



UPPSALA
UNIVERSITET

Hormonell status betydelse för partnerval hos människor

Julia Jäderquist

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, höstterminen 2013
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Hormonell status betydelse för partnerval hos människor

Julia Jäderquist

Självständigt arbete i biologi 2013

Sammandrag

Hormoners inverkan på beteenden har länge varit ett stort forskningsområde. Däremot har frågan om hormoners påverkan på feromoner och hur dessa i sin tur påverkar beteenden hos mänskliga individer varit mindre utforskad. I den här översiktsartikeln har feromoners roll, förmåga att registrera dessa signaler samt p-pillers inverkan på partnerval studerats. Trots att organet för detektion av feromoner (det vomeronasala organet) har studerats länge, har man ännu inte hittat några klara bevis för att organet har en funktion hos människan. Det finns dock studier som tydligt visat hur hormonliknande molekyler kan detekteras i hjärnan i andra områden än de som registrerar lukt. Heterosexuella kvinnor kan t.ex. aktivera främre hypotalamus, det område som har med hormonutsöndring att göra, genom att lukta på derivat av manliga könshormoner. Motsvarande händer när män får lukta på kvinnliga könshormoner. Män föredrar även kvinnor som har ägglossning framför kvinnor i en annan del av menstruationscykeln baserat på kroppslukt. Immunförsvaret har också en betydande roll när det kommer till partnerval. Kvinnor tenderar att föredra män som har en genotyp av histokompatibilitetskomplex (MHC) olik deras egen. Om kvinnan använder p-piller är dock resultaten de omvända, de föredrar den MHC-genotyp som liknar deras egna, och även preferenserna för feminina ansikten ökar, jämfört med kvinnor som inte äter p-piller som i regel föredrar maskulina ansikten. Alla dessa studier har visat på att det finns molekyler som kan skickas ut och detekteras individer emellan, men exakt hur detta sker är ännu okänt. P-piller verkar däremot ha en betydande påverkan på kvinnors val av partner, vilket borde synliggöras mer i forskarvärlden och även i vården.

Inledning

Hormoner påverkar oss på många sätt. Redan i fosterutvecklingen är de direkt avgörande för utvecklingen av olika strukturer i både hjärnan och kroppen, som kommer att skilja sig beroende på kön. Senare i livet kommer hormonnivåer att vara avgörande för könsmognaden och alla dessa processer sker med finkänslighet, där hormonerna behövs i väldigt liten koncentration för att producera en effekt. Detta gör också att hormonnivåer är lätta att manipulera med bland annat p-piller. Eftersom hormoner är ett sätt för kroppen att kommunicera, kommer de också att nå och kunna påverka stora delar av kroppen. Hormoner kan således nå hjärnan och på det sättet också påverka en individs beteende. Trots att beteenden är komplexa att studera, finns det idag många studier som kunnat påvisa tydliga samband mellan hormoner och beteenden (Graham & Desjardins 1980, Jacob & McClintock 2000, Navarrete-Palacios *et al.* 2003).

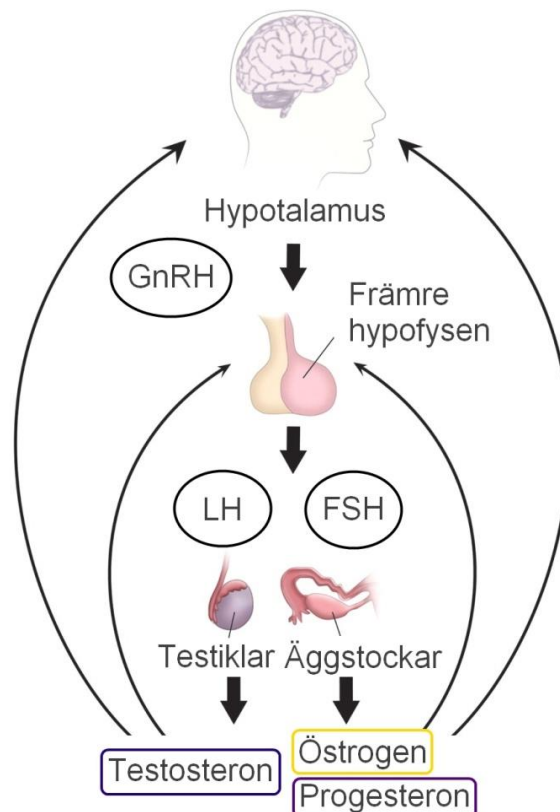
För att kunna föra sin avkomma vidare och därmed också behålla sina gener i en population, behövs en sexuell drift. Den sexuella driften måste också ackompanjeras av speciella signaler för att veta när könsmognad och fruktsamhet sker. Detta har flera djur löst genom att använda sig av kemiska signalsystem, så kallade feromoner. Dessa används inte bara för att signalera fertilitet i djurvärlden, men också för att orientera sig med och för att varna sina artfränder om faror. När man pratar om mänskliga feromoner är det just vid signaleringen av fertilitet man har lagt fokus. För att detektera dessa molekyler krävs hos de flesta djur ett speciellt organ, det vomeronasala organet (VNO), som är ett accessoriskt organ som hör ihop med luktsinnet. Hos människor har dock frågan om feromoner och deras betydelse i fertilitetssignalering länge varit uppe för diskussion i forskarvärlden. Den stora skepsisen beror till stor del på att VNO hos människor tycks vara tillbakabildat och sakna funktion. Den uppfattningen har gjort att man ofta har förbisett luktsinnet tillsammans med feromoner som en potentiell faktor när det kommer till partnerval hos människor (Gildersleeve *et al.* 2012).

Kvinnor har, i och med menstruationscykeln, en naturlig fluktuation av hormonnivåer och man har sett i studier att dessa fluktuationer även påverkar individer runt omkring. En av de tidigaste indikationerna på att feromoner möjligen kan finnas hos människor är att kvinnor som umgås väldigt frekvent tenderar att synkronisera sina menstruationscyklar (Weller *et al.* 1999). För att djupare undersöka hur hormoner kan påverka feromoner och deras betydelse för människors beteende och mer specifikt det sexuella beteendet, kommer jag att undersöka följande frågor närmare: Vilka bevis finns det för att hormoner/feromoner kan detekteras människor emellan? Hur påverkar kvinnors fluktuerande hormonnivåer attraktionen hos heterosexuella män? Hur påverkas kvinnors val av partner och ”attraktionsförmåga” av att så många kvinnor idag intar hormonella preventivmedel som p-piller?

Hormoner - kroppens signalsystem

Hormoner används i kroppen som signalmolekyler och transporteras vanligtvis i blodomloppet men kan också verka på närliggande celler och vävnader och dessutom lokalt på den egna cellen där de produceras. Traditionellt delar man in hormoner i olika klasser bestående av olika typer av molekyler, men man brukar idag benämna alla kemiska budbärare som kan binda med hög affinitet till receptorer hos målceller inom individen för hormoner (Silver & Kriegsfeld 2001). Hormonmolekylerna kan alltså nå kroppens alla celler, men kommer endast påverka dem som har motsvarande receptor (Reece *et al.* 2011). Hormoner som lämnar kroppen för att verka på en annan individ brukar benämnas feromoner, även om vissa forskare även kallar dessa molekyler för hormoner (Silver & Kriegsfeld 2001).

Hormonsystemet och nervsystemet är tätt sammankopplade och utgör kroppens kommunikations- och regulatoriska system. Tillsammans reglerar de utveckling, energimetabolism, tillväxt, reproduktion och beteende. Hormonerna tillverkas av en rad olika vävnader och celler i kroppen, där vissa vävnader är mer självständiga och verkar mer lokalt medan andra behöver en yttre stimulans för att trigga igång sin tillverkning av ett visst hormon. De hormoner som påverkar andra vävnader att börja tillverka och/eller skicka ut hormoner kallas för tropiska hormoner, där två exempel är luteiniserande hormon (LH) och follikelstimulerande hormon (FSH; Figur 1). Hormonnivåerna regleras sedan oftast genom negativ och positiv återkoppling (Reece *et al.* 2011).

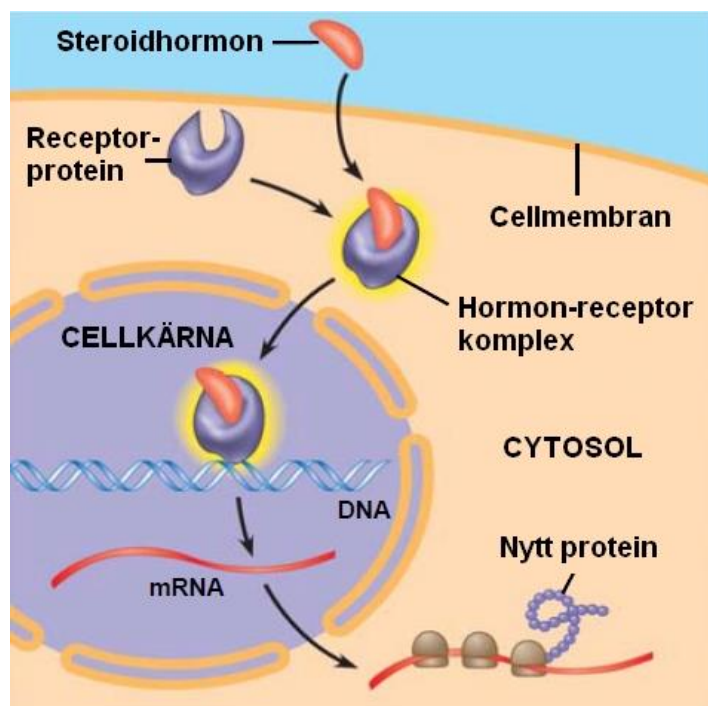


Figur 1. Exempel på hormonsystemets hierarkiska ordning. Hypotalamus skickar ut gonadotropinfrisättande hormon (GnRH efter eng. gonadotropin releasing hormon) som stimulerar hypofysen att utsöndra luteiniserande hormon (LH) och follikelstimulerande hormon (FSH). Dessa hormoner kommer i sin tur att stimulera testiklar att producera testosteron och äggstockar att producera östrogen och progesteron. Hormonnivåerna kommer sedan att regleras med hjälp av negativ och positiv återkoppling. Omritad efter Saner-Amigh & Halvorson (2011).

Klasser av hormoner

De traditionella klasserna som hormoner brukar delas in i är: vattenlösliga hormoner (polypeptider), fettlösliga hormoner (steroider) och aminer (t.ex. adrenalin), som kan vara både vattenlösliga och fettlösliga. Vattenlösliga hormoner kan inte passera cellmembranet, utan verkar på målcellen genom att binda till en receptor sittandes i cellmembranet. Fettlösliga hormoner, däremot, verkar genom att gå igenom cellmembranet och binda till en receptor som finns antingen i cytosolen eller i cellkärnan. Tillsammans bildar de ett komplex som kommer att verka som en transkriptionsfaktor och på så sätt aktivera olika genuttryck (Figur 2; Reece *et al.* 2011).

De könshormoner som produceras av testiklar, äggstockar och binjurar tillhör de fettlösliga hormonerna (steroidhormonerna) och verkar därför på en intracellulär receptor (Figur 2; Reece *et al.* 2011). Både testiklar och äggstockar producerar testosteron, östrogen och progesteron men i olika mängd beroende på individ. Hos män produceras testosteron i en mycket högre grad än hos kvinnor, vilket har lett till att man benämner det som ett manligt könshormon. Samma sak gäller östrogen och progesteron, som produceras i högre utsträckning hos kvinnor, och kallas därför för kvinnliga könshormoner (Purves *et al.* 2012).



Figur 2. Fettlösliga hormoner påverkar en cell genom att först gå igenom cellmembranet. I cytosolen binder sedan steroidhormonet till ett receptorprotein och bildar ett hormon-receptor komplex som går in i cellkärnan. Väl inne i cellkärnan fungerar komplexet som en transkriptionsfaktor och påverkar på så sätt genuttrycken och syntesen av nya proteiner. Omritad efter Reece *et al.* (2011).

Feromoner

En signalmolekyl som inte verkar inom kroppen, utan släpps ut i omgivningen kallas för ett feromon (Reece *et al.* 2011). Namnet kommer från de två grekiska orden *pherein* (att transportera) och *hormon* (att stimulera). Termen introducerades 1959 av två forskare, Karlson och Lüscher, för att beskriva de kemiska signaler som styr sociala beteenden och specifika reaktioner mellan insekter (Cohn 1994, Baxi *et al.* 2006). Doftsignalerna kan vara av olika typ och därför användas för att styra flera olika funktioner, såsom orienteringsmedel eller varningssignaler. Feromonerna verkar som ett slags ”kemiskt språk” mellan individer inom samma art och länge har man vetat om feromoners betydelse för kommunikation i djurriket (Gildersleeve *et al.* 2012). Det första feromonet som kartlagdes var bombykol som finns hos silkesfjärilshonor, där signalmolekylerna skickas ut för att visa sexuell tillgänglighet. Man märkte då att endast en liten mängd feromoner behövdes (cirka 100 molekyler) för att ge en reaktion i antennerna hos hannarna. Vidare använder myror feromoner för att varna artfränder för fara, men också för vägledning under migration av kolonin (Reece *et al.* 2011).

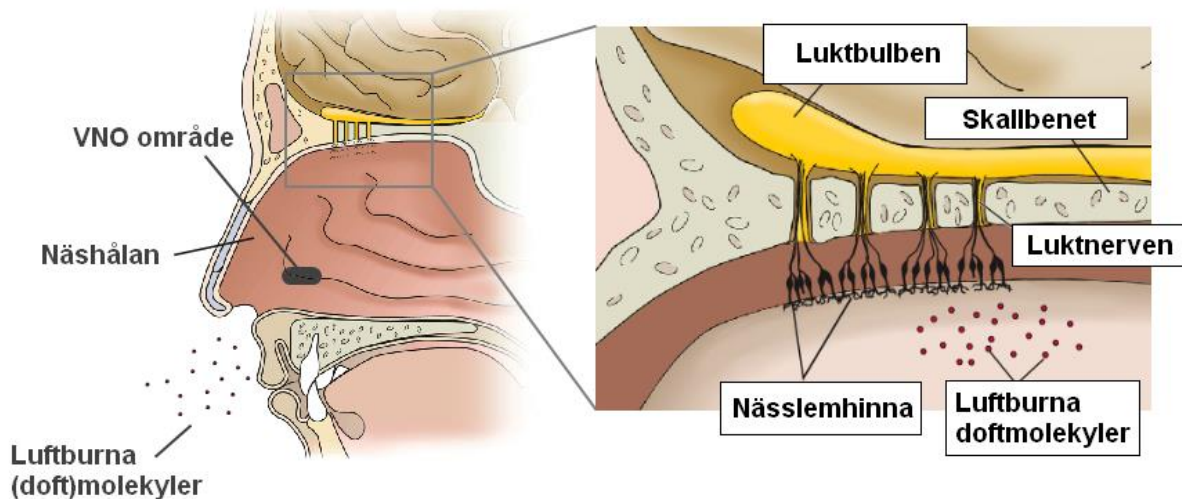
Hur detekteras feromoner?

För att en kommunikation ska kunna ske på kemisk nivå och på avstånd, krävs det inte bara att en individ skickar ut signalmolekyler, utan också att en annan individ kan detektera dessa. Hos djur som använder sig av feromoner för kommunikation, finns det ett speciellt organ som kan uppfatta dessa molekyler, det vomeronasala organet (VNO). Många djur har två funktionellt och anatomiskt skilda luktorgan (Dulac 1997). Det första är det ”huvudsakliga” luktsinnet (MOE, efter eng. main olfactory epithelium), där det finns luktreptorer som registrerar luktmolekyler och sedan skickar signaler till hjärnan. I hjärnan kommer lukten att bearbetas av luktcentra och individen blir medveten om lukten. Sedan finns det accessoriska luktsinnet som består av VNO och där ”lukterna” inte anses registreras medvetet. Detta betyder att de feromoner som djur skickar ut inte behöver ha någon lukt, utan är signalmolekyler som uppfattas omedvetet (Purves *et al.* 2012).

VNO är likt MOE beläget i näshålan, men exakt var kan skilja mellan olika arter. Hos däggdjur finns dock VNO i den främre delen av näshålan, innanför septum (Figur 3), medan MOE är beläget högre upp. VNO är ett parigt organ (Meredith 2001), precis som MOE och både MOE och VNO har sinnesreptorer som är bipolära (Dulac 1997), vilket innebär att cellen har två utskott åt motsatta håll (Purves *et al.* 2012). Specialiserade mikrovilli eller cilier kommer att binda luktmolekylerna i näshålan och transformera signalen till en nervsignal som sedan kommer gå upp till hjärnan. Det som då skiljer dessa två luktsystem åt är att de har olika vägar upp till hjärnan och registreras även i olika delar av hjärnan. Den här vetenskapen ligger till grund för uppfattningen om att dessa två system evolutionärt har utvecklats oberoende av varandra (Dulac 1997).

MOEs neuroner kommer först att samlas i luktloben (Figur 3), för att sedan projiceras ut till olika luktcentra i hjärnan och slutligen vidare till andra områden i hjärnan där sinnesintrycken bearbetas. Luktsinnet är därför unikt bland sinnen, eftersom primära projektioner från luktreptorer inte behöver gå via talamus, hjärnans organisationscentrum. Projektioner kommer även att ske till det limbiska systemet, där känslor bearbetas, vilket ligger till grund för varför man så ofta förknippar lukter med olika känslor (Purves *et al.* 2012). VNOs neuroner däremot, samlas i den accessoriska luktloben och projiceras sina axoner till andra delar av

hjärnan, däribland den vomeronasala kärnan i amygdala. Dessa neuroner skickas sedan vidare till de centrala delarna av hypothalamus, där endokrina funktioner styrs samt delar som har med social interaktion och reproduktiva beteenden att göra (Dulac 1997).



Figur 3. Det mänskliga luktsinnet. Molekyler som finns i luften kommer att färdas in i näshålan. Väl inne i näshålan kommer dessa att fästa i nässlemhinnans fuktiga slem, vilket resulterar i att en nervsignal skickas via luktbulben till hjärnans luktcentra. I figuren finns även ett område utmarkerat där man i studier har hittat VNO. Omritad efter Purves *et al.* (2012).

Hur påverkar feromoner?

Feromoner kan delas in i två klasser, där "signalferomoner" är feromoner som har en kortvarig effekt och är till för att antingen attrahera eller repellera. Den andra klassen benämns "primärferomoner" och kommer ha mer långvariga effekter genom att aktivera hypothalamus-hypofys-binjure-axeln (HPA-axeln) och därmed påverka en individs beteende och hormonutsöndring (Jacob & McClintock 2000). Det som sker är att feromonerna triggas utlösningen av GnRH, som kommer att påverka hypofysen att utsöndra gonadotropiner: LH och FSH. Dessa hormoner kommer i sin tur att påverka könskörtlarna, där ägg kommer att mogna i äggstockarna hos honor och testosteronproduktionen samt spermieproduktionen kommer att öka hos hanar (Figur 1). Det finns undersökningar som visar att när mushanar blir exponerade för en mushona sker denna utsöndring av GnRH som då också ökar testosteronnivån hos hanen. Samma undersökning visade även att betingning, där ett stimulus förknippas med ett annat stimulus som i sig självt inte producerar önskad effekt, gjorde att hanen även reagerade med samma testosteronökning när endast det tidigare orelaterade stimuli visades (Graham & Desjardins 1980). Om feromoner också kan ha samma inverkan på hormonutsöndringen hos människan kommer undersökas närmare i texten som följer.

VNO hos människor

Hos människor har debatten om VNOs existens och om huruvida området har någon funktion varit långvarig. Längre har det bland många forskare ansetts att organet inte finns hos människor, men endoskopiska undersökningar och andra observationer har på senare tid indikerat att organet åtminstone finns på den ena sidan i näshålan hos vissa människor (Meredith 2001).

Det finns tydliga bevis för att VNO finns närvarande hos mänskliga embryon, där strukturen även har bipolära nervceller som man kan se hos andra djur. Dock tycks VNO inte utvecklas ytterligare i det senare fosterstadiet (Meredith 2001). Strukturen verkar istället förenklas i senare stadier av fosterutvecklingen, där en enkel organstruktur har kunnat påvisas hos upp till 30 veckor gamla foster (Boehm & Gasser 1993). Ytterligare studier hävdar att så många som omkring 90 % av alla vuxna människor har en VNO-liknande struktur i sitt septum. Det kan också vara så att den ofta avlägsnats omedvetet hos de som genomgått näskirurgi, vilket skulle dra ner antalet något (Trotier *et al.* 2000).

Även om det vomeronasala organet finns som struktur hos vuxna mänskliga individer, har man inte hittat de neuroner som krävs för att föra signalen vidare från de bipolära cellerna till hjärnan (Trotier *et al.* 2000). Detta skulle i sådant fall innebära att vi har ett organ men ingen kommunikation till hjärnan, vilket då betyder att feromoner inte skulle ha någon effekt på vårt beteende. Dock finns det andra forskare som hävdar att även om VNO har bristande funktion hos människor, väger vårt andra luktsinne, det ”huvudsakliga” luktsinnet, upp den bristen (Savic *et al.* 2001). Det skulle betyda att vårt huvudsakliga luktsinne idag har tagit över den roll som VNO har hos andra djur.

Detektion i hjärnan hos människor

Studier har visat att när män får lukta på oestra-1,3,5(10),16-tetraen-3-ol (EST), en substans som liknar naturliga östrogener och när kvinnor får lukta på 4,16-androstadien-3-one (AND), ett derivat av testosteron som finns i upp till 20 gånger högre koncentration hos män, så aktiveras områden i hjärnan som inte har med det huvudsakliga luktsinnet att göra (Savic *et al.* 2001). Det antyder att molekyler detekterade av våra luktorgan inte alltid är till för att uppfatta lukt. Studien visade bland annat att när heterosexuella kvinnor fick lukta på AND aktiverades den främre delen av hypotalamus, medan EST istället aktiverade de vanliga luktcentra i hjärnan (eng. pyriform cortex, olfactory tubercule, amygdala och entorhinal cortex) (Savic *et al.* 2001, Purves *et al.* 2012). Hos heterosexuella män var det istället EST som aktiverade hypotalamus främre del, och AND verkade inte aktivera någon del av hjärnan alls vid en signifikans där p-värdet var mindre än 0,05. Däremot såg man en aktivering i luktcentra av AND hos män när tröskeln för signifikans sänktes ($p < 0,1$; Savic *et al.* 2001). Vidare finns det fler studier som också stödjer uppfattningen om att lukt molekyler associerade med feromoner kan detekteras av andra delar av hjärnan än de uppenbara luktcentra (Lundström *et al.* 2009, Milinski *et al.* 2013) och därmed även möjligen kan påverka en individs beteende.

Vad påverkar vår kroppslukt?

Människors kroppslukt bestäms till stor del av den svamp- och bakterietillväxt som sker på huden och som beror på de utsöndringar som sker från porerna i huden. Kroppslukten bestäms av vilken mat och dryck man intar, om man äter någon medicin, genetiska faktorer och hälsa i allmänhet. Det finns således många olika faktorer som kan påverka hur en människas odör kommer att te sig (Lundström & Olsson 2010).

Hos människor finns det tre typer av utsöndrande körtlar i huden: svettkörtlar, talgkörtlar och apokrina körtlar. Svettkörtlar har till uppgift att kyla ner kroppen vid behov och vätskan som utsöndras består till mer än 90 % av vatten. Talgkörtlarna avger istället en fettrik substans som är

till för att göra huden mjuk och smidig men också för att skydda huden. De körtlar som däremot verkar ha störst inverkan på kroppslukten är de apokrina körtlarna, som skiljer sig en del i struktur från svett- och talgkörtlar. De apokrina körtlarna mynnar ut i hårsäckarna och finns därför i högst koncentration där hårväxt finns, t.ex. under armarna och vid könsorganen. Utsöndringarna från dessa körtlar styrs till stor del av psykologiska stimuli såsom känslor och innehåller fetter och proteiner som fungerar som prekursorer för doft. Bakterierna på huden kommer sedan att metabolisera dessa och därmed producera kroppslukten (Lundström & Olsson 2010). Det finns indikationer på att molekyler som definieras som feromoner har hittats i utsöndringar från apokrina körtlar och studier har också visat på att de kan ha en effekt på menstruationscykeln, t.ex. vid kvinnors synkronisation som tidigare har tagits upp (Cohn 1994).

Immunförsvarets betydelse för kroppslukt

Immunförsvaret och en individs hälsa kommer som nämnt att bestämma vilken kroppslukt en person har. Hur immunförsvaret är uppbyggt bestäms av våra gener, vilket innebär att vi skiljer oss mycket från varandra i både hur vi luktar men också hur effektivt immunförsvaret kommer att vara i bekämpandet av bakterier och virus. Alla har en unik kroppslukt och detta kan därför användas till att identifiera en person, t.ex. som vid användandet av hundar som kan särskilja lukten hos en viss person i sökandet efter brottslingar.

MHC och partnerval

Det finns flera studier idag som visar att immunförsvaret har en betydande påverkan på vår kroppslukt och vårt val av partner. Histokompatibilitetskomplex (eng. Major Histocompatibility Complex, förkortas MHC) är molekyler involverade i immunförsvarets antigenpresentation (Milinski *et al.* 2013). MHC-molekylerna kommer att känna igen och binda till ett antigen, som de sedan kommer att presentera för immunförsvarets T-celler, de celler som aktivt oskadliggör inkräktarna (Reece *et al.* 2011). En hög diversitet av olika MHC-molekyler i ett immunsystem, som också innebär att immunförsvaret kan känna igen fler antigen, är fördelaktigt hos en individ. Om en individ mer effektivt kan bekämpa patogener, kommer dessa individer troligen att klara sig bättre (Milinski *et al.* 2013).

Genotypen för MHC hos människor kallas för HLA (efter eng. Human Leukocyte Antigen) (Milinski & Wedekind 2001). Studier har visat att när kvinnor får bedöma olika lukter baserade på HLA-alleler, tenderar de att föredra de lukter som representerar de HLA-alleler som är mest olika deras egen genetik (Wedekind *et al.* 1995). Detta skulle i sådant fall innebära att kvinnor föredrar män som är genetiskt olika dem själva, vilket skulle generera en heterozygot avkomma som har en bredare repertoar av gener och därmed är mer motståndskraftig (Milinski *et al.* 2013).

Användning av parfym

I en studie har det också visat sig att när kvinnor och män ombeds välja ingredienser ur parfym till sig själva, tenderar de med samma HLA-alleler att föredra samma ingredienser. Detta kan indikera på att parfymen omedvetet väljs för att avslöja personens genetik (Milinski & Wedekind 2001). De föredrog även dessa ingredienser endast på dem själva och inte på en potentiell partner (Milinski & Wedekind 2001), vilket även kan styrka resultaten i andra studier där en partner med en MHC-genotyp mer olik en själv föredras (Wedekind *et al.* 1995).

Inverkan av p-piller

Studier som gjorts på kvinnors val av män efter deras kroppslukt, har även visat att de kvinnor som åt p-piller tenderade att istället för att föredra MHC-molekyler som var mer olika deras egna, välja den kroppslukt som var mer genetiskt lik en själv. Det här innebär alltså ett motsatt resultat från den grupp som inte intog hormoner, vilket indikerar hormoners faktiska inverkan på partnerval (Wedekind *et al.* 1995).

Hormoners inverkan på partnerval

Förutom inverkan av p-pilleranvändande på kvinnors val av partner, kan man se att kvinnor också verkar ha olika krav på en partner beroende på var i menstruationscykeln hon befinner sig (Wedekind *et al.* 1995). Vid ägglossningen, den period då kvinnan är fertil, verkar heterosexuella kvinnor föredra män som uppvisar vissa typer av egenskaper: maskulina kroppar, längre individer, maskulina ansiktsdrag, mörka röster, ett socialt dominant beteende och en låg halt av fluktuerande asymmetri, vilket innebär en högre grad av symmetri i t.ex. ansiktet (Larson *et al.* 2012). Dessa egenskaper skulle då indikera på att mannen har en hög genetisk fördel (Wlodarski & Dunbar 2013). De söker även i högre grad efter någon som har en genetisk kompatibel MHC-typ (Wedekind *et al.* 1995). Kvinnorna rapporterade också att de generellt var mer attraherade av män under ägglossningen och studier har även visat att kvinnor verkar ha ett känsligare luktsinne under ägglossningsperioden, vilket då skulle kunna tyda på att hon kan vara mer mottaglig för feromoner (Navarrete-Palacios *et al.* 2003). Vidare verkar även män vara mer attraherade av kvinnor som har ägglossning. Studier har visat att de också får en högre testosteronutsöndring när de får komma i kontakt med fertila kvinnor i jämförelse med kvinnor i en annan del av menstruationscykeln (Miller & Maner 2009). Detta kan länkas tillbaka till mushanars ökade testosteronutsöndring i kontakt med fertila mushonor (Graham & Desjardins 1980).

Hormoner och mäns val av partner

Hos män finns det många indikationer på att testosteron hör ihop med både partnerval och attraktionsförmåga (Miller & Maner 2009, Larson *et al.* 2012). I Miller och Maners försök från 2009, lät de män värdera t-shirtar som burits av kvinnor nära ägglossning samt långt ifrån ägglossningen. Generellt sett så föredrogs de t-shirtar som kvinnorna burit nära eller under ägglossningen framför de andra tröjorna. Man mätte även männens testosteronnivåer före och efter att de fått lukta på tröjorna och det visade sig att männens testosteronnivåer ökade signifikant efter att de luktat på tröjorna som burits av kvinnorna med ägglossning. Endast en marginell ökning av testosteronnivåerna kunde ses hos de män som luktat på de övriga gruppernas t-shirts (grupp utan ägglossning och kontrollgrupp där ingen sovit i tröjorna). Millers och Maners undersökning från 2009 konfirmerade tidigare försök som också visat på att män föredrar kvinnors lukt vid ägglossning framför lukten under andra delar av menstruationscykeln (Thornhill *et al.* 2003).

Hormoners inverkan på kvinnors utseende

Kvinnor verkar även bli mer attraktiva under ägglossning. Studier där man inte tagit hänsyn till kvinnornas doft utan endast visuella faktorer, har visat att kvinnor under ägglossning anses vara mer attraktiva (Roberts *et al.* 2004, Haselton *et al.* 2007, Haselton & Gildersleeve 2011). Haselton *et al.* (2007) bad en grupp på 46 personer med både kvinnliga och manliga deltagare att bedöma kvinnors attraktivitet genom att titta på foton av 30 stycken kvinnor. Kvinnorna, som alla

hade en partner, fotades under perioder då de hade som högst fertilitet och under perioder då den var som lägst, där fertiliteten fastlades med hjälp av hormonella tester. Studien kom fram till att baserat på endast fotografierna, uppfattades de kvinnor som var i den fertila fasen av menscykeln som mer attraktiva och även som finare klädda. De kvinnor som var i den fertila fasen hade också oftare utmanande kläder på sig på fotona och bar oftare kjol (Haselton *et al.* 2007). Den här studien kan indikera att upplevelsen av kvinnors ökande attraktivitet under ägglossningen kanske inte bara beror fysiska faktorer utan även på att kvinnors beteende under ägglossningen ändras.

En tidigare studie utfördes på samma sätt men med foton där endast ansiktet visades. Kvinnorna blev instruerade att inta ett neutralt uttryck och inte le, de var alla osminkade och intog inga hormonella preventivmedel. Studien uppvisade på samma resultat; att de foton där kvinnorna var i den fertila fasen ansågs vara mer attraktiva av en jury bestående av både kvinnor och män (Roberts *et al.* 2004). Även om skillnaderna mellan fotona kan tyckas vara subtila, har de en inverkan på betraktaren.

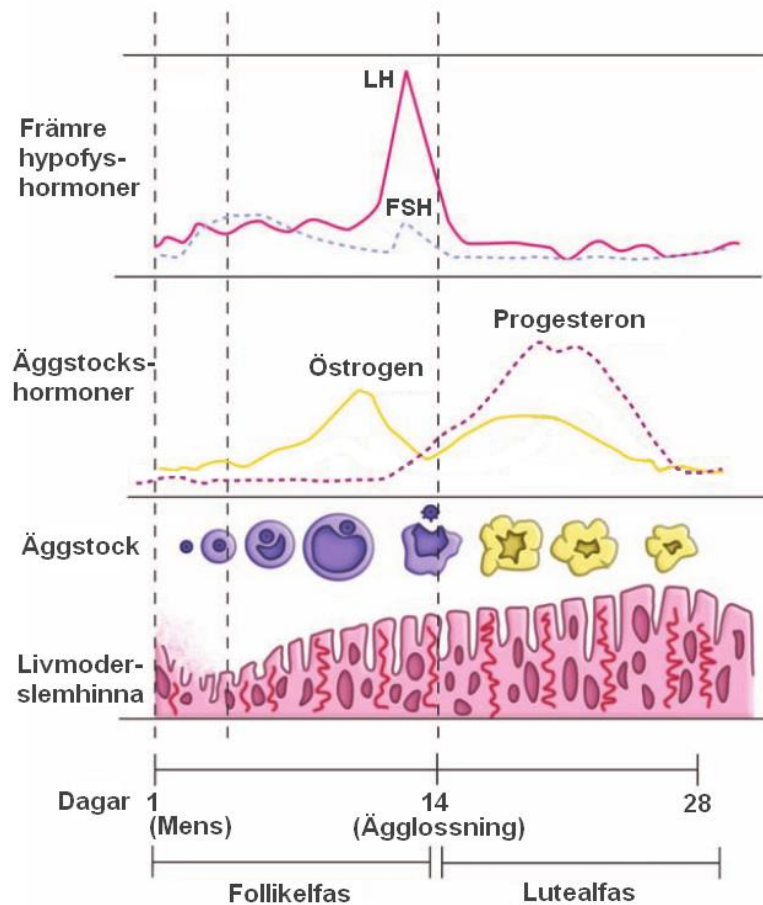
Hormoner och kvinnors val av partner

Att kvinnor blir mer attraktiva under ägglossningen kan, som nämnt, även bero på kvinnors ökade benägenhet att göra sig mer tilltalande. Ornamentering verkar vara en viktig del i att attrahera en partner, inte bara i det övriga djurriket utan även hos människor. Studien som gjordes av Haselton *et al.* (2007) visade på kvinnors tendens att klä sig mer attraktivt och i vissa fall mer utmanande under den fertila fasen. Studien belyser även kvinnors ökade benägenhet att söka social kontakt under ägglossningen.

Östrogenets betydelse

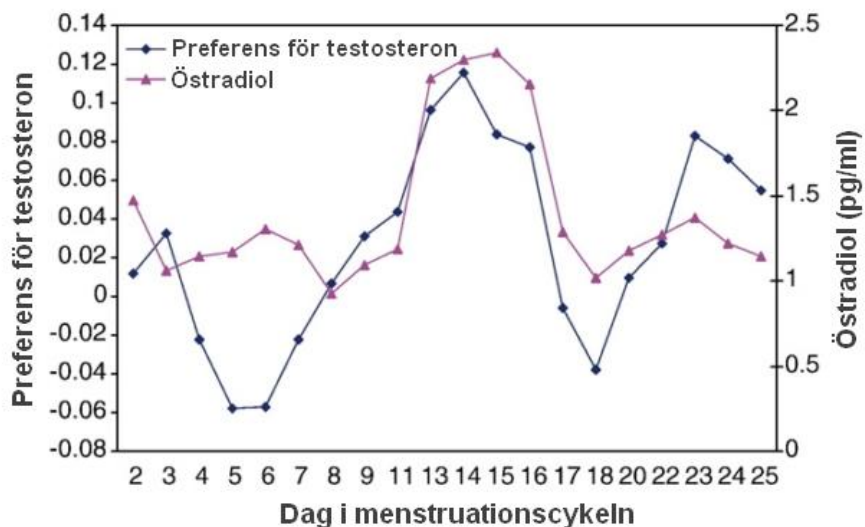
Follikelfasen är den fas av menscykeln som leder upp till ägglossningen. Den växande follikeln som innehåller det mognande ägget kommer att skicka ut östradiol, en typ av östrogen. Nivåerna av östradiol kommer att stiga gradvis, för att till slut ha sin topp precis innan ägglossningen. De höga nivåerna av hormonet kommer i sin tur att påverka hypotalamus och vidare hypofysen genom positiv återkoppling, vilket kommer resultera i en ökande utsöndring av LH. LH kommer således även att ha sin topp vid ägglossningen. Den här toppen av LH kommer slutligen att resultera i att ägget skjuts ut ur follikeln och ägglossning sker (Figur 4; Reece *et al.* 2011). Det hormon som är centralt under follikelfasen och därmed under den fertila fasen är alltså östradiol, vilket kan indikera att hormonet har en koppling till kvinnors ändring i beteende under den fertila perioden (Roney & Simmons 2008).

Fasen som följer efter ägglossningen kallas för lutealfasen och innebär att den follikelvävnad som finns kvar efter att ägget lämnat äggstocken omvandlas. Under inflytande av LH kommer vävnaden ändras till en körtelstruktur som kallas för corpus luteum och som kommer att fortsätta att utsöndra progesteron och östradiol. Hormonerna som utsöndras förhindrar att menstruationen sker och att fler ägg mognar genom negativ feedback (Figur 1) och leder till en uppbyggnad av livmoderslemhinnan (Figur 4). Om ägget inte befruktas kommer däremot corpus luteum att degenerera och utsöndringen av progesteron och östradiol sjunker, vilket till slut resulterar i menstruation (Reece *et al.* 2011).



Figur 4. Menstruationscykeln delas traditionellt in i två faser: follikelfasen (innan ägglossning) och lutealfasen (efter ägglossning). De främre hypofyshormonnivåerna och äggstockshormonnivåerna är här illustrerade i förhållande till dagar i menstruationscykeln, mognad av ägget i äggstocken och livmoderslemhinnans uppbyggnad. Omritad efter Saner-Amigh & Halvorson (2011).

Tidigare finns beskrivet hur kvinnor tenderar att föredra män med mer maskulina drag under ägglossningen (Larson *et al.* 2012). Roney & Simmons gjorde en studie 2008 som bekräftade hur detta hör ihop med hormonnivåerna hos kvinnorna. Deras studie visade tydligt hur östradiolnivåerna hos kvinnorna korrelerade med preferensen för testosteronnivåer hos män. Ju högre östradiolnivå kvinnorna uppvisade, desto starkare var dragningen till männen med högre testosteronnivåer. Kurvorna följde varandra nästan precis (Figur 5), dock hade progesteronnivåerna ingen relation till testosteronnivåer på samma sätt som östradiol.



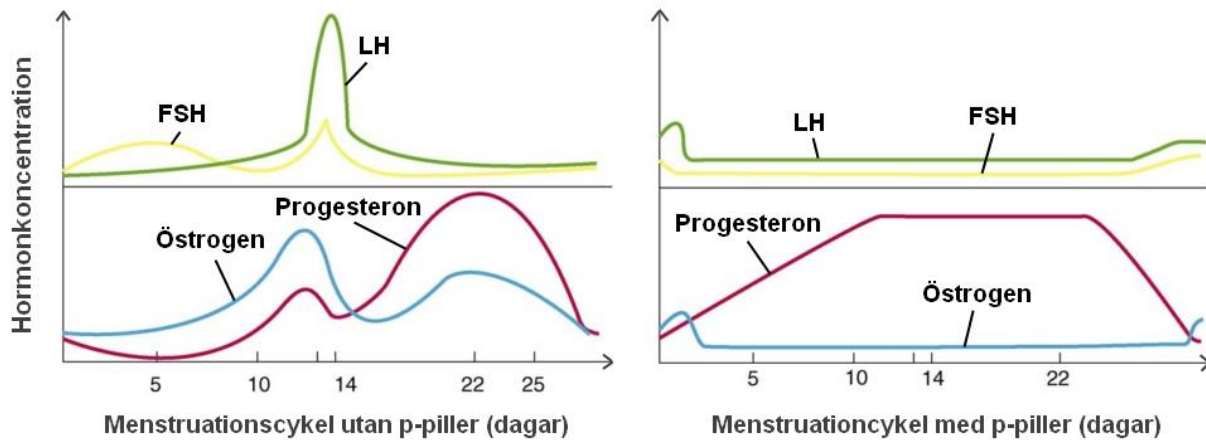
Figur 5. Preferens för testosteron (uttryckt i standardiserade regressionskoefficienter) och östradiolkoncentration (uttryckt i pg/ml i salivkoncentration) hos kvinnor som en funktion av dag i menstruationscykeln. X-axeln slutar på dag 25 på grund av missade dagar i slutet på cykeln. Omritad efter Roney & Simmons (2008).

P-pillers inverkan på partnerval

P-piller används idag av uppskattningsvis 100 miljoner kvinnor runt om i världen (United Nations 2013) och användningen har ökat stadigt sedan 70-talet (United Nations 2012). Detta omfattande intag av hormoner borde således även ha en inverkan på val av partner hos dessa kvinnor. Förutom Wedekind *et al.* (1995) som hittade en indikation att p-piller påverkade partnervalet hos kvinnor i sina försök om preferens av MHC molekyler, så finns det senare studier som även visar på dessa skillnader i vilka män en kvinna som äter p-piller föredrar (Roberts *et al.* 2012, Cobey *et al.* 2013, Little *et al.* 2013).

Påverkan på hormonnivåer

När kvinnor äter p-piller kommer deras hormonnivåer att vara på en mer stabil nivå och därmed kommer fluktuationerna av hormoner att utebli. Östrogennivåerna kommer att vara konstanta och förbli på en lägre nivå jämfört med kvinnor som inte äter p-piller (Figur 6). Hormonella preventivmedel kommer att förhindra utsöndringen av FSH och LH och därmed förhindra att ägglossning sker. Istället kommer hormonnivåerna härma de hormonnivåer som en gravid kvinna har och man kan då anta att detta även kommer att påverka kvinnans beteende (Alvergne & Lummaa 2009). De förändringar i kvinnors beteende som man har observerat vid ägglossning som resulterar från hormonella fluktuationer kommer således att utebli.



Figur 6. Koncentration av hormoner över menstruationscykeln där hormonnivåer hos kvinnor som inte äter p-piller visas till vänster och hormonnivåer hos kvinnor som äter p-piller visas till höger. Den gröna linjen representerar LH, den gula linjen FSH, den blå linjen östrogen och den röda linjen progesteron. Hormonkoncentrationerna är representerade i förhållande till varandra och inga exakta värden anges på y-axeln eftersom hormonnivåer har en hög variation både inom och mellan individer. Tydliga ändringar i hormonnivåer över cykeln kan ses hos de som inte äter p-piller, medan de naturliga fluktuationerna hos kvinnorna som äter p-piller uteblir och istället ses en jämnare nivå av hormoner i blodet, liknande den vid graviditet. Omritad efter Alvergne & Lummaa (2010).

Ändring i ansiktspreferenser

En nyligen gjord studie av Little *et al.* (2013) har tydligt visat hur kvinnors visuella ansiktspreferenser för män ändras under behandling av p-piller. Forskargruppen lät 55 heterosexuella kvinnor som ville börja med p-pillerbehandling att först bedöma en rad fotografier på mäns ansikten (Figur 7). De fick då bedöma vilka av ansiktena de tyckte var mest tilltalande och vilka män de skulle kunna tänka sig att inleda ett kort respektive långt förhållande med. Testgruppen fick sedan påbörja p-pillerbehandlingen medan en kontrollgrupp fick placebo. Tre månader senare fick kvinnorna åter igen bedöma fotografierna på männens ansikten, och det visade sig att kvinnorna som hade intagit p-piller signifikant ökade sina preferenser mot ett mer feminint ansikte. Kontrollgruppen hade dock kvar sina preferenser för de maskulina ansiktena. För att tydliggöra resultatens legitimitet i verkligheten undersöktes även ansiktsdragen hos 170 män som var i ett förhållande med kvinnor som antingen åt p-piller eller inte gjorde det. Det visade sig även då att de män som var tillsammans med kvinnor som ätit p-piller under partnervalet uppvisade mindre maskulina drag än de män som var tillsammans med kvinnor utan p-pillerintag.

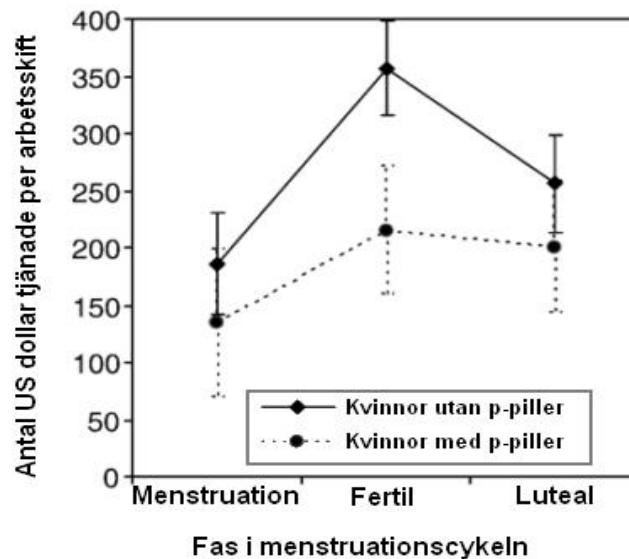


Figur 7. Exempel på hur fotografierna på en mans ansikte kunde se ut i studien. Det vänstra ansiktet har gjorts mer feminint och uppvisar mjukare drag, medan ansiktet till höger har gjorts mer maskulint, med mer markerade drag. Omarbetad efter Little *et al.* (2013).

Påverkan på mäns attraktion till kvinnor

De studier som har beskrivits här har visat på att kvinnors preferenser för män ändras när de äter p-piller, men hur är det med kvinnors attraktionsförmåga? Påverkas mäns attraktion till en kvinna av att hon äter p-piller? En studie har visat att när det kommer till bedömningen av en kvinnas doft generellt, så anses inte de kvinnor som äter p-piller ha en mindre attraktiv lukt än kvinnor utan intag av hormonella preventivmedel. Däremot så visade studien, där både kvinnor och män skulle bedöma kvinnors lukt efter hur attraktiv samt hur intensiv den var, att kvinnor som inte åt p-piller bedömdes av män ha en mer attraktiv doft under den fertila fasen än under den icke-fertila fasen (Kuukasjärvi *et al.* 2004), precis som andra liknande studier har visat (Thornhill *et al.* 2003, Miller & Maner 2009). Kvinnorna som åt p-piller uppvisade inte samma skillnad över menstruationscykeln, utan ansågs ha en mer oförändrad doft. Även om det endast var mäns bedömning av de fertila lukterna som mer attraktiva som var signifikant, sågs en liknande trend hos de kvinnliga bedömarna. Resultaten visade dock att även om män lättare kunde urskilja kvinnor som var fertila, ansågs inte de kvinnor som åt p-piller som mindre attraktiva baserat på doft. P-piller verkar således endast ta bort de cykliska skillnaderna i attraktion, men inte den generella attraktionen baserad på kroppslukten (Kuukasjärvi *et al.* 2004).

En annan studie gjordes 2007 av Miller *et al.* där en grupp kvinnliga erotiska dansare deltog. Dessa kvinnor utförde erotisk dans (eng. lap dance) privat för män på strippklubbar och den här typen av dans innebar nära kontakt med mannen i fråga som efterfrågat dansen. Kvinnorna ombads rapportera hur mycket dricks de fick av männen under varje dag i 60 dagar. Av kvinnorna var det 18 stycken som gav analyserbara data, där alla av dessa hade regelbunden menstruation och där 7 av dem var p-pilleranvändare medan 11 av dem inte var det. Runt 5300 erotiska danser utfördes totalt av kvinnorna under den här perioden och det visade sig att de kvinnor som inte åt p-piller fick signifikant mer dricks under ägglossningsperioden jämfört med de som åt p-piller under samma period i cykeln (Figur 8).



Figur 8. Effekten av fas i menstruationscykeln på antal US dollar tjänade i dricks. Heldragen linjen representerar de kvinnor som inte använde p-piller och punktad linje representerar kvinnor som använde p-piller. Omritad efter Miller *et al.* (2007).

Diskussion

Det verkar onekligen så att hormonell status har en betydande roll när det kommer till vilka val av partner vi människor gör. Idén om att ägglossningen hos människor skulle vara dold, jämfört med t.ex. schimpanser och bonoboer börjar sakta men säkert att luckras upp. Fler och fler studier tyder på att det finns mer eller mindre medvetna signalsystem mellan individer även hos människan som avslöjar fertilitet (Wedekind *et al.* 1995, Milinski & Wedekind 2001, Haselton *et al.* 2007, Larson *et al.* 2012). Det kan vara beteendeförändringar, ändringar i visuella preferenser eller i preferenser av kroppsdoft och många av dessa styrs av kvinnans naturligt fluktuerande hormonnivåer. Det finns då anledning att tro att behandling med hormoner som stör denna fluktuation kan ha en betydande inverkan på människors partnerval.

VNOs funktion hos människan

Frågan om huruvida VNO har en funktion hos människan är fortfarande oklar. Även om studier visar på en förekomst av ett VNO-organ, finns det fortfarande inga konsekventa bevis för att det har en funktion hos människor. Däremot har det nu kommit ut en studie av Hohenbrink *et al.* (2013) som visar förekomsten av funktionella gener som kodar för VNO-receptorn V2R hos primaten *Microcebus murinus*. Då man tidigare trott att dessa gener saknade funktion hos primater och att man vet att samma gener är betydande för detektion av MHC molekyler hos gnagare (Hohenbrink *et al.* 2013), är det här en studie av stor betydelse för forskningen om feromoner hos närbesläktade djur. Om det finns gener för funktionella VNO-receptorer även hos människor ligger nu nära för forskare att i framtiden fördjupa sig i.

Det kan även vara så att de nerver som inte anses finnas där för mänsklig feromondetektion inte upptäckts eller utforskats tillräckligt ännu. Traditionellt anses det finnas tolv stycken kranialnerver, de nerver som har sina rötter i hjärnan eller hjärnstammen, men det finns även en liten kranialnerv till som ofta negligeras. Terminalnerven, eller "kranialnerv 0" är en tunn nervtråd som går nära luktnerven till hjärnan men som inte är kopplad till luktloben. Den har historiskt sett missats när hjärnan har avlägsnats vid obduktion och detta har gjort att textböcker ofta inte tar upp den här nerven även fast den bevisligen finns och forskare vädjar nu att terminalnerven ska bli erkänd (Bordoni & Zanier 2013). En noggrannare undersökning av den här nerven skulle möjligen kunna lösa gåtan om detektionen av feromoner i hjärnan hos människor.

Då det finns tydliga bevis för att molekyler som anses vara feromoner faktiskt kan uppfattas i hjärnan hos människor och i områden som inte är förknippade med lukt (Savic *et al.* 2001, Savic *et al.* 2005, Berglund *et al.* 2006), visar på att de mycket väl omedvetet kan påverka oss. Ytterligare studier har vidare bekräftat den här aktiveringen, då man sett att homosexuella män får en aktivering av samma områden i hjärnan som heterosexuella kvinnor får när de får lukta på AND. De områden som aktiveras då, bland annat den främre hypotalamus och det mediala preoptiska området) anses ha en stark koppling sexuellt beteende i övriga djurstudier (Savic *et al.* 2005). Ett år senare publicerade samma forskargrupp en liknande studie om homosexuella kvinnor där man fann samma sak. När de homosexuella kvinnorna fick lukta på AND, bearbetades molekyler av luktområdena i hjärnan istället för den främre hypotalamus, som de heterosexuella kvinnornas hjärna aktiverade (Berglund *et al.* 2006). Dessa studier bekräftar inte

bara att hormonliknande molekyler faktiskt registreras i hjärnan, utan visar även på hur sexuell läggning bestämmer vilka processer som sker i hjärnan.

Konsekvenser av p-pilleranvändande

För att förstå konsekvenserna av p-pilleranvändande, är det viktigt att förstå varför kvinnor har en menscykel som ser ut som den gör. Trots att människor har ett kontinuerligt sexliv, där sexuellt samliv sker under hela menstruationscykeln, kan kvinnan endast bli gravid under några få dagar i månaden. Hos andra djur är det då viktigt att kunna signalera ägglossningen för hanen, så att befruktning kan ske. Det har länge funnits en föreställning om att ägglossningen hos människan är dold till skillnad från andra primater och således inte signaleras på samma sätt. En teori bakom är att vår bipedalism har gjort att könet ej längre blottas på samma sätt och därmed fördoldes ägglossningen (Pawlowski 1999). Det finns däremot nu starka indikationer på att fertiliteten mycket väl kan signaleras till omgivningen även hos människan. De beteendeförändringar och feromoner som skickas ut från fertila kvinnor (och män) kan alltså ses som en anpassning till vår avsaknad av de tidigare visuella signalerna. Det kan också vara så att det som tidigare var ett komplement till visuella signaler och som sedan förlorade en del av sin funktion hos våra förfäder, nu har tvingats bli vårt huvudsakliga sätt att signalera fertilitet tillsammans med vissa beteenden.

P-pilleranvändande verkar ha en motsatt effekt när det kommer till partnerval: istället för att bli attraherad av de typiska maskulina dragen som signalerar höga testosteronnivåer vid ägglossningen, tenderar kvinnorna att föredra mer feminina drag. De väljer även partner efter hur lika MHC-alleler männen har, istället för att som hos fertila kvinnor välja de som har MHC-alleler olika dem själva (Wedekind *et al.* 1995). Dessa tendenser kan tyda på att kvinnor som har hormonnivåer som istället härmar en graviditets hormonnivåer, har en fördel att ty sig till familjen istället för att vara på jakt efter en potentiell partner. En gravid kvinna, som då inte signalerar fertilitet, har ingen fördel av att föredra maskulina män och potentiellt ”osäkra” förhållanden med dessa.

Hur inverkar kärlek?

Flyktiga molekyler i form av feromoner kan få oss att först fastna vid en partner, men det är kärlek som får oss att hålla fast vid en partner. Kärlek tros evolutionärt vara nödvändigt för att kunna uppfostra en avkomma tillsammans och därför är just kärlek en sådan stor del av våra liv. Kvinnor i de studier som är presenterade föredrar generellt män med typiska maskulina drag och således också höga testosteronnivåer under ägglossningen (Larson *et al.* 2012), men dessa val verkar endast vara för tillfälliga kontakter (Haselton *et al.* 2007). De maskulina männen som beskrivs som ”mindre varma” men ”sexigare” föredras under ägglossningen. Om de skulle välja en partner att skaffa barn med så föredras dock inte de maskulina männen eftersom de anses vara mindre ”säkra”. När en kvinna däremot äter p-piller har dessa preferenser ändrats. De föredrar generellt mer feminina män som anses vara ”tryggare” och som mer benägna att uppfostra ett barn tillsammans (Larson *et al.* 2013).

Kvinnor i parförhållanden

Att kvinnors preferenser blir de motsatta när de äter p-piller kan tänkas ha konsekvenser i ett parförhållande. Om en kvinna börjar äta p-piller efter att hon träffat en partner, vilket många kvinnor också gör, kan man anta att hennes preferenser för mannen i fråga också kan ändras. En nyligen utkommen studie av Cobey *et al.* (2013) visar på just detta. I studien undersöktes hur

uttryck för svartsjuka ändrades i förhållandet i relation till p-pilleranvändande. De undersökte både grupper som inte ätit p-piller i början av förhållandet och sedan påbörjat p-pillerbehandling och grupper som ätit p-piller vid mötet av sin partner men sedan slutat äta p-piller under förhållandet. Resultaten visade på att de kvinnor som påbörjat p-pillerbehandling eller slutat med p-piller under förhållandet visade en ökad tendens till svartsjuka (Cobey *et al.* 2013). Det här kan tyda på den osäkerhet som uppstår när kvinnorna plötsligt uppfattar sin partner annorlunda, då svartsjuka ofta är ett uttryck på rädslan man har för att en viktig relation ska försvinna.

P-piller kan dock ha positiva effekter på förhållandet när det kommer till att hålla ihop. I en annan studie publicerad 2012 av Roberts *et al.*, demonstreras hur kvinnor som äter p-piller var mer benägna till att ha längre förhållanden än kvinnor som inte äter p-piller under hela förhållandet. Kvinnorna kände dock mindre sexuell tillfredsställelse i sitt förhållande men en högre belåtenhet när det kommer till mannens prestation som förälder. Detta diskuteras även av Wedekind *et al.* (1995) som menar att en förklaring kan vara att vid en graviditet (som då p-piller mimar) är det fördelaktigt att omgiva sig med släktingar, alltså med personer som istället har liknande genetik. Man kan då dra slutsatsen att p-piller är bra om man vill göra ett partnerval som baseras på att mannen kommer bli en bra förälder, men dåligt om man vill känna en naturlig sexuell attraktion till sin partner och få avkomma som är genetiskt fördelaktig. Det finns dock fler faktorer som påverkar den sexuella tillfredsställelsen man känner i ett förhållande, då p-piller kan påverka sexlusten men även att attraktion kan avta naturligt under ett långt förhållande. Eftersom man i förhållandet även är tvungen till att någon gång sluta med p-piller för att kunna skaffa barn, finns risken att preferenserna ändras fortfarande där. Att välja en partner som passar genetiskt är även en viktig förmåga för att kunna undvika inavel.

Par som ofta drabbas av missfall, har visat sig i större utsträckning ha lika MHC-alleler (Alvergne & Lummaa 2009), vilket ytterligare kan belysa en möjlig konsekvens av ett partnerval som görs när kvinnan äter hormonella preventivmedel. Det finns även anledning att tro att otrohet kan förekomma i större utsträckning om partnerval görs vid samtidigt intag av p-piller (Larson *et al.* 2012), där p-pilleranvändandet sedan avbryts under förhållandet eller vice versa.

Slutsats

P-pillers fysiska påverkan på kvinnor finns det en relativt stor kännedom om idag, men än så länge har de psykologiska och beteendemässiga effekterna skjutits åt sidan. Det är såklart inte en naturlig situation att inta hormoner som förhindrar ägglossningen och man kan fråga sig hur stora effekter det här kan ha i det långa loppet. Kvinnors systematiska ”felväljande” av män genetiskt sett är ändå en företeelse som uppenbarligen kan ha konsekvenser och bör tas mer i åtanke. Forskningen har nu nya utmaningar att ta tag i när det kommer till att ta reda på hur det verkligen ligger till med feromoner och deras detektion hos människor och den verkliga betydelsen av dessa för våra sexuella beteenden.

Tack

Ett stort tack till Anna Suarez Larsson för värdefull handledning och givande kommentarer. Ett stort tack även till Linnea Bäckström och Oscar Cidon Sporrang för bra kommentarer och återkoppling. Ett sista tack till nära och kära för stöd och uppmuntran under skrivandets gång.

Referenser

- Alvergne A, Lummaa V. 2009. Does the contraceptive pill alter mate choice in humans? *Trends in Ecology and Evolution* **25**: 171–179.
- Baxi KN, Dorries KM, Eisthen HL. 2006. Is the vomeronasal system really specialized for detecting pheromones? *Trends in neurosciences* **29**: 1–7.
- Berglund H, Lindström P, Savic I. 2006. Brain response to putative pheromones in lesbian women. *PNAS*, doi 10.1073/pnas.0600331103.
- Boehm N, Gasser B. 1993. Sensory receptor-like cells in the human fetal vomeronasal organ. *NeuroReport* **4**: 867–870.
- Bordoni B, Zanier E. 2013. Cranial nerves XIII and XIV: nerves in the shadows. *Journal of Multidisciplinary Healthcare* **6**: 87–91.
- Cobey KD, Klipping C, Buunk AP. 2013. Hormonal contraceptive use lowers female intrasexual competition in pair-bonded women. *Evolution and Human Behaviour* **34**: 294–298.
- Cohn BA. 1994. In Search of Human Skin Pheromones. *Archives of Dermatology* **130**: 1048–1051.
- Dulac C. 1997. Molecular biology of pheromone perception in mammals. *Seminars in Cell & Developmental Biology* **8**: 197–205.
- Gildersleeve K, Haselton M, Larson C, Pillsworth E. 2012. Body odor attractiveness as a cue of impending ovulation in women: evidence from a study using hormone-confirmed ovulation. *Hormones and Behavior* **61**: 157–166.
- Graham JM, Desjardins C. 1980. Classical conditioning: induction of luteinizing hormone and testosterone secretion in anticipation of sexual activity. *Science* **210**: 1039–1041.
- Haselton MG, Gildersleeve K. 2011. Can Men Detect Ovulation? *Current Directions in Psychological Science* **20**: 87–92.
- Haselton MG, Mortezaie M, Pillsworth EG, Bleske-Rechek A, Frederick DA. 2007. Ovulatory shifts in human female ornamentation: Near ovulation, women dress to impress. *Hormones and Behavior* **51**: 40–45.
- Hohenbrink P, Mundy NI, Zimmermann E, Radespiel U. 2013. First evidence for functional vomeronasal 2 receptor genes in primates. *Biology Letters of the Royal Society*, doi 10.1098/rsbl.2012.1006.
- Jacob S, McClintock MK. 2000. Psychological State and Mood Effects of Steroidal Chemosignals in Women and Men. *Hormones and Behavior* **37**: 57–78.
- Kuukasjärvi S, Eriksson P, Koskela E, Mappes T, Nissinen K, Rantala M. 2004. Attractiveness of women's body odors over the menstrual cycle: the role of oral contraceptives and receiver sex. *Behavioral Ecology* **15**: 579–584.
- Larson CM, Pillsworth EG, Haselton MG. 2012. Ovulatory Shifts in Women's Attractions to Primary Partners and Other Men: Further Evidence of the Importance of Primary Partner Sexual Attractiveness. *PLoS One*, doi 10.1371/journal.pone.004445.
- Little AC, Burriss RP, Petrie M, Jones BC, Roberts C. 2013. Oral contraceptive use in women changes preferences for male facial masculinity and is associated with partner facial masculinity. *Psychoneuroendocrinology* **38**: 1777–1785.
- Lundström JN, Boyle JA, Zatorre RJ, Jones-Gotman M. 2009. The Neuronal Substrates of Human Olfactory Based Kin Recognition. *Human Brain Mapping* **30**: 2571–2580.
- Lundström JN, Olsson MJ. 2010. Functional Neuronal Processing of Human Body Odors. *Vitamins and Hormones* **83**: 1–23.

- Meredith M. 2001. Human vomeronasal organ function: a critical review of best and worst cases. *Chemical Senses* **26**: 433–445.
- Milinski M, Croy I, Hummel T, Boehm T. 2013. Major histocompatibility complex peptide ligands as olfactory cues in human body odour assessment. *Proceedings of the Royal Society of London*, doi 10.1098/rspb.2012.2889.
- Milinski M, Wedekind C. 2001. Evidence for MHC-correlated perfume preferences in humans. *Behavioral Ecology* **12**: 140–149.
- Miller SL, Maner JK. 2009. Scent of a Woman: Men's Testosterone Responses to Olfactory Ovulation Cues. *Psychological Science* **21**: 276–283.
- Miller G, Tybur JM, Jordan BD. 2007. Ovulatory cycle effects on tip earnings by lap dancers: economic evidence for human estrus? *Evolution and Human Behaviour* **28**: 375–381.
- Navarrete-Palacios E, Hudson R, Reyes-Guerrero G, Guevara-Guzmán R. 2003. Lower olfactory threshold during the ovulatory phase of the menstrual cycle. *Biological Psychology* **63**: 269–279.
- Pawlowski B. 1999. Loss of Oestrus and Concealed Ovulation in Human Evolution: The Case against the Sexual Selection. *Current Anthropology* **40**: 257–276.
- Purves D, Augustine GJ, Fitzpatrick D, Hall WC, LaMantia A-S, White LE. 2012. *Neuroscience*. 5:e uppl., ss. 322–340, 674–675. Sinauer Associates, Sunderland.
- Reece JB, Urry LA, Cain ML, Wasserman SA, Minorsky PV, Jackson RB. 2011. *Campbell Biology*. 9:e uppl., ss. 982–983, 1020–1024, 1054–1056. Pearson Education, San Francisco.
- Roberts SC, Havlíček J, Flegr J, Hruskova M, Little AC, Jones BC, Perrett DI, Pertie M. 2004. Female facial attractiveness increases during the fertile phase of the menstrual cycle. *Proceedings of the Royal Society of London B* **271**: 270–272.
- Roberts SC, Klapilova K, Little AC, Burriss RP, Jones BC, DeBruine LM, Petrie M, Havlíček J. 2012. Relationship satisfaction and outcome in women who meet their partner while using oral contraception. *Proceedings of the Royal Society* **279**: 1430–1436.
- Roney JR, Simmons ZL. 2008. Women's estradiol predicts preference for facial cues of men's testosterone. *Hormones and Behavior* **53**: 14–19.
- Saner-Amigh KJ, Halvorson LM. 2011. Andrology and Fertility Assessment. *Labmedicine*, doi 10.1309/LMZAH8R2FKI7SOYA.
- Savic I, Berglund H, Gulvas B, Roland P. 2001. Smelling of Odorous Sex Hormone-like Compounds Causes Sex-Differentiated Hypothalamic Activations in Humans. *Neuron* **31**: 661–668.
- Savic I, Berglund H, Lindström P. 2005. Brain response to putative pheromones in homosexual men. *PNAS*, doi 10.1073/pnas.0407998102.
- Silver R, Kriegsfeld LJ. 2001. *Hormones and Behaviour*. *Encyclopedia of Life Sciences*, ss. 1–10.
- Thornhill R, Gangestad SW, Miller R, Scheyd G, McCollough JK, Franklina M. 2003. Major histocompatibility complex genes, symmetry, and body scent attractiveness in men and women. *Behavioral Ecology* **14**: 668–678.
- Trotier D, Eloit C, Wassef M, Talmain G, Bensimon JL, Døving KB, Ferrand J. 2000. The vomeronasal cavity in adult humans. *Chemical Senses* **25**: 369–380
- United Nations. 2012. *World Contraceptive Use 2012*. WWW-dokument: <http://www.un.org/en/development/desa/population/publications/dataset/contraception/wcu2012/MainFrame.html>. Hämtad 2013-12-11.

- United Nations. 2013. World Contraceptive Patterns 2013. WWW-dokument:
<http://www.un.org/en/development/desa/population/publications/pdf/family/worldContraceptivePatternsWallChart2013.pdf>. Hämtad 2013-12-10.
- Wedekind C, Seebeck T, Bettens F, Paepke A. 1995. MHC-Dependent Mate Preferences in Humans. *Proceedings of the Royal Society of London*, doi 10.1098/rspb.1995.0087.
- Weller L, Weller A, Koresh-Kamin H, Ben-Shoshan R. 1999. Menstrual synchrony in a sample of working women. *Psychoneuroendocrinology* **24**: 449–459.
- Wlodarski R, Dunbar RIM. 2013. Menstrual Cycle Effects on Attitudes toward Romantic Kissing. *Human Nature* **24**: 402–413.