



## Revista Electrónica de Psicología Iztacala



Universidad Nacional Autónoma de México

Vol. 28 No. 2

Junio de 2025

<https://doi.org/10.22402/REPI.2025.28.02.14>

# COMPORTAMIENTOS HOMOSEXUALES Y BISEXUALES EN MODELOS ANIMALES: UNA REVISIÓN ENTRE LOS AÑOS 1990 Y 2024

Fernando Maureira Cid<sup>1</sup>

Departamento de Educación Física, Deportes y Recreación  
Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación  
Santiago de Chile

### RESUMEN

Se observan comportamientos homosexuales y bisexuales en variadas especies animales. Se realizó una revisión de estudios sobre dichas orientaciones sexuales utilizando el buscador Pubmed y las bases de datos Scopus y Scielo. Se incluyeron artículos publicados entre el 1° de enero de 1990 y 16 de agosto de 2024. Se describieron comportamientos homosexuales y bisexuales en macacos japoneses, y comportamientos homosexuales en bonobos, orangutanes, gorilas, monos ateles, langures, osos pardos, cabras, zorros voladores, escarabajos de harina y peces conejo rayado. Los motivos de cópulas homosexuales son variados, desde regulación de relaciones sociales hasta gratificación sexual. Esta evidencia sirve para apoyar la idea que la homosexualidad posee al menos, por una parte, un origen genético y hormonal.

**Palabras claves:** homosexualidad, bisexualidad, animales, comportamiento.

<sup>1</sup> Ph.D. en Educación, Msc. en Neurociencia. Msc. en Neuropsicología. Departamento de Educación Física, Deportes y Recreación. Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación. Santiago de Chile. E-mail: [maureirafernando@yahoo.es](mailto:maureirafernando@yahoo.es)

# HOMOSEXUAL AND BISEXUAL BEHAVIORS IN ANIMAL MODELS: A REVIEW BETWEEN 1990 AND 2024

## ABSTRACT

Homosexual and bisexual behaviour is observed in a variety of animal species. A review of studies on such sexual orientations was conducted using the Pubmed search engine and the Scopus and Scielo databases. Included articles published between 1 January 1990 and 16 August 2024. Homosexual and bisexual behaviour was described in Japanese macaques, and homosexual behaviour in bonobos, orangutans, gorillas, atellies, langurs, brown bears, goats, flying foxes, flour beetles and striped rabbit fish. The motives for homosexual copulation are varied, from regulation of social relations to sexual gratification. This evidence serves to support the idea that homosexuality has, at least in part, a genetic and hormonal origin.

**Keywords:** homosexuality, bisexuality, animal, behavior.

Según la American Psychological Association (2011) la orientación sexual corresponde a la atracción física, erótica, romántica y emocional hacia personas del sexo opuesto (heterosexual), del mismo sexo (homosexual) o ambos sexos (bisexual). El origen de la orientación sexual parece estar mediada por tres mecanismos: acciones directas de los genes, acciones tempranas de las hormonas y situaciones ambientales (Balthazart, 2020), con numerosos estudios, en las últimas décadas, que han profundizado en las bases biológicas de la homosexualidad y bisexualidad (Maureira, 2021). Además, existen múltiples modelos animales que han servido para estudiar estas conductas, ya que la homosexualidad y la bisexualidad se presentan en variadas especies animales, no siendo exclusivo de los seres humanos (Annicchiarico, 2009), con registros de más de 1.500 casos, entre ellos gusanos, calamares, estrellas de mar, erizos, escarabajos rojos de la harina, grillo de campo, mosca de la fruta, sapo común, culebra rayada, albatros, pingüinos, ovejas, vacas, gatos, delfines, primates no humanos, etc. (Abuín, 2023).

El presente texto es una revisión de estudios sobre homosexualidad y bisexualidad en otras especies animales, que se realizó en el buscador Pubmed (n=617) y en las bases de datos Scopus (n=567) y Scielo (n=6). Se utilizaron las palabras claves:

*animales homosexuales, animal homosexuality, homosexualidad en animales y homosexuality in animals*. Los criterios de inclusión fueron: a) artículos de investigación; b) artículos descriptivos; c) artículos publicados en inglés o español; d) artículos sobre animales no humanos; e) artículos publicados entre el 1° de enero de 1990 y 16 de agosto de 2024.

Tras la eliminación de artículos según criterios de inclusión, se utilizaron 28 estudios. De ellos 11 estudiaban macacos japoneses (39,3%), 3 estudiaban bonobos (10,7%), 5 estudiaban otros tipos de primates no humanos (17,9%), 4 estudiaban mamíferos no primates (14,3%) y 5 estudiaban animales no mamíferos (17,9%).

#### Estudios en macacos japoneses.

Un estudio de Vasey y Gauthier (2000) mostró que las hembras de macacos japoneses (*Macaca fuscata*) que formaban parte de grupos sociales con un fuerte sesgo por hembras, presentaban más actividad sexual con individuos del mismo sexo. Vasey (2002) describe que las hembras de estos macacos prefieren mantener relaciones con otras hembras, aunque existan machos sexualmente disponibles. El comportamiento homosexual de estas primates es un comportamiento recurrente con una pareja y no relaciones sexuales casuales. Sin embargo, se ha observado que, durante su vida, una hembra de macaco mantiene relaciones sexuales tanto con machos como hembras, fluyendo desde la homosexualidad hasta la bisexual. Vasey (2004) describe comportamientos de *acoso sexual* a parejas hembras homosexuales de macaco japonés dado por un tercero que interrumpía a la pareja agrediéndola, siendo mayoritariamente los machos. Las intrusiones ocurrían cuando un macho o hembra intentaba acceso exclusivo a una hembra que estaba en una relación homosexual. Lo anterior tendía a generar *coersión sexual* por parte de los machos que intentaban adquirir parejas sexuales femeninas que están en relaciones homosexuales. Por su parte, las hembras empleaban patrones masculinos de competencia agresiva y *coersión sexual* para retener a parejas del mismo sexo cuando se enfrentan a competidores masculinos que intentan usurpar a su pareja. Estos resultados indican que la actividad sexual femenina durante las

relaciones homosexuales es una mezcla de comportamientos típicos masculinos y femeninos.

Vasey y Duckworth (2006) documentan patrones de estimulación vulvar, perineal y anal durante la cópula entre hembras de macacos japoneses, con dos formas de manipulación: a) una hembra monta a la otra, frotando sus genitales en la espalda de aquella; b) una hembra monta a otra frotando sus genitales con su cola. Se concluye que la estimulación de estas regiones proporciona evidencia sobre la naturaleza sexual del montaje hembra-hembra en esta especie y de su comportamiento homosexual. Vasey et al. (2008) examinaron patrones de comportamiento de cortejo en hembras homosexuales de macacos japoneses, observado que no difieren en gran medida de los cortejos heterosexuales, con 10 de 12 comportamientos que se dan en ambos tipos de parejas, siendo la presentación inclinada hacia atrás y las vocalizaciones sexuales las únicas diferentes entre ambos cortejos sexuales.

Leca et al. (2014) documentaron nueve parejas homosexuales en un grupo exclusivo de macacos japoneses machos, observando 63 cópulas macho-macho, con la mayoría de los componentes conductuales de parejas heterosexuales y homosexuales femeninas de esta especie. Leca et al. (2015) describieron el comportamiento bisexual de hembras de macacos japoneses, en un grupo donde las hembras adultas exhiben rutinariamente interacciones sexuales con ambos sexos. Los resultados muestran que el porcentaje de cópulas homosexuales fue significativamente mayor en las hembras adolescentes en comparación con las adultas y patrones de comportamiento sexual (solicitudes y posturas de cópulas) se dieron más rápido cuando se dirigieron a hembras que a machos. Se concluye que estas situaciones ocurren por el riesgo de agresión masculina, desinterés de los machos en las solicitudes sexuales de las adolescentes, presencia de parejas sexuales del mismo sexo motivadas, facilitación social y recompensa sexual.

Gunst et al. (2015) exploraron el papel que desempeñan las parejas sexuales y sociales en la expresión del comportamiento homosexual femenino entre macacos japoneses adolescentes. Los resultados muestran desinterés de los hombres adultos por las hembras adolescentes, numerosas hembras adultas homosexuales

e interacciones homosexuales más seguras que las heterosexuales, podrían ayudar a explicar la alta frecuencia y prevalencia de comportamiento homosexual adolescente de las hembras. Por otra parte, Leca et al. (2015) recopilaron información sobre disponibilidad de machos sexualmente maduro y proporción de machos/hembras sexualmente maduras/as durante 13 temporadas de apareamiento en un grupo de macacos japoneses, para explicar el comportamiento homosexual de las hembras. Los resultados indican que las cópulas entre hembras no ocurren por privación heterosexual, es decir, estos comportamientos no se atribuyen a escasez de parejas machos, ya que las hembras eligen a otra pareja hembra aun existiendo machos disponibles.

Leca et al. (2018) evaluaron el efecto de un tratamiento anticonceptivo a base de progestina (acetato de clormadinona) sobre las conductas heterosexuales y homosexuales femeninas en un grupo de 159 macacos japoneses en libertad. Los datos se recopilaron durante 17 temporadas de apareamiento consecutivas (1995-2012). Las hembras que consumieron anticonceptivos exhibieron menos señales de fertilidad, fueron solicitadas sexualmente por menos machos, ellas realizaron menos solicitudes sexuales a machos y participaron en relaciones heterosexuales más cortas y con menos parejas, que las hembras que no consumían anticonceptivos. En el caso de las hembras homosexuales el tratamiento anticonceptivo no presentó efecto significativo en la prevalencia, frecuencia y duración de las relaciones sexuales. Se concluye que el comportamiento heterosexual de las hembras se asocia con niveles elevados de hormonas sexuales, mayores que en los comportamientos homosexuales.

Un estudio de Böhm et al. (2024) describió comportamientos que subyacen a la estabilidad de parejas hembra-hembra en el macaco japonés, observando una población de estos primates durante su período de apareamiento. El 46% de todas las hembras maduras observadas participaron en interacciones homosexuales, siendo el contacto corporal (acurrucamientos y abrazos) lo que más se relaciona a la estabilidad de la pareja y no la actividad sexual misma

#### Estudios en bonobos.

Paoli et al. (2006) estudiaron el ciclo de hinchazón de los genitales de hembras de bonobos (*Pan paniscus*) y como esto es un atractivo sexual para machos y hembras homosexuales. Las interacciones homosexuales femeninas (siendo la frotación genital/genital la más común) y las tasas de copulación fueron mayores durante la hinchazón máxima. Yokoyama y Furuichi (2023) estudiaron interacciones socio-sexuales en parejas hembras de bonobos, centrándose en el frotamiento genital-genital como herramienta para la mantención de vínculos sociales. Sus resultados muestran que las hembras de mayor edad y rango social solicitaron esta actividad con más frecuencia, que las parejas con edad y rango similar se frotaban con frecuencia y que cuanto más proximidad física tenían las hembras de la pareja más se frotaban de manera genital-genital, siendo la proximidad física un elemento importante en la elección de parejas en bonobos hembras.

Palagi et al. (2020) estudiaron el mimetismo facial rápido (MFR), que se define como la réplica rápida, involuntaria y automática de una expresión facial, en bonobos durante las relaciones sexuales. Los bonobos en silencio mostraron los dientes (la expresión facial más común durante el sexo) con mayor frecuencia entre hembras homosexuales. El MFR aumentó la duración de los contactos homosexuales y heterosexuales. Se concluye que el acceso al rostro de la pareja durante los contactos sexuales (cara a cara) en los bonobos podrían haber favorecido la evolución de expresiones faciales sexuales que ayudan a prolongar la actividad sexual fortaleciendo las relaciones sociales (en hembras) y aumentado la posibilidad de que los machos embaracen hembras.

#### Estudios en otros primates no humanos.

Srivastava et al. (1991) estudiaron cópulas (en forma de montas) hembra-hembra en una manada de langures hanumán (*Semnopithecus entellus*) en la India durante 6 años. La actividad sexual entre 15 hembras adultas produjo 524 cópulas, las cuales ocurrieron durante todo el año. Cada hembra mostraba las dos actividades

(montar y ser montada), aunque las hembras de jerarquías más altas tendían a ser más montadoras que montadas (84% de los casos). Se concluye que estas actividades homosexuales podrían estar relacionadas con la competencia intrasexual, ya que inducen a reducir el número de incitaciones hacia los machos, lo cual disminuye las probabilidades de inseminación.

Un reporte de Fox (2001) describió comportamientos homosexuales en orangutanes machos salvajes de Sumatra en dos sitios de estudio. Este informe entrega evidencia que este tipo de comportamiento ocurre en libertad y no es resultado del cautiverio o contacto con humanos. El comportamiento homosexual se asoció con fomento de la cohesión y la creación de vínculos.

Delval et al. (2023) reportó variados comportamientos homosexuales en una pareja de monos capuchinos de pecho amarillo salvajes (*Sapajus xanthosternos*), donde ambos machos jóvenes presentaban 16 de 20 comportamientos típicos de cortejo en parejas de capuchinos heterosexuales, mostrando que el comportamiento homosexual no se restringe a los genitales y la cópula.

Grueter y Stoinski (2016) presentaron datos sobre el comportamiento homosexual en gorilas de montaña hembras en Ruanda, describiendo interacciones homosexuales en cópulas ventro-dorsales y ventro-ventrales, acompañadas de vocalizaciones y exhibiciones de cortejo. Se concluye que estas actividades pueden estar simplemente relacionadas con la gratificación sexual de las hembras.

Busia et al. (2018) explican que comportamientos de manipulación de genitales entre monos ateles (*Ateles paniscus*) machos es un comportamiento complejo que suele ocurrir. Sin embargo, hasta ahora no se habían observado cópulas entre machos de primates del Nuevo Mundo. En este estudio se reportan por primera vez tres casos de cópula durante la lucha entre monos araña machos salvajes que viven en un área natural protegida de México. En todos los casos observados, el actor era el mismo varón adulto.

Estudios en mamíferos no primates.

Resko et al. (1996) estudiaron un grupo de carneros (*Ovis orientalis aries*) que no se apareaban con ovejas en celo y que mostraron preferencias sexuales por los



machos (n=6). Se realizaron comparaciones endocrinas y de tejido cerebral con carneros que mostraron preferencias por las hembras (n=7), con mayores concentraciones de testosterona, estrona y estradiol-17 beta en carneros heterosexuales. El nivel más alto de aromatasa (enzima responsable en la biosíntesis de los estrógenos) se encontró en el área preóptica del cerebro y fue significativamente mayor en carneros heterosexuales. Se concluye que la aromatasa influye en la orientación sexual de los carneros, ya que esta enzima actúa en el área preóptica que es parte del circuito neuronal que regula el comportamiento sexual masculino.

Sergiel et al. (2014) informan sobre el caso de dos osos pardos (*Ursus arctos*) machos criados en cautiverio, desde que quedaron huérfanos cuando eran cachorros, que practicaban sexo oral varias veces al día. Los roles siempre fueron los mismos, siendo un comportamiento altamente ritualizado, donde uno de los osos iniciaba el contacto sexual realizando sexo oral al otro, hasta que el segundo eyaculaba. Se concluye que este comportamiento comenzó como resultado de la privación temprana de la lactancia materna y persistió durante toda la vida, posiblemente porque siguió siendo satisfactorio para ambos individuos. Este constituye el primer informe descriptivo de sexo oral entre osos pardo machos.

Ungerfeld et al. (2014) estudiaron el comportamiento homosexual de machos cabríos (*Capra hircus*) y la influencia de un patrón estacional, la concentración de testosterona y el aislamiento de las hembras, como factores que podrían incidir en dichas conductas. El comportamiento homosexual fue más frecuente durante febrero y mayo en comparación con octubre y diciembre, siendo más comunes en machos aislados de hembras, que en machos alojados cerca de hembras en celo. Las concentraciones de testosterona parecen no estar relacionadas con este tipo de conducta.

Sugita (2016) describe prácticas de sexo oral entre murciélagos zorros voladores (*Pteropus pselaphon*) machos adultos salvajes, los cuales se agrupan para proporcionarse calor. Los lamidos genitales ocurrieron en todos los grupos formados por machos. Se concluye que el sexo oral entre machos podría ayudar a



resolver situaciones cuando hay conflictos entre el comportamiento cooperativo para la termorregulación social y la competencia por el apareamiento.

Estudios en otros animales.

Serrano et al. (1991) estudiaron el número de cópulas heterosexuales y homosexuales en machos de escarabajo de harina (*Tribolium castaneum*) de laboratorio en un período de 30 minutos. Se observaron cópulas homosexuales dentro de los márgenes de aleatoridad, incluso en machos con relaciones heterosexuales previas. Se concluye que el reconocimiento sexual podría estar ausente en esta especie, ya que no poseen comportamientos de cortejo, ni diferencias sexuales externas, además de presentar percepción sensorial reducida. Kim y Ehrman (1998) estudiaron el papel de las experiencias sociales tempranas en *Drosophila paulistorum* (un tipo de mosca) revelando que los machos aislados socialmente mostraron más cortejos hacia hembras vírgenes que los controles y con más éxito en competir por parejas. Sin embargo, los machos socialmente aislados también mostraron frecuencias notables de comportamiento homosexual con un porcentaje cercano al 43% en comparación al 3% del grupo control. Se concluye que el aislamiento social provoca cambios en la estructura cerebral de la mosca, lo cual incluiría regiones asociadas con la orientación sexual.

Young et al. (2008) describen el apareamiento a largo plazo de hembras de albatros de Laysan (*Phoebastria immutabilis*) no emparentadas. El 31% de las parejas de albatros eran hembra-hembra, y la proporción sexual general fue de 59% de hembras en el grupo. Las parejas hembra-hembra tuvieron previa oportunidad de reproducirse y criaron un polluelo en más de un año. Se concluye que los cambios en la proporción de sexos de una población podrían cambiar la estructura social y provocar que surja un comportamiento cooperativo en una especie monógama.

Levan et al. (2009) estudiaron relaciones homosexuales de machos de escarabajos de la harina (*Tribolium castaneum*) sin encontrar evidencia de que dichas interacciones ocurran para establecer dominancia o practicar comportamientos que aumenten su desempeño reproductivo heterosexual posterior. Cuando dos machos se aparearon con las hembras inmediatamente después de una cópula homosexual,

las hembras produjeron descendencia del macho con el que se apareó y también de la pareja homosexual de ese macho, con una traslocación indirecta de esperma. Sin embargo, esto ocurrió solo en el 7% de los casos y la descendencia representó menos del 0,5% del total. Se concluye que las cópulas homosexuales podrían ser un mecanismo que permite a los machos expulsar espermatozoides más viejos y potencialmente de baja calidad.

Brandl y Bellwood (2013) estudiaron al pez conejo rayado (*Siganus doliatus*) en la isla de Orfeo, Australia, describiendo parejas estables (que permanecieron juntas durante todo el estudio) y cuyos miembros se encontraron a menos de 5 metros entre sí el 82,9% del tiempo. De las parejas examinadas, el 25% eran homosexuales, un porcentaje mayor de lo esperado si las parejas se formaran únicamente por razones reproductivas. No se encontró evidencia de que la defensa de los territorios sea un elemento importante en la formación de parejas, pero estar en una relación podría permitir una mayor vigilancia contra la depredación.

## CONCLUSIÓN.

La presente revisión entregó 28 estudios de comportamientos homosexuales y bisexuales en diversas especies de mamíferos entre los años 1990 y 2024, siendo los registros en macaco japonés los más prolíficos (39,3%), seguido de estudios en bonobos (10,7%). En primates no humanos, la actividad sexual entre individuos del mismo sexo puede regular las relaciones sociales sirviendo como medio de reconciliación, alivio de tensiones o formación de alianzas. En otros mamíferos estos comportamientos parecen estar asociados a la regulación de relaciones sociales y como una actividad gratificante sexualmente. Los estudios en escarabajos y peces conejo rayado infieren que las cópulas homosexuales podrían mejorar la reproducción en posteriores relaciones heterosexual y permitir mayor supervivencia frente a depredadores.

Esta evidencia sirve para apoyar la idea que la homosexualidad y bisexualidad posee al menos, por una parte, un origen genético y hormonal, ya que este tipo de relaciones se encuentra presente en otras especies animales, desde artrópodos hasta primates no humanos.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abuín, A. (2023). *Revisión bibliográfica: La homosexualidad en animales*. Trabajo de fin de grado, Universidad de la Coruña, España.

American Psychological Association (2011). *Definition of terms: Sex, Gender, Gender Identity, Sexual Orientation*. Disponible en:  
<http://www.apa.org/pi/lgbt/resources/sexualitydefinitions.pdf>

Annicchiarico, I. (2009). Psicobiología de la homosexualidad masculina: hallazgos recientes. *Univ Psychol*, 8(2), 429-446.

Balthazart, J. (2020). Sexual partner preference in animals and humans. *Neurosci Biobehav Rev*, 115, 34-47. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.03.024>

Böhm, P., Pflüger, L., Pink, K., Huffman, M. & Wallner, B. (2024). Intense body contact increases homosexual pair bond stability in female Japanese Macaques (*Macaca fuscata*). *Arch Sex Behav*, 53(5), 1653-1665.  
<https://doi.org/10.1007/s10508-023-02781-6>

Brandl, S. & Bellwood, D. (2013). Pair formation in the herbivorous rabbitfish *Siganus doliatus*. *J Fish Biol*, 82(6), 2031-2044.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.12131>

Busia, L., Denice, A., Aureli, F. & Schaffner, C. (2018). Homosexual behavior between male Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Arch Sex Behav*, 47(4), 857-861. <https://doi.org/10.1007/s10508-018-1177-8>

Delval, I., Fernández-Bolaños, M., Visalberghi, E., Izar, P. & Valentova, J. (2023). Homosexual courtship in young wild capuchin monkeys: a case study. *Arch Sex Behav*, 52(6), 2303-2315. <https://doi.org/10.1007/s10508-023-02632-4>

Fox, E. (2001). Homosexual behavior in wild Sumatran orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*). *Am J Primatol*, 55(3), 177-181.  
<https://doi.org/10.1002/ajp.1051>

Grueter, C. & Stoinski, T. (2016). Homosexual behavior in female mountain gorillas: reflection of dominance, affiliation, reconciliation or arousal? *PLoS One*, 11(5), e0154185. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154185>

Gunst, N., Leca, J. & Vasey, P. (2015). Influence of sexual competition and social context on homosexual behavior in adolescent female Japanese macaques. *Am J Primatol*, 77(5), 502-515. <https://doi.org/10.1002/ajp.22369>

- Kim, Y. & Ehrman, L. (1998). Developmental isolation and subsequent adult behavior of *Drosophila paulistorum*. IV. Courtship. *Behav Genet*, 28(1), 57-65. <https://doi.org/10.1023/A:1021460832378>
- Leca, J., Gunst, N. & Vasey, P. (2014). Male homosexual behavior in a free-ranging all-male group of Japanese macaques at minoo, Japan. *Arch Sex Behav*, 43(5), 853-861. <https://doi.org/10.1007/s10508-014-0310-6>
- Leca, J., Gunst, N. & Vasey, P. (2015). Comparative development of heterosexual and homosexual behaviors in free-ranging female Japanese Macaques. *Arch Sex Behav*, 44(5), 1215-1231. <https://doi.org/10.1007/s10508-014-0437-5>
- Leca, J., Gunst, N., Huffman, M. & Vasey, P. (2015). Effect of female-biased sex ratios on female homosexual behavior in Japanese macaques: evidence for the "bisexual preference hypothesis". *Arch Sex Behav*, 44(8), 2125-2138. <https://doi.org/10.1007/s10508-015-0522-4>
- Leca, J., Gunst, N., Shimizu, K., Huffman, M., Takahata, Y. & Vasey, P. (2018). Hormonal contraceptive affects heterosexual but not homosexual behavior in free-ranging female Japanese macaques over 17 mating seasons. *Horm Behav*, 105, 166-176. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2018.08.009>
- Levan, K., Fedina, T. & Lewis, S. (2009). Testing multiple hypotheses for the maintenance of male homosexual copulatory behaviour in flour beetles. *J Evol Biol*, 22(1), 60-70. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01616.x>
- Maureira, F. (2021). Conocimientos biológicos de la homosexualidad y transexualidad en estudiantes de Educación Física de Chile. *Retos*, 42, 805-812. <https://doi.org/10.47197/retos.v42i0.88708>
- Palagi, E., Bertini, M., Annicchiarico, G. & Cordoni, G. (2020). Mirror replication of sexual facial expressions increases the success of sexual contacts in bonobos. *Sci Rep*, 10(1), 18979. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75790-3>
- Paoli, T., Palagi, E., Tacconi, G. & Tarli, S. (2006). Perineal swelling, intermenstrual cycle, and female sexual behavior in bonobos (*Pan paniscus*). *Am J Primatol*, 68(4), 333-347. <https://doi.org/10.1002/ajp.20228>
- Resko, J., Perkins, A., Roselli, C., Fitzgerald, J., Choate, J. & Stormshak, F. (1996). Endocrine correlates of partner preference behavior in rams. *Biol Reprod*, 55(1), 120-126. <https://doi.org/10.1095/biolreprod55.1.120>
- Sergiel, A., Maślak, R., Zedrosser, A., Paśko, Ł., Garshelis, D., Reljić, S. & Huber, D. (2014). Fellatio in captive brown bears: evidence of long-term effects of suckling deprivation? *Zoo Biol*, 33(4), 349-352. <https://doi.org/10.1002/zoo.21137>

- Serrano, J., Castro, L., Toro, M. & López-Fanjul, C. (1991). The genetic properties of homosexual copulation behavior in *Tribolium castaneum*: diallel analysis. *Behav Genet*, 21(6), 547-558. <https://doi.org/10.1007/BF01066681>
- Srivastava, A., Borries, C. & Sommer, V. (1991). Homosexual mounting in free-ranging female Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Arch Sex Behav*, 20(5), 487-512. <https://doi.org/10.1007/BF01542410>
- Sugita, N. (2016). Homosexual fellatio: erect penis licking between male bonin flying foxes *Pteropus pselaphon*. *PLoS One*, 11(11), e0166024. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166024>
- Ungerfeld, R., Giriboni, J., Freitas-de-Melo, A. & Lacuesta, L. (2014). Homosexual behavior in male goats is more frequent during breeding season and in bucks isolated from females. *Horm Behav*, 65(5), 516-520. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2014.04.013>
- Vasey, P. & Duckworth, N. (2006). Sexual reward via vulvar, perineal, and anal stimulation: a proximate mechanism for female homosexual mounting in Japanese macaques. *Arch Sex Behav*, 35(5), 523-532. <https://doi.org/10.1007/s10508-006-9111-x>
- Vasey, P. & Gauthier, C. (2000). Skewed sex ratios and female homosexual activity in Japanese macaques: An experimental analysis. *Primates*, 41(1), 17-25. <https://doi.org/10.1007/BF02557458>
- Vasey, P. (2002). Sexual partner preference in female Japanese macaques. *Arch Sex Behav*, 31, 51-62. <https://doi.org/10.1023/A:1014079117864>
- Vasey, P. (2004). Sex differences in sexual partner acquisition, retention, and harassment during female homosexual consortships in Japanese macaques. *Am J Primatol*, 64(4), 397-409. <https://doi.org/10.1002/ajp.20088>
- Vasey, P., Rains, D., VanderLaan, D., Duckworth, N. & Kovacovsky, S. (2008). Courtship behaviour in Japanese macaques during heterosexual and homosexual consortships. *Behav Processes*, 78(3), 401-407. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.02.006>
- Yokoyama, T. & Furuichi, T. (2023). Partner choice in genito-genital rubbing among female bonobos (*Pan paniscus*) is highly dependent on physical proximity. *Primates*, 64(1), 25-33. <https://doi.org/10.1007/s10329-022-01026-9>
- Young, L., Zaun, B. & Vanderwerf, E. (2008). Successful same-sex pairing in Laysan albatross. *Biol Lett*, 4(4), 323-325. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0191>