Fig. 1C), in which each female has the same probability of up-migrating, and a fertility-oriented migration (Fig. 1D), in which the probability m for a female to up-migrate increases with her genotypic value (as in the theoretical model; see Eq. (1)).

Intra-class reproduction: The genotype affects the r value, which determines the probability of a man finding a mate. An increase in the genotypic value decreases the probability of a man finding one or several mates. The number of children is calculated from the f value of the woman, which stems from the genotypic value (as in the theoretical model, see Eq. (1), and see electronic supplementary material, available on the journal's Web site at www.ehbonline.org).

Demographic regulation: Demographic regulation begins in the upper class. The individuals of the next generation are randomly drawn from the pool of all upper-class offspring. Those individuals who are not drawn at this stage are added to the pool of offspring from the class above and thus have a probability to be selected to enter a lower class. The same process applies to the middle class and then to the lower class. The individuals who are not chosen to enter the next generation are removed (see electronic supplementary material, available on the journal's Web site at www.ehbonline.org).

2.3. Anthropological data

Anthropological monographs from the Human Relations Area Files (eHRAF, http://www.yale.edu/hraf/) and Descola (1993) were analyzed for clues about the presence/absence of MHP. Additional information was gathered from Damas (1984), Ford and Beach (1951) and Berman (2003). Special attention has been paid to specifically identify homosexual preference. Positive clues included the description of individuals with MHP or certain forms of transvestism associated with homosexual preference (e.g., the "Berdache" or "Two-spirit" of North America or the "Hombre-mujer" of Central America), the existence of a word for MHP or the institutionalized expression of a "third gender" for individuals with MHP (e.g., the "Fa'afafine" of Samoa or the "Kathoey" of Thailand). Negative clues included the absence of a word or concept for homosexuality (see electronic supplementary material, available on the journal's Web site at www.ehbonline.org) or the direct conclusion of the anthropologist after having explicitly asked for the existence of homosexuality. Dubious cases (e.g., when homosexual behavior could not be unambiguously attributed to a homosexual preference) have not been considered further. The level of social stratification of each society has been gathered from the Standard Cross Cultural Sample (SCCS) using the variable V237. The degree of stratification of the different societies ranges from "no stratification," that is, no political authority beyond the local community, to "four levels" of stratification, that is, a large state. Several potentially confounding variables of the SCCS were also considered: geographical area (V200), population density (V64) and presence of moralizing gods (based on V238) (Roes & Raymond, 2003) (see electronic supplementary material, available on the journal's Web site at www.ehbonline.org). A logistic regression was performed with the presence/absence of MHP as the response variable and the level of stratification as the explanatory variables, as well as several putative confounding variables (geographical area, population density, and presence of moralizing gods). The data were analyzed by multimodel inference (Burnham & Anderson, 2002). The fit of all possible models was compared using the corrected Akaike information criterion (AICc) to calculate their Akaike weights. Model averaging was performed on all models by weighting the contribution of each model according to its Akaike weight (Hegyi & Garamszegi, 2011). The relative importance of each variable (sum of the Akaike weights of the model in which the variable appears) has been calculated to assess its explanatory power. The explained deviance of each model has been evaluated using the pseudo-R^2 (Crawley, 2007), and a weighted mean across all models, using the Akaike weight, was calculated to estimate the overall explained deviance. More classical methods of tests of significance were also performed for comparison. All analyses were conducted using R version 2.13.2.

3. Results

3.1. ESS model: effect of hypergyny

The equilibrium value of the sexually antagonistic gene was obtained from the theoretical model (Eq. (11)). The results demonstrated that in a stratified society, when hypergyny increased, the genetic value at equilibrium increased (Fig. 2). In a class-

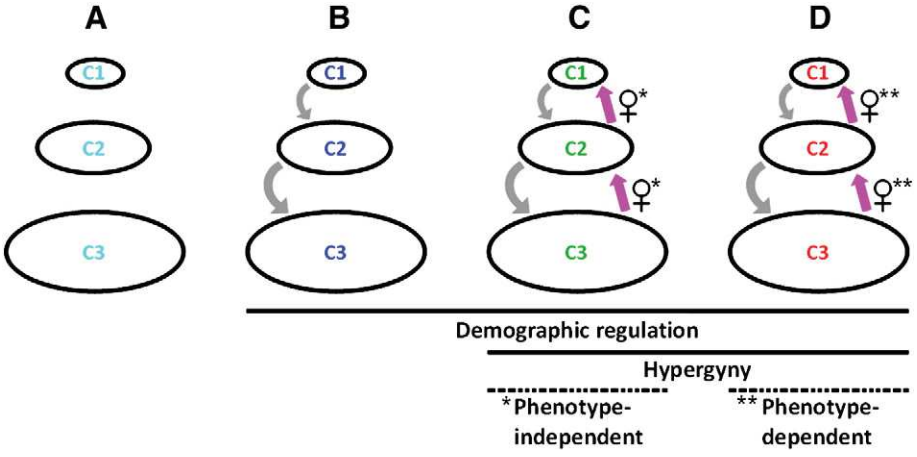


Fig. 1. Individual-based model: different connections between classes. (A) No link. (B) Demographic down-regulation only. (C) Demographic down-regulation and indiscriminate up-migration. (D) Demographic down-regulation and fertility-oriented up-migration. C1: upper class, C2: middle class, C3: lower class.

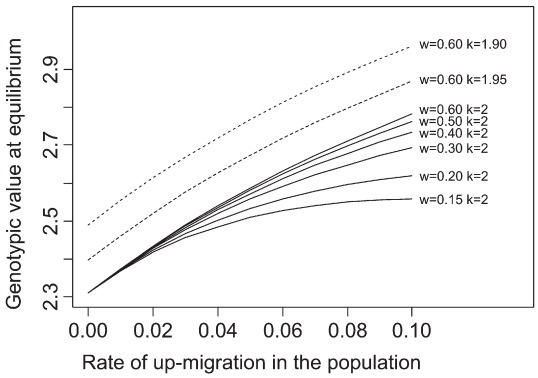


Fig. 2. Hypergyny and genotypic value at equilibrium. When the rate of female up-migration increases, the genotypic equilibrium shifts to a higher fertility value. The model was computed with the following parameter values: size of the lower class was twice the size of the upper class, and $s = 0.3$. The results are presented for different values of w (proportion of the lower class, after demographic regulation, composed of descendants of upper-class parents) and k (parameter limiting polygyny).

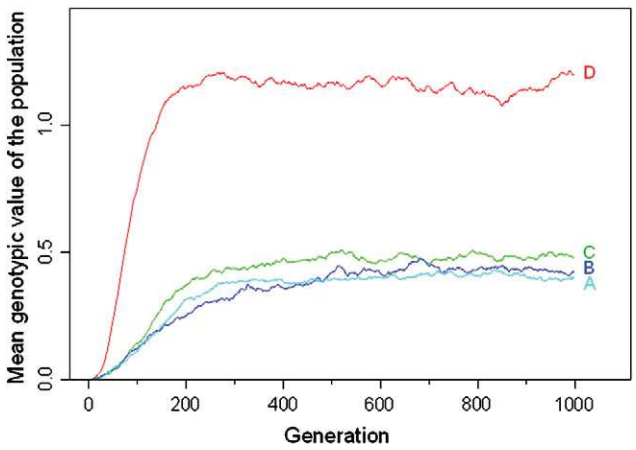


Fig. 3. Individual-based model: evolution of the mean genotypic value of the population. (A–D) Conditions depicted in Fig. 1. Class sizes of 2000, 4000, and 8000 individuals were entered for the upper, middle and lower classes, respectively. Each curve is the mean of 10 independent runs.

structured population, a gene for higher female fertility and attractiveness can therefore invade the population despite its negative effect on male reproduction.

The effect of the rate of hypergyny (m_0)—in a plausible range of values, from 0% to 10% (Wooding et al., 2004)—was explored under different conditions by varying the demographic regulation parameter (w), which controls the number of individuals migrating downward, from 0.15 to 0.6, and the parameter k, which limits the number of mating partners for men, from 1.01 to 2.5. The population size of the C2 class was twice that of the C1 class: $\rho = 2$. The parameter (s) controlling the slope of the function linking the phenotype to the genotype (for the female probability to up-migrate, the female fertility and the male heterosexual mating success) did not qualitatively affect the results (details not shown). In all cases, a shift toward higher fertility values was observed when the hypergyny rate increased (Fig. 2). This result means that stratification, together with discriminate hypergyny, allowed the selection of more fertile female phenotypes even if this selection induced a reproductive cost in men. In other words, the alleles of a sexually antagonistic gene promoting a higher fertility could have been selected for, thus producing MHP in some men.

4. Simulation model

4.1. Hypergyny

The simulation model showed that, in a three-class stratified society, the genetic value at equilibrium was approximately the same when the classes are i) not connected (Fig. 3A), ii) connected only by demographic down-regulation (Fig. 3B) or iii) connected by demographic down-regulation and female indiscriminate up-migration in which up-migrating females are chosen at random (Fig. 3C). The rate of female up-migration at each generation was 4%, a value that fell in the range of plausible values proposed by Wooding et al., (2004) on the basis of a genetic analysis of female inter-caste mobility in the Indian caste system. This measure in a system known for its social rigidity is, perhaps, in the lower part of the distribution of possible hypergyny values in stratified societies and could thus be considered conservative. Female indiscriminate up-migration resulted in an approximately 1.17-fold increase in the average equilibrium value (Fig. 3C). However, when the probability of up-migrating (keeping the rate of up-migration at 4%) depended on the genotypic value and thus more fertile females had a higher probability of up-migrating (Fig. 1D), an approximately 2.8-fold increase was observed (Fig. 3D), indicating that more fertile phenotypes were favored. Thus, the effect of hypergyny on the evolution of the sexually antagonistic gene depended on the characteristic that determined which females were chosen to up-migrate (fertility/femininity/attractiveness) and not solely on the demographic movement of females. The evolution of this antagonistic gene was therefore driven by its positive effect on up-migration.

As in the theoretical model, the simulation model showed that in a stratified society, discriminate hypergyny allowed for the selection of alleles of a sexually antagonistic gene promoting a higher fertility, even if it induced a reproductive cost in men.

4.2. Social stratification and hypergyny

The importance of social stratification was further scrutinized. The effect of the number of classes was studied, keeping the size of the population constant, by comparing three different cases: i) one class (6000 individuals), ii) two classes (3000 individuals each) connected by demographic down-regulation and female up-migration, and iii) three classes (2000 individuals each, connected as in the case of two classes). When the female up-migration did not depend on the genotype, there was no difference in the genetic equilibrium values among the three conditions, i.e., one, two or three classes. However, when the probability of female up-migration depended on their fertility (discriminate hypergyny), the equilibrium value for the two-class system was twice the value obtained for the one-class system; the value for the three-class system was not different from the value for the two-class system (see Figs. A1, A2 and A3 in electronic supplementary material, available on the journal's Web site at www.ehbonline.org).

Thus, social stratification was a necessary condition for the emergence of an allele of a sexually antagonistic gene promoting higher fertility. These data also confirm that the characteristic on which females are chosen to up-migrate, that is, fertility/femininity/attractiveness, was important for observing a selection for alleles promoting higher fertility, despite their pleiotropic cost.

4.3. Anthropological data

Using anthropological data for 48 societies worldwide (Fig. 4), the influence of several variables (level of stratification, geographical location, population density and presence of moralizing gods) on the probability of the occurrence of MHP was evaluated by multimodel inference. The relative importance of each variable (sum of the Akaike weights of the model in which the variable appears) revealed that the level of stratification had a probability higher than 0.97 of being in the best approximating model, indicating that it was important across the models considered. The averaged parameter estimate (β) for the

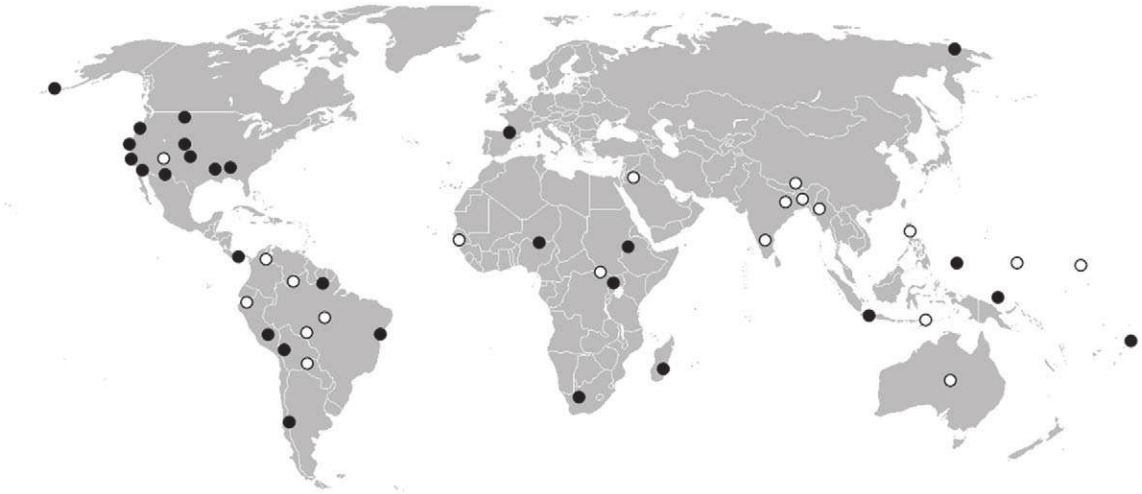


Fig. 4. Geographical distribution of the sampled societies. Full circles: societies with MHP; empty circles: societies without MHP. See Table A1 for details.

level of stratification was 1.63 (SE = 0.72). The probability of finding MHP in a given society increased with the level of stratification, with each additional level of stratification increasing the odds ratio by 5.1 (95% CI: 1.2–21.9). The effect of geographical area was also important (>0.90), principally because of the high prevalence of MHP among the indigenous peoples of North America, where there was a high acceptance of MHP, possibly due to its institutionalization under a third gender status (e.g., the "Berdache" or "Two-spirit," Callender & Kochems, 1983; Désy, 1978). The relative importance of the other variables was low (<0.28). The weighted value of the explained deviance was 35.4%.

These results are consistent with those obtained by testing the significance of the effect of the variables in the full model in terms of the level of stratification ($\chi^2 = 5.25$, $df = 1$, $P = 0.022$) and geographical area ($\chi^2 = 15.1$, $df = 5$, $P = 0.010$). The other variables did not have any significant effects (see electronic supplementary material, available on the journal's Web site at www.ehbonline.org). The full model explained 46% of the deviance.

5. Discussion

There are several examples in humans of the social environment affecting the evolution of biological traits (Gibbons, 2007; Perry et al., 2007; Itan, Powell, Beaumont, Burger, & Thomas, 2009). An influence of the social environment is most likely also the case for male homosexual preference (MHP), a notorious Darwinian paradox. We propose that, in a stratified society, females signaling a higher fertility (through a higher attractiveness) have a higher probability of marrying up. Thus, genetic factors promoting this higher female fertility are selected for, even if these factors have a sexually antagonistic cost in males (such as MHP).

The theoretical and individual-based models suggest that such a sexually antagonistic factor is indeed selected for in a stratified society in which hypergyny favors the up-migration of the most fertile females. The fact that both the theoretical model and a simulation-based model reached the same conclusion offers an interesting cross-validation. This sexually antagonistic factor confers the direct advantage of increasing fertility and the indirect advantage of increasing the probability of moving to a higher class, which leads to better access to resources. The cost for a male is a lower probability of finding a heterosexual mate for reproduction (a way to model MHP). Selection favors alleles with a higher female fertility and a low male heterosexual mating probability, resulting in a proportion of males that do not reproduce.

Hypergyny must be associated with the most fertile women because indiscriminate hypergyny provides no substantial change in the equilibrium value compared with the absence of hypergyny (Fig. 3). There is a large body of anthropological literature supporting discriminate hypergyny, which means that females who marry-up are particularly attractive (Ames, 1953; Betzig, 1986; Betzig, 1992). For example, in the Wolof society in Gambia: "The principal exception to [the] pattern of class rigidity is the socially accepted marriage between freeborn men and jam [lowest class] women. Such women, called 'tara', are selected for their beauty. They are regarded as wives, not concubines, and by virtue of their marriage with a freeborn person, they and their children attain freeborn status and are not discriminated against […] In any case, these marriages are rare, and only chiefs and other wealthy freeborn men can afford them; and none of these was observed to have more than two or three 'tara'. Marriage between a jam male and a freeborn female is prohibited." (Ames, 1953). Due to the link between attractiveness and fertility (Buss, 2005; Jasienska et al., 2006; Jokela, 2009; Singh et al., 2010), the prevalent discriminate hypergyny observed in stratified societies suggests that the most fertile females have a higher chance of marrying up.

The effect of social stratification was also studied by varying the number of class divisions with a constant total population size. The selection of more fertile alleles was only observed when there was more than one class; this result was only observed in the presence of fertility-oriented hypergyny. Increasing the number of classes from two to three did not change the results, suggesting that a two-class system with fertility-oriented hypergyny represents a minimum condition and that a higher class number will not qualitatively change the results. It is, however, possible that some ecological parameters have more quantitative impacts on the equilibrium value of female fertility, such as the carrying capacity of each class, the total amount of resources produced and the proportion of resources diverted from the lower strata toward the upper classes. Social rules may have an impact on this equilibrium value. For example, inheritance rules could favor one sex (generally males) or only one child (unigeniture), thus promoting social mobility (up or down) for the other siblings Furthermore, social rules can facilitate hypergyny, either by institutionalizing it or by enforcing the prohibition of males marrying up (e.g., the Wolof case above). Further work is needed to better appreciate the importance of these ecological and social parameters. In any case, the robust prediction from both the theoretical approach and the modeling is that the probability of observing MHP will be higher in a stratified society compared to a non-stratified society.

The anthropological data cited here are supportive of a higher probability of finding MHP in a stratified society, although there are some limitations. The present result is based on only 48 societies due to the scarcity of available data. It is important to keep in mind that the information used in this study is drawn from different ethnologists, who adhere to different schools of thought. The consideration given to the topic of homosexuality, as well as the set of theoretical ideas with which the researchers approached this topic, may have varied. Furthermore, the reports were not gathered at the same time; thus, each report reflected the particular situation of an ethnic group during a given period of time (Weston, 1993). Because the difference between homosexual preference (at least partially biologically induced) and homosexual behavior (socially promoted) had not yet been established, many anthropological reports could not be used to ascertain the presence or absence of MHP in a given society. This is particularly problematic because both types of homosexuality could have coexisted in a given society. Nevertheless, there are several firm cues suggesting the presence or absence of MHP. For the societies in which MHP was considered absent, some anthropologists reported that there was no word or concept for homosexuality. This result is most likely a strong argument supporting the absence of homosexuality (including MHP) from such societies. For example, this was the case for the Aka from Central Africa: "We asked Aka men about homosexuality and masturbation and were surprised that they were not aware of these practices, did not have terms for them and how difficult it was to explain both sexual practices. […] The Aka, in particular, had a difficult time understanding the concept and mechanics of same-sex relationships. No word existed and it was necessary to repeatedly describe the sexual act." (Hewlett & Hewlett, 2010). It is also possible that the probability of an anthropologist observing and reporting MHP in a society is dependent on the size of the group studied, which is not independent from the level of stratification. This possibility is particularly true because MHP is generally observed at a low frequency (e.g., 2%–6% in Western countries). However, the density of the population (a good proxy of the number of indigenous people met by the anthropologist) has been statistically controlled for, and the relative importance of this variable was very low (~0.23), suggesting that it had, at most, a very limited explanatory power. It is possible that other variables could confound the present result, although they remain to be identified and tested.

Social stratification is a recent phenomenon, which was only possible when resources could be accumulated and monopolized. This phenomenon has been documented since the rise of agriculture, that is, after 10,000 years BP in the Middle East and more recently in other areas (Gupta, 2004; Kaplan et al., 2009). This date represents fewer than 500 generations (considering a minimum generation time of 20 years) and perhaps fewer than 400 (with a generation time of 25 years). This is a sufficient period for positive selection to operate because several genes providing an adaptation to the new agriculture or husbandry-based diet have already been identified, such as the gene for lactose tolerance and the amylase gene amplification (Perry et al., 2007; Itan et al., 2009). Any pleiotropic cost associated with an adaptive gene is expected to be selected against, in particular with the occurrence of modifier factors (Kirkpatrick, 1996; Orr, 1998; Bonduriansky & Chenoweth, 2009). However, this selection takes place on a larger time frame (the cost-inducing gene must first be selected for) and is necessarily weaker (otherwise, the cost-inducing gene would not have been selected for in the first place). For example, after ca. 300 generations of selection in natural populations, a pleiotropic cost was still apparent for mosquitoes adapted to the presence of insecticide (Lenormand & Raymond, 2000; Raymond, Berticat, Weill, Pasteur, & Chevillon, 2001; Labbe, Sidos, Raymond, & Lenormand, 2009), although the selection coefficient for this example is perhaps not applicable in the case of humans. This suggests, nevertheless, that a time frame of 400–500 generations is most likely too short for a complete suppression of the pleiotropic cost associated with high female fertility. Thus, the recent modification of the human social environment, which is characterized by the emergence of stratification, explains MHP as a pleiotropic cost associated with high female fertility.

Because social stratification has appeared several times independently, it is possible that MHP has been selected for independently in the various stratified societies. This situation would be an example of convergent evolution, although it is currently difficult to test this hypothesis due to the paucity of data from non-occidental societies. A similar sexually antagonistic factor (VanderLaan & Vasey, 2011; VanderLaan et al., 2012) and a similar older brother effect have been described in Samoa, although an older sister effect has also been found (VanderLaan & Vasey, 2011), suggesting that slightly different determinants of MHP have been selected for in Samoa. A broader intercultural comparison is required to settle this point. No current theory is able to explain why MHP is not documented in wild animals (Bagemihl, 1999; Bailey & Zuk, 2009) or why MHP seems to be absent from some human societies (e.g., Hewlett and Hewlett (2010). The present results suggest that homosexual preference could be found in animals, particularly in a situation where a high female fertility has been selected for. Sexually antagonistic factors are readily apparent when selection on pleiotropic traits occurs. One example is the artificial selection for high or low levels of testosterone in the bank vole leading to a sexually antagonistic effect on fitness (Mills, Koskela, & Mappes, 2012); there are many other examples in various laboratory animals (Rice, 1992; Chippindale, Gibson, & Rice, 2001) and in natural populations of animals, such as the cricket (Fedorka & Mousseau, 2004), adder (Forsman, 1995), lizard (Calsbeek & Sinervo, 2004), soay sheep (Robinson, Pilkington, Clutton-Brock, Pemberton, & Kruuk, 2006) and red deer (Foerster, Coulson, Sheldon, Pemberton, Clutton-Brock, & Kruuk, 2007). Thus, we would expect to observe male homosexual preference when a recent selection for high female fertility has taken place. The possible paucity of such recent changes in selection in the wild most likely explains why male homosexual preference has not been described yet. However, high fertility is certainly one trait under strong selection in domesticated animals, and large pleiotropic costs would be expected. Why male homosexual preference is not commonly observed in the various domesticated animals (Roselli, Resko, & Stormshak, 2002) remains to be understood. One possibility is that such a trait was strongly selected against due to the cost of raising non-reproductive males, thus accelerating the selection of cost modifiers. In addition, the number of generations since the beginning of domestication, in most cases, is far more than 1000; for example, sheep were domesticated approximately 11,000 years ago (Kijas, Lenstra, Hayes, Boitard, Porto Neto, et al., 2012). When considering a generation time of 3.5 years—the time to reach maturity plus the gestation period of the mouflon *Ovis orientalis* (cf. Festa-Bianchet in http://www.arkive.org/mouflon/ovis-orientalis/)—this would represent more than 3000 generations. This rough estimation can be considered conservative because the generation time of the Mouflon is greater than that of the domestic sheep.

The three approaches used here, namely formal modeling, individual-based modeling, and anthropological data, all support the importance of social stratification and hypergyny in a better understanding of male homosexual preference.

This solution to the Darwinian paradox offers a new way to understand why MHP is found in some human societies and not in others and why it seems hard to find a similar phenomenon in wild animals. More generally, any traits (e.g., behavioral or cognitive traits) increasing the chance of up-migrating, for males or females, will be selected for, even if these traits are costly. If the increase in fitness obtained by up-migrating is high enough, the trait promoting this upward migration will increase in frequency and will be maintained by frequency dependence as long as cost modifiers are not selected

for. Thus, in the human population, we expect to observe many polymorphic traits, which are best understood by considering the recent occurrence of a stratified society.

Supplementary Materials

Supplementary data to this article can be found online at http://dx.doi.org/10.1016/j.arth.2012.07.004.

Acknowledgment

We are very grateful to Christiane Cunnar for access to the HRAF database, Charlotte Faurie, Alexandra Alvergne, Pierre-André Crochet and two anonymous reviewers for useful comments on the manuscript, and Valérie Durand for bibliographic help. Contribution ISEM 2013-015.

References

Ames, D. W. (1953). *Plural marriage among the Wolof in the Gambia: With a consideration of problems of marital adjustment and patterned ways of resolving tensions.* Anthropology: Northwestern University, Evanston.
Bagemihl, B. (1999). *Biological exuberance.* New York: St Martin's Press.
Bailey, J. M., Dunne, M. P., & Martin, N. G. (2000). Genetic and environmental influences on sexual orientation and its correlates in an Australian twin sample. *Journal of Personality and Social Psychology*, *78*, 524–536.
Bailey, N. W., & Zuk, M. (2009). Same-sex sexual behavior and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*, 439–446.
Bell, A. P., & Weinberg, M. S. (1978). *Homosexualities: A study of diversity among men and women.* New York: Simon and Schuster.
Berman, L. A. (2003). *The puzzle. Exploring the evolutionary puzzle of male homosexuality.* Wilmette: Godot Press.
Betzig, L. L. (1986). *Despotism and differential reproduction. A Darwinian view of history.* New York: Aldine.
Betzig, L. (1992). Roman polygyny. *Ethology and Sociobiology*, *13*, 309–349.
Betzig, L. L. (1993). Sex, succession, and stratification in the first six civilisations: How powerful men reproduced, passed power on to their sons, and used power to defend their wealth, women, and children. In L. Ellis (Ed.), *Social stratification and socioeconomic inequality. Volume 1: A comparative biosocial analysis* (pp. 37–74). Westport: Praeger Publishers.
Blanchard, R. (2011). Fertility in the mothers of firstborn homosexual and heterosexual men. *Archives of Sexual Behavior*, *41*, 551–556.
Blanchard, R., & Bogaert, A. F. (1996). Homosexuality in men and number of older brothers. *The American Journal of Psychiatry*, *153*, 27–31.
Blanchard, R., & Bogaert, A. F. (2004). Proportion of homosexual men who owe their sexual orientation to fraternal birth order: An estimate based on two national probability samples. *American Journal of Human Biology*, *16*, 151–157.
Bobrow, D., & Bailey, J. M. (2001). Is male homosexuality maintained via kin selection? *Evolution and Human Behavior*, *22*, 361–368.
Bogaert, A. F., & Shorska, M. (2011). Sexual orientation, fraternal birth order, and the maternal immune hypothesis: A review. *Frontiers in Neuroendocrinology*, *32*, 247–254.
Bonduriansky, R., & Chenoweth, S. F. (2009). Intralocus sexual conflict. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*, 280–288.
Boone, J. L. (1986). Parental investment and elite family structure in preindustrial states: a case study of late medieval-early modern Portuguese genealogies. *American Anthropologist*, *88*, 859–878.
Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information—theoretic approach* (Second Edition). New York: Springer-Verlag.
Buss, D. M. (2005). *The handbook of evolutionary psychology.* Hoboken: Wiley.
Callender, C., & Kochems, L. M. (1983). The North-American Berdache. *Current Anthropology*, *24*, 443–470.
Calsbeek, R., & Sinervo, B. (2004). Within-clutch variation in offspring sex determined by differences in sire body size: cryptic mate choice in the wild. *Journal of Evolutionary Biology*, *17*, 464–470.
Camperio-Ciani, A., Cermelli, P., & Zanzotto, G. (2008). Sexually antagonistic selection in human male homosexuality. *PLoS One*, *3*, 6.
Camperio-Ciani, A., Corna, F., & Capiluppi, C. (2004). Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings of the Royal Society London, B*, *271*, 2217–2221.
Cantor, J. M., Blanchard, R., Paterson, A. D., & Bogaert, A. F. (2002). How many gay men owe their sexual orientation to fraternal birth order? *Archives of Sexual Behavior*, *31*, 63–71.
Chippindale, A. K., Gibson, J. R., & Rice, W. R. (2001). Negative genetic correlation for adult fitness between sexes reveals ontogenetic conflict in Drosophila. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *98*, 1671–1675.
Crawley, M. J. (2007). *The R book.* Chichester, England: Wiley Publishing.
Crompton, L. (2003). Homosexuality and civilization. Cambridge, Massachussetts, and London, England: The Belknap Press of Harvard University Press.
Damas, D. (1984). *Handbook of North American Indians: arctic.* Washington: Smithsonian Institution.
Davis, K. (1941). Intermarriage in Caste societies. *American Anthropologist*, *43*, 376–395.
Descola, P. (1993). *Les lances du crépuscule.* Paris: Pocket.
Désy, P. (1978). *L'homme-femme. Libre—politique, anthropologie, philosophie*, *78*, 57–102.
Dickemann, M. (1979). Female infanticide, reproductive strategies, and social stratification: a preliminary model. In N. A. Chagnon, & W. Irons (Eds.), *Evolutionary biology and human social behavior: An anthropological perspective* (pp. 321–367). North Scituate: Duxbury Press.
Fedorka, K. M., & Mousseau, T. A. (2004). Female mating bias results in conflicting sex-specific offspring fitness. *Nature*, *429*, 65–67.
Foerster, K., Coulson, T., Sheldon, B. C., Pemberton, J. M., Clutton-Brock, T. H., & Kruuk, L. E. B. (2007). Sexually antagonistic genetic variation for fitness in red deer. *Nature*, *447*, 1107-U9.
Ford, C. S., & Beach, F. A. (1951). *Patterns of sexual behavior.* New York: Harper & Row.
Forsman, A. (1995). Opposing fitness consequences of colons pattern in male and female snakes. *Journal of Evolutionary Biology*, *8*, 53–70.
Gavrilets, S., & Rice, W. R. (2006). Genetic models of homosexuality: Generating testable predictions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, *273*, 3031–3038.
Gibbons, A. (2007). Food for thought: Did the first cooked meals help fuel the dramatic evolutionary expansion of the human brain? *Science*, *316*, 1558–1560.
Gupta, A. K. (2004). Origin of agriculture and domestication of plants and animals linked to early Holocene climate amelioration. *Current Science*, *87*, 54–59.
Hegyi, G., & Garamszegi, L. Z. (2011). Using information theory as a substitute for stepwise regression in ecology and behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*, 69–76.
Herdt, G. H. (1993). *Ritualized homosexuality in Melanesia.* Oxford: University of California Press.
Hewlett, B. S., & Hewlett, B. L. (2010). Sex and searching for children among Aka foragers and Ngandu farmers of Central Africa. *African Study Monographs*, *31*, 107–125.
Iemmola, F., & Camperio-Ciani, A. (2009). New evidence of genetic factors influencing sexual orientation in men: Female fecundity increase in the maternal line. *Archives of Sexual Behavior*, *38*, 393–399.
Itan, Y., Powell, A., Beaumont, M. A., Burger, J., & Thomas, M. G. (2009). The origins of lactase persistence in Europe. *PLoS Computational Biology*, *5*.
Jasienska, G., Lipson, S. F., Ellison, P. T., Thune, I., & Ziomkiewicz, A. (2006). Symmetrical women have higher potential fertility. *Evolution and Human Behavior*, *27*, 390–400.
Jokela, M. (2009). Physical attractiveness and reproductive success in humans: Evidence from the late 20th century United States. *Evolution and Human Behavior*, *30*, 342–350.
Kaplan, H. S., Hooper, P. L., & Gurven, M. (2009). The evolutionary and ecological roots of human social organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, *364*, 3289–3299.
Kendler, K. S., Thornton, L. M., Gilman, S. E., & Kessler, R. C. (2000). Sexual orientation in a US national sample of twin and nontwin sibling pairs. *The American Journal of Psychiatry*, *157*, 1843–1846.
Kijas, J. W., Lenstra, J. A., Hayes, B., Boitard, S., Porto Neto, L. R., et al. (2012). Genome-wide analysis of the world's sheep breeds reveals high levels of historic mixture and strong recent selection. *PLoS Biologyl*, *10*.
Kirkpatrick, M. (1996). Genes and adaptation: A pocket guide to the theory. In M. R. Rose, & G. V. Lauder (Eds.), *Adaptation* (pp. 125–146). San Diego: Academic Press.
Labbe, P., Sidos, N., Raymond, M., & Lenormand, T. (2009). Resistance gene replacement in the mosquito culex pipiens: Fitness estimation from long-term cline series. *Genetics*, *182*, 303–312.
Långström, N., Rahman, Q., Carlström, E., & Lichtenstein, P. (2010). Genetic and environmental effects on same-sex sexual behavior: A population study of twins in Sweden. *Archives of Sexual Behavior*, *39*, 75–80.
Lenormand, T., & Raymond, M. (2000). Analysis of clines with variable selection and variable migration. *American Naturalist*, *155*, 70–82.
MacFarlane, G. R., Blomberg, S. P., Kaplan, G., & Rogers, L. 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.
MacIntyre, F., & Estep, K. W. (1993). Sperm competition and the persistence of genes for male homosexuality. *Biosystems*, *31*, 223–233.
Mills, S. C., Koskela, E., & Mappes, T. (2012). Intralocus sexual conflict for fitness: Sexually antagonistic alleles for testosterone. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*, 1889–1895.
Nettle, D., & Pollet, T. V. (2008). Natural selection on male wealth in humans. *The American Naturalist*, *172*, 658–666.
Orr, H. A. (1998). The population genetics of adaptation: the distribution of factors fixed during adaptive evolution. *Evolution*, *52*, 935–949.
Perry, G. H., Dominy, N. J., Claw, K. G., Lee, A. S., Fiegler, H., Redon, R., Werner, J., Villanea, F. A., Mountain, J. L., Misra, R., Carter, N. P., Lee, C., & Stone, A. C. (2007). Diet and the evolution of human amylase gene copy number variation. *Nature Genetics*, *39*, 1256–1260.
Rahman, Q., Collins, A., Morrison, M., Orrells, J. C., Cadinouche, K., Greenfield, S., & Begum, S. (2008). Maternal inheritance and familial fecundity factors in male homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, *37*, 962–969.
Rahman, Q., & Hull, M. S. (2005). An empirical test of the kin selection hypothesis for male homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, *34*, 461–467.
Raymond, M., Berticat, C., Weill, M., Pasteur, N., & Chevillon, C. (2001). Insecticide resistance in the mosquito Culex pipiens: What have we learned about adaptation? *Genetica*, *112*, 287–296.
Rice, W. R. (1992). Sexually antagonistic genes—Experimental-evidence. *Science*, *256*, 1436–1439.

Rickard, I. J., Holopainen, J., Helama, S., Helle, S., Russell, A. F., & Lummaa, V. (2010). Food availability at birth limited reproductive success in historical humans. *Ecology*, *91*, 3515–3525.
Rieger, G., Blanchard, R., Schwartz, G., Bailey, J. M., & Sanders, A. R. (2012). Further data concerning Blanchard's (2011) "Fertility in the Mothers of Firstborn Homosexual and Heterosexual Men". *Archives of Sexual Behavior*, *41*, 529–531.
Robinson, M. R., Pilkington, J. G., Clutton-Brock, T. H., Pemberton, J. M., & Kruuk, L. E. B. (2006). Live fast, die young: Trade-offs between fitness components and sexually antagonistic selection on weaponry in Soay sheep. *Evolution*, *60*, 2168–2181.
Roes, F. L., & Raymond, M. (2003). Belief in moralizing gods. *Evolution and Human Behavior*, *24*, 126–135.
Roselli, C. E., Resko, J. A., & Stormshak, F. (2002). Hormonal influences on sexual partner preference in rams. *Archives of Sexual Behavior*, *31*, 43–49.
Sagarin, E. (1976). Prison homosexuality and its effect on post-prison sexual-behavior. *Psychiatry-Interpersonal and Biological Processes*, *39*, 245–257.
Singh, D., Dixson, B. J., Jessop, T. S., Morgan, B., & Dixson, A. F. (2010). Cross-cultural consensus for waist-hip ratio and women's attractiveness. *Evolution and Human Behavior*, *31*, 176–181.
Van Gossum, H., De Bruyn, L., & Stoks, R. (2005). Reversible switches between male–male and male–female mating behaviour by male damselflies. *Biology Letters*, *1*, 268–270.
Van Leeuwen, M. H. D., & Maas, I. (2010). Historical studies of social mobility and stratification. *Annual Review of Sociology*, *36*, 429–451.
Vandenberghe, P. L., & Mesher, G. M. (1980). Royal incest and inclusive fitness. *American Ethnologist*, *7*, 300–317.
VanderLaan, D. P., Forrester, D. L., Petterson, L. J., & Vasey, P. L. (2012). Offspring production among the extended relatives of Samoan men and fa'afafine. *PLoS One*, *7*, 4.
VanderLaan, D. P., & Vasey, P. L. (2011). Male sexual orientation in independent Samoa: Evidence for fraternal birth order and maternal fecundity effects. *Archives of Sexual Behavior*, *40*, 495–503.
Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2007). Birth order and male androphilia in Samoan fa'afafine. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*, 1437–1442.
Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2010). Monetary exchanges with nieces and nephews: a comparison of Samoan men, women, and fa'afafine. *Evolution and Human Behavior*, *31*, 373–380.
Weston, K. (1993). Lesbian/Gay studies in the house of anthropology. *Annual Review of Anthropology*, *22*, 339–367.
Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge: Harvard University Press.
Wooding, S., Ostler, C., Prasad, B. V. R., Watkins, W. S., Sung, S., Bamshad, M., & Jorde, L. B. (2004). Directional migration in the Hindu castes: Inferences from mitochondrial, autosomal and Y-chromosomal data. *Human Genetics*, *115*, 221–229.

Electronic Supporting Materials

I. Formal model

1. Recurrence relation

Female up-migration:

Class 1:

$$Mig_{aa}^{C1} = Ini_{aa}^{C1} + m_o\, Ini_{aa}^{C2} \quad \text{(A1)}$$

$$Mig_{Aa}^{C1} = Ini_{Aa}^{C1} + m_o \frac{m'}{m} Ini_{Aa}^{C2} \quad \text{(A2)}$$

Class 2:

$$Mig_{aa}^{C2} = \left(1 - m_o\right) Ini_{aa}^{C2} \quad \text{(A3)}$$

$$Mig_{Aa}^{C2} = \left(1 - m_o \frac{m'}{m}\right) Ini_{Aa}^{C2} \quad \text{(A4)}$$

where m_0 is the basal rate of female up-migration of the population, and m' and m are the mutant and resident parameters, respectively, for female up-migration.

Reproduction:

Class 1:

$$Rep_{aa}^{C1} \approx \frac{1}{2} ff_{C1} Mig_{aa}^{C1} \quad \text{(A5)}$$

$$Rep_{Aa}^{C1} \approx \frac{1}{2}\left[\frac{1}{2} ff_{C1} \frac{k\frac{r'}{r}}{\frac{r'}{r} + k - 1} \frac{Ini_{Aa}^{C1}}{Ini_{aa}^{C1}} Mig_{aa}^{C1} + \frac{1}{2} ff_{C1} Mig_{Aa}^{C1}\right] \quad \text{(A6)}$$

Class 2:

$$Rep_{aa}^{C2} \approx \frac{1}{2} ff_{C2} Mig_{aa}^{C2} \quad \text{(A7)}$$

$$Rep_{Aa}^{C2} \approx \frac{1}{2}\left[\frac{1}{2} ff_{C2} \frac{k\frac{r'}{r}}{\frac{r'}{r}+k-1} \frac{Ini_{Aa}^{C2}}{Ini_{aa}^{C2}} Mig_{aa}^{C2} + \frac{1}{2} ff_{C2} Mig_{Aa}^{C2}\right] \quad \text{(A8)}$$

where f_{C1} and f_{C2} are parameters that modify the fertility of the women of the upper and lower classes, f' and f are the mutant and resident parameters for female fertility, and r' and r are the mutant and resident parameters for male mating success. The parameter k is introduced to limit the number of possible mating partners for men.

***Regulation*:**

Class 1:

$$Reg_{aa}^{C1} \approx Ini_{aa}^{C1} \quad \text{(A9)}$$

$$Reg_{Aa}^{C1} = Ini_{aa}^{C1} \frac{Rep_{Aa}^{C1}}{Rep_{aa}^{C1}} \quad \text{(A10)}$$

Class 2:

$$Reg_{aa}^{C2} \approx Ini_{aa}^{C2} \quad \text{(A11)}$$

$$Reg_{Aa}^{C2} = Ini_{aa}^{C2}\left[w\frac{Rep_{Aa}^{C1}}{Rep_{aa}^{C1}} + (1-w)\frac{Rep_{Aa}^{C2}}{Rep_{aa}^{C2}}\right] \quad \text{(A12)}$$

The parameter w controls the proportion of lower-class members who are direct descendants of upper-class parents (after demographic regulation).

2. Reduction of the eq. 4

To reduce eq. 4 by a first order approximation. Explicit expressions of a, b, c and d are first replaced in eq. 4, and the following approximations (A13 to A20) are used:

$$\frac{k\frac{r'}{r}}{\frac{r'}{r}+k-1} = \frac{k\frac{r+dr}{r}}{\frac{r+dr}{r}+k-1} \approx 1 + \frac{dr}{r}\left(1-\frac{1}{k}\right) \quad \text{(A13)}$$

$$\frac{f'}{f} = \frac{f+df}{f} = 1 + \frac{df}{f} \quad \text{(A14)}$$

$$\left(\frac{k\frac{r'}{r}}{\frac{r'}{r}+k-1}\right)^2 \approx \left(1+\frac{dr}{r}\left(1-\frac{1}{k}\right)\right)^2 \approx 1+2\frac{dr}{r}\left(1-\frac{1}{k}\right) \quad \text{(A15)}$$

$$\left(\frac{f'}{f}\right)^2 \approx 1+2\frac{df}{f} \quad \text{(A16)}$$

$$\frac{k\frac{r'}{r}}{\frac{r'}{r}+k-1}\frac{f'}{f} \approx \left(1+\frac{dr}{r}\left(1-\frac{1}{k}\right)\right)\left(1+\frac{df}{f}\right) \approx 1+\frac{dr}{r}\left(1-\frac{1}{k}\right)+\frac{df}{f} \quad \text{(A17)}$$

$$\frac{f'm'}{fm} \approx 1+\frac{dm}{m}+\frac{df}{f} \quad \text{(A18)}$$

$$\left(\frac{f'}{f}\right)^2\frac{m'}{m} \approx \left(1+2\frac{df}{f}\right)\left(1+\frac{dm}{m}\right) \approx 1+2\frac{df}{f}+\frac{dm}{m} \quad \text{(A19)}$$

$$\frac{k\frac{r'}{r}}{\frac{r'}{r}+k-1}\frac{f'm'}{fm} \approx 1+\frac{dr}{r}\left(1-\frac{1}{k}\right)+\frac{df}{f}+\frac{dm}{m} \quad \text{(A20)}$$

3. Alternative way to obtain α, β and γ

The α, β and γ terms can also be obtained by taking the derivatives of the determinant of the transformation matrix with respect to the term they affect and by substituting the *r*, *f* and *m* values in this derivative with 1. The values of the α, β and γ terms have been verified using this alternative method with Mathematica 5.

4. Evolutionary stable strategy

The highest eigenvalue of the matrix in eq. 2 is obtained from $(a-\lambda)(d-\lambda)-bc=0$ (A21).

From this equation, the discriminant is calculated, yielding $\Delta=(-a-d)^2-4(ad-bc)$ (A22).

Thus, the highest eigenvalue of the matrix is $\lambda = \frac{(a+d) + \sqrt{\Delta}}{2}$ (A23).

It is then possible to determine, for a resident population with a genotypic value maximizing individual fitness, whether a mutant with a different genotypic value can increase its frequency when rare.

If $\lambda > 0$, the mutant increases in frequency, yielding a polymorphic population. If $\lambda < 0$, the mutant goes to extinction, and the resident population has achieved an ESS. Every resident population with a genotypic value that maximizes individual fitness at equilibrium for a given set of parameters (in the range explored) satisfies $\lambda < 0$ and thus cannot be invaded by any other mutant allele (this is an ESS).

We can therefore conclude that, in a stratified society, phenotype-dependent hypergyny produces a shift towards a more feminized genotypic value of a sexually antagonistic gene, despite the associated cost in the direct reproductive success of a subset of men. The same result is found when this theoretical model is extended to three classes.

This theoretical model is different from Gavrilets & Rice (2006), which consider only one homogeneous population. Our aim is to test whether social stratification and hypergyny favor more feminizing alleles of a sexually antagonistic gene.

II. Individual-based model

Mutation. When a gene is mutated, the new allele value is drawn from a logit function centered on its pre-mutation value. The mutation rate does not affect the nature of the results (details not shown). A mutation rate of 0.01 has been used.

Intra-class reproduction. The number of children is drawn from a Poisson distribution with

parameter $\lambda = f.f_Z$, where f_Z is a parameter that modifies the fertility of women in class Z (with value C1, C2 or C3). The *f* value is obtained from the genotypic value.

Demographic regulation. The size of the population does not affect the nature of the results (details not shown).

III. Anthropological data

Data were collected for 48 societies from the Human Relations Area Files (eHRAF) and the Standard Cross Cultural Sample (SCCS). Additional information was obtained from other specific sources (Damas, 1984; Descola, 1993; Ford & Beach, 1951; Berman, 2003). Inclusion in the analysis required information on the presence/absence of MHP, the level of stratification and other confounding variables (Table A1). Anthropological texts in the eHRAF database were analyzed for clues about the **presence/absence of MHP**, including linguistic evidence when available (in some societies, there is no word or concept for homosexuality).

Examples of absence of MHP

- in the Alorese: *"The fact is that homosexuality as such is not known either among women or men…"*, p. 180 from Du Bois, Kardiner & Oberholzer, 1944. *The people of Alor: a social-psychological study of an East Indian Island*, Univ. of Minnesota Press

- in the Akan: *"Only heterosexual relationships are acceptable. Celibacy, homosexuality and lesbianism are not socially recognized in Bono society and there are no words in Bono-Twi for any of these concepts. [...] the entire idea of homosexual activity is unknown and appears to be beyond the scope of reality for the Bono."*, p. 31 from Warren, 1975. *The Techiman-Bobo of Ghana: an ethnography of an Akan society, Kendall/Hunt Publishing Company*

- in the Lepcha: *"There is no sort of overt homosexuality or even physical intimacy in the*

relationship. The Lepchas have almost completely separated the notions of love and sex; they use the same word to say they 'love' their friends, their parents and their wives; sexual activity is always referred to in direct and unambiguous terms. Homosexuality is a meaningless concept for them.", p.120 from Gorer, 1938. *Himalayan village: an account of the Lepchas of Sikkim*, Michael Joseph, Ltd

- in the Ifugao: *"Throughout my eight and a half years in Ifugaoland my house was a boys' agamang. [...] Masturbation and sexual perversions are absent—at least I am sure about the latter. There is no positive evidence for the former and no word for either."*, p. 10 from Barton, 1938. *Philippine pagans: the autobiographies of three Ifugaos*, George Routledge & Sons

- in the Trukese: *"It is this basic psychological opposition of socio-economic and sexual interests which probably accounts in large part for the complete lack of homosexual behavior we have concluded exists on Truk.[...] We might say that homosexuality is unthinkable for the Trukese."*, p. 282 from Gladwin, 1953. Truk: man in paradise, Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research

Exemples of presence of MHP

- in the Hausa: *"Their voices are too high and soft to be male, and their motor behaviour suggests too many female cues. In other words they are socially visible as homosexuals/transvestites and rarely make any attempt to conceal it."*, p. 18, *"Some male participants are clearly homosexuals and not a small percentage of these are transvestites."*, p. 149 from Besmer, 1983. *Horses, musicians and gods: the Hausa cult of possession-trance*, Bergin & Garvey

- in the Samoans: *"In Samoa, males who affect what their society considers to be feminine*

behavior are called fa'afāfine (literally, "in the manner of a female"). The role of fa'afāfine is recognized and accepted in Samoan society (and in many other Polynesian societies). Though fa'afāfine are not common (there were no adult fa'afāfine residing in Vaega), they elicit little or no comment among other Samoans. Different individuals affect feminine behavior to different degrees. The most extreme, and hence the most visible, are transvestites. They dress in women's clothing, wear jewelry and make-up (in Apia), speak in a high falsetto, and use exaggerated feminine gestures. Some of this behavior is strikingly similar to the exaggerated, effeminate behavior of Western stage transvestites.[...] At least some fa'afāfine become active homosexuals.", p. 71 from O'Meara, 1990. *Samoan planters: tradition and economic development in Polynesia,* Holt, Rinehart and Winston

- in the Tanala & Bara: *"In both divisions of the Tanala there are a few men who have adopted the female role. [...] Such individuals are called sarombavy. […]. The Bara have a class of professional male dancers, many of whom are homosexual."*, p. 298 from Linton, 1933. *The Tanala: a hill tribe of Madagascar*, Field Museum Press

Societies were coded as follows: (1) presence of MHP and (4) absence of MHP. When detailed data were available, but a level of uncertainty remained, the presence/absence of MHP was coded as (2) presence of MHP very likely and (3) absence of MHP very likely, respectively. The models were run with presence/absence of MHP as the response variable. This variable was created by merging categories (1) and (2) together as a "MHP present" value and the (3) and (4) categories together as a "MHP absent" value.

Data on the **level of stratification** were collected from the SCCS database, using the V237 variable "jurisdictional hierarchy beyond local community" as a proxy. Societies were coded as follows: (1) no stratification (no political authority beyond the community); (2) one level (e.g., petty

chiefdoms); (3) two levels (e.g., larger chiefdoms); (4) three levels (e.g., states); or (5) four levels (e.g., large states).

Several possible biases have been considered. The probability of an ethnologist identifying MHP is related to the number of people he met. The SCCS V64 variable "**population density**" was used to control for this possible confounding effect. Here, societies were coded as follows: (1) less than 1 person per 5 square miles, (2) 1 person per 1 to 5 square miles, (3) 1 to 5 people per square mile, (4) 1 to 25 people per square mile, (5) 26 to 100 people per square mile, (6) 101 to 500 people per square mile, and (7) more than 500 people per square mile. The relative importance of this variable in all possible models was low (< 0.24); it had no significant effect on the probability of finding MHP in the full model (χ^2 = 0.09, df = 1, P = 0.76). This result suggests that the effect of stratification on the probability of finding MHP is not affected by this sort of ethnographic sample bias. To control for a possible moralizing effect on the expression of MHP, a "**moralizing gods**" variable was created on the basis of the SCCS V238 "high gods" variable, following Roes & Raymond (2003). The relative importance of this variable in all possible models was low (< 0.28); it had no significant effect on the probability of finding MHP in the full model (χ^2 = 0.85, df = 1, P = 0.36). Finally, the SCCS V200 "**geographic area**" variable was used to control for some local specificity in the expression of MHP. The regions were "North America", "South America", "Insular Pacific", "Circum Mediterranean", "East Eurasia" and "Africa".

The relative importance (in all possible models) of an independent variable not contributing to the prediction of the dependent variable is not expected to be zero (Burnham & Anderson, 2002; Whittingham et al., 2005). This value has been evaluated in a second analysis that included a random predictor generated from a uniform distribution ranging between 0 and 1 (Whittingham et al., 2005). The analysis was independently repeated 1000 times, and the average importance of each variable, including the random predictor, was estimated. The relative importance of each variable was as follows: level of stratification (μ = 0.969 SE = 0.015); geographic area (μ = 0.895 SE =

0.041); random predictor (μ = 0.318 SE = 0.172); moralizing gods (μ = 0.280 SE = 0.039); population density (μ = 0.231 SE = 0.019).

The previous conclusions are confirmed by these results. The population density and moralizing gods variables have a very low relative importance, falling in a range of values below the mean value obtained by a non-predictive variable.

References

Gavrilets, S., & Rice, W. R. (2006). Genetic models of homosexuality: generating testable predictions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*,*273*, 3031-3038.

Whittingham, M. J., Swetnam, R. D., Wilson, J. D., Chamberlain, D. E., & Freckleton, R. P. (2005). Habitat selection by yellowhammers Emberiza citrinella on lowland farmland at two spatial scales: implications for conservation management. *Journal of Applied Ecology*,*42*, 270-280.

Culture	*MHP*	*Stratification*	*Region*	*Population density*	*Moralizing god*
Aleut	2	1	North America	4	0
Alorese	4	3	Insular Pacific	7	0
Amhara	2	4	Circum-Mediterranean	5	1
Aranda	4	1	Insular Pacific	2	0
Aymara	1	4	South America	6	1
Azande	1	3	Africa	3	0
Basques	1	4	Circum-Mediterranean	4	1
Chiricahua	3	1	North America	1	0
Chukchee	1	1	East Eurasia	1	0
Creek	2	3	North America	3	0
Cuna(Tule)	1	2	South America	5	1
Garo	4	2	East Eurasia	5	0
Goajiro	3	1	South America	2	0
Hausa	1	4	Circum-Mediterranean	5	1
Hidatsa	2	1	North America	1	0
Ifugao	4	1	Insular Pacific	6	0
Inca	2	5	South America	4	0
Javanese	1	5	Insular Pacific	7	0
Jivaro	4	1	South America	2	0
NamaHottentot	1	2	Africa	1	0
Klamath	1	1	North America	2	0
Lakher	3	2	East Eurasia	4	1
Lepcha	4	2	East Eurasia	5	0
Manus	2	1	Insular Pacific	5	0
Mapuche	1	1	South America	5	0
Marshallese	3	2	Insular Pacific	6	0
Mbuti	4	1	Africa	2	0
Nambicuara	3	1	South America	2	0
Natchez	2	2	North America	4	0
Omaha	2	2	North America	3	0
Palauans	2	3	Insular Pacific	5	0
Papago	2	1	North America	5	1
Pawnee	1	2	North America	2	0
RwalaBedouin	4	2	Circum-Mediterranean	2	1
WesternSamoans	1	3	Insular Pacific	6	0
Santal	4	2	East Eurasia	6	0
Siriono	3	1	South America	1	0
Tanala	1	2	East Eurasia	3	0
Toda	3	2	East Eurasia	5	0
Trukese	4	1	Insular Pacific	7	0
Trumai	4	1	South America	1	0
Tupinamba	1	2	South America	2	0
Warrau	1	1	South America	2	1
Wolof	3	3	Circum-Mediterranean	6	1

Table A1: **Anthropological dataset.** The society names follow the SCCS nomenclature.

Figure A1. **Individual-based model: different numbers of classes.** E) One class (6000 individuals), F) two classes (3000 individuals each), and J) 3 classes (2000 individuals each). The different classes are connected by demographic down-regulation. Female up-migration can be phenotype-independent (see Fig. 5 for results) or phenotype-dependent (see Fig. 6 for results).

Figure A2. **Individual-based model: evolution of the mean genotypic value of the population with phenotype-independent female up-migration.** E) One class (6000 individuals), F) two classes (3000 individuals each), J) 3 classes (2000 individuals each). Each curve is the mean of 10 independent runs.

Figure A3. **Individual-based model: evolution of the mean genotypic value of the population with phenotype-dependent female up-migration.** E) One class (6000 individuals), F) two classes (3000 individuals each), and J) 3 classes (2000 individuals each). Each curve is the mean of 10 independent runs.

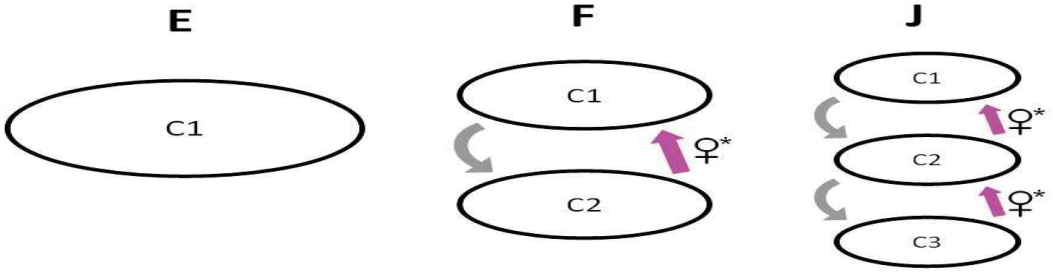


figure A1

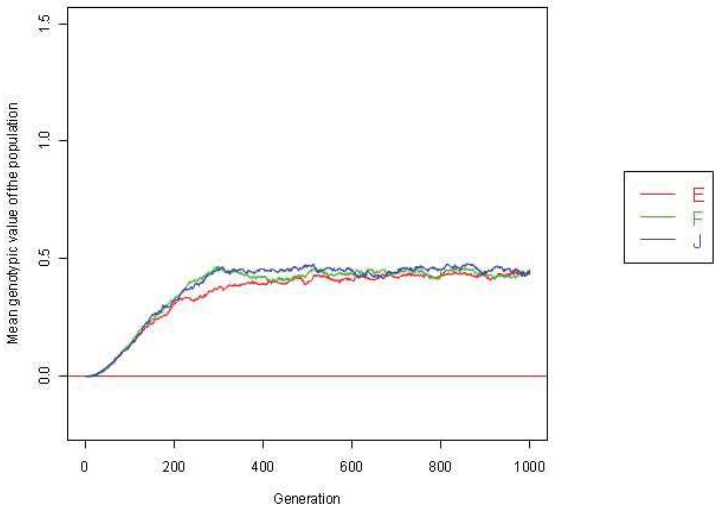

Mean genotypic value of the population
0.0
0.5
1.0
1.5
0
200
400
600
800
1000
Generation
E
F
J

figure A2

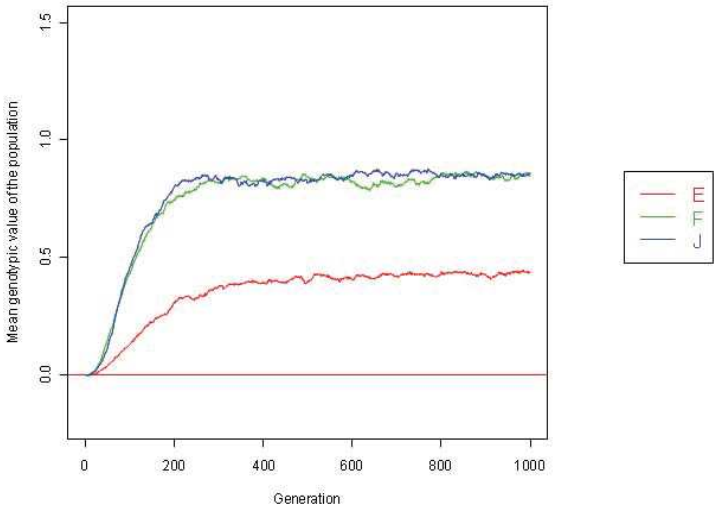

Mean genotypic value of the population
0.0
0.5
1.0
1.5
0
200
400
600
800
1000
Generation
E
F
J

figure A3

IV.1. Critique de l'hypothèse d'hypergynie : réponse à Vanderlaan et al. 2014

IV.1 Critique de l'hypothèse d'hypergynie : réponse à Vanderlaan et al. 2014

Les postulats sur lesquels reposent l'hypothèse d'hypergynie ainsi que la méthode utilisée pour montrer sa plausibilité dans l'article précédent ont été critiqués dans un commentaire (VanderLaan et al., 2014), offrant l'opportunité, à travers une réponse, de lever certaines ambiguïtés et de mieux discuter les données sur lesquelles reposent les postulats utilisés dans l'article proposant l'hypothèse d'hypergynie.

Evolution and Human Behavior 35 (2014) 448–450

Contents lists available at ScienceDirect

Evolution and Human Behavior

journal homepage: www.ehbonline.org

Response to comment on "Human social stratification and hypergyny: toward an understanding of male"

ARTICLE INFO

Article history:
Initial receipt 17 April 2014
Final revision received 6 June 2014

Keywords:
Male homosexual preference
Hypergyny
Social stratification
Darwinian paradox
Sexually antagonistic gene

VanderLaan et al. have challenged our recent work, which offers an evolutionary explanation for the existence of male homosexual preference (MHP) in humans. They maintain that our research is not sound because (A) empirical evidence of the existence of a sexually antagonistic genetic effect (SAGE) is weak; (B) social stratification is not a specific human feature, so our hypothesis does not explain the uniqueness of MHP in humans; (C) female relatives of homosexual males are not more attractive than those of heterosexual ones; (D) there is no link between female attractiveness and fertility; (E) the offspring of hypergynous women are often subject to infanticide thus reducing/cancelling the reproductive advantage of these women; (F) the assumptions of the mathematical model are not grounded; (G) some anthropological biases were not considered when gathering data from original anthropological sources; (H) the Standard Cross Cultural Sample (SCCS) should have been used instead of Human Relations Area Files (HRAF) to code for homosexuality, and (I) VanderLaan, Ren, and Vasey (2013) present results on transgenderism that contradict our results.

A. VanderLaan et al. acknowledge that three previous publications support the existence of a SAGE (Camperio Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Camperio Ciani & Pellizzari, 2012; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009), and they state that Rahman et al., 2008 provide supporting results only with a "White sample" but "*contrary evidence in a non-White sample*". However, several problems have been identified in this non-White sample. The results derived from it are most likely erroneous (see Camperio Ciani & Pellizzari (2012) for details). They neglect to acknowledge other results that are consistent with predictions from the SAGE hypothesis (Blanchard & Lippa, 2007; King et al., 2005; Schwartz, Kim, Kolundzija, Rieger, & Sanders, 2010; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012; VanderLaan & Vasey, 2011; Vasey & VanderLaan, 2007). Interestingly, a maternal inheritance of the antagonistic factor, as proposed from the empirical evidence, is not a pivotal issue: a biparental inheritance would not change the conclusion of our model. A review of the current available results (see Table 1, Supplementary Online Materials) suggests that the SAGE hypothesis remains a viable working hypothesis for further work on the evolution of MHP in humans. Additional data are obviously required, particularly from non-western cultures, to better understand and challenge the SAGE hypothesis. At this stage, it would be unwise, however, not to evaluate what the SAGE hypothesis could tell us on the evolution of MHP in humans.

B. The type of social stratification currently found in some human societies is most likely unprecedented. For example, social class is often defined across generations, and upper class members can control and concentrate resources due to conventions such as the social rules of wealth distribution and inheritance (Boone, 2000; Wooding et al., 2004). Additionally, reproduction is mainly intra-class. There is no equivalent, qualitatively or quantitatively, of this type of social structure in any non-human primate. In humans, social class is the same for sisters and brothers, whereas in other primates, such as the macaque matriline, the rank of a daughter is determined by the rank of her mother and ranks are not transgenerational for males. Some lineages may rule the upper class for decades and across many generations, such as in European royal families, whereas the alpha position in non-human primates is always transient, held during a small part of the animal's life. It is in these specific stratified human societies that selection driven by class structure could emerge. This situation is explored in our paper.

C. It is correct that there is no empirical support for the notion of greater attractiveness of female relatives of homosexual men; although, to our knowledge, this has never been tested. We are currently collecting data with which to evaluate this hypothesis.

D. There are several lines of evidence linking female attractiveness to fertility. For example, a high level of estradiol is associated with a female's likelihood of becoming pregnant (Lipson & Ellison, 1996), less fluctuating asymmetry, which is considered as attractive (Jasienska, Lipson, Ellison, Thune, & Ziomkiewicz, 2006; Rhodes, 2006), a more attractive face (Law Smith et al., 2006), larger breasts and a low waist to hip ratio (Jasienska, Ziomkiewicz, Ellison, Lipson, & Thune, 2004). Estradiol is also associated with higher attractiveness self-rating and selectivity in partner choice (Durante & Li, 2009). A link between attractiveness and reproductive success has also been directly demonstrated in a pair of studies (Jokela, 2009; Pflüger, Oberzaucher, Katina, Holzleitner, & Grammer, 2012). Taken together, these lines of evidence strongly support the hypothesis of a link between attractiveness and fertility in women (see Singh and Singh (2011) and Buss (2005) for a review).

E. One of the papers cited by VanderLaan et al. concludes: "…*dowry can be useful in attracting a wealthier son-in-law and in marrying one's daughter up in terms of income, both of which have been shown to have positive effects on the education, income, survival and health of children of both sexes who might result from the marriage*" (Shenk, 2007, p. 260) and "*I have argued in this paper that one important reason why Indians*

1090-5138/© 2014 Elsevier Inc. All rights reserved.

V.Féminité chez les femmes apparentées

resist dowry prohibition is that many of them benefit from dowry through its positive effects on their daughters and grandchildren" (page 257–258). This conclusion does not concern all of India, and Shenk writes: "*I have argued in this paper that dowry has a positive, functional role in the lives of many South Indians, and that at least in Bangalore dowry is not necessarily associated with violence and significant discrimination against women*" (p 260). Clearly, quantitative data are needed to justify the claim that hypergynous women suffer a reproductive cost compared to non-hypergynous ones. In addition, marrying up is only one form of hypergyny. Harems in ancient, highly stratified societies were used as an efficient reproductive engine by their wealthy owners (Betzig, 1986, 1992, 1993). Nevertheless, we acknowledge that a formal fitness analysis of hypergynous and non-hypergynous women remains to be done.

F. VanderLaan et al. suggest that our mathematical models rely on postulates. We grant that this is the case for our model and, however, every other model. Our models are based on explicit postulates that are detailed in the original article (and in the Supplementary Online Materials of the original paper). They provide interesting results and predictions on the evolution of a sex antagonistic gene in the context of human stratification. Not every parameter of our model has been quantified in the literature, but they are strongly grounded in previous research, at least qualitatively.

G. Contrary to Boswell (1982/1983), our goal was not to discourse on the impossibility to transpose the dichotomous concept of "homosexuality"/"heterosexuality" to non-western societies. The aim was not to find western-like categories of homosexuality in non-western societies, and we did not conclude that there was no MHP in cultures that do not name the western concept of homosexuality. However, the absence of a word to indicate a sexual variant such as MHP, whatever form it takes, seems to be a good proxy of the absence of MHP. We present the strong example of the Aka in our original paper. Hewlett and Hewlett (2010) state that "*We asked Aka men about homosexuality and masturbation and were surprised that they were not aware of these practices, did not have terms for them and how difficult it was to explain both sexual practices* […] *The Aka, in particular, had a difficult time understanding the concept and mechanics of same-sex relationships. No word existed and it was necessary to repeatedly describe the sexual act*". In this example and in similar reports, the absence of a word is linked to the absence of a concept to describe MHP. The most parsimonious conclusion, based on this information, is that MHP is absent from this society. We did consider some possible limitations concerning the reliability of the anthropological data. The additional limitation proposed by VanderLaan et al. is interesting and should be kept in mind while analyzing any work of comparative anthropology about MHP. Because this type of bias is most likely independent from the level of stratification, not considering this bias introduces noise to the analysis, which only serves to render the significant conclusions more conservative. When we rerun our analysis without considering the societies in which there was a discrepancy between our MHP codes and those of VanderLaan et al., the results are not qualitatively changed for the level of stratification $\chi^2 = 15.316$, df = 1, P = <0.0001; geographical area, $\chi^2 = 20.89$, df = 1, P = 0.0008; population density, $\chi^2 = 0.238$, df = 1, P = 0.625; or Belief in a "moralizing god", $\chi^2 = 0.835$, df = 1, P = 0.361. A corrected table of the original A1 Table is provided in the Supplementary Online Materials (Table A1C).

H. The SCCS is a useful tool, as it has been designed for comparative anthropology and therefore limits the problem of pseudoreplication (or Galton's problem) (Mace et al., 1994). However, the distinction between MHP and homosexual behaviors is not made in this anthropological sample; thus, the presence/absence of MHP could not be reliably assessed using the SCCS (see Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). Direct access to anthropological monographs was thus required, and HRAF is very useful is that case.

I. Our analysis is not directly comparable to the study of VanderLaan et al. (2013). Their "ancestral sociocultural conditions" variable is a composite variable obtained from a PCA, and it includes the variables community size, subsistence dependency, level of sovereignty, and stage of religious evolution. The correlation of social stratification with this composite variable is not presented; thus, no conclusion can be derived from this analysis of the link between social stratification and transgenderism. In conclusion, it is not possible to compare these studies because they are not concerned with the same dependent variable, indeed *transgenderism* is not the same as MHP. While transgenderism is a firm clue of the presence of MHP in some societies, the extent to which MHP without transgenderism is common in traditional societies has not been assessed. Furthermore, these studies are not using the same explanatory variables. In addition, we recently found a study based on HRAF and SCCS that concludes that "homosexuality" is rarer in hunter–gatherer societies than in agricultural and urban economies (Barber, 1998), which is consistent with our results.

The criticisms from VanderLaan et al. are important, and we believe that new hypotheses should always be challenged. Even after these criticisms are given due consideration, the hypergyny hypothesis remains a viable hypothesis of the existence of MHP in humans. Interestingly, we have recently increased the sample size of the cross-cultural sample on MHP and used more refined analysis tools. The results on social stratification are still strongly significant and consistent with our first results (Barthes et al., submitted). Obviously, further work is required, as are empirical data on the various predictions of the hypergyny hypothesis. The Barthes et al. (2013) article was not intended to present the final solution to the complex problem of MHP in humans. Rather, the intention was to offer a new direction on the puzzling case of MHP in humans, with some modeling to support the central argument and some empirical data to test its strongest predictions. More data will come, as will more criticisms; knowledge is going forward.

Supplementary materials

Supplementary data to this article can be found online at http://dx.doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2014.06.001.

Julien Barthes*
Bernard Godelle
ISEM-CNRS, University Montpellier II
Place Eugène Bataillon 34095
Montpellier Cedex 05, France
*Corresponding author.
E-mail address: julien.barthes@univ-montp2.fr

Michel Raymond
CNRS, Institute of Evolutionary Sciences, CC 065
Place Eugène Bataillon, Montpellier, France

http://dx.doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2014.06.001

References

Barber, N. (1998). Ecological and psychosocial correlates of male homosexuality: A cross-cultural investigation. *Journal of Cross-Cultural Psychology*, *29*, 387–401.
Barthes, J., Godelle, B., & Raymond, M. (2013). Human social stratification and hypergyny: Toward an understanding of male homosexual preference. *Evolution and Human Behavior*, *34*, 155–163.
Barthes, J., Crochet, P. -A., & Raymond, M. (2014). *Male homosexual preference: where, when, why?* (submitted for publication).
Betzig, L. L. (1986). *Despotism and differential reproduction. A Darwinian view of history.* New York: Aldine.

Betzig, L. (1992). Roman polygyny. *Ethology and Sociobiology*, *13*, 309–349.
Betzig, L. L. (1993). Sex, succession, and stratification in the first six civilisations: How powerful men reproduced, passed power on to their sons, and used power to defend their wealth, women, and children. In L. Ellis (Ed.), *Social stratification and socioeconomic inequality. A comparative biosocial analysis*, *Vol. 1*. (pp. 37–74). Westport: Praeger Publishers.
Blanchard, R., & Lippa, R. A. (2007). Birth order, sibling sex ratio, handedness, and sexual orientation of male and female participants in a BBC Internet research project. *Archives of Sexual Behavior*, *36*, 163–176.
Boone, J. L. (2000). Status signaling, social power, and lineage survival. *Hierarchies in action: Cui bono* (pp. 84) (27).
Boswell, J. (1982/1983). Revolutions, universals and sexual categories. *Salmagundi*, *58-59*, 89–113.
Buss, D. M. (2005). *The handbook of evolutionary psychology*. Hoboken: Wiley.
Camperio Ciani, A., Corna, F., & Capiluppi, C. (2004). Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, *271*, 2217–2221.
Camperio Ciani, A., & Pellizzari, E. (2012). Fecundity of paternal and maternal non-parental female relatives of homosexual and heterosexual men. *PLoS One*, *7*, e51088.
Durante, K. M., & Li, N. P. (2009). Oestradiol level and opportunistic mating in women. *Biology Letters*, *5*, 179–182.
Hewlett, B. S., & Hewlett, B. L. (2010). Sex and searching for children among Akaforagers and Ngandu farmers of Central Africa. *African Study Monographs*, *31*, 107–125.
Iemmola, F., & Camperio-Ciani, A. (2009). New evidence of genetic factors influencing sexual orientation in men: Female fecundity increase in the maternal line. *Archives of Sexual Behavior*, *38*, 393–399.
Jasienska, G., Lipson, S. F., Ellison, P. T., Thune, I., & Ziomkiewicz, A. (2006). Symmetrical women have higher potential fertility. *Evolution and Human Behavior*, *27*, 390–400.
Jasienska, G., Ziomkiewicz, A., Ellison, P. T., Lipson, S. F., & Thune, I. (2004). Large breasts and narrow waists indicate high reproductive potential in women. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, *271*, 1213–1217.
Jokela, M. (2009). Physical attractiveness and reproductive success in humans: Evidence from the late 20th century United States. *Evolution and Human Behavior*, *30*, 342–350.
King, M., Green, J., Osborn, D. P. J., Arkell, J., Hetherton, J., & Pereira, E. (2005). Family size in white gay and heterosexual men. *Archives of Sexual Behavior*, *34*, 117–122.
Law Smith, M. J., Perrett, D. I., Jones, B. C., Cornwell, R. E., Moore, F. R., Feinberg, D. R., et al. (2006). Facial appearance is a cue to oestrogen levels in women. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*, 135–140.
Lipson, S. F., & Ellison, P. T. (1996). Endocrinology comparison of salivary steroid profiles in naturally occurring conception and non-conception cycles. *Human Reproduction*, *11*, 2090–2096.
Mace, R., Pagel, M., Bowen, J. R., Gupta, B. K. D., Otterbein, K. F., Ridley, M., et al. (1994). The comparative method in anthropology [and comments and reply]. *Current Anthropology*, 549–564.
Pflüger, L. S., Oberzaucher, E., Katina, S., Holzleitner, I. J., & Grammer, K. (2012). Cues to fertility: Perceived attractiveness and facial shape predict reproductive success. *Evolution and Human Behavior*, *33*, 708–714.
Rahman, Q., Collins, A., Morrison, M., Orrells, J. C., Cadinouche, K., Greenfield, S., et al. (2008). Maternal inheritance and familial fecundity factors in male homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, *37*, 962–969.
Rhodes, G. (2006). The evolutionary psychology of facial beauty. *Annual Review of Psychology*, *57*, 199–226.
Schwartz, G., Kim, R. M., Kolundzija, A. B., Rieger, G., & Sanders, A. R. (2010). Biodemographic and physical correlates of sexual orientation in men. *Archives of Sexual Behavior*, *39*, 93–109.
Shenk, M. K. (2007). Dowry and public policy in contemporary India. *Human Nature*, *18*, 242–263.
Singh, D., & Singh, D. (2011). Shape and significance of feminine beauty: An evolutionary perspective. *Sex Roles*, *64*, 723–731.
VanderLaan, D. P., Forrester, D. L., Petterson, L. J., & Vasey, P. L. (2012). Offspring production among the extended relatives of Samoan men and fa'afafine. *PLoS One*, *7*, e36088.
VanderLaan, D. P., Ren, Z., & Vasey, P. L. (2013). Male androphilia in the ancestral environment. *Human Nature*, *24*, 375–401.
VanderLaan, D. P., & Vasey, P. L. (2011). Male sexual orientation in independent Samoa: Evidence for fraternal birth order and maternal fecundity effects. *Archives of Sexual Behavior*, *40*, 495–503.
Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2007). Birth order and male androphilia in Samoan fa'afafine. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*, 1437–1442.
Wooding, S., Ostler, C., Prasad, B. V. R., Watkins, W. S., Sung, S., Bamshad, M., et al. (2004). Directional migration in the Hindu castes: Inferences from mitochondrial, autosomal and Y-chromosomal data. *Human Genetics*, *115*, 221–229.

V Féminité chez les femmes apparentées

Un des postulats sur lequel repose l'hypothèse d'hypergynie est que l'augmentation de fécondité chez les femmes apparentées à des hommes ayant une PHM (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004), est associée à des signaux détectables. Ce postulat est basé sur plusieurs études qui ont mis en évidence un lien entre fécondité d'une part et attractivité, symétrie et féminité de l'autre (Durante & Li, 2009; Jasieńska et al., 2006; Jasieńska et al., 2004; Jokela, 2009; Law Smith et al., 2006; Lipson & Ellison, 1996; Pawlowski & Jasienska, 2008; Pflüger et al., 2012; Rhodes, 2006). Afin de tester le lien chez les femmes entre apparentement à des individus ayant une PHM et signaux détectables, des données ont été récoltées auprès de 38 femmes ayant au moins un frère déclarant une PHM et 78 femmes dont tous les frères se déclaraient hétérosexuels. Les participantes ont répondu à un questionnaire et des photos de leur visage (face, 3/4, profil) ont été prises. Pour chaque participante, ces trois photos, après avoir été normalisées en taille et en position, ont été assemblées en triptyque sur fond gris. Il n'a pas toujours été possible de rencontrer les participantes au cours de l'échantillonnage. Lorsqu'il était impossible de rencontrer les participantes, un questionnaire en ligne leur était envoyé ainsi qu'un mode d'emploi afin de prendre elles-mêmes les photos. Cependant, les conditions de normalisation des photos n'étaient pas optimales, et la qualité des photographies variait entre participantes. Étant donné que la qualité des photos peut affecter la perception de l'attractivité des participantes, les triptyques ont été présentés à une série de 197 juges qui devaient juger (sur une échelle de 1 à 10) la qualité de 25 photos qui leur étaient successivement présentées. Un programme a ensuite été utilisé afin de présenter deux triptyques à des juges (N = 253) qui devaient choisir parmi les deux femmes présentées laquelle ils trouvaient la plus attractive. A chaque présentation, une femme ayant un frère déclarant une PHM et une femme ayant tous ses frères déclarant être hétérosexuels étaient choisies aléatoirement et présentées. Afin de limiter a priori certains effets potentiellement confondants, la différence de qualité des photos des

deux participantes présentées était limitée à 1 point, de plus la différence d'âge entre les deux femmes présentées ne pouvait excéder 5 ans. Afin que pour chaque participante un nombre suffisant de combinaison de présentation soit possible, des versions de certaines photos ont été volontairement dégradées et leur qualité jugée de la même façon que précédemment. Les tests d'attractivité n'ont pas permis de mettre en évidence un effet de l'orientation sexuelle du frère. Les sœurs d'homosexuels ne sont pas plus attractives que les sœurs d'hétérosexuels. Malgré le contrôle a priori sur la qualité des photos et la différence d'âge, les variations restantes ont des effets significatifs sur la probabilité d'être choisie, laissant penser qu'une meilleure normalisation des photos est nécessaire. La féminité et la symétrie du visage des participantes ont été également mesurées. Un ensemble de 25 points ont été posés par 4 chercheurs sur chaque visage de participante. Ces mêmes points ont été posés sur les visages de 50 hommes. Des distances ont été obtenues à partir de ces points et ont permis d'obtenir un indice de féminité à partir de la comparaison morphologique des visages avec les hommes et un indice de symétrie. Les sœurs d'homosexuels ne diffèrent pas des sœurs d'hétérosexuels pour ce qui est de la symétrie. Cependant, une féminité plus élevée a été détectée chez les sœurs d'hommes ayant une PHM. Cette féminité plus élevée pourrait être un signal détectable associé à une fécondité accrue chez les femmes apparentées à des hommes ayant une préférence homosexuelle augmentant leur probabilité de se marier avec un homme de statut social plus élevé. Ce résultat met en évidence un rouage important pour la plausibilité de l'hypothèse d'hypergynie

Increased femininity among the female relatives of males reporting a homosexual preference.

J. BARTHES[a,*],C. MITOYEN[a], B.FRANZON[a], V.DURAND[b], C.BERTICAT[b], P-A. CROCHET[c] & M. RAYMOND[b]

a. Université Montpellier II, France.

b. Institut des Sciences de l'Évolution – Montpellier (ISEM), France.

c. Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (CEFE), Montpellier, France.

*. Corresponding author:

Postal adress: Institut des Sciences de l'Evolution (CNRS-UMR 5554), Université Montpellier II (case postale 065), Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05.

E-mail address: julien.barthes@univ-montp2.fr

Tel.: +33 (0)4 67 14 49 66

1 Introduction

Male homosexual preference (MHP) is a poorly understood trait and challenges evolutionary thinking because the preference for male – male relationships is heritable (Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Kendler, Thornton, Gilman, & Kessler, 2000; Kirk, Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Långström, Rahman, Carlström, & Lichtenstein, 2010), implies a lower offspring number and thus a reproductive cost (e.g., Bell & Weinberg, 1978; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rieger et al., 2012; Rieger, Linsenmeier, Gygax, & Bailey, 2008; Schwartz et al., 2010), and is relatively frequent in some societies (2% – 6% in Western countries, Berman, 2003). The relatively high prevalence of an apparent deleterious and heritable trait suggests that a pleiotropic advantage must exist.

It has been suggested that female relatives of MHP men have a higher fecundity (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004), thus compensating for the reduced male fitness, and this has been supported by several studies (Blanchard & Lippa, 2007; Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rahman et al., 2008; Rieger et al., 2012; VanderLaan & Vasey, 2011; Vasey & VanderLaan, 2007) but see Blanchard (2011). But in other studies, the increased fecundity affected other classes of relatives of MHP individuals (King et al., 2005; Schwartz et al., 2010; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012). The original proposition stated that the genetic factors that favour MHP were maternally inherited (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004). However, evidence of an increased fecundity among some paternal relatives has been shown (King et al., 2005; Schwartz et al., 2010; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012). While the available data do not allow concluding whether the genetic factors favouring MHP are inherited from the paternal, maternal or from both sides, the idea that the relatives of the individuals reporting a MHP have an increased fecundity has reached a convincing level of support.

Theoretical studies have shown that such sexually antagonistic factors could be particularly selected

for in stratified societies, due to their effect on the probability for upward mobility in females through male choice (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). Anthropological data are consistent with the main prediction of this model, i.e. the level of stratification significantly explains the distribution of MHP across societies (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). One untested assumption is that the effect of higher fertility in females is somehow visible, through e.g. a higher attractiveness or femininity.

Several lines of evidence support the idea of a link between female fecundity and detectable cues. For example, a high level of estradiol is associated with a female's probability of becoming pregnant (Lipson & Ellison, 1996), less fluctuating asymmetry (Jasieńska et al., 2006; Rhodes, 2006), a more attractive face (Law Smith et al., 2006), larger breasts and a low waist to hip ratio (Jasieńska et al., 2004), all these features being considered attractive. Females with a higher level of estradiol rate themselves as more attractive and are more selective in their partner choice (Durante & Li, 2009). More generally, females with phenotypic features judged as attractive are more selective when choosing a partner (Pawlowski & Jasienska, 2008). A direct link between reproductive success and attractiveness was assessed retrospectively using graduates' yearbook photos of participants: the attractiveness at 18 years old predicts lifetime reproductive success (Jokela, 2009). Another study found a correlate between attractiveness at "young age" (i.e., between 19 and 23 years old) and the total number of children and pregnancies among women who did not used hormonal contraceptives (Pflüger et al., 2012). Overall, there is convincing support for the existence of detectable cues associated with expected fecundity in females (but see Pound et al., 2014; Silva et al., 2012).

However, the presence of detectable cues of higher fertility in female relatives of MHP men has never been tested. Here, sisters of MHP and sisters of heterosexual men were compared, with the prediction that the former will display higher values of visible cues linked to fecundity than the

latter.

2 Materials and methods

2.1 Sampling protocol

Adult females, having at least one brother, were recruited in France between February 2013 and April 2014. It was necessary to use several methods of sampling in order to obtain a sufficient sample size of women with a brother reporting a homosexual preference. Some men reporting a homosexual preference recruited for another study asked their sisters to volunteer for the present study or gave us contact information for their sister in order to solicit their participation. Some participants were informed of the present study through poster advertisement in LGBT associations of Montpellier. Announcements were published on online social networks and forwarded by members of the online social networks to potential candidate. Finally, a small questionnaire was given to all women willing to participate in public places, and those that had a brother reporting a homosexual preference were asked to participate in the present study. We explained the general purpose of the study to each participant and we obtained a written voluntary agreement for using the data anonymously (private information and photographs). For each woman, the following information was collected anonymously: birth date (year and month); country of birth for themselves, their parents and grandparents; self reported height and weight; use of hormonal contraceptive; monthly income (divided into ten classes from less than 760€ to more than 4705€) for themselves and their parents; education level, and the sexual orientation of their brother(s). A photograph (face, ¾ frontal view, and profile) was taken at a distance of 1m using the same general settings. Each woman was asked to have a neutral facial expression and to remove any glasses or earrings. All photographs were electronically processed using GIMP 2 to normalise size (photographs were aligned on eyes position, with a fixed distance between the outer part of the

cheekbones). The backgrounds were replaced by a uniform grey colour. When it was impossible to meet directly the participants, they were asked to answer an online version of the same questionnaire, and to send the same three pictures of their face (a guide explaining how to take the photo was provided). The participants were given an identification number to enable them to exercise their right to modify or delete their data. Data were analysed anonymously. The final sample include 112 participants, 38 having at least one brother reporting a homosexual or bisexual preference and 78 with all their brothers reporting a heterosexual preference.

2.2 Measures of the features of the faces

Two components of facial attractiveness were measured: level of asymmetry and level of femininity (Rhodes, 2006). Twenty five landmarks were placed on each face (front view picture), using image J version 1.48. In order to take into account error measurements, all the landmarks were placed independently by four experimenter (C.B., C.M., J.B., and V.D.). Four pairs of distances, each one symmetrically placed on each half face (see Fig. 1) were used to calculate an index of asymmetry. In order to limit possible bias due to slight differences in the orientation of the face, the chosen distances were in the central part of the face. Four variables were obtained by calculating the difference between each pair of distances. A Principal Component Analysis (PCA) was performed on the resulting four variables to obtain a new synthetic variable corresponding to an asymmetry axis. The position of each woman along this axis represents her individual synthetic asymmetry value. To assess facial femininity, 8 distances were computed from the same 25 points for all female subjects. Similar measurements were performed on facial photographs of a random sample of 50 men. The distance D1, D2, D3, D4, D5, D6, D7 were standardised by dividing them by D8 (see Fig. 2). For each female participant, a Linear Discriminant Analysis (LDA) was performed on the total sample (females and males) excluding the focal individual. This method allows to find the linear combination of distance that maximise the separation between males and females. The position of

each woman along this axis represents her individual femininity value.

2.2.1 Attractiveness

The three photographs – face, ¾ frontal view, and profile – of 104 female participants (74 SHetero and 30 SHomo) were assembled in a triptych. Eight female participants only provided photographs of their face and were thus excluded from this part of the analysis. Due to the sampling procedure partially relying on home made photographs, three variables were measured. The overall quality of each triptych was evaluated by presenting them to a set of judges (N = 197). Each judge had to rate successively the quality of 25 randomly chosen triptychs on a scale between 1 (very bad quality) to 10 (very good quality). For each triptych, the mean score among all judgements (mean number of judgements by triptych = 23.5) was used as a proxy of quality. The level of facial expression was measured by one of us (J.B.), using the following scale: -2 (negative emotion), -1 (slight negative emotion), 0 (neutral expression), 1 (slight positive emotion) and 2 (positive emotion). The score was used as a proxy for the level of facial expression. Finally, the use of make-up was measured (binary variable) by one of us (C.M.).

A HTML/php program was generated to present pairs of triptychs to male or female raters (N = XXX), recruited in the zoo of Montpellier. The raters were unaware of the purpose of the study, and they were asked to make up to 25 successive tests, after having reported some personal information (including sex, age and sexual orientation). During each test, two randomly (with the constraint of age and quality, see below) selected triptych (one of a SHetero and one of a SHomo) were presented (Figure 3). The rater was asked to choose, for each pair, the most attractive female. The position of triptychs on the screen (up or down) was randomly ascribed. As age affects women's attractiveness (Buss, 1989), the absolute value for the age difference between the two women was experimentally limited to a maximum of 5 years. The difference in quality between the two triptychs displayed was

experimentally limited to 1 point. In order to have a sufficient number of triptychs matching the quality and age limitations for each triptych, some triptych were duplicated and their quality was reduced using an image processor. The resulting quality of these copies was evaluated as described above for the original triptychs. Each rater was allowed to see each woman only once during the tests. Each part of the experiment was randomized (order of presentation of triptychs, position of SHetero and SHomo on the screen) and results were recorded automatically in a database. For each rater, at the end of each set of tests, three pairs, randomly chosen from those previously viewed, were presented again in order to estimate repeatablity. If more than one incorrect judgement was made, all data from this rater were removed from the database.

2.3 Statistical analyses

The asymmetry index was analysed as a response variable in a linear mixed model, with the sexual orientation of the brother (i.e., SHomo or Shetero) as the explanatory variable. The age of the participant was introduced as covariable, together with the identity of the judge. The identity of the participant was introduced as a random effect to control for the non independence of the measures on the same participant.

The index of femininity was analysed as a response variable in a linear mixed model, with the sexual orientation of the brother as the explanatory variable. The age of the participant was introduced as a covariable, together with the identity of the measurer. The identity of the participant was introduced as a random effect to control for the non independence of the measures on the same participant.

In the test of attractiveness, the measures are repeated (each triptych was seen by several judges) and the dependent variable is binary (been selected or not as the most attractive for the woman displayed on the top of the screen), so a mixed model with a binomial error structure was carried

out, including both the identity of the focal participant and the identity of the judge as random effects. The sexual orientation of the brother was the main explanatory variable. The difference in age between each pair of women (bounded experimentally to 5), the difference in quality of the pictures displayed (bounded experimentally to 1), the difference in facial expression and the difference in use of make-up were introduced as covariables.

All the analyses were carried out with R software version 3.0.2, using the packages lme4, ade4, car and MASS (Bates, Maechler, Bolker, & Walker, 2014; Dray & Dufour, 2007; Fox & Weisberg, 2011; Venables & Ripley, 2002).

3 Results

No significant difference of asymmetry was found between the SHomo and SHetero ($X^2 = 0.84$, df = 1, P = 0.36) nor did age of the participant ($X^2 = 3.63$, df = 1, P = 0.06) or identity of the experimenter ($X^2 = 0$, df = 3, P = 1) did not affect the measure of asymmetry.

The SHomo were significantly more feminine ($\beta = -0.41$, SD = 0.19) than the SHetero ($X^2 = 4.78$, df = 1, P = 0.029). The age of the participant ($X^2 = 1.47$, df = 1, P = 0.23) and the identity of the experimenter ($X^2 = 2.78$, df = 3, P = 0.43) did not affect the measure of femininity.

The comparison of the attractiveness of the Shomo and Shetero is currently in progress.

4 Discussion

Several studies support the hypothesis of a sexually antagonistic genetic effect maintaining MHP by increasing female fecundity (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; King et al., 2005; Rahman et al., 2008;

Schwartz et al., 2010; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012). A recent hypothesis (Hypergyny hypothesis) proposed that the emergence and maintenance of these factors would be favoured in stratified societies by the tendency for particularly attractive women to marry men from higher social status (i.e., hypergyny) (Barthes, Crochet, & Raymond, 2014; Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). Indeed, women gain reproductive advantage by marrying higher status men, in doing so, they can obtain better access to stable and abundant resources. Because males are expected to select women with high reproductive potential (Buss, 2005; Singh, 1993), women carrying these sexually antagonistic genetic factors will have two reproductive advantages. The first is due to their higher fecundity, the second is an indirect advantage due to their increased probability to marry up. This double reproductive advantage is a potential explanation for MHP being found only in humans (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). However, for the Hypergyny hypothesis to work, there need to be detectable cues of high fecundity displayed by the female relatives of individuals reporting MHP (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). Detectable cues such as an increased attractiveness, femininity and symmetry are known to reliably signal high fecundity (Durante & Li, 2009; Gray & Boothroyd, 2012; Jasieńska et al., 2006; Jasieńska et al., 2004; Jokela, 2009; Law Smith et al., 2006; Lipson & Ellison, 1996; Pawlowski & Jasienska, 2008; Pflüger et al., 2012), so we predicted that female with at least one brother reporting a MHP should display an increased attractiveness, femininity and symmetry compared to female with only heterosexual brothers.

Contrary to our predictions, the sisters of homosexuals and the sisters of heterosexuals did not differ in terms of symmetry. These results raise several questions. First, due to the difficulty in finding eligible participants, the sample size is somewhat small, limiting statistical power. Higher sample sizes should alleviate this problem. Second, the measures of symmetry involved only the central part of the face in order to limit possible bias due to variation in the position of the face. This limits

the information obtained on the symmetry of the participant's faces and could have cause us to miss a potential difference in symmetry between sisters of homosexuals and sisters of heterosexuals. Again, improving the standardisation of the photographs would allow us to make more detailed measurement of symmetry that might reveal a difference. Alternatively, it is possible that symetry is not a reliable cue for fecundity. On the other hand, following our prediction, the sisters of homosexuals had higher femininity scores based on facial morphology than the sisters of heterosexuals individuals. It is possible that the ability to detect the difference of femininity between the sisters of homosexuals and the sisters of heterosexuals is due to the nature of the measure. Indeed, this measure seems less sensitive to the quality of the photographs than the attractiveness measure, as it relies on the structure of the face and not on judgement. Another possibility is that the link between fecundity and femininity is stronger than the link between symmetry and femininity.

Currently, this is the first evidence of detectable cues linked to an increased fecundity in female relatives of individuals reporting a MHP. This results is indirect evidence in support of the sexually antagonistic genetic effect hypothesis. Furthermore, this result strengthen the plausibility of the Hypergyny hypothesis. Indeed, models proved the plausibility of the hypergyny hypothesis, by showing that a sexually antagonistic factor such as the one posited to explain the maintenance of MHP is positively selected in socially stratified societies characterised by hypergyny (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). Furthermore, in a cross cultural analysis, MHP was found to be linked to the level of social stratification, with an increased probability to found MHP in highly stratified societies (Barthes, Crochet, & Raymond, 2014; Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). The existence of detectable cues displayed by the female relatives of individuals reporting MHP as a sign of an increased fecundity was a strong assumption of the Hypergyny hypothesis, based until now on indirect reasoning. This study identified a detectable cue, namely an increased femininity,

displayed by the Shomo, that could be involved in the increased probability to marry up.

5 Conclusion

For the first time, women with at least one brother reporting a MHP were found to display an increased femininity compared to women with only heterosexual brothers. Given the link between femininity and fecundity, this result is an indirect validation of the sexually antagonistic genetic effect hypothesis. An increased femininity may also be a cue through which female relatives of individuals reporting a MHP have an increased probability to marry up. Thus, this result is also supportive of the Hypergyny hypothesis. This work is a first step in the identification of some of the possible effects of the factors favouring MHP on the individuals reporting a MHP but also on their relatives. It will open new development to the Hypergyny hypothesis. Exploring this avenue is a necessary condition to better understand the evolution of the biological determinants of the MHP.

6 References

Bailey, J. M., Dunne, M. P., & Martin, N. 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.

Barthes, J., Crochet, P.-A., & Raymond, M. (2014). Male homosexual preference: where, when, why? in prep.

Barthes, J., Godelle, B., & Raymond, M. (2013). Human social stratification and hypergyny: toward an understanding of male homosexual preference. *Evolution and Human Behavior,* 34(3), 155-163.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. (2014). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. *ArXiv* e-print.

Bell, A. P., & Weinberg, M. S. (1978). Homosexualities: A Study of Diversity among Men and Women. New York, Simon and Schuster.

Blanchard, R. (2011). Fertility in the Mothers of Firstborn Homosexual and Heterosexual Men. *Archives of Sexual Behavior,* 41(3), 551-556.

Blanchard, R., & Lippa, R. A. (2007). Birth order, sibling sex ratio, handedness, and sexual orientation of male and female participants in a BBC Internet research project. *Archives of Sexual Behavior,* 36(2), 163-176.

Buss, D. M. (1989). Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral and brain sciences*, 12(01), 1-14.

Buss, D. M. (2005). The handbook of evolutionary psychology. Hoboken, Wiley.

Camperio-Ciani, A., Corna, F., & Capiluppi, C. (2004). Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings of the Royal Society London, B,* 271, 2217–2221.

Camperio-Ciani, A., & Pellizzari, E. (2012). Fecundity of Paternal and Maternal Non-Parental Female Relatives of Homosexual and Heterosexual Men. *PloS one*, 7(12), e51088.

Dray, S., & Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1-20.

Durante, K. M., & Li, N. P. (2009). Oestradiol level and opportunistic mating in women. *Biology Letters,* rsbl. 2008.0709.

Fox, J., & Weisberg, S. (2011). An {R} Companion to Applied Regression. Thousand Oaks (USA).

Gray, A. W., & Boothroyd, L. G. (2012). Female facial appearance and health. *Evolutionary psychology,* 10(1), 66-77.

Iemmola, F., & Camperio-Ciani, A. (2009). New evidence of genetic factors influencing sexual orientation in men: Female fecundity increase in the maternal line. *Archives of Sexual Behavior,* 38, 393-399.

Jasieńska, G., Lipson, S. F., Ellison, P. T., Thune, I., & Ziomkiewicz, A. (2006). Symmetrical women have higher potential fertility. *Evolution and Human Behavior,* 27(5), 390-400.

Jasieńska, G., Ziomkiewicz, A., Ellison, P. T., Lipson, S. F., & Thune, I. (2004). Large breasts and narrow waists indicate high reproductive potential in women. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* 271, 1213-1217.

Jokela, M. (2009). Physical attractiveness and reproductive success in humans: evidence from the late 20th century United States. *Evolution and Human Behavior,* 30(5), 342-350.

Kendler, K. S., Thornton, L. M., Gilman, S. E., & Kessler, R. C. (2000). Sexual orientation in a US national sample of twin and nontwin sibling pairs. *American Journal of Psychiatry,* 157(11), 1843-1846.

King, M., Green, J., Osborn, D. P. J., Arkell, J., Hetherton, J., & Pereira, E. (2005). Family size in white gay and heterosexual men. *Archives of Sexual Behavior,* 34(1), 117-122.

Kirk, K. M., Bailey, J. M., Dunne, M. P., & Martin, N. G. (2000). Measurement models for sexual orientation in a community twin sample. *Behavior Genetics*, 30(4), 345-356.

Långström, N., Rahman, Q., Carlström, E., & Lichtenstein, P. (2010). Genetic and environmental effects on same-sex sexual behavior: A population study of twins in sweden. *Archives of Sexual Behavior,* 39, 75-80.

Law Smith, M. J., Perrett, D. I., Jones, B. C., Cornwell, R. E., Moore, F. R., Feinberg, D. R., Boothroyd, L. G., Durrani, S. J., Stirrat, M. R., & Whiten, S. (2006). Facial appearance is a cue to oestrogen levels in women. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* 273(1583),

135-140.

Lipson, S. F., & Ellison, P. T. (1996). Comparison of salivary steroid profiles in naturally occurring conception and non-conception cycles. *Human Reproduction*, 11(10), 2090-2096.

Pawlowski, B., & Jasienska, G. (2008). Women's body morphology and preferences for sexual partners' characteristics. *Evolution and Human Behavior*, 29(1), 19-25.

Pflüger, L. S., Oberzaucher, E., Katina, S., Holzleitner, I. J., & Grammer, K. (2012). Cues to fertility: Perceived attractiveness and facial shape predict reproductive success. *Evolution and Human Behavior*, 33(6), 708-714.

Pound, N., Lawson, D. W., Toma, A. M., Richmond, S., Zhurov, A. I., & Penton-Voak, I. S. (2014). Facial fluctuating asymmetry is not associated with childhood ill-health in a large British cohort study. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1792), 20141639.

Rahman, Q., Collins, A., Morrison, M., Orrells, J. C., Cadinouche, K., Greenfield, S., & Begum, S. (2008). Maternal Inheritance and Familial Fecundity Factors in Male Homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, 37, 962-969.

Rhodes, G. (2006). The evolutionary psychology of facial beauty. *Annu. Rev. Psychol.*, 57, 199-226.

Rieger, G., Blanchard, R., Schwartz, G., Bailey, J. M., & Sanders, A. R. (2012). Further Data Concerning Blanchard's (2011) ''Fertility in the Mothers of Firstborn Homosexual and Heterosexual Men''. *Archives of Sexual Behavior*, 41(3), 529-531.

Rieger, G., Linsenmeier, J. A. W., Gygax, L., & Bailey, J. M. (2008). Sexual orientation and childhood gender nonconformity: evidence from home videos. *Developmental Psychology*, 44(1), 46.

Schwartz, G., Kim, R. M., Kolundzija, A. B., Rieger, G., & Sanders, A. R. (2010). Biodemographic and physical correlates of sexual orientation in men. *Archives of sexual behavior*, 39(1), 93-109.

Silva, A. S., Lummaa, V., Muller, U., Raymond, M., & Alvergne, A. (2012). Facial attractiveness and fertility in populations with low levels of modern birth control. *Evolution and Human Behavior*, 33(5), 491-498.

Singh, D. (1993). Adaptive significance of female physical attractiveness: role of waist-to-hip ratio. *Journal of personality and social psychology*, 65(2), 293.

VanderLaan, D. P., Forrester, D. L., Petterson, L. J., & Vasey, P. L. (2012). Offspring production among the extended relatives of Samoan men and fa'afafine. *PloS one*, 7(4), e36088.

VanderLaan, D. P., & Vasey, P. L. (2011). Male Sexual Orientation in Independent Samoa: Evidence for Fraternal Birth Order and Maternal Fecundity Effects. *Archives of Sexual Behavior*, 40, 495-503.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2007). Birth order and male androphilia in Samoan fa'afafine. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 1437-1442.

Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). Modern Applied Statistics with S. New York, Springer.

7 Figures

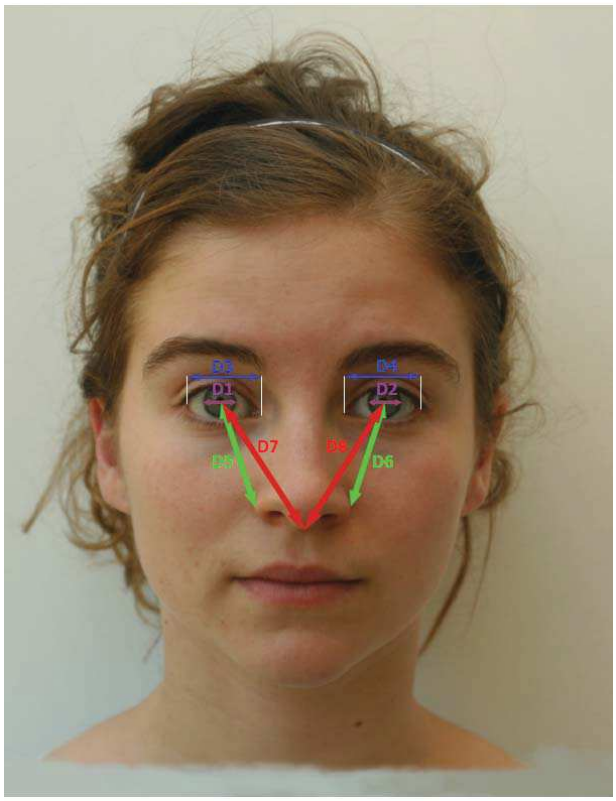


Figure 1: Distances used to calculate the index of asymmetry

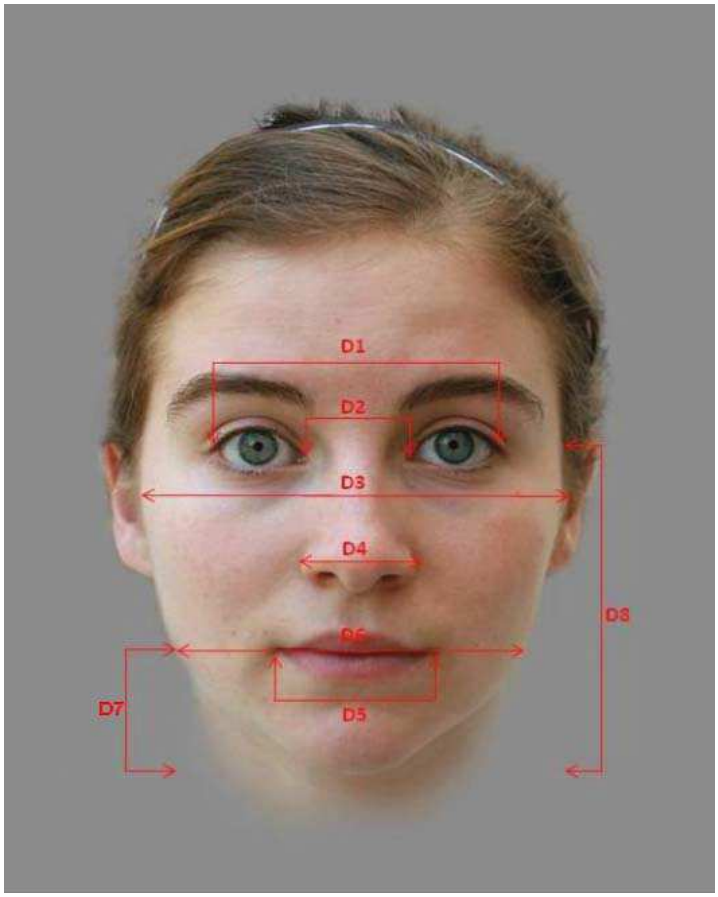


Figure 2: Distances used to calculate the index of femininity

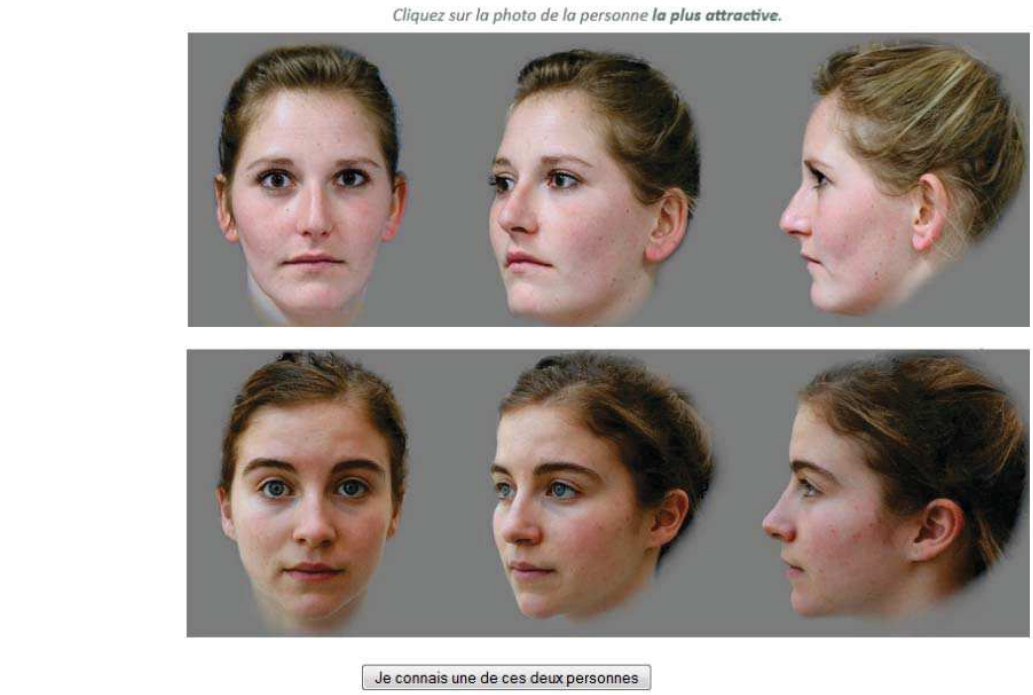


Figure 3: Presentation for the test of attractiveness

VI.La préférence homosexuelle masculine : où, quand, comment?

VI La préférence homosexuelle masculine : où, quand, comment?

L'hypothèse d'hypergynie prédit que la stratification sociale et l'hypergynie sont des conditions nécessaires à l'émergence de la PHM chez l'Homme. La stratification sociale n'est apparue réellement qu'avec l'émergence de l'agriculture et de l'élevage qui ont permis l'appropriation de ressources prédictibles et héritables il y a environ 11 000 ans (Gupta, 2004). Le laps de temps ayant permis l'émergence de la PHM semble donc assez court à l'échelle évolutive, mais plusieurs adaptations génétiques ont eu lieu à partir de l'émergence de l'agriculture et de l'élevage, comme par exemple la tolérance au lactose (Itan et al., 2009) ou l'adaptation à une diète riche en amidon (Perry et al., 2007). La période écoulée depuis la révolution néolithique semble donc d'une durée suffisante pour l'apparition de la PHM.

Les peuples de chasseurs-cueilleurs qui ont persisté jusqu'à nos jours n'ont pour la plupart jamais été soumis à la stratification sociale. Si l'hypothèse d'hypergynie est correcte, la PHM devrait être absente de ces sociétés de chasseurs-cueilleurs. En opposition avec ces prédictions, de nombreux articles considèrent la PHM comme « virtuellement » universelle et existant depuis la préhistoire (Kirkpatrick, 2000; Nash, 2001; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012; VanderLaan, Ren, & Vasey, 2013; Vasey & VanderLaan, 2009; Whitam, 1983; Yates, 1993). L'affirmation de l'universalité de la PHM est basée sur des études dont l'échantillonnage est relativement limité (Kirkpatrick, 2000 ; Whitam & Mathy, 1986). Par ailleurs, un article récent a montré que la PHM semblait absente chez les Aka (Hewlett & Hewlett, 2010). Ici nous avons consulté les informations disponibles sur la présence ou l'absence de PHM pour 107 sociétés à partir de monographies disponibles dans la base de données Human Relations Area Files. Pour un certain nombre de sociétés, les informations disponibles tendaient à montrer que la PHM n'existait pas dans ces populations, que ce soit du fait de l'absence de concept, de mot, l'absence d'individus ayant une

PHM, ou la conclusion de l'anthropologue après avoir examiné la question. De plus, les publications citées de façon récurrente comme soutien à l'hypothèse de l'existence de la PHM durant la préhistoire ont été examinées de façon critique (Nash, 2001; Yates, 1993). Les sources originales ont été obtenues concernant les pétroglyphes de Bardal en Norvège (Gjessing, 1932; Gjessing, 1936; Hallström, 1938), ces données remettent en question l'interprétation comme une scène représentant un rapport homosexuel, de ces gravures. Alexandre Grimal Navarro, un spécialiste de la grotte Cueva de la Vieja (Albacete, Espagne), dont une scène était supposée représenter une fellation entre deux hommes, a été contacté et nous a donné des informations remettant en cause l'interprétation homosexuelle de la scène représentée (Grimal-Navarro, 2013). Les interprétations de pétroglyphes suédoises de Tanum proposées par Yates (1993) ont été remises en perspectives. La réanalyse de ces publications jette de sérieux doutes sur les interprétations proposées. En aucun cas, ces données ne permettent de conclure sur l'existence de préférence homosexuelle durant la préhistoire. Il apparaît d'ailleurs impossible d'affirmer l'existence de préférence homosexuelle en l'absence de registre écrit. De plus l'existence de comportements homosexuels ne peut être affirmée à partir des données du mésolithique (Bardal, Tanum, Cueva de la vieja). Les premières données archéologiques réellement interprétables comme de forts indices de l'existence de comportements homosexuels sont les poteries Mochica, du Pérou, probablement produites durant la période allant de 200 avant J.C. à 600 après J.C., et représentant des actes sexuels entre deux hommes (Mathieu, 2003) ainsi que le mausolée égyptiens de Khnumhotep et Niankhkhnum datant de 2400 avant J.C. qui montre deux hommes dans des attitudes généralement réservées à la représentation de couples (Reeder, 2000). Il est intéressant de noter que ces deux sociétés sont fortement stratifiées. L'absence de données préhistoriques en faveur de l'existence de la PHM ne prouve pas que la PHM était absente à cette époque. Il semble cependant abusif d'affirmer, à partir des données actuellement disponibles, que la PHM existe depuis la préhistoire. Enfin, l'hypothèse d'hypergynie a de nouveau été testée à partir des données anthropologiques récoltées sur la présence ou l'absence de PHM pour 107 sociétés. Cette fois, les données sur le niveau de stratification des sociétés ont été obtenues, à

partir de monographies de la base de données Human Relations Area Files d'une part, et indépendamment à partir des données de l'Ethnographic Atlas d'autre part (Murdock, 1967). Alors que le Standard Cross Cultural Sample était fait pour limiter le problème de la pseudoréplication - ou problème de Galton - (Mace & Pagel, 1994), les données issues du Human Relations Area Files ne contrôlent pas pour ce biais potentiel. Les analyses ont donc été faites en utilisant la méthode des Generalised Estimating Equations, qui s'inscrivent dans le champs des modèles linéaires généralisés tout en permettant de prendre en compte une matrice de corrélation entre les données analysées (Paradis & Claude, 2002; Paradis, Claude, & Strimmer, 2004). La corrélation entre les sociétés étudiées a été estimée à partir d'un arbre phylogénétique linguistique basée sur des listes de Swadesh d'une part (Holman, 2011; Holman et al., 2008; Swadesh, 1955; Tamura et al., 2011; Wichmann, Holman, Bakker, & Brown, 2010; Wichmann et al., 2012) et sur une matrice de distance obtenue à partir des positions géographiques des sociétés telles que rapportées dans l'Ethnographic Atlas.

Les analyses menées à partir de ces données ont permis de confirmer, sur un échantillon plus grand et en contrôlant explicitement pour la pseudoréplication, que la probabilité d'observer de la PHM dans une société augmentait avec le niveau de stratification, conformément aux prédictions de l'hypothèse d'hypergynie.

Male Homosexual Preference: Where, When, Why?

J. Barthes[a,*], PA. Crochet[b] & M. Raymond[c,3]

*. Corresponding author. E-mail address: julien.barthes@univ-montp2.fr (J. Barthes).

Tel.: +33 4 67 14 49 66 .

a. University of Montpellier II, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France.

b. CNRS-UMR 5175, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier-cedex 5, France.

c. CNRS-UMR 5554, Institute of Evolutionary Sciences, CC 065, Place Eugène Bataillon, Montpellier, France.

Abstract

Male homosexual preference (MHP) has long been of interest to scholars studying the evolution of human sexuality. Indeed, MHP is partially heritable, induces a reproductive cost and is common. MHP has thus been considered a Darwinian paradox. Several questions arise when MHP is considered in an evolutionary context. At what point did MHP appear in the human evolutionary history? Is MHP present in all human groups? How has MHP evolved, given that MHP is a reproductively costly trait?

These questions were addressed here, using data from the anthropological and archaeological literature. Our detailed analysis of the available data challenges the common view of MHP being a "virtually universal" trait present in humans since prehistory. The conditions under which it is possible to affirm that MHP was present in past societies are discussed. Furthermore, using anthropological reports, the presence or absence of MHP was documented for 107 societies, allowing us to conclude that evidence of the absence of MHP is available for some societies. A recent evolutionary hypothesis has argued that social stratification together with hypergyny (the *hypergyny hypothesis*) are necessary conditions for the evolution of MHP. Here, the link between the level of stratification and the probability of observing MHP was tested using an unprecedented large dataset. Furthermore, the test was performed for the first time by controlling for the phylogenetic non-independence between societies. A positive relationship was observed between the level of social stratification and the probability of observing MHP, supporting the *hypergyny hypothesis.*

Keywords

Male homosexual preference, Archaeology, Hypergyny hypothesis, Comparative anthropology, Sexually antagonistic gene.

1.Introduction

Male homosexual preference (MHP), sexual attraction to male partners even if female partners are available, is an evolutionary enigma because, in humans, preference for male-male relationships is partially heritable (Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Långström, Rahman, Carlström, & Lichtenstein, 2010), imposes a fertility cost – lower offspring number (Bell & Weinberg, 1978; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rieger et al., 2012) and is relatively common in some societies (2%–6% in Western countries) for such a costly trait (Berman, 2003). The origin and maintenance of MHP in humans has long been a matter of interest (LeVay, 2010).

When did MHP first arise? Male homosexual behavior (MHB) has been described in nearly 450 animal species, although these behaviors appear to be socially induced (context dependent), for example through the lack of accessible female partners, during intrasexual conflict or as "social glue" (Bagemihl, 1999; Bailey & Zuk, 2009; Dixson, 2012). Socially induced homosexual behavior has also been documented in humans, for example when women are not available (Chagnon, 1966; Sagarin, 1976) or in a ritualized form (Herdt, 1993). MHP has also been described in domesticated sheep (Perkins & Roselli, 2007; Roselli, Resko, & Stormshak, 2002), suggesting that homosexual preference could be (at least indirectly) selected for. No clear cases of MHP have been documented in any non-human species outside of undisturbed social environments (i.e., zoos or domestic species) (Bagemihl, 1999; Bailey & Zuk, 2009). Apparently, MHP appears to be restricted to humans.

When did MHP appear during the course of human evolution? Many authors have suggested that MHP dates back to prehistoric (Nash, 2001; VanderLaan, Ren, & Vasey, 2013; Vasey & VanderLaan, 2009; Yates, 1993) or early historic time (Kirkpatrick, 2000), although archaeological evidence in support of such claims is questionable, and in some cases, the

validity of the supporting evidence has been challenged (Kanazawa, 2012).

Cross-cultural studies suggest that MHP is widespread among ethnic groups, although the number of societies studied in details for this trait is rather limited (e.g., Kirkpatrick, 2000; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012; Whitam, 1983). However, a number of recent reports of the absence of homosexual behavior (and thus of MHP) in some ethnic groups (Hewlett & Hewlett, 2010) has questioned the idea that MHP is virtually universal. This variation in the presence and absence of MHP among ethnic groups remains to be documented.

From an evolutionary point of view, the emergence and maintenance of homosexual preferences require that the decrease in fertility associated with MHP should be compensated by sufficient increases in fertility among close relatives. This increase may be promoted behaviorally by kin selection (Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007; Wilson, 1975), although empirical evidence is not always consistent. In Western societies, no difference between men with a MHP and heterosexual men is observed in the desire to invest in nieces and nephews (Bobrow & Bailey, 2001; Rahman & Hull, 2005); in Samoa, it has been observed that the Fa'afafine (the third gender associated with a MHP) invest more in their nieces and nephews than heterosexual men (Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007; Vasey & VanderLaan, 2009; Vasey & VanderLaan, 2010a; Vasey & VanderLaan, 2010b). These conflicting sources of evidence demand further research.

Alternatively, the increase in fertility in a close relative could be the result of an antagonistic factor. A sexually antagonistic gene that favors MHP in males and that increases fecundity in females has been proposed (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004). Several studies support this hypothesis (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rahman et al., 2008; VanderLaan,

Forrester, Petterson, & Vasey, 2012; VanderLaan & Vasey, 2011b) and other have provided results that are consistent with predictions from this hypothesis (Blanchard & Lippa, 2007; King et al., 2005; Schwartz et al., 2010; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012; VanderLaan & Vasey, 2011b; Vasey & VanderLaan, 2007). However why such effect would not operate also in wild animals is unclear. It has been recently proposed (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013) that selection for such sexually antagonistic genes could be promoted in social contexts specific to some human societies, where there is social stratification and hypergyny (i.e., a bride marries a groom of higher social status). Indeed in a stratified society, populations are organized into different groups (or classes) in which people share similar socioeconomic conditions. These groups can be ranked hierarchically depending on their access to resources (with more resources for the top class). This social inequality also affects the expected reproductive success of each group, with higher reproductive success associated with the top class (Betzig, 1992; Betzig, 1986; Betzig, 1993; Nettle & Pollet, 2008; Rickard et al., 2010; Vandenberghe & Mesher, 1980). This hypergyny hypothesis posits that females carrying the sexual antagonistic variant (associated with MHP in males) will signal increased levels of fertility (through higher femininity or attractiveness), thereby increasing their probability of reproducing in a wealthier social environment. Such a sexually antagonistic gene will then provide a direct advantage (by increasing fertility) and an indirect advantage (by increasing the probability of marrying into higher social classes). Such a process may promote MHP in stratified societies, and indeed, a comparative analysis suggests that social stratification level is a predictor of the presence of MHP in a society (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). However, this comparative study considered only 48 societies, and phylogenetic dependence among them also know as the Galton's problem (Mace & Pagel, 1994) was not clearly addressed.

While the questions of where, when and why MHP were usually considered separately, here we argue that it is particularly important to address these questions all together with an evolutionary perspective. Indeed, the information needed to answer each question sheds light on the others. We will review the archaeological literature usually cited as evidence of MHP, and analyze the distribution of MHP among current human populations. A comparative analysis on a large number of societies will then be performed to test the hypergyny hypothesis, while correcting for the phylogenetic relationships among the human societies.

2.Materials & Methods

2.1. Archaeological materials

Archaeological data that have been repeatedly cited as evidence for the existence of MHP during prehistoric and early historic times were gathered from scientific papers (Reeder, 2000) and books (Mathieu, 2003; Nash, 2001; Yates, 1993) (Table 1). Data originating from unpublished sources (such as media reports) were not considered. A specialist of the post-paleolithic parietal Levantine art in Spain, A. Grimal Navarro (see https://es.wikipedia.org/wiki/Alexandre_Grimal_Navarro) was contacted concerning statements from paintings from one Spanish cave, and his comments were cited as personal communication.

2.2. Hypergyny hypothesis

Data on the presence or absence of MHP in different societies have been gathered using existing reviews (Berman, 2003; Damas, 1984; Ford & Beach, 1951; Murray & Roscoe, 1998) and additional anthropological monographs and studies (Clastres, 1972; Descola, 1993; Hill & Hurtado, 2009; Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007). The large database of

anthropological monographs from the Human Relations Area Files (eHRAF) was searched using “homosexuality” as a keyword. Contrary to the Standard Cross-Cultural Sample (SCCS) for which the user rely on pre-coded variables, the eHRAF allows to browse the original monographs. This is important, as the distinction between MHP and MHB is not apparent in the SCCS coding. However while, the SCCS was designed to try to address the Galton's problem, using the eHRAF as a source of data require to explicitly control for pseudoreplication (see below). Relevant excerpts of the monographs concerning homosexuality have been extracted for each society. Positive clues of the presence of MHP in a society included a description from an anthropologist of individuals displaying a MHP, the existence of a word for MHP, and a description of a third gender including individuals displaying a MHP such as the Fa'afafine of Samoa (Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007) or the Berdache of North America (Callender & Kochems, 1983). Negative clues included the absence of a word and concept for MHP or the direct conclusion from an anthropologist after having explicitly asked for the existence of homosexuality. When a clear distinction between MHP and homosexual behavior could not be made, the case was not considered further. Societies were classified as (1) MHP present, (2) presence of MHP very likely and (3) absence of MHP very likely or (4) MHP absent (see Supplementary Materials). Classes (1) and (2) were lumped together, as well as classes (3) and (4), and coded as “MHP very likely” and “MHP very unlikely,” respectively.

Two independent measures of the level of social stratification were gathered to control for the dependence of model sensitivity on the way in which social stratification was rated. First, the “Class stratification” variable of the Ethnographic Atlas (EA) was used (Gray, 1999; Murdock, 1967). The five factors of this variable have been merged into three levels: *(1)* absence of social stratification (factor 1), *(2)* simple stratification based on wealth or elite

(merging factors 2 and 3) and *(3)* complex stratification (merging factors 4 and 5) (see Supplementary Materials). Second, data on the level of social stratification were gathered using eHRAF, relevant anthropological monographs and books (Bisht & Bankoti, 2004; Briant, 1996; Clastres, 1972; Descola, 1993; Hill & Hurtado, 2009; Joshi, 2004; Lévi-Strauss, 1955; Patton, 1996; Tamisier, 1998). From the excerpts, the level of stratification was assessed for each society. The resulting factors of this variable were: *(1)* no stratification, *(2)* moderately stratified, and *(3)* strongly stratified. The two measures of social stratification were available for 72 societies and were strongly correlated $\tau = 0.65$ ($P < 0.0001$).

2.2.1. Statistical analyses

Generalized linear models were used to test the influence of the level of stratification on the probability of observing MHP (coded as 0 or 1). To take into account the non-independence among societies, generalized estimating equations (GEE) were used. GEE allow the relationship between a response variable and explanatory variables in a generalized linear model framework to be analyzed by taking into account a structure of correlation between the items of the response variable (Paradis & Claude, 2002). As the exact ancestral relationships among all of the sampled societies were not available, two proxies of the true phylogeny were used in the analysis: linguistic information and geographical distances.

A linguistic similarity matrix between societies was extracted from the World language tree of lexical similarity from version 15 of the Automated Similarity Judgement Program database (Holman, 2011; Tamura et al., 2011; Wichmann, Holman, Bakker, & Brown, 2010; Wichmann et al., 2012). This linguistic phylogeny is based on the 40 more stable words of a Swadesh list (Holman et al., 2008; Swadesh, 1955). The phylogenetic trees containing only the societies for which data on MHP and stratification were available were

extracted from the World language tree of lexical similarity and were used for an additional statistical analysis. The analysis using the linguistic phylogeny to control for pseudoreplication was performed with each of the two distinct measures of the level of social stratification (one extracted from the EA, and one extracted from eHRAF and complementary sources, see above). As the results did not differ qualitatively, further analyses were performed using the largest sample (i.e., the sample based on the EA information on social stratification).

Then, geographic localization of each society was extracted from their latitude and longitude as coded in the Ethnographic Atlas. The great-circle distance between each society was then calculated. The resulting matrix of distances between societies was used to build a tree of distance based on the neighbor-joining method (Saitou & Nei, 1987), and used in additional statistical analyses. This tree was integrated in an analysis with the presence and absence of MHP as a response variable and social stratification as an explanatory variable.

To compare these results with a previous analysis (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013), a classical generalized linear model with binomial error was performed, using the geographic zone as a confounding variable (in that study, density of population had no significant effect and was thus not considered here). Geographic zone was defined using variable V200 of the Standard Cross-Cultural Sample (SCCS), with six modalities: Africa, Circum-Mediterranean, East Eurasia, Insular Pacific, North America, and South America. Presence and absence of MHP was the response variable, the level of stratification was an explanatory variable, and the geographic zone was a possible confounding variable. All analyses were conducted using R version 2.15.2 (R-Core-Team, 2013) using the “ape” package version 3.0-7 for GEE (Paradis, Claude, & Strimmer, 2004) and the irr and psych packages for the Kappa coefficient (Gamer, Lemon, & Singh, 2012).

3. Results

3.1. Archaeological evidence for homosexual behavior

Four prehistoric references were examined. The first one corresponds to Mesolithic paintings, the panel of the Cueva de la Vieja (Albacete, Spain) belonging to the Spanish Levantine art. The claim that homosexuality is observed is based on two individuals where "*The head of the smaller male is directed to the erect penis of the central (dominant) male - fellatio is being performed*" (Nash, 2001). However, a completely distinct interpretation is provided by a specialist of this cave, and more generally of the Levantine art in Spain. About this specific panel, he noted that « *The face of the bottom individual is directed in a direction opposed to the penis. Furthermore, the color and craftsmanship of this character is distinct, he also holds a bow. We then can conclude that the two figures have not been made at the same period and are not part of the same scene" (Grimal-Navarro, 2013).* More generally, G. Nash states that the "*Act of male homosexual buggery, masturbation and fellatio and auto-fellatio are present on rock paintings from the Spanish Levant*"; however, A. Grimmal Navarro underscores the following: *"It must be noted that neither in the Levantine art (~10 000 years ago – Mesolithic), to which the Cueva de la Vieja panel belongs, nor in the Iberian schematic art (~6500 years ago – Neolithic), can there be found any sexual scenes, either being heterosexual or homosexual"* (A. Grimal Navarro, personal communication, 2013; our own translation).

The second refers to a petroglyph of Bardal, Norway, dating back to the Mesolithic period. According to Nash (2001), "*Two of the human figures are locked in 'rear-entry' sexual intercourse*", although this interpretation has been challenged, as the sex of the smaller and penetrated individual is not identifiable (Kanazawa, 2012). When we inspected the

depiction of the petroglyphs from the original reports (Gjessing, 1932; Gjessing, 1936; Hallström, 1938), we identified several problems due to the variability in drawings (available upon request). In some, the identification of the smaller individual as a human is questionable, as two lines above the head suggest a horned animal, consistent with hair depicted below the belly. In others, lines suggesting a rear-entry penetration are not reported. This petroglyph could thus represent either homosexual intercourse, heterosexual intercourse, zoophilia, or something else.

The third prehistoric reference to homosexual behavior concerns petroglyphs from Tanum, Sweden, with a stone carving possibly representing a man couple (Yates, 1993). While frequently cited as evidence of MHP during prehistory, the argument is restricted to a statement, suggesting that interpretation of the stone carving is out of "*our prejudices about what such scenes would then mean*", even if the alternative hypothesis of a heterosexual couple cannot be excluded (Yates, 1993). Indeed, the author states that "*Nothing marks these figures out as female rather than male*" (p. 45). Thus, the statement that this is a representation of a homosexual couple is not supported by any conclusive evidence. This prehistoric reference cannot therefore be considered as archaeological evidence of the existence of MHP in prehistoric societies.

The fourth prehistoric reference is represented by ceramics from the Moche culture (200 BCE – 600 CE) from Peru (see Table 1). More than 800 ceramics have been found representing explicit heterosexual events, with the exception of four of them (~0.5 %) representing anal intercourse between two men. This suggests that same-sex intercourse was conceivable (and probably practiced) for the Moche. However, as highlighted by Mathieu (2003), the authenticity of these four ceramics has not been established since no dating has been performed.

The earliest possible evidence of the presence of homosexual preference from the archaeological record is most likely the painting of the mausoleum of Khnumhotep and Niankhkhnum from Ancient Egypt (*circa* 2400 BCE), interpreted with the help of written texts (thus not a prehistoric case). Khnumhotep and Niankhkhnum were two male manicurists of the king. These two men were buried in the same mausoleum and iconographic vocabulary in the mausoleum portrays them as having mutual conjugal sentiments (e.g., holding hands, directing their gaze into each other's eyes, while in an intimate embrace) (Reeder, 2000).

3.2. Social stratification & MHP

Our aim was to test the link between the presence and absence of MHP (response variable) and the level of social stratification (explanatory variable). First, two models were run using linguistic phylogenies to control for possible pseudoreplication due to common ancestry. In the first model, the level of social stratification was estimated using data from eHRAF completed with other sources (see Materials & Methods). The resulting sample included 86 societies (see Fig. A1 in Supplementary material). The level of social stratification significantly increases the probability of observing MHP ($F_{2, 84} = 21.25$, $P < 0.0001$). The probability of observing MHP was 0.28, 0.75 and 0.91 for non-stratified, moderately stratified and strongly stratified societies, respectively. In the second model, the level of social stratification was estimated using data from the EA database. The final sample represented 92 societies (including 14 not present in the previous sample; see Fig. 1). Again, the probability of observing MHP in societies significantly increases with the level of stratification ($F_{2, 90} = 10.17$, $P = 0.0001$). The probability of observing MHP was 0.48, 0.68 and 0.89 for non-stratified, moderately stratified and strongly stratified societies, respectively. Further analyses were only performed with the largest sample (i.e., data for which social

stratification was based on the EA).

Another proxy of common ancestry other than linguistic similarity is the geographical distance between societies. The resulting model displayed a significant effect of the level of social stratification on the probability of observing MHP ($F_{2, 90} = 7.94$, $P = 0.003$). The probability of observing MHP was 0.65, 0.80 and 0.93 for non-stratified, moderately stratified and strongly stratified societies, respectively.

For comparison with a previous study (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013), a standard generalized linear model with binomial error was performed using the presence and absence of MHP as a response variable and social stratification as an explanatory variable, while controlling for the geographical zone. The Nagelkerke's R^2 for this model is estimated at 0.41. A significant effect of the level of social stratification was observed ($X^2 = 16.33$, df = 2, *P = 0.0003*) together with a significant effect of geographic zone ($X^2 = 20.76$, df = 5, *P = 0.0009*), driven by the high prevalence of MHP among indigenous people of North America. The effect of social stratification remains qualitatively unchanged when the analysis is performed after removing the North American societies.

4. Discussion

When MHP is considered from an evolutionary perspective, three main questions arise. At what point did MHP appear in the course of human evolution? Is MHP present in all human groups? Why has this apparently deleterious trait been selected for?

4.1. Archaeology of MHP

It has been claimed repeatedly that MHP dates back to prehistoric time (Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012; Nash, 2001; VanderLaan, Ren, & Vasey, 2013; Vasey & VanderLaan, 2009;

Yates, 1993). After reviewing in detail all of the cited evidence, the only conclusion that can be made is that no cited source of evidence has clearly demonstrated the existence of a homosexual preference in a human society. In fact, no cited source can even be considered as an unambiguous demonstration of homosexual behavior. The only exceptions to this conclusion are the artifacts from the Moche culture. This conclusion does not preclude the possibility that other prehistoric art or artifacts might be discovered that clearly depict homosexual behavior. This would not be surprising, considering that homosexual behavior is frequently described in great apes (Bagemihl, 1999) and many human cultures (e.g., Herdt, 1993; Kinsey, Pomeroy, & Martin, 1948). However, depictions of homosexual behavior cannot be used as evidence for the existence of homosexual preferences. Indeed, it seems difficult to devise a robust way of identifying MHP from prehistoric pictorial and sculptural art. It is even more difficult to demonstrate the presence of MHP in a past society without additional information such as written texts.

Only comparative studies in extant traditional societies isolated as much as possible from historical cultures could provide useful insight. It has been claimed recently that MHP existed in "ancestral" humans under the form of "sex-gender discordant" homosexuality (VanderLaan, Ren, & Vasey, 2013). This assertion is based on a cross-cultural analysis of traditional societies that were separated into transgendered and non-transgendered societies. However, this conclusion is grounded on the hypothesis that transgendered societies are ancestral. Additionally, MHP could be present in many non-transgendered societies. Thus, the specific case of transgendered societies cannot be used to make robust inferences to a broader phenomenon.

From archaeological remains, the first persuasive evidence that MHP was possibly present dates from early historic times, from the grave of Khnumhotep and Niankhkhnum in

Ancient Egypt (*circa* 2400 BCE). Written texts are a precious source of information on sexual preferences and allow the identification of the presence of homosexual behaviors and homosexual preferences in past societies, including ancient Greece, ancient Rome and old China (Berman, 2003; Crompton, 2003; Van Gulik, 1971).

4.2. *Distribution of MHP*

Contrary to the widely held view that MHP is present in all contemporary societies (e.g., Kirkpatrick, 2000; VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012), the anthropological data gathered here show that MHP is likely absent from some societies, especially those that display low levels of stratification. Anthropologists that have explicitly searched for signs of MHP have acknowledged its absence: among the Alorese "*The fact is that homosexuality as such is not known either among women or men*" (DuBois, 1944); "*Homosexuality and onanism are unknown among the Bororo, as well as among the majority of the Indian tribes visited by me"* (Lévi-Strauss, 1955); "*Homosexuality is said to be unknown in Ulithi, but it is admitted as a possibility*" (Lessa, 1950); among the Ifaluk people "*The people know of no cases of homosexuality or of sexual perversions, nor did I observe any*" (Burrows & Spiro, 1970); and among the Yanomamö, "*Most of the unmarried young men in Bisaasi-tedi were having homosexual relationships with each other [...] The men involved in these affairs, however, were hardly more than teenagers; I have no cases of adult men satisfying their sexual needs by homosexuality*" (Chagnon, 1966). The most recent account of the absence of MHP concerns the Aka people, a hunter-gatherer group from Central African Republic for which an anthropologist noted that "*The Aka, in particular, had a difficult time understanding the concept and mechanics of same sex relationships. No word existed and it was necessary to repeatedly describe the sexual act. Some mentioned that sometimes children of the same*

sex (two boys or two girls) imitate parental sex while playing in camp and we have observed these playful interactions" (Hewlett & Hewlett, 2010).

Some could argue that anthropologists have failed to detect MHP in some societies because it was negatively sanctioned or taboo. This could be true in some cases; however, as mentioned by (Kanazawa, 2012), these same anthropologists have also described negatively sanctioned behaviors such as murder, theft, infanticide and extramarital affairs. Thus, the documented absence of MHP in some societies, where other taboo behaviors were nevertheless uncovered, suggests that MHP may often be absent. The presence or absence of MHP can thus be variable across ethnic groups.

4.3. Social stratification & Hypergyny

A predictor of the presence of MHP in a given society is the level of social stratification. This result remains well supported even when non-independence among societies modelled as linguistic or geographical proximities is accounted for and when two independent measures of stratification level (using the EA or eHRAF) were considered. In all cases, the probability of observing MHP increases with the level of social stratification.

In stratified societies, MHP is most likely not selected for directly as it represents a fitness cost, but we hypothesize that it is associated with a pleiotropic and antagonist factor. It has been proposed that the fitness advantage of such a pleiotropic factor is an increase in female fertility (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004), which would affect the probability of females marrying men from higher social classes in stratified societies (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). This effect of stratification level on the probability of observing MHP is thus consistent with the hypergyny hypothesis (Barthes, Godelle, & Raymond, 2013). The present data do not allow the trait under selection in stratified societies

to be identified. One possibility that cannot be excluded is that other types of pleiotropic factors have been selected for, as long as fitness advantages are conferred in a socially stratified context. In any case, social stratification remains the only identified social variable (i.e., defined above the individual level) associated with MHP in a cross-cultural analysis.

MHP was observed in all highly stratified societies (with at least 5 levels of stratification) of the present sample. As social stratification has occurred independently in various parts of the globe, two scenarios can be proposed about the emergence of MHP. First it is possible that MHP arose independently in those stratified societies. In this case, the life-history traits associated with MHP may not be expected to be the same in different independent societies, depending on the exact nature of the pleiotropic factor that is the target of selection. Some data support this hypothesis, for example, the older brother effect, associated with MHP in Western societies (Bogaert & Shorska, 2011), is not exactly replicated in other stratified societies: in Samoa, MHP is associated with an "older sister" effect (VanderLaan & Vasey, 2011a; Vasey & VanderLaan, 2007). This suggests that the pleiotropic and antagonistic factor expressing MHP is recurrent, although the pleiotropic factor may vary. Alternatively, the factors that favor MHP could have preexisted to the expansion of humans across the globe. In this case, the selection due to the effect of social stratification could have promoted the same preexisting factors that favor MHP. Thus, the life-history traits associated with MHP in the various highly stratified societies should be similar by descent. As an example of supportive data, the frequency of gender atypical behaviors during childhood is reported to be higher in MHP than in heterosexual men (on the basis of recall) in Brazil, Guatemala, the Philippines and the United States of America (Whitam & Mathy, 1986). This remains an open question, and more data are required.

Another expectation is that MHP may be observed transiently in some non-stratified

societies. In the sample obtained from eHRAF, MHP was reported in 4 out of 18 (or 22%) non-stratified societies, namely the Ache, Delaware-Munsee, Iban and Naskapi. There are several possible explanations for the presence of MHP in non-stratified societies. First, the stratification level could fluctuate over time, and some current non-stratified societies could have been more stratified in the recent past (Diamond, 2005). In such cases, MHP could have been selected for during the stratified phase, and selected against but still present while the social system was reshaped without significant stratification. For example, a recent societal collapse (e.g., loss of agriculture) has been proposed for the Ache, when confronted with the expansion of the Guarani people (Clastres, 1972). Second, the proximity of a stratified and dominant society could lead to asymmetrical gene flow and hence migration of the MHP loci in non-stratified societies. In such a case, genes selected for in the context of the stratified society could be found at a relatively high frequency in the non-stratified one, despite the continuous selection against such factors. For example an asymmetrical admixture pattern has been observed between agriculturalist and pygmies populations of central Africa, with a gene flow directed from the stratified group toward the non-stratified one (Verdu et al., 2009). Whether such a situation contributes to an explanation for the presence of MHP in the four cases above remains to be evaluated. Finally, some misreporting of rare scenarios cannot be excluded. For example, some individuals considered as “hermaphrodites” by the natives were sometimes described as being a “man-woman” (e.g., Gifford, 1965), a classical name for a social third gender. Such a phenomenon is most likely limited, as intersexuality has an estimated prevalence of 0.018% (Sax, 2002), resulting in 1-2 cases every 10,000 individuals.

Social stratification remains the only known social variable significantly influencing the presence of MHP in a given society. This is consistent with the idea that a pleiotropic and antagonist factor is the target of selection in stratified societies and that MHP imposes a

fitness cost on male fertility. Whether the selected trait is female fertility (under the hypergyny hypothesis) or another life-history trait has yet to be evaluated, although the selected trait may differ among various independent stratified societies. Social stratification as a promoting factor of MHP is also consistent with currently available data showing that MHP seems to be absent in wild animals. Data from pristine prehistoric societies (i.e., isolated from the influence of stratified societies) are currently non-existent. Unless other social variables influencing MHP are identified, societies with low levels of stratification are predicted to display, at best, a low level of MHP individuals.

5. Conclusion

The commonly held view of the virtually universal presence of MHP since prehistoric time in human populations is not confirmed upon review of the cited data. Indeed, the existence of MHP in prehistoric times (i.e., before written texts) can never be proved or disproved using archaeological remains. Today, MHP appears to be absent in some societies but present in others; this variability can be partly explained by the level of social stratification. This is consistent with a factor being selected for in a stratified society, despite a pleiotropic cost on functional male fertility (MHP). One possible candidate is a factor increasing female fertility, specifically by increasing the probability that a female marries males from higher social classes when hypergyny is enforced. As stratified societies are relatively recent (generally post-Neolithic), the substantial prevalence of MHP is most likely a recent phenomenon in humans and much remains to be understood.

References

Bagemihl, B. (1999). Biological exuberance. New York: St Martin's Press.

Bailey, J. M., Dunne, M. P., & Martin, N. G. (2000). Genetic and environmental influences on sexual orientation and its correlates in an Australian twin sample. *Journal of Personality and Social Psychology*, *78*, 524-536.

Bailey, N. W., & Zuk, M. (2009). Same-sex sexual behavior and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*, 439-446.

Barthes, J., Godelle, B., & Raymond, M. (2013). Human social stratification and hypergyny: toward an understanding of male homosexual preference. *Evolution and Human Behavior*, *34*, 155-163.

Bell, A. P., & Weinberg, M. S. (1978). Homosexualities: A Study of Diversity among Men and Women. New York: Simon and Schuster.

Berman, L. A. (2003). The puzzle. Exploring the evolutionary puzzle of male homosexuality. In.Pp. 583. Godot, Wilmette.

Betzig, L. (1992). Roman Polygyny. *Ethology and Sociobiology*, *13*, 309-349.

Betzig, L. L. (1986). Despotism and differential reproduction. A Darwinian view of history. New York: Aldine.

Betzig, L. L. (1993). Sex, Succession, and Stratification in the First Six Civilisations: How Powerful Men Reproduced, Passed Power on to Their Sons, and Used Power to Defend Their Wealth, Women, and Children. In L. Ellis (ed *Social Stratification and Socioeconomic Inequality. Volume 1: A comparative Biosocial Analysis*.(pp. 37-74). Westport: Praeger Publishers.

Bisht, N. S., & Bankoti, T. S. (2004). Encyclopaedia of the South East Asian Ethnography. Global Vision Publishing Ho.

Blanchard, R., & Lippa, R. A. (2007). Birth order, sibling sex ratio, handedness, and sexual orientation of male and female participants in a BBC Internet research project.

Archives of Sexual Behavior, *36*, 163-176.

Bobrow, D., & Bailey, J. M. (2001). Is male homosexuality maintained via kin selection? *Evolution and Human Behavior*, *22*, 361-368.

Bogaert, A. F., & Shorska, M. (2011). Sexual orientation, fraternal birth order, and the maternal immune hypothesis: A review. *Frontiers in Neuroendocrinology*, *32*, 247-254.

Briant, P. (1996). Histoire de l'empire perse : de Cyrus à Alexandre Fayard.

Burrows, E. G., & Spiro, M. E. (1970). An atoll culture: Ethnography of Ifaluk in the central Carolines. Greenwood Press.

Callender, C., & Kochems, L. M. (1983). The North-American Berdache. *Current Anthropology*, *24*, 443-470.

Camperio-Ciani, A., Corna, F., & Capiluppi, C. (2004). Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings of the Royal Society London, B*, *271*, 2217–2221.

Camperio-Ciani, A., & Pellizzari, E. (2012). Fecundity of Paternal and Maternal Non-Parental Female Relatives of Homosexual and Heterosexual Men. *PloS one*, *7*, e51088.

Chagnon, N. A. (1966). Yanomamö, warfare, social organization and marriage alliances. In. Department of Anthropology. University of Michigan, Ann Arbor.

Clastres, P. (1972). Chronique des Indiens Guayaki. Les Indiens du Paraguay. Une société nomade contre l'État. Paris: Pocket.

Crompton, L. (2003). Homosexuality and Civilization. Cambridge, Massachussetts, and London, England: the belknap press of harvard university press.

Damas, D. (1984). Handbook of North American Indians: Arctic. Washington: Smithsonian

Institution.

Descola, P. (1993). Les lances du crépuscule. Paris: Pocket.

Diamond, J. (2005). Collapse: how societies choose to fail or succeed. Viking Press.

Dixson, A. F. (2012). Primate sexuality: Comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and humans. Oxford University Press.

DuBois, C. (1944). The people of Alor: a social-psychological study of an East Indian island.

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

Gamer, M., Lemon, J., & Singh, I. F. P. (2012). irr: Various Coefficients of Interrater Reliability and Agreement.

Gifford, E. w. (1965). The Coast Yuki. Sacramento Anthropological Society.

Gjessing, G. (1932). Arktisktc Halleristninger i Nord-norge. Oslo, Norway.

Gjessing, G. (1936). Nordenfjelske Ristninger og Malinger an den arkiske gruppe. Oslo, Norway.

Gray, J. P. (1999). A corrected ethnographic atlas. *World Cultures*, *10*, 24-136.

Grimal-Navarro, A. (2013). Personal communication.

Hallström, G. (1938). Monumental art of northern Europe from the stone age: I. The Norwegian localities Thule.

Herdt, G. H. (1993). Ritualized homosexuality in Melanesia. Oxford: University of California Press.

Hewlett, B. S., & Hewlett, B. L. (2010). Sex and Searching for Children among Aka foragers and Ngandu farmers of Central Africa. *African Study Monographs*, *31*, 107-125.

Hill, K., & Hurtado, A. M. (2009). Cooperative breeding in South American hunter-gatherers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*, 3863-3870.

Holman, E. W. (2011). Programs for calculating ASJP distance matrices (version 2.1).

Holman, E. W., Wichmann, S. R., Brown, C. H., Velupillai, V., Müller, A., & Bakker, D. (2008). Explorations in automated language classification. *Folia Linguistica*, *42*, 331-354.

Iemmola, F., & Camperio-Ciani, A. (2009). New evidence of genetic factors influencing sexual orientation in men: Female fecundity increase in the maternal line. *Archives of Sexual Behavior*, *38*, 393-399.

Joshi, H. G. (2004). Sikkim: Past and Present. New Delhi: Mittal Publications.

Kanazawa, S. (2012). Intelligence and homosexuality. *Journal of biosocial science*, *44*, 595.

King, M., Green, J., Osborn, D. P. J., Arkell, J., Hetherton, J., & Pereira, E. (2005). Family size in white gay and heterosexual men. *Archives of Sexual Behavior*, *34*, 117-122.

Kinsey, A. C., Pomeroy, W. B., & Martin, C. E. (1948). Sexual behavior in the human male. In.Pp. 804. W. B. Saunders company, Philadelphia.

Kirkpatrick, R. C. (2000). The Evolution of Human Homosexual Behavior. *Current anthropology*, *41*, 385-413.

Långström, N., Rahman, Q., Carlström, E., & Lichtenstein, P. (2010). Genetic and environmental effects on same-sex sexual behavior: A population study of twins in sweden. *Archives of Sexual Behavior*, *39*, 75-80.

Lessa, W. A. (1950). The ethnography of Ulithi atoll. University of California.

LeVay, S. (2010). Gay, straight, and the reason why: The science of sexual orientation. Oxford University Press.

Lévi-Strauss, C. (1955). Tristes tropiques. Paris : Plon.

Mace, R., & Pagel, M. (1994). The Comparative Method in Anthropology. *Current Anthropology*, *35*, 549-564.

Mathieu, P. (2003). Sex pots: Eroticism in ceramics. Rutgers University Press.

Murdock, G. P. (1967). Ethnographic atlas: a summary. *Ethnology*, *6*, 109-236.

Murray, S. O., & Roscoe, W. (1998). Boy-wives and female husbands. Macmillan.

Nash, G. (2001). The subversive male: Homosexual and bestial images on European mesolithic rock art. In B. L. (ed *Indecent exposure: Sexuality, society and the archaeological record* (pp. 43-55). Glasgow: Cruithne Press.

Nettle, D., & Pollet, T. V. (2008). Natural selection on male wealth in humans. *The American Naturalist*, *172*, 658-666.

Paradis, E., & Claude, J. (2002). Analysis of comparative data using generalized estimating equations. *Journal of Theoretical Biology*, *218*, 175-185.

Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, *20*, 289-290.

Patton, M. (1996). Islands in Time: Island Sociogeography and Mediterranean Prehistory. Oxon: Routledge.

Perkins, A., & Roselli, C. E. (2007). The ram as a model for behavioral neuroendocrinology. *Hormones and behavior*, *52*, 70-77.

R-Core-Team (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing. In. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rahman, Q., Collins, A., Morrison, M., Orrells, J. C., Cadinouche, K., Greenfield, S., & Begum, S. (2008). Maternal Inheritance and Familial Fecundity Factors in Male Homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, *37*, 962-969.

Rahman, Q., & Hull, M. S. (2005). An empirical test of the kin selection hypothesis for male homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, *34*, 461-467.

Reeder, G. (2000). Same-sex desire, conjugal constructs, and the tomb of Niankhkhnum and Khnumhotep. *World Archaeology*, *32*, 193-208.

Rickard, I. J., Holopainen, J., Helama, S., Helle, S., Russell, A. F., & Lummaa, V. (2010). Food availability at birth limited reproductive success in historical humans. *Ecology*, *91*, 3515-3525.

Rieger, G., Blanchard, R., Schwartz, G., Bailey, J. M., & Sanders, A. R. (2012). Further Data Concerning Blanchard's (2011) ''Fertility in the Mothers of Firstborn Homosexual and Heterosexual Men''. *Archives of Sexual Behavior*, *41*, 529-531.

Roselli, C. E., Resko, J. A., & Stormshak, F. (2002). Hormonal influences on sexual partner preference in rams. *Archives of Sexual Behavior*, *31*, 43-49.

Sagarin, E. (1976). Prison Homosexuality and Its Effect on Post-Prison Sexual-Behavior. *Psychiatry-Interpersonal and Biological Processes*, *39*, 245-257.

Saitou, N., & Nei, M. (1987). The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, *4*, 406-425.

Sax, L. (2002). How common is lntersex? A response to Anne Fausto-Sterling. *Journal of sex research*, *39*, 174-178.

Schwartz, G., Kim, R. M., Kolundzija, A. B., Rieger, G., & Sanders, A. R. (2010). Biodemographic and physical correlates of sexual orientation in men. *Archives of sexual behavior*, *39*, 93-109.

Swadesh, M. (1955). Towards greater accuracy in lexicostatistic dating. *International journal of American linguistics*, *21*, 121-137.

Tamisier, J.-C. (1998). Dictionnaire des peuples: sociétés d'Afrique, d'Amérique, d'Asie et d'Océanie. Larousse.

Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., & Kumar, S. (2011). MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, *28*,

2731-2739.

Van Gulik, R. (1971). La vie sexuelle dans la Chine ancienne. *trad L. Evrard, Paris, Gallimard*,

Vandenberghe, P. L., & Mesher, G. M. (1980). Royal Incest and Inclusive Fitness. *American Ethnologist*, *7*, 300-317.

VanderLaan, D. P., Forrester, D. L., Petterson, L. J., & Vasey, P. L. (2012). Offspring production among the extended relatives of Samoan men and fa'afafine. *PloS one*, *7*, e36088.

VanderLaan, D. P., Ren, Z., & Vasey, P. L. (2013). Male Androphilia in the Ancestral Environment. *Human Nature*, 24 *(4)*, 375-401.

VanderLaan, D. P., & Vasey, P. L. (2011a). Male sexual orientation in Independent Samoa: Evidence for fraternal birth order and maternal fecundity effects. *Archives of Sexual Behavior*, *40*, 495-503.

VanderLaan, D. P., & Vasey, P. L. (2011b). Male Sexual Orientation in Independent Samoa: Evidence for Fraternal Birth Order and Maternal Fecundity Effects. *Archives of Sexual Behavior*, *40*, 495-503.

Vasey, P. L., Pocock, D. S., & VanderLaan, D. P. (2007). Kin selection and male androphilia in Samoan fa'afafine. *Evolution and Human Behavior*, *28*, 159-167.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2007). Birth order and male androphilia in Samoan fa'afafine. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*, 1437-1442.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2009). Materteral and Avuncular Tendencies in Samoa. A Comparative Study of Women, Men, and Fa'afafine. *Human Nature-an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, *20*, 269-281.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2010a). An Adaptive Cognitive Dissociation Between

Willingness to Help Kin and Nonkin in Samoan Fa'afafine. *Psychological Science*, *21*, 292-297.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2010b). Monetary exchanges with nieces and nephews: a comparison of Samoan men, women, and fa'afafine. *Evolution and Human Behavior*, *31*, 373-380.

Verdu, P., Austerlitz, F., Estoup, A., Vitalis, R., Georges, M., Théry, S., Froment, A., Le Bomin, S., Gessain, A., Hombert, J.-M., Van der Veen, L., Quintana-Murci, L., Bahuchet, S., & Heyer, E. (2009). Origins and genetic diversity of pygmy hunter-gatherers from Western Central Africa. *Current Biology*, *19*, 312-318.

Whitam, F. L. (1983). Culturally invariable properties of male homosexuality: Tentative conclusions from cross-cultural research. *Archives of sexual behavior*, *12*, 207-226.

Whitam, F. L., & Mathy, R. M. (1986). Male homosexuality in four societies: Brazil, Guatemala, the Philippines, and the United States. Praeger New York.

Wichmann, S., Holman, E. W., Bakker, D., & Brown, C. H. (2010). Evaluating linguistic distance measures. *Physica a-Statistical Mechanics and Its Applications*, *389*, 3632-3639.

Wichmann, S., Müller, A., Velupillai, V., Wett, A., Brown, C. H., Molochieva, Z., Bishoffberger, J., Holman, E. W., Sauppe, S., Brown, P., Bakker, D., List, J.-M., Egorov, D., Belyaev, O., Urban, M., Hammarström, H., Carrizo, A., Mailhammer, R., Geyer, H., Beck, D., Korovina, E., Epps, P., Valenzuela, P., & Grant, A. (2012). The ASJP Database (version 15).

Wilson, E. O. (1975). Sociobiology: the new synthesis. Cambridge: Harvard University Press.

Yates, T. (1993). Frameworks for an archaeology of the body. In T. C. (ed *Interpretative archaeology* (pp. 31-72). Providence, RI: Berg Publishers.

Country	Ethnic group	Date	Type	Place	Description	Criticism
Norway	European	Mesolithic (before written texts)	Rock engraving	Bardal Panel	Two human figures locked in "rear-entry" sexual intercourse (Nash, 2001)	Inconsistencies in the details of the different plates representing the scene. No definitive evidence of penetration. The sex of the supposedly penetrated individual is not determined.
Spain	European	Mesolithic (before written texts)	Rock engraving	Cuevas de la vieja panel. Albacete	Smaller male performs a fellatio to the "dominant" male (Nash, 2001)	The two figures have been drawn at different time, using different techniques and probably do not belong to the same scene (A. Grimmal Navarro, Comm. pers.)
Sweden	European	Mesolithic (before written texts)	Rock engraving	Hoghem in Tanum	"It is [...] possible that both figures are male – this, of course would require us to suspend our prejudices about what such scenes would then mean, and from my experience it is clear that most archaeologist are unwilling or unable to do so, and will go to extraordinary lengths to hang on to the heterosexual hypothesis" (Yates, 1993. p46)	No direct evidence of homosexual relationship. The nature of the relation between the two figures and the sex of the protagonist are not identifiable.
Peru	Moche	200 BCE-600 CE (before written texts)	At least four vases	Peru	"Homosexual acts between males are found on at least four cases [...] each showing consensual anal intercourse" (Mathieu, 2003).	"It is difficult not only to attribute precise dates and provenance but to assign valid and convincing interpretation and to attach meaning (not only their meaning for us, but their possible meaning for the Moche culture itself) to these objects, since we have no text to interpret them" (Mathieu, 2003).
Egypt	Egyptian	2400 BCE (early Historic)	Egyptian grave	Necropolis of Saqqara	"Whatever the biological relationship may have been between Niankhkhnum and Khnumhotep, their iconography vocabulary was most closely aligned to that used to portray conjugal sentiment between husband and wife." (Reeder, 2000)	"Since the embracing and handholding scenes are unique in private tombs, little can be said about their meaning beyond the fact that they express publicly the close involvement of the two men" (Baines 1985 in Reeder, 2000). "Altenmtiller and Moussa suggested Niankhkhnum and Khnumhotep were brothers, possibly twin" (Reeder, 2000).

Table 1. Archaeological data often cited as evidence of MHP in prehistoric societies. See Supplementary data for additional details.

Data source	Control	Method	Model	Estimate	SE	value
eHRAF (N = 86)	Linguistic phylogeny	GEE	Intercept	-0.93	0.39	
			Stratification			
			level 1	2.04	0.61	
			level 2	3.37	0.84	<0.0001
EA (N = 92)	Linguistic phylogeny	GEE	Intercept	-0.06	0.33	
			Stratification			
			level 1	0.80	0.54	
			level 2	2.19	0.70	0.0001
	Geographic phylogeny	GEE	Intercept	0.64	0.33	
			Stratification			
			level 1	0.75	0.54	
			level 2	1.92	0.70	0.003
	Geographic origin covariable	Glm	Intercept	-1.33	1.01	
			Geographic origin			
			Circum-med	16.81	1900	0.0009
			East Eurasia	0.06	1.10	
			Insular Pacific	0.11	1.04	
			North America	2.74	1.12	
			South America	0.15	1.08	
			Stratification			
			level 1	1.54	0.68	0.0003
			level 2	2.90	0.84	

Table 2: Results of the different models testing the link between the level of stratification and the probability of observing MHP

Figures



Figure 1. Geographic distribution of the sampled societies (using the EA to assess the level of stratification). Full circles: societies with MHP; empty circles: societies without MHP.

Supplementary Materials

1) Classification of the societies: presence or absence of Male Homosexual Preference (MHP)

The societies were first classified by JB. Then, the 74 societies for which the monographs were directly available (using the eHRaF) were classified independently by MR with the same information, but without the identity of the society. The level of agreement between the two ratings was assessed using a weighted Cohen's Kappa, $\kappa = 0.80$ [CI: 0.67-0.94], $z = 6.98$, $P < 0.0001$, i.e., “almost perfect” following Landis (1977) (Cohen, 1960).

2) Class stratification variable of the Ethnographic Atlas (EA)

The five factors of the "Class stratification" variable of the EA have been merged into three levels: *(1)* absence of social stratification (factor 1), *(2)* simple stratification based on wealth or elite (merging factors 2 and 3) and *(3)* complex stratification (merging factors 4 and 5). Indeed, Generalized Estimating Equation method, as implemented in the *ape* package (Paradis, Claude, & Strimmer, 2004), does not allow empty classes. Merging levels of stratification allows to address this constraint and provides a simplified coding, making the results comparable to those obtained using the eHRAF to classify the level of stratification (which also include three levels of stratification).

References

Cohen, J. (1960). A Coefficient of Agreement for Nominal Scales. *Educational and*

Psychological Measurement,*20*, 37-46.

Landis, J. R., & Koch, G. G. (1977). The measurement of observer agreement for categorical data. *biometrics*, 159-174.

Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*,*20*, 289-290.



Figure A1. Geographic distribution of the sampled societies (using the eHRAF to assess the level of stratification). Full circles: societies with MHP; empty circles: societies without MHP.

Country	Ethnic group	Date	Type	Place	Description	Author
Norway	European	Mesolithic	Rock engraving	Bardal Panel	Two of the human figures are locked in "rear-entry" sexual intercourse and have previously been interpreted as being male and female by Hallström (1938). The smaller figure may possibly have breasts but, equally, the two lines here could well be a pair of arms. A series of vertical lines possibly stylised pubic hair, hangs below the lower abdomen. The large headless figure penetrating the smaller one has an outline of his penis carved inside the smaller figure. The position of the penis suggests that penetration is via the anus. Gustave Hallström (1938), however, regards the area of penetration as the vulva. Although the larger figure appears the more dominant, both figures are locked in a harmonious rhythm. There appears to be no sign of any violent sexual penetration -these figures, therefore, could well be deemed as consenting adults. Interestingly, Hallström has also recognised a further two vertical lines directly in front of the smaller figure, which he has interpreted as possibly another human figure. Could this scene, therefore, represent group sexual intercourse, whereby the smaller (central) figure is not only engaged in rear-entry intercourse but also possible fellatio at the same time? [...]	Nash 2001
Spain	European	Mesolithic	Rock engraving	Cuevas de la vieja panel. Albacete	Here, the central figure, a human male (with elegant head-dress), has legs spread between two red deer (which were originally painted as a series of bulls). Another smaller, male figure is positioned between the upper thighs of the central figure. The head of the smaller male is directed to the erect penis of the central (dominant) male – fellatio is being performed.	Nash 2001
Sweden	European	Mesolithic	Rock engraving	Hoghem in Tanum	Nothing marks these figures out as female rather than male. But there are indications that they may both be male : 1. In five of the scenes, the "female" figure" has clearly exaggerated calves. Such features are also found on the male figures, and as was noted above, have a strong association with phallic figures generally. 2. Within the representational designs of the carvings, pairing as a principle occurs only with definitively male figures – lurs and axes on board ships, paired and confronted warriors or stags – and seldom, if ever, with figures the identity of which is open to doubt [...]. It is thus possible that both figures are male – this, of course would require us to suspend our prejudices about what such scenes would then mean, and from my experience it is clear that most archaeologists are unwilling or unable to do so, and will go to extraordinary lengths to hang on to the heterosexual hypothesis... p46	Yates 1993
Peru	Moche	200 BCE-600 CE	At least four vases	Peru	Homosexual acts between males are found on at least four cases (one between a skeletal cadaver and a sleeping male, lying together in bed), each showing consensual anal intercourse. Again, with no ambiguity possible with both sets of male genitalia clearly depicted. There are also many examples where the gender of the penetrated partner is ambiguous, but these are usually interpreted as heterosexual coupling, nonetheless. Homosexuality is also contested by certain authors who deny the existence of such objects [...] It is difficult not only to attribute precise dates and provenance but to assign valid and convincing interpretation and to attach meaning (not only their meaning for us, but their possible meaning for the Moche culture itself) to these objects, since we have no text to interpret them [...] other than brief mentions in the incomplete, fragmented and very biased codices and writings of Spanish missionaries and conquistadors.	Mathieu 2003
Egypt	Egyptian	2400 BCE	Egyptian grave	Necropolis of Saqqara	I agree somewhat with John Baines when he says "Since the embracing and handholding scenes are unique in private tombs, little can be said about their meaning beyond the fact that they express publicly the close involvement of the two men" (Baines 1985:467). The hand-holding and embracing scenes may be unique between men of equal station in private tombs but not for husband and wife. It is when the totality of intimate scenes in the tomb of Niankhkhnum and Khnumhotep are compared to the innovative conjugal figurations of the Fourth, Fifth and Sixth Dynasties of the Old Kingdom that same-sex desire and sentiment must be considered as a probable explanation. Whatever the biological relationship may have been between Niankhkhnum and Khnumhotep, their iconography vocabulary was most closely aligned to that used to portray conjugal sentiment between husband and wife.	Reeder 2000

Tab. A1. Archaeological data often cited as evidence of MHP in prehistoric societies.

VII Discussion

VII.1 PHM & Contexte social

Les études sur les aspects biologiques de la préférence homosexuelle sont souvent critiquées et déclarées biaisées, partiales, voire homophobes. Elles sont également considérées comme étant déterministes, et rattachées à la vision « born that way » de l'homosexualité. L'approche biologique a pourtant conduit jusqu'ici à des conclusions nuancées qui, bien qu'elles aient permis de mettre en évidence des facteurs favorisant la préférence homosexuelle, admettent les limites de leur pouvoir explicatif et reconnaissent l'existence probable d'interactions avec des facteurs environnementaux (Mustanski, Chivers, & Bailey, 2002). Les principales critiques viennent des tenants des approches liées au modèle standard des sciences sociales (« Standard social science model »), qui considèrent que la PHM découle principalement d'un choix et de l'influence de l'environnement social – expériences précoces, influence de la société, etc. – (voir Balthazart, 2010; LeVay, 2010). Il est intéressant de voir que les critiques parfois émises contre l'apport de la biologie à la compréhension de l'orientation sexuelle vont souvent à l'encontre de l'objectif affiché. Aucune vision de l'origine de l'homosexualité, qu'elle soit fondée sur des données scientifiques ou sur d'autres méthodes, ne met à l'abri de dérives sociales. Par exemple, la découverte d'une association possible entre la zone chromosomique Xq28 et la préférence homosexuelle a été suivie d'un article du Daily mail titrant « Abortion hope after 'gay genes' findings » (Sample, 2014). Cependant, envisager l'orientation sexuelle comme un choix a conduit à d'autres types de dérives. On peut citer, parmi les exemples récents, les pseudo thérapies de conversion en Chine, visant à changer l'orientation sexuelle, et utilisant des méthodes d’aversions comme les électrochocs (Sudworth, 2014) ou en Ouganda, la récente décision de punir les comportements homosexuels par la prison à perpétuité. Le président ougandais avait alors décidé de promulguer la loi sur la base de conclusions fournies par des

scientifiques ougandais, affirmant que l'homosexualité est « apprise » et peut donc être « désapprise » (Karimi & Fombu, 2014). Les persécutions des minorités homosexuelles ne sont pas la conséquence de nouvelles connaissances scientifiques, mais sont historiquement le fruit de positions politiques ou religieuses basées sur une méconnaissance de ces phénomènes (Rahman in Sample, 2014). Une meilleure compréhension de la préférence homosexuelle permettra un discours plus solide sur les déterminants des variations d'orientation sexuelle, qui pourra contribuer à une meilleure acceptation de la PHM. Cette connaissance ne peut se construire qu'à partir de la méthode scientifique qui émet des hypothèses réfutables, testées sur des données réelles. L'approche biologique de l'étude de la PHM a donc un intérêt social puisqu'elle s'inscrit dans cette démarche de construction d'une meilleure compréhension des variations d'orientation sexuelle. Elle a également un intérêt strictement scientifique puisque le paradoxe darwinien de la PHM questionne l'applicabilité de la théorie darwinienne aux comportements humains.

VII.2 Hypothèse d'hypergynie

L'approche biologique a permis la construction d'une base théorique et la proposition de plusieurs hypothèses pour expliquer le maintien au cours de l'évolution de facteurs héritables considérés à première vue comme maladaptatifs. Cependant, alors que les hypothèses évolutionnistes proposées jusqu'ici auraient pu s'appliquer à d'autres espèces, la PHM semble spécifique de l'Homme (Bagemihl, 1999; Bailey & Zuk, 2009). L'hypothèse d'hypergynie est la première qui permet d'expliquer la spécificité humaine de la PHM. Cette hypothèse postule que la PHM est le fruit d'une interaction entre une construction sociale, l'émergence à partir de la révolution néolithique d'une structuration des sociétés en classes sociales hiérarchisées, et de facteurs biologiques sexuellement antagonistes favorisant la PHM chez les hommes et augmentant la fécondité chez les femmes. Étant donné le lien entre fécondité et attractivité, l'hypergynie en sociétés stratifiées permettrait aux femmes apparentées à des hommes ayant une PHM d'obtenir un double avantage sélectif. D'une part un avantage direct du fait de la fécondité accrue liée aux facteurs sexuellement antagonistes, d'autre

part un avantage sélectif indirect, du fait d'une plus grande probabilité de se marier avec un homme de statut social supérieur, étant donné leur fécondité et attractivité plus élevée, et finalement d'obtenir un meilleur accès aux ressources, augmentant donc le succès reproducteur. Il a été montré que les facteurs sexuellement antagonistes ne sont pas stables à l'échelle évolutive (Connallon & Clark, 2011). On s'attend à ce que les coûts pléiotropiques des facteurs sexuellement antagonistes tels que ceux proposés pour expliquer le maintien de la PHM disparaissent au cours de l'évolution. Cependant, un épisode récent de sélection positive tel que celui envisagé par l'hypothèse d'hypergynie avec l'apparition, après la révolution néolithique, de la stratification sociale et de l'hypergynie pourrait expliquer l'observation de facteurs sexuellement antagonistes favorisant la PHM. Si cette hypothèse est confirmée, il est envisageable qu'une sélection artificielle pour une fécondité accrue puisse conduire à l'apparition de la PHM dans d'autres espèces. La plupart des espèces ont été domestiquées très tôt, et ont subi de fortes pressions de sélection, à la fois pour réduire le temps de génération et pour augmenter la fécondité. Les moutons ont par exemple été domestiqués il y a environ 11 000 ans (Kijas et al., 2012) dès le début de la révolution néolithique (Gupta, 2004). Étant donné le nombre élevé de générations depuis la domestication, on s'attend à ce que les effets pléiotropes d'une fécondité accrue aient été purgés. De fait, la seule espèce domestique pour laquelle une véritable préférence homosexuelle a été mise en évidence est le mouton domestique (Perkins & Roselli, 2007; Roselli, Reddy, & Kaufman, 2011; Roselli, Resko, & Stormshak, 2002). Ce résultat apparemment contradictoire pourrait potentiellement être le fait d'une sélection récente pour une plus grande fécondité. L'analyse du génome des moutons a en effet permis de mettre en évidence les traces génétiques d'une sélection récente, notamment sur la reproduction (Kijas et al., 2012). Il serait intéressant de tester l'effet d'une forte sélection artificielle pour une fécondité accrue des femelles sur la préférence sexuelle des mâles sélectionnés dans ces lignées.

Ici, plusieurs approches ont été utilisées afin d'explorer l'hypothèse d'hypergynie. La première méthode utilisée a été la modélisation. Bien que la modélisation ne constitue pas une preuve en soi,

elle permet d'une part d'objectiver les postulats de l'hypothèse d'hypergynie et d'autre part, d'explorer dans un système simplifié, le comportement théorique de l'effet étudié. Ici, la modélisation a permis de montrer que l'hypothèse d'hypergynie était plausible. En effet, un facteur sexuellement antagoniste augmentant la fécondité chez les femmes et favorisant la PHM chez les hommes est soumis à une sélection positive dans une société stratifiée caractérisée par l'hypergynie. Ce premier résultat intéressant appelle maintenant à tester chaque aspect de l'hypothèse d'hypergynie. La première approche utilisée pour cela à été de tester le lien entre stratification sociale et préférence homosexuelle par une méthode d'analyse comparative sur 48 sociétés présentant divers degrés de stratification sociale, cet échantillon a par la suite été étendu à 107 sociétés. Les analyses cross-culturelles étant affectées par le problème de Galton (Mace & Pagel, 1994), des estimations de l'apparentement entre les sociétés à partir d'une phylogénie linguistique puis d'une matrice de distance géographique ont été prises en compte dans les analyses. Le résultat obtenu soutient bien la prédiction découlant de l'hypothèse d'hypergynie. En effet, la probabilité que la PHM soit présente dans une société augmente avec le niveau de stratification. Bien que très encourageant, ce résultat ne peut être considéré comme un preuve définitive de la validité de l'hypothèse d'hypergynie, car plusieurs points peuvent être critiqués. Premièrement, la prévalence de la PHM est estimée en société occidentale entre 2 et 6 %. En supposant que cette fréquence est généralisable aux sociétés pour lesquelles la PHM existe, on devine que la probabilité d'observer des individus ayant une PHM dans les sociétés organisées en petits groupes est faible. Dans une étude d'anthropologie comparative sur 32 populations de chasseurs-cueilleurs, la taille moyenne du groupe était de 28,2 individus adultes (Hill et al., 2011). Si l'on fixe la prévalence de la PHM à 2 %, la probabilité pour qu'un anthropologue rencontre au moins un individu ayant une PHM dans un tel groupe est de 43 %, et il n'en rencontrera pas dans 57 % des cas. Il faudrait qu'il rencontre au moins 149 personnes pour être sûr ($P < 0.05$) d'en rencontrer une ayant une PHM. On peut par ailleurs imaginer que l'expression de la PHM sera plus difficile et donc plus difficilement détectable, si les individus ayant une PHM sont les seuls ayant cette orientation sexuelle dans le groupe. Cependant,

en considérant que la PHM existe dans ce type de groupe, mais que des individus ayant une PHM ne sont pas présents dans le groupe au moment où l'étude anthropologique est réalisée, il est peu probable que les individus n'aient pas connaissance de l'existence de la PHM, et qu'il n'y ait ni mot, ni concept pour définir cette orientation sexuelle. C'est pourtant ce qui est décrit par plusieurs anthropologues. Il est possible que certains anthropologues n'aient pas rapporté la PHM du fait d'une condamnation morale de ce comportement, à l'époque où les études ont été réalisées. Cependant, le cas récemment rapporté d'absence de PHM chez le peuple Aka, permet de confirmer que l'absence de PHM est possible dans certaines populations et que les monographies étudiées pour la présente étude ne peuvent toutes être le fait d'un tabou associé à la PHM ayant pu exister à certaines périodes de l'histoire. De plus, l'absence de PHM pour certaines des sociétés étudiées a été déduite à partir de données d'anthropologues qui avaient soulevé la question. Il est peu probable qu'un anthropologue questionne l'existence de la PHM, pour ensuite affirmer qu'elle n'existe pas, contrairement à ce qui aurait été observé. Dans la plupart des sociétés qui ont été classées ici comme n'ayant pas de PHM, les descriptions des anthropologues font état, à la fois d'une absence de préférence mais également de comportements homosexuels. Il est possible que d'une part la PHM ait été absente de ces sociétés, et que d'autre par les conditions sociales (e.g., non disponibilité de partenaires de sexe opposé) n'ait pas favorisé l'apparition de comportements homosexuels. D'autres limitations existent et doivent être considérées, mais les données semblent soutenir assez bien le lien entre stratification et PHM. La consolidation de l'hypothèse d'hypergynie doit aussi passer par le test des postulats sur lesquels elle repose.

VII.3 PHM et signaux détectables chez les apparentés

Un de ces piliers, exploré au cours de cette thèse, est l'existence de traits phénotypiques détectables augmentant, chez les femmes apparentées à des hommes ayant une PHM, la probabilité de se marier avec un homme de statut social supérieur. Nous avons montré que les sœurs d'hommes ayant une préférence homosexuelle avaient une féminité plus élevée que les sœurs d'hommes hétérosexuels.

Alors que les études précédentes s'étaient concentrées sur la fécondité des apparentés (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rahman et al., 2008) ou sur les traits associés à la reproduction chez les mères d'hommes ayant une PHM (Camperio-Ciani et al., 2012), cette étude est la première à montrer que le phénotype de sœurs d'homosexuels semble également être différent. Ce résultat constitue un nouvel argument, bien qu'indirect, en faveur de l'hypothèse de facteurs génétiques sexuellement antagonistes. C'est également un pas important pour consolider l'hypothèse d'hypergynie. Une féminité plus élevée chez les sœurs d'homosexuels pourrait être le signal détectable augmentant leur probabilité de se marier avec un homme de statut supérieur. Cette étude est une première étape, et de nombreux progrès doivent être accomplis pour confirmer cet aspect de l'hypothèse. En effet, l'échantillonnage d'apparentées d'individus ayant une PHM est difficile, la taille de l'échantillon utilisé ici est donc limitée, de plus les participantes n'ayant pas pu toutes être rencontrées, certaines ont pris elles-mêmes les photographies utilisées dans cette étude, ce qui a conduit à une qualité de photographie variable ayant pu affecter les résultats, en particulier ceux obtenues à partir de jugements (i.e., jugement par des participants). L'expérience menée ici n'a par exemple pas permis de mettre en évidence une attractivité accrue des sœurs d'homosexuels, et ce alors que la féminité et l'attractivité semblent liées (Rhodes, 2006). Il sera nécessaire de répliquer les résultats obtenus ici en utilisant un échantillon plus grand et en améliorant la normalisation des photographies des participantes. Ce type de méthodologie pourrait être également étendu à d'autres apparentés, par exemple les mères et les tantes d'individus ayant une PHM.

VII.4 Hypothèse de sélection sexuellement antagoniste

Par ailleurs, il est nécessaire de travailler à l'obtention d'une image plus claire de l'augmentation de fécondité chez les apparentés d'homosexuels. En effet, bien que les résultats de l'équipe de Camperio-ciani (Camperio-Ciani, Corna, & Capiluppi, 2004; Camperio-Ciani & Pellizzari, 2012; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009) et de Rahman (2008) soient concordants avec l'hypothèse

énoncée, d'autres études, utilisant une méthodologie différente, ont principalement mis en évidence une augmentation de fécondité dans la lignée paternelle (King et al., 2005; Schwartz et al., 2010) (voir Table 1). De plus, alors que certaines études ont mis en évidence une augmentation de la fécondité des mères d'hommes aînés ayant une préférence homosexuelle conformément aux attendus de l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste (Blanchard & Lippa, 2007; Iemmola & Camperio-Ciani, 2009; Rieger et al., 2012 ; VanderLaan & Vasey, 2011; Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007), une autre a trouvé le résultat opposé (Blanchard, 2011). Enfin, les résultats que nous avons obtenus en Indonésie montrent une augmentation de la fertilité chez les oncles maternels des individus ayant une PHM, ce qui n'est pas prédit par l'hypothèse testée. Bien qu'une augmentation de la fécondité des apparentés des individus ayant une PHM semble récurrente, les individus concernés par l'augmentation de fécondité semblent varier. De nouvelles données seront nécessaires pour confirmer ces variations et pouvoir conclure sur l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste.

VII.5 Hypothèse d'hypergynie, de nouvelles pistes à explorer

D'autres aspects de l'hypothèse d'hypergynie peuvent faire l'objet de tests. Il serait par exemple très intéressant de tester si en sociétés pré-industrielles, les femmes qui se sont mariées à des hommes de statut supérieur ont réellement une fécondité moyenne accrue. Pour que le test soit concluant, il faudrait que la fécondité des femmes hypergynes soit à la fois plus élevée que celle des femmes de leurs classes d'origine, mais également que celle des femmes des classes qu'elles intègrent. Les sociétés à caste, du fait de la rigidité des séparations entre les différentes castes (Davis, 1941 ; Wooding et al., 2004) pourraient constituer un bon modèle pour tester cet aspect de l'hypothèse d'hypergynie.

Enfin, la stratification sociale est apparue plusieurs fois de façon indépendante, menant à l'apparition de structures sociales comparables. De ce fait, deux processus sont envisageables dans le cadre de l'hypothèse d'hypergynie. D'une part, il est possible que l'apparition de la stratification

sociale conduise à la sélection de facteurs génétiques préexistants dans la population. On s'attend alors à ce que les mêmes traits phénotypiques apparaissent dans les sociétés où la PHM est présente. Une autre possibilité est que la stratification sociale ait conduit indépendamment à la sélection de variants spécifiques à chaque ensemble populationnel. Selon ce scenario, certaines manifestations associées à la PHM devraient varier en fonction des populations étudiées. Actuellement, très peu de données biodémographiques sont disponibles hors des sociétés occidentales. Les données de Samoa semblent montrer des effets en partie différents de ce qui est observé en Europe, elles mettent en effet en évidence une augmentation de la fécondité dans les lignées paternelles et maternelles (VanderLaan, Forrester, Petterson, & Vasey, 2012). De plus, un excès de grandes sœurs est détecté en plus de l'effet grands frères, ce dernier étant le seul détecté dans les populations occidentales (Bogaert & Shorska, 2011; VanderLaan & Vasey, 2011). Cependant, d'autres aspects plaident pour une expression similaire des traits associés à la PHM dans diverses sociétés. Des études menées dans 4 sociétés différentes, les États-Unis, le Guatemala, le Brésil et les Philippines ont permis de mettre en évidence un certain nombre d'aspects communs dans l'expression de la PHM, notamment le fait que les hommes ayant une PHM ont beaucoup plus souvent des souvenirs de comportements transgenres durant l'enfance (Cardoso, 2005; Cardoso, 2009; Rieger, Linsenmeier, Gygax, & Bailey, 2008; Whitam & Mathy, 1986; Whitam & Zent, 1984). La prévalence de la PHM tombe dans un même ordre de grandeur dans les différentes sociétés pour lesquelles elle a été mesurée (Berman, 2003; Diamond, 1993). Malgré un certain nombre de variations, plusieurs aspects communs aux individus ayant une PHM étudiés dans différentes populations plaide pour un phénomène cohérent ayant une origine commune. Ces questionnements ne pourront être tranchés qu'à partir de nouvelles études en société non occidentales. Il serait particulièrement intéressant d'accéder à des données biodémographiques pour ce type de sociétés. C'est dans cette optique que les données d'Indonésie ont été récoltées.

VII.6 Nécessité de données cross culturelles : l'Indonésie

Notre objectif était de tester dans une société non occidentale l'effet grand frère, l'hypothèse de facteurs génétiques sexuellement antagonistes, et l'hypothèse de sélection de parentèle. Les données d'Indonésie nous ont permis de répliquer l'effet grands frères et de mettre en évidence une augmentation de la fertilité chez certains apparentés d'hommes ayant une PHM. Ce dernier résultat ne réplique pas les études originales, une augmentation de la fécondité est en effet détectée pour les mères, les oncles maternels ainsi que pour la fécondité cumulée des oncles et tantes maternels, et enfin la fécondité cumulée des oncles et tantes paternels et maternels. Ce résultat questionne à la fois l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste, mais également l'universalité des traits associés à la PHM. Il faut cependant noter que l'échantillon est relativement réduit (50 hommes ayant une PHM et 52 hétérosexuels). L'obtention de données sur la PHM en société non-occidentale n'est pas aussi facile qu'en société occidentale, notamment du fait de l'acceptation limitée de la PHM en Indonésie (Gollmer, 2011; Pew research center, 2013), ce qui explique la taille modeste de cet échantillon. Des réplications seront nécessaires pour confirmer ces résultats, en effet, il est possible qu'un manque de puissance statistique n'ait pas permis de détecter des effets importants, comme une plus grande fécondité des tantes maternelles : en considérant les données brutes, les tantes maternelles des hommes ayant une PHM produisent 18 % d'enfants en plus, mais cette différence n'est pas significative. Par ailleurs, certains effets observés peuvent être dus à des faux positifs. Ce problème a été rapporté dans des études similaires, par exemple, une étude à Samoa a mis en évidence un excès de petits frères chez les hommes ayant une PHM (Vasey & VanderLaan, 2007). Par la suite, une autre étude visant à répliquer ce résultat en élargissant l'échantillonnage a permis de confirmer une partie des résultats (effets grands frères et grandes sœurs) tout en montrant que l'excès de petits frères était probablement dû à un faux positif (VanderLaan & Vasey, 2011).

VII.7 Sélection de parentèle en Indonésie

La seconde partie du travail mené en Indonésie avait pour but de tester l'hypothèse de sélection de

parentèle. La récolte de données en sociétés occidentales afin de tester cette hypothèse est d'autant plus nécessaire que les données disponibles jusqu'ici ont conduit à des conclusions contradictoires. Alors que les tests de l'hypothèse de sélection de parentèle n'ont pas été concluants en sociétés occidentales et au Japon (Bobrow & Bailey, 2001; Forrester, VanderLaan, Parker, & Vasey, 2011; Rahman & Hull, 2005; Vasey & VanderLaan, 2012) à Samoa, les hommes ayant une préférence homosexuelle ont une plus grande volonté d'investir dans leurs apparentés, et cette volonté se traduit par un plus grand transfert de ressources vers les neveux et nièces (Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007; Vasey & VanderLaan, 2010b; Vasey & VanderLaan, 2010c). L'étude que nous avons menée a montré que les hommes ayant une PHM à Java (Indonésie), ont une plus grande volonté d'investir dans les neveux et nièces, et transfèrent plus d'argent vers ces apparentés, conformément aux prédictions de l'hypothèse de sélection de parentèle. Ces résultats sont donc dans la veine de ceux obtenus à Samoa (Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007; Vasey & VanderLaan, 2010b; Vasey & VanderLaan, 2010c). De plus, une première tentative de quantification de l'effet de la sélection de parentèle a été proposée. Alors que les données brutes mettent en évidence une valeur sélective inclusive plus élevée pour les hommes ayant une préférence homosexuelle (bien que l'intervalle de confiance inclue zéro), l'estimation devient négative (bien qu'elle inclue toujours zéro) lorsque les données sont mises en concordance pour le nombre de grands frères. Le mécanisme de sélection de parentèle ne semble donc pas suffisant pour compenser les coûts reproductifs associés à la PHM. Cette tentative de quantification est soumise à plusieurs limitations. Premièrement, les individus étudiés avaient en moyenne 29.1 ans et n'avaient donc probablement pas terminé leur reproduction. Le coût reproductif de la PHM évalué par la différence du nombre d'enfants par rapport aux hétérosexuels est donc probablement sous-estimé. De plus, l'estimation de la valeur sélective inclusive se concentre uniquement sur le nombre de descendants. A l'avenir, cet estimateur devrait être affiné afin de mieux prendre en compte les diverses composantes de la valeur sélective. Plusieurs études ont par exemple montré qu'un compromis entre quantité et qualité des descendants permettait de maximiser la valeur sélective (Boone & Kessler, 1999; Borgerhoff

Mulder, 2000). Il serait intéressant d'étudier l'effet d'hommes ayant une PHM sur d'autres composantes de la reproduction de leurs frères et sœurs, par exemple, sur la probabilité de survie des neveux et nièces, leur probabilité d'accéder à des études supérieures, leur salaire à l'âge adulte, etc. La compensation du coût reproductif de la PHM au travers d'un altruisme exacerbé envers les neveux et nièces ne semble pas suffisante, au moins pour ce qui est du nombre de descendants produits. Le mécanisme de sélection de parentèle n'exclut pas l'existence d'autres mécanismes compensatoires, comme par exemple une augmentation de la fertilité des apparentés (effet pléiotrope antagoniste). La sélection de parentèle pourrait être alors vue, non pas comme un mécanisme ayant permis l'émergence au cours de l'évolution des facteurs favorisant la PHM, mais comme un modificateur de coûts qui réduit le coût reproductif associé à la PHM. Les données d'Indonésie ont également permis de montrer que la pression sociale et familiale incitant les hommes ayant une préférence homosexuelle à former des familles et à avoir des enfants (Gollmer, 2011; Pew research center, 2013) participait, de fait, à la réduction des coûts associés à la PHM. En effet, dans l'échantillon étudié, 18 % des individus ayant une PHM avaient des enfants. Cet aspect doit être pris en compte pour estimer l'effet de potentiels mécanismes compensatoires. Cet effet de la pression sociale doit varier en fonction des sociétés, probablement avec le niveau d'acceptation sociale de la PHM. Les données sur les fa'afafines de Samoa qui ont une PHM, et où ce troisième genre est globalement bien accepté (Vasey, Pocock, & VanderLaan, 2007), montrent qu'aucun des individus échantillonnés ne s'était reproduit. Les coûts reproductifs associés à la PHM à Samoa doivent donc être en moyenne supérieurs à ceux observés à Java (Vasey, Parker, & VanderLaan, 2014). Le travail mené à Java devra être approfondi. De plus, l'obtention de données biodémographiques permettant de tester l'hypothèse de sélection de parentèle dans d'autres sociétés non-occidentales pourra également contribuer à une meilleure compréhension du maintien de la PHM et des résultats contradictoires entre l'Indonésie et Samoa d'une part et les sociétés occidentales et le Japon d'autre part.

VII.8 Limites de l'approche biologique

L'approche biologique a permis, depuis une quinzaine d'années, un certain nombre d'avancées dans la compréhension de la composante biologique de la PHM. Cependant, la PHM est un trait complexe, dont plusieurs aspects ne sont probablement pas explicables par la biologie. Les études de génétique quantitative étudiant les variations d'orientations sexuelles ont montré que seule environ 40 % de la variance pouvait être expliquée par des effet génétiques (Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Kendler, Thornton, Gilman, & Kessler, 2000; Kirk, Bailey, Dunne, & Martin, 2000; Långström, Rahman, Carlström, & Lichtenstein, 2010), le reste de la variance étant rassemblé dans une catégorie appelée « environnement spécifique à l'individu ». Cette catégorie constitue en fait une sorte de boite noire, dont les composantes n'ont pas été identifiées. Le seul effet non génétique connu jusqu'ici est l'effet grand frère. Le nombre de grand frère n'est par définition pas héritable, et affecte pourtant la probabilité d'avoir une préférence homosexuelle (Bogaert & Shorska, 2011). Cependant, l'hypothèse proximale proposée pour expliquer cet effet est celle d'une sensibilité des mères à des grossesses successives de garçons. L'origine de cette sensibilité reste à comprendre et pourrait impliquer des facteurs héritables. Dans tous les cas, d'autres effets ne faisant pas l'hypothèse de facteurs génétiques, qu'ils soient biologiques, sociaux ou psychologiques, ne sont pas connus. Les hypothèses évolutionnistes, s'attachant à explorer le maintien des facteurs héritables associés à la PHM, ne peuvent qu'au mieux expliquer une partie des facteurs conduisant à la préférence homosexuelle.

D'autre part, la plupart des études menées jusqu'ici considèrent la PHM comme un trait unique dont les manifestations ne varient pas. Alors que plusieurs études ont évoqué la possibilité que la PHM soit due à une féminisation accrue, que ce soit pour des aspects comportementaux, psychologiques ou neuroanatomiques (LeVay, 1991 ; Lippa, 2008; Rieger, Linsenmeier, Gygax, & Bailey, 2008), aucun des tests des hypothèses évolutionnistes de la PHM n'a pris en compte cette variabilité de féminisation dans l'expression de la PHM. Cet aspect reste donc a explorer. Par ailleurs l'étude de la préférence homosexuelle dans des sociétés pour lesquelles cette préférence sexuelle est exprimée

sous la forme d'un troisième genre soulève également des questions. Les fa'afafines de Samoa sont décrits comme adoptant généralement des comportements et des attitudes transgenres (Vasey & VanderLaan, 2007), ce qui les distingue de la grande majorité des homosexuels occidentaux. De plus, les fa'afafines ont pour la plupart des partenaires non-fa'afafines, qui ne se considèrent pas comme homosexuels (Vasey & VanderLaan, 2007). Ces lignes de découpages dans la populations des individus ayant des comportements homosexuels ne recoupent pas celles qui sont généralement utilisées dans les études occidentales, ce qui questionne la mise en parallèle des résultats obtenus à Samoa et en société occidentale. Il est par exemple envisageable que les fa'afafines représentent un sous-ensemble plus féminisés que les hommes avec lesquels ils ont des relations sexuelles et qui seraient considérés comme ayant une PHM en occident. Il serait intéressant d'étudier l'interaction entre la féminisation des aspects psychologiques et comportementaux des fa'afafines et l'altruisme envers leurs neveux et nièces. Peut-être qu'un tel altruisme serait détectable dans un sous-ensemble, tendant vers plus de féminisation, de la population homosexuelle occidentale. Bien que les données d'Indonésie, où l'expression de la PHM est plus directement comparable à la forme occidentale de PHM, ne plaident pas en faveur de cette hypothèse, cet aspect reste à explorer formellement. Globalement, l'acquisition de nouvelles données en sociétés non occidentales, afin de tester les hypothèses évolutionnistes, va nécessiter d'explorer plus en détail les variations dans l'expression de la PHM.

VIII Conclusion

L'approche biologique a permis des avancées importantes dans notre compréhension de la préférence homosexuelle masculine. En particulier, l'utilisation de l'approche évolutionniste a conduit à mieux cerner les causes ultimes de cette variabilité de l'orientation sexuelle, spécifique à l'homme. Plusieurs hypothèses ont été proposées jusqu'ici, mais toutes n'ont pas résisté à la confrontation aux données réelles. Bien que l'image que nous ayons des conditions qui conduisent à

la préférence homosexuelle masculine ne soit pas parfaite, notre compréhension progresse. L'hypothèse d'hypergynie en particulier ouvre de nouvelles perspectives qui devront être explorées avec comme parallèle l'acquisition de données cross-culturelles sur la PHM.

IX Bibliographie

Abild, M. L., Vanderlaan, D. P., & Vasey, P. L. (2014). Does geographic proximity influence the expression of avuncular tendencies in Canadian androphilic males? *Journal of cognition and culture*, 14(1-2), 41-63.

Allison, A. C. (1954). Protection afforded by sickle-cell trait against subtertian malarial infection. *British medical journal*, 1(4857), 290.

Ames, D. W. (1953). Plural marriage among the Wolof in the Gambia: with a consideration of problems of marital adjustment and patterned ways of resolving tensions. In.Pp. 145. *Anthropology.* Northwestern University, Evanston.

Bagemihl, B. (1999). Biological exuberance. New York, St Martin's Press.

Bailey, J. M., Dunne, M. P., & Martin, N. 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.

Bailey, N. W., & Zuk, M. (2009). Same-sex sexual behavior and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(8), 439-446.

Balthazart, J. (2010). Biologie de l'homosexualité. Wavre, Mardaga.

Barthes, J., Godelle, B., & Raymond, M. (2013). Human social stratification and hypergyny: toward an understanding of male homosexual preference. *Evolution and Human Behavior*, 34(3), 155-163.

Bell, A. P., & Weinberg, M. S. (1978). Homosexualities: A Study of Diversity among Men and Women. New York, Simon and Schuster.

Berman, L. A. (2003). The puzzle. Exploring the evolutionary puzzle of male homosexuality.

Wilmette, Godot.

Betzig, L. (1992). Roman Polygyny. *Ethology and Sociobiology,* 13(5-6), 309-349.

Betzig, L. L. (1986). Despotism and differential reproduction. A Darwinian view of history. New York, Aldine.

Betzig, L. L. (1993). Sex, Succession, and Stratification in the First Six Civilisations: How Powerful Men Reproduced, Passed Power on to Their Sons, and Used Power to Defend Their Wealth, Women, and Children. In L. Ellis ed *Social Stratification and Socioeconomic Inequality. Volume 1: A comparative Biosocial Analysis* (pp. 37-74). Westport: Praeger Publishers.

Blanchard, R. (2011). Fertility in the Mothers of Firstborn Homosexual and Heterosexual Men. *Archives of Sexual Behavior,* 41(3), 551-556.

Blanchard, R., & Bogaert, A. F. (1996). Homosexuality in men and number of older brothers. *American Journal of Psychiatry,* 153, 27-31.

Blanchard, R., & Bogaert, A. F. (2004). Proportion of homosexual men who owe their sexual orientation to fraternal birth order: An estimate based on two national probability samples. *American Journal of Human Biology,* 16(2), 151-157.

Blanchard, R., Cantor, J. M., Bogaert, A. F., Breedlove, S. M., & Ellis, L. (2006). Interaction of fraternal birth order and handedness in the development of male homosexuality. *Hormones and Behavior,* 49(3), 405-414.

Blanchard, R., & Lippa, R. A. (2007). Birth order, sibling sex ratio, handedness, and sexual orientation of male and female participants in a BBC Internet research project. *Archives of Sexual Behavior,* 36(2), 163-176.

Bobrow, D., & Bailey, J. M. (2001). Is male homosexuality maintained via kin selection? *Evolution and Human Behavior,* 22(5), 361-368.

Bogaert, A. F. (2006). Biological versus nonbiological older brothers and men's sexual orientation.

Proceedings of the National Academy of Sciences, 103(28), 10771-10774.

Bogaert, A. F., & Shorska, M. (2011). Sexual orientation, fraternal birth order, and the maternal immune hypothesis: A review. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 32(2), 247-254.

Boone, J. L. (1986). Parental investment and elite family structure in preindustrial states: a case study of late medieval-early modern Portuguese genealogies. *American Anthropologist*, 88, 859-878.

Boone, J. L., & Kessler, K. L. (1999). More status or more children? Social status, fertility reduction, and long-term fitness. *Evolution and Human Behavior*, 20(4), 257-277.

Borgerhoff Mulder, M. (2000). Optimizing offspring: the quantityquality tradeoff in agropastoral Kipsigis. *Evolution and Human Behavior*, 21(6), 391-410.

Camperio-Ciani, A., Corna, F., & Capiluppi, C. (2004). Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 271, 2217–2221.

Camperio-Ciani, A., & Pellizzari, E. (2012). Fecundity of Paternal and Maternal Non-Parental Female Relatives of Homosexual and Heterosexual Men. *PloS one*, 7(12), e51088.

Camperio-Ciani, A. S., Fontanesi, L., Iemmola, F., Giannella, E., Ferron, C., & Lombardi, L. (2012). Factors associated with higher fecundity in female maternal relatives of homosexual men. *Journal of Sexual Medicine*, 9(11), 2878-2887.

Cantor, J. M., Blanchard, R., Paterson, A. D., & Bogaert, A. F. (2002). How many gay men owe their sexual orientation to fraternal birth order? *Archives of Sexual Behavior*, 31(1), 63-71.

Cardoso, F. L. (2005). Cultural universals and differences in male homosexuality: The case of a Brazilian fishing village. *Archives of Sexual Behavior*, 34(1), 103-109.

Cardoso, F. L. (2009). Recalled Sex-typed Behavior in Childhood and Sports' Preferences in Adulthood of Heterosexual, Bisexual, and Homosexual Men from Brazil, Turkey, and Thailand.

Archives of Sexual Behavior, 38, 726-736.

Connallon, T., & Clark, A. G. (2011). The resolution of sexual antagonism by gene duplication. *Genetics*, 187(3), 919-937.

Crompton, L. (2003). Homosexuality and Civilization. Cambridge, Massachussetts, and London, England, the belknap press of harvard university press.

Crowl, A., Ahn, S., & Baker, J. (2008). A meta-analysis of developmental outcomes for children of same-sex and heterosexual parents. *Journal of GLBT Family Studies*, 4(3), 385-407.

Davis, K. (1941). Intermarriage in Caste societies. *American Anthropologist*, 43(3), 376-395.

Diamond, M. (1993). Homosexuality and Bisexuality in Different Populations. *Archives of Sexual Behavior,* 22(4), 291-310.

Dickemann, M. (1979). Female infanticide, Reproductive Strategies, and Social Stratification: A Preliminary Model In N. A. Chagnon, & W. Irons (eds), *Evolutionary Biology and Human Social Behavior: An anthropological perspective*.(pp. 321-367). North Scituate: Duxbury Press.

DuPree, M. G., Mustanski, B. S., Bocklandt, S., Nievergelt, C., & Hamer, D. H. (2004). A candidate gene study of CYP19 (aromatase) and male sexual orientation. *Behavior genetics*, 34(3), 243-250.

Durante, K. M., & Li, N. P. (2009). Oestradiol level and opportunistic mating in women. *Biology Letters*, rsbl. 2008.0709.

Fieder, M., & Huber, S. (2007). The effects of sex and childlessness on the association between status and reproductive output in modern society. *Evolution and Human Behavior,* 28(6), 392-398.

Fieder, M., Huber, S., Bookstein, F. L., Iber, K., SchÃ¤fer, K., Winckler, G., & Wallner, B. (2005). Status and reproduction in humans: new evidence for the validity of evolutionary explanations on basis of a university sample. *Ethology,* 111(10), 940-950.

Forrester, D. L., VanderLaan, D. P., Parker, J. L., & Vasey, P. L. (2011). Male sexual orientation

and avuncularity in Canada: Implications for the kin selection hypothesis. *Journal of Cognition and Culture*, 11(3-4), 339 – 352

Gavrilets, S., & Rice, W. R. (2006). Genetic models of homosexuality: generating testable predictions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273(1605), 3031-3038.

Gjessing, G. (1932). Arktisktc Halleristninger i Nord-norge. Oslo.

Gjessing, G. (1936). Nordenfjelske Ristninger og Malinger an den arkiske gruppe. Oslo

Godelier, M. (2010). Au fondement des sociétés humaines : la politique et le sacré. In. *Agora des Savoirs*, Montpellier.

Gollmer, A. (2011). It's OK to be gay in Indonesia so long as you keep it quiet. *Deutsche Welle*, Berlin/Bonn.

Grammer, K., Fink, B., MÃ¸ller, A. P., & Thornhill, R. (2003). Darwinian aesthetics: sexual selection and the biology of beauty. *Biological Reviews*, 78(3), 385-407.

Grimal-Navarro, A. (2013). Personnal communication.

Gupta, A. K. (2004). Origin of agriculture and domestication of plants and animals linked to early Holocene climate amelioration. *Current Science*, 87(1), 54-59.

Hallström, G. (1938). Monumental art of northern Europe from the stone age: I. The Norwegian localities. Thule.

Hamer, D. H. (1999). Genetics and male sexual orientation. *Science*, 285(5429), 803-803.

Hamer, D. H., Hu, S., Magnuson, V. L., Hu, N., & Pattatucci, A. M. (1993). A linkage between DNA markers on the X chromosome and male sexual orientation. *Science*, 261(5119), 321-327.

Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of theoretical biology*, 7(1), 1-16.

Herdt, G. H. (1993). Ritualized homosexuality in Melanesia. Oxford, University of California

Press.

Hewlett, B. S., & Hewlett, B. L. (2010). Sex and Searching for Children among Aka foragers and Ngandu farmers of Central Africa. *African Study Monographs*, 31(3), 107-125.

Hill, K. R., Walker, R. S., Božičević, M., Eder, J., Headland, T., Hewlett, B., Hurtado, A. M., Marlowe, F., Wiessner, P., & Wood, B. (2011). Co-residence patterns in hunter-gatherer societies show unique human social structure. *Science*, 331(6022), 1286-1289.

Hofstede, G. (1993). Cultural constraints in management theories. *The Academy of Management Executive*, 7(1), 81-94.

Holman, E. W. (2011). Programs for calculating ASJP distance matrices (version 2.1). http://wwwstaff.eva.mpg.de/%7Ewichmann/ASJPSoftware003.zip.

Holman, E. W., Wichmann, S. r., Brown, C. H., Velupillai, V., Moller, A., & Bakker, D. (2008). Explorations in automated language classification. *Folia Linguistica*, 42(3-4), 331-354.

Hopcroft, R. L. (2006). Sex, status, and reproductive success in the contemporary United States. *Evolution and Human Behavior*, 27(2), 104-120.

Hutchinson, G. E. (1959). A speculative consideration of certain possible forms of sexual selection in man. *American Naturalist*, 93, 81-91.

Iemmola, F., & Camperio-Ciani, A. (2009). New evidence of genetic factors influencing sexual orientation in men: Female fecundity increase in the maternal line. *Archives of Sexual Behavior*, 38, 393-399.

Itan, Y., Powell, A., Beaumont, M. A., Burger, J., & Thomas, M. G. (2009). The Origins of Lactase Persistence in Europe. *Plos Computational Biology*, 5(8).

Jasieńska, G., Lipson, S. F., Ellison, P. T., Thune, I., & Ziomkiewicz, A. (2006). Symmetrical women have higher potential fertility. *Evolution and Human Behavior*, 27(5), 390-400.

Jasieńska, G., Ziomkiewicz, A., Ellison, P. T., Lipson, S. F., & Thune, I. (2004). Large breasts

and narrow waists indicate high reproductive potential in women. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271, 1213-1217.

Jokela, M. (2009). Physical attractiveness and reproductive success in humans: evidence from the late 20th century United States. *Evolution and Human Behavior,* 30(5), 342-350.

Kaplan, H. S., Hooper, P. L., & Gurven, M. (2009). The evolutionary and ecological roots of human social organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 364(1533), 3289-3299.

Karimi, F., & Fombu, C. (2014). Ugandan President says he's asked U.S. scientists for advice on homosexuality CNN.

Kendler, K. S., Thornton, L. M., Gilman, S. E., & Kessler, R. C. (2000). Sexual orientation in a US national sample of twin and nontwin sibling pairs. *American Journal of Psychiatry,* 157(11), 1843-1846.

Kijas, J. W., Lenstra, J. A., Hayes, B., Boitard, S., Neto, L. R. P., San Cristobal, M., Servin, B., McCulloch, R., Whan, V., & Gietzen, K. (2012). Genome-wide analysis of the world's sheep breeds reveals high levels of historic mixture and strong recent selection. *PLoS biology,* 10(2), e1001258.

King, M., Green, J., Osborn, D. P. J., Arkell, J., Hetherton, J., & Pereira, E. (2005). Family size in white gay and heterosexual men. *Archives of Sexual Behavior,* 34(1), 117-122.

Kinsey, A. C., Pomeroy, W. B., & Martin, C. E. (1948). Sexual behavior in the human male. Saunders company, Philadelphia.

Kirk, K. M., Bailey, J. M., Dunne, M. P., & Martin, N. G. (2000). Measurement models for sexual orientation in a community twin sample. *Behavior Genetics*, 30(4), 345-356.

Kirkpatrick, R. C. (2000). The Evolution of Human Homosexual Behavior. *Current anthropology,* 41(3), 385-413.

Långström, N., Rahman, Q., Carlström, E., & Lichtenstein, P. (2010). Genetic and environmental effects on same-sex sexual behavior: A population study of twins in sweden. *Archives of Sexual Behavior,* 39, 75-80.

Law Smith, M. J., Perrett, D. I., Jones, B. C., Cornwell, R. E., Moore, F. R., Feinberg, D. R., Boothroyd, L. G., Durrani, S. J., Stirrat, M. R., & Whiten, S. (2006). Facial appearance is a cue to oestrogen levels in women. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1583), 135-140.

LeVay, S. (1991). A difference in hypothalamic structure between heterosexual and homosexual men. *Science*, 253(5023), 1034-1037.

LeVay, S. (2010). Gay, straight, and the reason why: The science of sexual orientation. Oxford University Press.

Lippa, R. A. (2008). Sex differences and sexual orientation differences in personality: Findings from the BBC internet survey. *Archives of Sexual Behavior,* 37(1), 173-187.

Lipson, S. F., & Ellison, P. T. (1996). Comparison of salivary steroid profiles in naturally occurring conception and non-conception cycles. *Human Reproduction*, 11(10), 2090-2096.

Mace, R., & Pagel, M. (1994). The Comparative Method in Anthropology. *Current Anthropology,* 35(5), 549-564.

MacFarlane, G. R., Blomberg, S. P., Kaplan, G., & Rogers, L. J. (2007). Same-sex sexual behavior in birds: expression is related to social mating system and state of development at hatching. *Behavioral Ecology,* 18(1), 21-33.

MacIntyre, F., & Estep, K. W. (1993). Sperm competition and the persistence of genes for male homosexuality. *Biosystems,* 31(2), 223-233.

Macke, J., Hu, N., Hu, S., Bailey, M., King, V. L., Brown, T., Hamer, D., & Nathans, J. (1993). Sequence variation in the androgen receptor gene is not a common determinant of male sexual

orientation. American *Journal of Human Genetics*, 53, 844-852.

Mangundjaya, W. L. H. (2010). Is There Cultural Change In The National Cultures Of Indonesia? In Y. Kashima, E. S. Kashima, R. Beatson (eds), *Steering the cultural dynamics*.(pp. 59-68). International Association for Cross-Cultural Psychology.

Mathews, R. H. (1907). Notes on the Arranda tribe. *Journal and proceedings of the Royal Society of New South Wales*, 41, 146-163.

Mathieu, P. (2003). Sex pots: Eroticism in ceramics. Rutgers University Press.

McRobert, S. P., & Tompkins, L. (1988). Two consequences of homosexual courtship performed by Drosophila melanogaster and Drosophila affinis males. *Evolution*, 1093-1097.

Mealey, L. (1985). The relationship between social status and biological success: A case study of the Mormon religious hierarchy. *Ethology and Sociobiology*, 6(4), 249-257.

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

Murdock, G. P. (1967). Ethnographic atlas: a summary. *Ethnology*, 6(2), 109-236.

Mustanski, B. S., Chivers, M. L., & Bailey, J. M. (2002). A critical review of recent biological research on human sexual orientation. *Annual review of sex research*, 13(1), 89-140.

Mustanski, B. S., DuPree, M. G., Nievergelt, C. M., Bocklandt, S., Schork, N. J., & Hamer, D. H. (2005). A genomewide scan of male sexual orientation. *Human genetics*, 116(4), 272-278.

Nash, G. (2001). The subversive male: Homosexual and bestial images on European mesolithic rock art. In B. L. (ed *Indecent exposure: Sexuality, society and the archaeological record*.(pp. 43-55). Glasgow: Cruithne Press.

Nettle, D., & Pollet, T. V. (2008). Natural selection on male wealth in humans. *The American Naturalist*, 172(5), 658-666.

Onfray, M. (2010). Le crépuscule d'une idole. Paris, Grasset.

Paradis, E., & Claude, J. (2002). Analysis of comparative data using generalized estimating equations. *Journal of Theoretical Biology*, 218(2), 175-185.

Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), 289-290.

Pawlowski, B., & Jasienska, G. (2008). Women's body morphology and preferences for sexual partners' characteristics. *Evolution and Human Behavior*, 29(1), 19-25.

Perkins, A., & Roselli, C. E. (2007). The ram as a model for behavioral neuroendocrinology. *Hormones and behavior*, 52(1), 70-77.

Perry, G. H., Dominy, N. J., Claw, K. G., Lee, A. S., Fiegler, H., Redon, R., Werner, J., Villanea, F. A., Mountain, J. L., Misra, R., Carter, N. P., Lee, C., & Stone, A. C. (2007). Diet and the evolution of human amylase gene copy number variation. *Nature Genetics*, 39(10), 1256-1260.

Perusse, D. (1993). Cultural and reproductive success in industrial societies: Testing the relationship at the proximate and ultimate levels. Behavioral and Brain *Sciences*, 16(02), 267-283.

Pew research center (2013). Global Acceptance of Homosexuality. In. *Pew research Global Attitudes Project*.

Pflüger, L. S., Oberzaucher, E., Katina, S., Holzleitner, I. J., & Grammer, K. (2012). Cues to fertility: Perceived attractiveness and facial shape predict reproductive success. *Evolution and Human Behavior*, 33(6), 708-714.

Pillard, R. C., Poumadere, J., & Carretta, R. A. (1981). Is homosexuality familial? A review, some data, and a suggestion. *Archives of sexual behavior*, 10(5), 465-475.

Pound, N., Lawson, D. W., Toma, A. M., Richmond, S., Zhurov, A. I., & Penton-Voak, I. S. (2014). Facial fluctuating asymmetry is not associated with childhood ill-health in a large British

cohort study. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1792), 20141639.

Prince of Greece, P. (1963). A study of polyandry. The Hague, Mouton and Co.

Rahman, Q., Clarke, K., & Morera, T. (2009). Hair whorl direction and sexual orientation in human males. *Behavioral neuroscience*, 123(2), 252.

Rahman, Q., Collins, A., Morrison, M., Orrells, J. C., Cadinouche, K., Greenfield, S., & Begum, S. (2008). Maternal Inheritance and Familial Fecundity Factors in Male Homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, 37, 962-969.

Rahman, Q., & Hull, M. S. (2005). An empirical test of the kin selection hypothesis for male homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, 34(4), 461-467.

Reeder, G. (2000). Same-sex desire, conjugal constructs, and the tomb of Niankhkhnum and Khnumhotep. World *Archaeology*, 32(2), 193-208.

Rhodes, G. (2006). The evolutionary psychology of facial beauty. *Annu. Rev. Psychol*., 57, 199-226.

Rice, G., Anderson, C., Risch, N., & Ebers, G. (1999). Male homosexuality: Absence of linkage to microsatellite markers at Xq28. *Science*, 284(5414), 665-667.

Rickard, I. J., Holopainen, J., Helama, S., Helle, S., Russell, A. F., & Lummaa, V. (2010). Food availability at birth limited reproductive success in historical humans. *Ecology*, 91(12), 3515-3525.

Rieger, G., Blanchard, R., Schwartz, G., Bailey, J. M., & Sanders, A. R. (2012). Further Data Concerning Blanchard's (2011) ''Fertility in the Mothers of Firstborn Homosexual and Heterosexual Men''. *Archives of Sexual Behavior*, 41(3), 529-531.

Rieger, G., Linsenmeier, J. A. W., Gygax, L., & Bailey, J. M. (2008). Sexual orientation and childhood gender nonconformity: evidence from home videos. *Developmental Psychology*, 44(1), 46.

Róheim, G. (1945). The eternal ones of the dream: a psychoanalytic interpretation of Australian

myths and rituals. New York, International Universities Press.

Roselli, C. E., Reddy, R. C., & Kaufman, K. R. (2011). The development of male-oriented behavior in rams. *Frontiers in neuroendocrinology,* 32(2), 164-169.

Roselli, C. E., Resko, J. A., & Stormshak, F. (2002). Hormonal influences on sexual partner preference in rams. *Archives of Sexual Behavior,* 31(1), 43-49.

Sagarin, E. (1976). Prison Homosexuality and Its Effect on Post-Prison. *Sexual-Behavior. Psychiatry-Interpersonal and Biological Processes,* 39(3), 245-257.

Sample, I. (2014). Male sexual orientation influenced by genes, study shows. *The Guardian*, London.

Santtila, P., Högbacka, A.-L., Jern, P., Johansson, A., Varjonen, M., Witting, K., Von Der Pahlen, B., & Sandnabba, N. K. (2009). Testing Miller's theory of alleles preventing androgenization as an evolutionary explanation for the genetic predisposition for male homosexuality. *Evolution and Human Behavior,* 30(1), 58-65.

Schwartz, G., Kim, R. M., Kolundzija, A. B., Rieger, G., & Sanders, A. R. (2010). Biodemographic and physical correlates of sexual orientation in men. *Archives of sexual behavior,* 39(1), 93-109.

Silva, A. S., Lummaa, V., Muller, U., Raymond, M., & Alvergne, A. (2012). Facial attractiveness and fertility in populations with low levels of modern birth control. *Evolution and Human Behavior,* 33(5), 491-498.

Skjærvø, G. R., Bongard, T., Viken, Å., Stokke, B. G., & Røskaft, E. (2011). Wealth, status, and fitness: a historical study of Norwegians in variable environments. *Evolution and Human Behavior,* 32(5), 305-314.

Stellflug, J. N., & Berardinelli, J. G. (2002). Ram mating behavior after long-term selection for reproductive rate in Rambouillet ewes. *Journal of animal science,* 80(10), 2588-2593.

Sudworth, J. (2014). China activists fight gay 'conversion therapy'. *BBC news*, Shanghai.

Swadesh, M. (1955). Towards greater accuracy in lexicostatistic dating. International journal of *American linguistics*, 21(2), 121-137.

Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., & Kumar, S. (2011). MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28(10), 2731-2739.

Tomeo, M. E., Templer, D. I., Anderson, S., & Kotler, D. (2001). Comparative data of childhood and adolescence molestation in heterosexual and homosexual persons. *Archives of Sexual Behavior*, 30(5), 535-541.

Van de Ven, P., Rodden, P., Crawford, J., & Kippax, S. (1997). A comparative demographic and sexual profile of older homosexually active men. *Journal of Sex Research*, 34(4), 349-360.

Van Leeuwen, M. H. D., & Maas, I. (2010). Historical studies of social mobility and stratification. *Annual Review of Sociology*, 36, 429-451.

Vandenberghe, P. L., & Mesher, G. M. (1980). Royal Incest and Inclusive Fitness. *American Ethnologist*, 7(2), 300-317.

VanderLaan, D. P., Forrester, D. L., Petterson, L. J., & Vasey, P. L. (2012). Offspring production among the extended relatives of Samoan men and fa'afafine. *PloS one*, 7(4), e36088.

VanderLaan, D. P., Garfield, Z. H., Garfield, M. J., Leca, J.-B., Vasey, P. L., & Hames, R. B. (2014). The "female fertility-social stratification-hypergyny" hypothesis of male homosexual preference: factual, conceptual and methodological errors in Barthes et al.[Commentary]. *Evolution and Human Behavior*, 35(5), 445-447.

VanderLaan, D. P., Ren, Z., & Vasey, P. L. (2013). Male Androphilia in the Ancestral Environment. *Human Nature*, 1-27.

VanderLaan, D. P., & Vasey, P. L. (2011). Male Sexual Orientation in Independent Samoa:

Evidence for Fraternal Birth Order and Maternal Fecundity Effects. *Archives of Sexual Behavior,* 40, 495-503.

Vanderlaan, D. P., & Vasey, P. L. (2012). Relationship status and elevated avuncularity in Samoan fa'afafine. *Personal Relationships*, 19(2), 326-339.

Vasey, P. L., Parker, J. L., & VanderLaan, D. P. (2014). Comparative reproductive output of androphilic and gynephilic males in Samoa. *Archives of sexual behavior,* 43(2), 363-367.

Vasey, P. L., Pocock, D. S., & VanderLaan, D. P. (2007). Kin selection and male androphilia in Samoan fa'afafine. *Evolution and Human Behavior,* 28(3), 159-167.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2007). Birth order and male androphilia in Samoan fa'afafine. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 1437-1442.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2009). Materteral and Avuncular Tendencies in Samoa A Comparative Study of Women, Men, and Fa'afafine. *Human Nature-an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, 20(3), 269-281.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2010a). An Adaptive Cognitive Dissociation Between Willingness to Help Kin and Nonkin in Samoan Fa'afafine. *Psychological Science*, 21(2), 292-297.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2010b). Avuncular tendencies and the evolution of male androphilia in Samoan fa'afafine. *Archives of sexual behavior,* 39(4), 821-830.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2010c). Monetary exchanges with nieces and nephews: a comparison of Samoan men, women, and fa'afafine. *Evolution and Human Behavior,* 31(5), 373-380.

Vasey, P. L., & VanderLaan, D. P. (2012). Sexual orientation in men and avuncularity in Japan: Implications for the Kin Selection Hypothesis. *Archives of sexual behavior,* 41(1), 209-215.

Vecho, O., & Schneider, B. (2005). Homoparentalité et développement de l'enfant: bilan de trente ans de publications. *La psychiatrie de l'enfant*, 48(1), 271-328.

Voland, E. (1990). Differential reproductive success within the Krummhörn population (Germany, 18th and 19th centuries). *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 26(1), 65-72.

Weeden, J., Abrams, M. J., Green, M. C., & Sabini, J. (2006). Do high-status people really have fewer children? *Human Nature,* 17(4), 377-392.

Whitam, F. L. (1983). Culturally invariable properties of male homosexuality: Tentative conclusions from cross-cultural research. *Archives of sexual behavior,* 12(3), 207-226.

Whitam, F. L., & Mathy, R. M. (1986). Male homosexuality in four societies: Brazil, Guatemala, the Philippines, and the United States. Praeger New York.

Whitam, F. L., & Zent, M. (1984). A cross-cultural assessment of early cross-gender behavior and familial factors in male homosexuality. *Archives of Sexual Behavior,* 13(5), 427-439.

Wichmann, S., Holman, E. W., Bakker, D., & Brown, C. H. (2010). Evaluating linguistic distance measures. *Physica A:Statistical Mechanics and Its Applications*, 389(17), 3632-3639.

Wichmann, S., Müller, A., Velupillai, V., Wett, A., Brown, C. H., Molochieva, Z., Bishoffberger, J., Holman, E. W., Sauppe, S., Brown, P., Bakker, D., List, J.-M., Egorov, D., Belyaev, O., Urban, M., Hammarström, H., Carrizo, A., Mailhammer, R., Geyer, H., Beck, D., Korovina, E., Epps, P., Valenzuela, P., & Grant, A. (2012). The ASJP Database (version 15).

Wilson, E. O. (1975). Sociobiology: the new synthesis. Cambridge, Harvard University Press.

Wooding, S., Ostler, C., Prasad, B. V. R., Watkins, W. S., Sung, S., Bamshad, M., & Jorde, L. B. (2004). Directional migration in the Hindu castes: inferences from mitochondrial, autosomal and Y-chromosomal data. *Human Genetics*, 115(3), 221-229.

Yates, T. (1993). Frameworks for an archaeology of the body. In T. C. (ed *Interpretative archaeology.*(pp. 31-72). Providence, RI: Berg Publishers.

Zietsch, B. P., Morley, K. I., Shekar, S. N., Verweij, K. J. H., Keller, M. C., Macgregor, S., Wright, M. J., Bailey, J. M., & Martin, N. G. (2008). Genetic factors predisposing to

homosexuality may increase mating success in heterosexuals. *Evolution and Human Behavior,* 29(6), 424-433.

XXXIX

Puisque mon sens fut à repos
Et l'entendement démêlé,
Je cuidai finer mon propos;
Mais mon encrë étoit gelé
Et mon cïerge étoit soufflé;
De feu je n'eusse pu finer.
Si m'endormis, tout emmouflé,
Et ne pus autrement finer.

François Villon, *Le Lais*, 1457

Approche évolutionniste de la préférence homosexuelle masculine

La préférence homosexuelle masculine (PHM) est considérée comme un paradoxe darwinien car c'est un trait partiellement héritable, induisant une baisse de succès reproducteur, ayant une fréquence (en occident) entre 2 et 6 % et qui semble propre à l'espèce humaine (en excluant les espèces domestiquées). La sélection de parentèle, ou bien un facteur pléiotrope antagoniste sont classiquement proposés, bien que l'essentiel des données proviennent de sociétés occidentales. Nous avons proposé une nouvelle hypothèse, basée sur la stratification sociale et permettant d'expliquer la spécificité humaine, dans laquelle la migration sexe-dépendante de type hypergyne amplifie la sélection d'un gène antagoniste. La plausibilité de cette hypothèse est confirmée par des modèles théoriques d'ESS et des modélisations individu-centrés. De plus, une analyse comparative basée sur données anthropologiques a permis de montrer un lien entre le niveau de stratification d'une société et la probabilité que la PHM soit connue dans cette société. La sélection de parentèle, mesurée dans une société non-occidentale (Indonésie), semble participer à la compensation du coût reproductif de la PHM, mais insuffisamment pour en expliquer le maintien. Les principales caractéristiques familiales associées à la PHM, l'excès de grands frères, et la fécondité accrue dans certaines classes d'apparentés, se retrouvent également en Indonésie. Toutefois, en Indonésie, les classes d'apparentés concernées diffèrent en partie des résultats obtenus en occident et ne correspondent pas aux attendues de l'hypothèse de sélection sexuellement antagoniste portée par le chromosome X. La prise en compte de l'interaction entre facteurs sociaux et biologiques ainsi que l'acquisition de données hors des sociétés occidentales ouvrent de nouvelles perspectives de compréhension de ce paradoxe darwinien.

Mots clefs : préférence homosexuelle masculine, hypergynie, gènes sexuellement antagonistes, sélection de parentèle, Indonésie, anthropologie comparative

Male homosexual preference and Evolution

Male homosexual preference (MHP) is considered as a Darwinian paradox, as it is partially heritable, induces a reproductive cost, has a prevalence estimated (in western countries) between 2 and 6%, and seems to be specific to humans (excluding domesticated species). Kin selection or sexually antagonistic factors have been proposed as possible explanations, although most data come from western countries. Here, we proposed a new hypothesis, based on social stratification, able to explain the specificity of human MHP, in which hypergyny (up-migration of the women) enhances the selection of a sexually antagonistic gene. This hypothesis is supported by theoretical models (ESS) and individual-based modelling. Furthermore, a comparative analysis based on anthropological data showed that the level of social stratification predicts the probability for MHP to be known in a society. Kin selection was tested in a non-western society (Indonesia), and seems to contribute to the compensation of the reproductive costs associated with MHP, although this effect alone was insufficient to explain the maintenance of MHP. The main biodemographic features associated with MHP, an excess of older brother and an increased fecundity of some classes of relatives, were also found in Indonesia. However, the classes of relatives affected by this increased fecundity differ from the classes affected in western populations, and differ from the predictions of the sexually antagonistic genetic factor hypothesis displayed on an X chromosome. Taking into account the interaction between social and biological factors, together with the acquisition of new data in non-western populations, open new perspectives in our understanding of this Darwinian paradox.

Key words: male homosexual preference, hypergyny, sexually antagonistic gene, kin selection, Indonesia, comparative anthropology