



Disponible en ligne sur
ScienceDirect
www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France
EM|consulte
www.em-consulte.com



ARTICLE ORIGINAL

Orientation sexuelle ou préférences sexuelles ?



Sexual orientation or sexual preferences?

S. Wunsch*

École pratique des hautes études (EPHE-Sorbonne), France

Disponible sur Internet le 5 janvier 2017

MOTS CLÉS

Orientation sexuelle ;
Préférences sexuelles ;
Hétérosexualité ;
Homosexualité ;
Bisexualité ;
Humains

Résumé L'objectif de cet article est d'identifier, chez les mammifères et l'être humain, les processus neurobiologiques de l'orientation sexuelle et de la formation des préférences sexuelles, puis d'évaluer leur importance respective. Les données ont été recueillies à partir d'une revue de la littérature qui concerne la neurobiologie de l'orientation et des préférences sexuelles. Chez les mammifères non primates (rongeurs, canidés, félidés, bovidés, équidés...), il existe différents types de processus et de situations à l'origine de la formation de préférences pour certains partenaires. Il existe également des processus neurobiologiques qui sont spécifiquement organisés pour l'orientation hétérosexuelle, et qui seraient, principalement, les circuits olfactifs qui détectent et traitent les phéromones sexuelles. Mais chez les hominidés (orangs-outans, gorilles, chimpanzés, bonobos, humains), les gènes des récepteurs aux phéromones sont altérés, diminuant ainsi l'importance fonctionnelle de ces processus de l'orientation sexuelle. Par contre, les processus à l'origine des préférences sexuelles deviennent plus importants. Pour ces raisons, chez l'être humain, les processus olfactifs altérés et les phéromones sexuelles n'auraient plus qu'une influence secondaire, et seraient combinés avec plusieurs autres facteurs (gènes, hormones, conditionnements, préférences sexuelles, émotions, processus cognitifs, contexte culturel). L'importance relative de chacun de ces facteurs dépendrait à la fois de caractéristiques physiologiques individuelles, du vécu singulier et des caractéristiques du contexte socioculturel. Cette combinaison complexe de plusieurs facteurs en interactions (incluant l'activité résiduelle des processus olfactifs de l'orientation sexuelle) serait à l'origine du développement de préférences sexuelles, propres à chaque personne.

© 2016 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

KEYWORDS

Sexual orientation;
Sexual preferences;

Summary The objective of this article is to identify in humans and mammals in general the neurobiological processes for sexual orientation and the development of sexual preferences, and to assess the importance of each. The data was collected from a review of the literature concerning the neurobiology of sexual orientation and preferences. In non-primate mammals

* Adresse e-mail : serge.wunsch@ouvaton.org

Heterosexuality;
Homosexuality;
Bisexuality;
Humans

(rodents, caninae, felidae, bovidae, equidae, etc.), there are several different types of process and situation involved in the development of preferences for certain partners over others. There are also neurobiological processes that are specifically arranged for heterosexual orientation; mainly the olfactory circuits that detect and process sexual pheromones. But in hominids (orangutans, gorillas, chimpanzees, bonobos, humans), the pheromone receptor genes are impaired, thus reducing the functional importance of these sexual orientation processes. However, the processes underpinning sexual preferences are more important. This is why, in human beings, the impaired olfactory processes and sexual pheromones only have a secondary influence, and are combined with several other factors (genes, hormones, conditioning, sexual preferences, emotions, cognitive processes, cultural context). The relative importance of each of these factors is dependent both on individual physiological characteristics, personal experience and aspects of the sociocultural environment. This complex combination of several interacting factors (including the residual activity of the olfactory processes for sexual orientation) is thought to be at the origin of development of sexual preferences, different for each individual.

© 2016 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Introduction

Actuellement, dans la plupart des articles et des livres traitant de sexualité, l'orientation sexuelle est un thème majeur, avec principalement une opposition entre homosexualité et hétérosexualité, et avec une bisexualité souvent considérée comme un état transitoire.

Mais à quoi correspond exactement l'orientation sexuelle ? Existe-t-il des processus cérébraux spécifiques qui permettent une orientation sexuelle ? Et est-elle, biologiquement, une caractéristique importante de la sexualité humaine ?

En fonction des connaissances actuelles, il semble difficile de soutenir l'hypothèse tant de l'existence que de la nécessité d'un processus simple d'orientation sexuelle chez l'être humain. Apparemment, la plupart des hominidés ont chacun des activités autosexuelles, homosexuelles et hétérosexuelles (Ford et Beach, 1952 ; Bagemihl, 2000). C'est particulièrement notable dans l'espèce qui serait la plus proche de l'humain, le chimpanzé *pan paniscus* (De Waal, 1988) ; ainsi que dans certaines sociétés ou cultures (Cantarella, 2002 ; Rocke, 1998). Une absence d'orientation spécifiquement hétérosexuelle ne semble donc pas indispensable à la reproduction. Chez l'être humain, les études récente à grande échelle suggèrent un caractère plutôt multifactoriel de l'orientation et de la sexualité humaine (Frisch et Hviid, 2006). Historiquement, l'orientation sexuelle ne semble devenir une caractéristique importante qu'à partir du XIX^e siècle (Klein, 1993). L'homosexualité serait une construction culturelle récente (Greenberg, 1990) ; et la culture hétérosexuelle, où le concept d'hétérosexualité prend toute son importance, serait également une construction sociale récente (Tin, 2008 ; Katz, 1995 ; Foucault, 1994). De plus, de nouvelles orientations apparaissent régulièrement : asexualité, bisensualité, polysexualité, pansexualité, queer...

Au niveau méthodologique, l'étude et l'évaluation de l'orientation sexuelle s'est récemment complexifiée. Les chercheurs s'appuient sur plusieurs variables : principalement les conduites sexuelles, le désir, les fantasies et la perception par l'individu de son orientation (auto-identification ou autodésignation), mais aussi les réactions d'excitation à des stimuli érotiques, l'affiliation à des

groupes d'appartenance et les changements d'attirances et de conduites sexuelles au fil du temps (Langis et Germain, 2015). La grille d'orientation sexuelle de Klein (KSOG en anglais – Klein et Wolf, 1985) combine la plupart de ces variables et donne ainsi une bonne description à la fois de la complexité de l'orientation sexuelle et de la difficulté à l'étudier. En effet, on observe qu'en fonction des études réalisées et des variables étudiées, les catégories définies par ces études ne se recouvrent que partiellement : par exemple les différents groupes de personnes soit s'identifiant comme « homosexuel » ou « hétérosexuel », soit déclarant des activités homosexuelles ou hétérosexuelles, soit indiquant un désir ou une attirance « homosexuelle » ou « hétérosexuelle », ne se recouvrent que partiellement entre eux (Langis et Germain, 2015). De plus, il semblerait que les personnes qui ont une vision claire de leur propre complexité sexuelle sont très peu nombreuses : on préfère davantage simplifier (Mendès-Leite, 1996). De même, les chercheurs également simplifient parfois leurs études, car avec l'utilisation d'un outil telle la KSOG – même si les informations recueillies détaillent apparemment mieux la complexité de l'orientation des personnes – les données sont nombreuses et leur exploitation est complexe à réaliser (Koch et al., 1999).

De surcroît, la plupart des études sexologiques sont réalisées auprès de populations occidentales (ou occidentalées) (Arnett, 2008), populations qui ne sont apparemment pas représentatives des autres sociétés humaines (Henrich et al., 2010). Par exemple, la plupart des personnes s'identifient dans les études actuelles comme « gay », « lesbienne », ou « hétérosexuelle », alors que ces concepts n'existaient pas autrefois et n'existent pas dans la plupart des sociétés traditionnelles. Les études actuelles indiquent environ 10 % de personne ayant des activités homosexuelles et bisexuelles, alors que dans certaines sociétés en Nouvelle-Guinée quasiment tous les adolescents ont 100 % d'activités homosexuelles et, à l'âge adulte, quasiment 100 % d'activités hétérosexuelles (Herdt, 1994). Et dans certaines sociétés, il peut exister trois ou quatre sexes et jusqu'à cinq ou six genres (Herdt, 1996 ; Davies, 2007 ; Ringrose, 2003) : quels seraient alors les processus d'orientation sexuelle à l'origine de relations entre une

femme et un kwolu-aatmwol ; ou entre un homme et un calabai ; ou entre kwolu-aatmwol et un eunuche ?

Comment expliquer toutes ces données et les questions qu'elles entraînent ? La dichotomie hétérosexualité-homosexualité serait-elle contraignante, et un obstacle à la recherche (Langis et Germain, 2015) ? Le concept d'orientation sexuelle permet-il d'expliquer fidèlement la dynamique complexe de la sexualité humaine ?

Car en effet, on observe qu'en plus (ou à la place ?) d'une orientation sexuelle, chaque personne a des préférences pour des caractéristiques particulières. Contrairement par exemple aux insectes, chaque hominidé femelle n'attire (et n'est pas attiré) pas tous les mâles, et inversement. Chez l'être humain, chaque personne est attirée par des préférences particulières : musculature, forme du visage, taille des seins, genre et nombre de(s) partenaire(s), préférences pour des activités : baiser, fellation, coït vaginal ou anal ; positions, âge, lieux... (Langis et Germain, 2015).

Le concept de « préférences sexuelles » – ainsi que les processus neurobiologiques qui le sous-tendent – serait-il plus heuristique et explicatif de la sexualité humaine que celui d' « orientation sexuelle » ?

Processus spécifiques de l'orientation sexuelle

De nombreuses études, en particulier chez les rongeurs, ont permis d'identifier plusieurs processus biologiques et neurobiologiques spécifiques de la reproduction (Knobil et Neill, 2005). En fonction de ces connaissances actuelles, l'orientation sexuelle dépend très probablement de l'activité de processus neurobiologiques innés et spécifiques, spécialisés dans l'identification et l'évaluation du partenaire du sexe opposé (voir une synthèse dans Keller et Bakker, 2009). Les données expérimentales suggèrent que, dans le système nerveux, l'orientation sexuelle dépend principalement des circuits olfactifs qui détectent et traitent les phéromones sexuelles. Par exemple, chez les insectes, la femelle émet des phéromones qui attirent les mâles, même à grande distance et à faible concentration. C'est en 1959 que la première phéromone sexuelle, le Bombykol, a été identifiée. Cette molécule est émise par la femelle du Bombyx du mûrier, attire le mâle sur une distance de plusieurs kilomètres, et induit la copulation (McFarland, 2009). De plus, en manipulant génétiquement les circuits neurobiologiques qui analysent ces phéromones, on peut chez les insectes inverser l'orientation sexuelle, et provoquer chez les mâles une attirance homosexuelle (Ferveur et al., 1997).

Chez les mammifères, l'orientation sexuelle dépendrait également de manière innée des phéromones et des circuits olfactifs (principalement l'organe voméronasal et l'amygdale olfactive – Stowers et al., 2002 ; mais voir Pankevich et al., 2006 ; Kimchi et al., 2007). En effet, tous les processus neurobiologiques actuellement connus suggèrent que les informations olfactives sont les seules qui sont spécifiquement organisées pour l'orientation sexuelle dans le système nerveux. D'une part, des expériences ont montré que l'audition et la vision ne sont pas des signaux innés (pour les vocalisations chez les rongeurs, voir Snoeren et Agmo (2014, 2013) ; pour la vision de la peau sexuelle des primates, voir Dixson (2012)). D'autre part, une analyse

fonctionnelle systématique de l'organisation des systèmes sensoriels suggère que seul le système olfactif serait spécifiquement organisé pour identifier le partenaire de sexe opposé (Wunsch, 2007 : 13–48).

En résumé et en simplifiant les dernières données expérimentales, les véritables phéromones du comportement sexuel récemment identifiées (Roberts et al., 2010 ; Haga et al., 2010) produisent les processus suivants : une phéromone spécifique (Darcin, ESP1, androsténone...) du partenaire de sexe opposé est détectée même à très faible concentration (Leinders-Zufall et al., 2000) par des récepteurs spécifiques (V2Rp5, V1rb2...), en général de l'organe voméronasal (Martinez-Ricos et al., 2008) ; puis l'information est transmise au cerveau où elle augmente l'état d'excitabilité (Pfaff et al., 2008), induit la mémorisation des caractéristiques du partenaire (Roberts et al., 2010) et de sa localisation (Roberts et al., 2012). Les phéromones sexuelles induisent la synthèse de nouveaux neurones dans l'hippocampe (Hoffman et al., 2015), phénomène qui participe à la mémorisation des informations du partenaire sexuel. Le signal phéromonal est également transmis au système de récompense qui active les conditionnements sexuels (Moncho-Bogani et al., 2005), ainsi qu'à l'hypothalamus qui régule les hormones sexuelles (Boehm et al., 2005 ; Yoon et al., 2005). Enfin, les hormones sexuelles contrôlent cette détection des phéromones et l'excitation sexuelle en inhibant ou en activant les neurones récepteurs de l'organe voméronasal (Dey et al., 2015).

Par ailleurs, dans certaines espèces, des phéromones provoquent de l'agression inter-mâles (Chamero et al., 2007), mécanisme supplémentaire qui empêche toute attirance homosexuelle et qui renforce l'orientation hétérosexuelle.

Les phéromones sont ainsi un des principaux facteurs de l'excitation hétérosexuelle, et en plus elles participent également à l'exécution des réflexes sexuels spécifiques à la copulation : chez le mâle, des données expérimentales montrent que les phéromones sont suffisantes pour déclencher l'érection, même chez des animaux sexuellement naïfs (Sachs, 1997) ; et chez la femelle les phéromones augmentent, par une action au niveau de l'hypothalamus ventromédian, le réflexe crucial de la lordose (Haga et al., 2010).

À noter que le système olfactif principal est nécessaire (Keller et al., 2006a, 2006b), qu'il détecte également des phéromones (Liberles et Buck, 2006 ; Keller et al., 2009 ; Boehm et al., 2005), mais que l'organe voméronasal semblerait plus primordial (Grus et Zhang, 2008 ; Brennan et Kendrick, 2006), car ses précablages innés initient des apprentissages cruciaux (Martinez-Garcia et al., 2009 ; Ramm et al., 2008). Bien qu'il existe des variations d'une espèce à l'autre, globalement, les principaux événements sont similaires chez la plupart des mammifères. Ces signaux et processus existent également chez certains gros mammifères, comme l'éléphant, possédant un organe voméronasal bien développé et très dépendant des signaux olfactifs (Rasmussen et al., 2003, 1996). Toutes ces données suggèrent que certaines phéromones sont, grâce à une organisation des circuits olfactifs remarquablement conservée par l'évolution, des stimulus sexuels inconditionnels chez les mammifères (Lanuza et al., 2008). À noter également que les phéromones sont importantes surtout pour les animaux sexuellement naïfs. Plus un animal est expérimenté, moins

les phéromones sont importantes en raison des apprentissages sexuels.

En résumé, grâce aux circuits olfactifs et aux phéromones, les femelles et les mâles sont excités et réciproquement attirés (Stowers et al., 2002 ; Dulac et Torello, 2003), les réflexes copulatoires sont facilités, la mémoire et les conditionnements sont activés, et la copulation peut débuter.

Formation des préférences sexuelles chez les mammifères

En plus de ces processus spécifiques à l'orientation hétérosexuelle, on observe chez les mammifères non primates qu'il existe d'autres processus neurobiologiques, ainsi que des situations particulières, qui sont à l'origine du développement de préférences pour certains partenaires ou certaines de leurs caractéristiques (Henley et al., 2011 ; Sakuma, 2008).

La période du développement semble particulièrement propice à la formation de préférences sexuelles. Les odeurs, en particulier celles associées à des besoins fondamentaux, influencent l'activité sexuelle adulte. On observe expérimentalement que si un rat nouveau-né tête des mamelles imprégnées d'odeur de citron, à l'âge adulte il préférera copuler avec un partenaire ayant cette même odeur (Mainardi et al., 1965). Les chatouilles, chez les jeunes mais pas chez les adultes, induisent des préférences sexuelles pour le partenaire à l'origine de ces stimulations corporelles hédoniques (Paredes-Ramos et al., 2012). Les activités ludiques durant l'enfance induisent, chez les femelles et à l'âge adulte, des préférences sexuelles pour les anciens partenaires de jeux (Paredes-Ramos et al., 2011). Le développement de ce type de préférences sexuelles liées aux activités ludiques entre les jeunes pourrait être un phénomène assez général chez les rongeurs, puisque qu'apparemment toutes les activités sociales ludiques procurent des récompenses cérébrales (Trezza et al., 2011 ; Vanderschuren et al., 1997).

Par ailleurs, chez les espèces sociales ou monogames (renard, chacal, castor, gibbon, siamang...), la combinaison de plusieurs facteurs biologiques qui fonctionnent simultanément (l'ocytocine et l'arginine-vasopressine avec leurs nombreux récepteurs, les phéromones, le système de récompense et la copulation) provoquent l'attachement au partenaire sexuel, c'est-à-dire une préférence quasi exclusive pour le partenaire de copulation (Young et Wang, 2004).

Enfin, les conditionnements sexuels sont apparemment les principaux processus qui induisent des préférences sexuelles. La stimulation des zones érogènes (surtout le pénis et le clitoris), en particulier durant la copulation, active le système de récompense (Matsumoto et al., 2012 ; Cibrian-Llanderet et al., 2010), induisant ainsi la formation de préférences. Une synthèse récente des données expérimentales disponibles suggère que les conditionnements sont à l'origine de la formation des principales caractéristiques des préférences sexuelles : qui, quoi, quand, où... (Pfaus et al., 2012).

En conclusion, le choix du partenaire sexuel chez les mammifères dépend apparemment d'une combinaison d'un processus spécifique et inné d'orientation hétérosexuelle

avec différents types d'apprentissages, aboutissant principalement à des préférences hétérosexuelles. À noter que les apprentissages peuvent avoir une importance majeure dans l'orientation sexuelle, puisque dans certaines situations particulières (comme les adoptions par une autre espèce, qui induisent des préférences sexuelles pour l'espèce adoptive), les effets des apprentissages sont plus importants que ceux des processus phéromonaux innés (Kendrick et al., 1998).

Processus spécifiques de l'orientation sexuelle chez les hominidés

Mais au cours de l'évolution des premiers rongeurs aux humains, on observe à partir des primates des modifications des facteurs neurobiologiques responsables de l'orientation sexuelle. Chez les hominidés (orangs-outans, gorilles, chimpanzés, bonobos, humains), plusieurs facteurs biologiques qui contrôlent la détection et le traitement des phéromones ont été modifiés.

Les circuits olfactifs spécifiques aux phéromones ne sont quasiment plus fonctionnels : l'organe voméronasal n'est plus fonctionnel (Zhang et Webb, 2003) et 90 % des gènes des récepteurs aux phéromones (tant dans l'organe voméronasal que dans l'épithélium olfactif) sont altérés (Nei et al., 2008). Pour ces raisons, les phéromones n'ont plus qu'un effet résiduel chez les hominidés (Doty, 2010). Même si on observe encore des activations cérébrales (Savic, 2014), les effets affectifs et comportementaux sont faibles chez l'être humain (Doty, 2014). Ces altérations de plusieurs types de gènes olfactifs ne sont pas des faits isolés. En effet, on constate une tendance évolutive générale : les sens chimiques (olfaction et goût), pourtant si fondamentaux chez les animaux (Wyatt, 2009 ; Brennan et Zufall, 2006), perdent de leur importance chez les primates (Liman, 2006).

Par ailleurs, certains auteurs ont suggéré que d'autres facteurs, en particulier visuels, auraient remplacé les signaux olfactifs responsables de l'orientation sexuelle. Par exemple, le traitement visuel du rapport taille/hanche, ou des seins (Morris, 1977) ou de la symétrie du visage, seraient des caractéristiques qui influencerait de manière innée l'orientation sexuelle. Mais plusieurs études pluridisciplinaires suggèrent que l'importance de ces caractéristiques dépend généralement du contexte culturel, et que leurs influences sur la sexualité proviennent surtout d'apprentissages. Pour donner un exemple, Devandra Singh (1993) suppose que la morphologie féminine serait plus attractive pour l'homme quand le rapport taille/hanche s'approche de la valeur 0,7. Mais cette particularité serait apprise et influencée par l'environnement culturel. En effet, d'abord il est très difficile d'expliquer comment, au niveau neurobiologique, le système visuel analyserait ce rapport taille/hanche ; ensuite plusieurs expérimentations montrent que le rapport taille/hanche préféré change en fonction du statut socio-économique (Swami et Toovee, 2007) ou de l'évaluation cognitive (Swami et al., 2010), et surtout qu'il change d'une société à l'autre (Yu et Shepard, 1998). Enfin, les circuits visuels des hominidés – comme ceux des autres mammifères – n'ont pas de relations directes avec les circuits de la reproduction, contrairement aux circuits olfactifs (Yoon et al., 2005).

En conclusion, il apparaît très probable que les processus spécifiques de l'orientation sexuelle des mammifères (i.e. les phéromones et les circuits olfactifs) sont altérés, n'auraient plus qu'une influence fonctionnelle résiduelle, et n'auraient pas été remplacés chez les hominidés par un autre système sensoriel ou cognitif.

Formation des préférences sexuelles chez les hominidés

Chez les hominidés et l'être humain, on commence à identifier des processus et des situations très spécifiques qui induisent ou renforcent des préférences sexuelles. Même si la recherche concernant le thème de préférences sexuelles n'est pas très développée, il existe quelques données expérimentales qui montrent que ces processus spécifiques existent à différents niveaux d'organisation et dans différents contextes.

Au cours de la période du développement, les interactions sexuelles entre enfants induiraient à l'âge adulte des préférences sexuelles pour des partenaires sexuels plus jeunes (Santtila et al., 2010). Chez les macaques rhésus, chez qui la détection des phéromones sexuelles est également altérée (Nei et al., 2008 ; Zhang et Webb, 2003), la présence de la mère auprès des jeunes est un facteur nécessaire pour que se développe une préférence pour le sexe opposé (Hanby, 1976 : 14).

Les apprentissages par conditionnement classique (ou Pavlovien) seraient impliqués dans le développement de certaines préférences, comme pour des vêtements ou des chaussures (Rachman, 1966). Plus que la quantité, les observations cliniques suggèrent que ce seraient davantage les aspects qualitatifs des expériences et des renforcements érotiques qui seraient déterminants dans le développement des préférences sexuelles (Yates, 2004). Une expérience particulièrement intéressante chez les macaques rhésus suggère que les récompenses érotiques seraient le principal facteur de l'attraction hétérosexuelle. À l'adolescence, les mâles ont des activités bisexuelles, et c'est l'éjaculation vaginale qui est le meilleur prédicteur du développement d'une préférence pour les femelles (Wallen, 2001).

Au niveau physiologique, le stress, par l'intermédiaire du cortisol, augmenterait l'intensité des récompenses cérébrales et donc influencerait la formation des préférences sexuelles (Chumbley et al., 2014).

Au niveau sensoriel, le cervelet atténue les sensations corporelles produites par autostimulation (Blakemore et al., 1998, 2000 ; Blakemore et Sirigu, 2003). C'est vraisemblablement pour cette raison qu'on observe que la masturbation génère en général des sensations moins intenses qu'une masturbation réciproque avec un partenaire. Ce phénomène cérébral induirait ainsi une préférence pour les activités sexuelles avec un partenaire (Wunsch, 2007).

Au niveau cognitif, plusieurs expériences suggèrent que l'influence de la cognition pourrait être majeure, voire déterminante. Cette influence s'exercerait à plusieurs niveaux et sur différents processus cérébraux : le traitement de l'information sensorielle, l'activité du système de récompense, les réactions émotionnelles, les apprentissages... Mais comme le concept de « préférences sexuelles » n'est

pas actuellement considéré comme important dans la dynamique de la sexualité, quasiment aucune étude n'a été réalisée concernant l'influence des processus cognitifs sur le développement de ces préférences sexuelles. Néanmoins des études ont été réalisées dans d'autres domaines, et, a priori, ces processus influencent probablement la sexualité.

Plusieurs études ont été réalisées concernant le développement des préférences alimentaires. On observe que des représentations cognitives positives, induites par des informations concernant le goût d'un aliment (« goût riche et délicieux ») ou la qualité d'une boisson (marque réputée, prix élevé) augmente à la fois l'activité dans le système de récompense et l'intensité perçue des sensations de plaisir (Grabenhorst et al., 2008 ; Kuhn et Gallinat, 2013 ; Plassmann et al., 2008). Plus proche de la sexualité, le contact corporel avec un produit valorisé (« crème hydratante ») augmente également l'activité dans le système de récompense et l'intensité perçue des sensations de plaisir (McCabe et al., 2008). Ces données expérimentales suggèrent que les processus cognitifs, quand ils traitent une information indiquant une valorisation sociale, modifient d'une manière positive les perceptions sensorielles et favorisent les apprentissages subséquents de préférences. Ces processus cognitifs influencent probablement la formation des préférences sexuelles, et il serait souhaitable de réaliser des expériences spécifiques pour évaluer précisément l'importance de ces phénomènes cognitifs dans la sexualité.

Modélisation multifactorielle du développement des préférences sexuelles

Ainsi, en raison des modifications du système nerveux des hominidés, le choix du partenaire sexuel dépendrait d'une combinaison de plusieurs facteurs. Principalement : l'activité résiduelle des processus olfactifs spécifiques de l'orientation sexuelle, les processus impliqués dans la formation de préférences sexuelles, et la cognition, dont l'influence devient majeure chez les hominidés en raison du développement considérable du néocortex.

Plus précisément, les données expérimentales disponibles suggèrent que le développement des préférences sexuelles et de leurs caractéristiques dépendrait de l'existence d'une dynamique multifactorielle complexe, où interagissent des facteurs génétiques, hormonaux, phéromonaux, émotionnels, cognitifs et culturels (voir Fig. 1) (Wunsch, 2014).

En effet, au niveau génétique et moléculaire, l'existence de différents allèles codant les sous-unités du récepteur dopaminergique D4 serait à l'origine de différences interpersonnelles dans le niveau d'excitation sexuelle et de désir (Ben Zion et al., 2006), c'est-à-dire dans la composante motivationnelle des préférences sexuelles.

Au niveau olfactif, comme déjà indiqué, les processus spécifiques de l'orientation sexuelle sont grandement altérés chez les hominidés et l'être humain (organe voméronasal non fonctionnel et altération d'environ 90 % des gènes des récepteurs aux phéromones – Zhang et Webb, 2003 ; Nei et al., 2008). Néanmoins il existe encore des effets de type phéromonaux (Savic, 2014), mais résiduels (Doty, 2014).

Au niveau physiologique, l'influence des hormones diminue : à partir des primates simiens, on observe la disparition

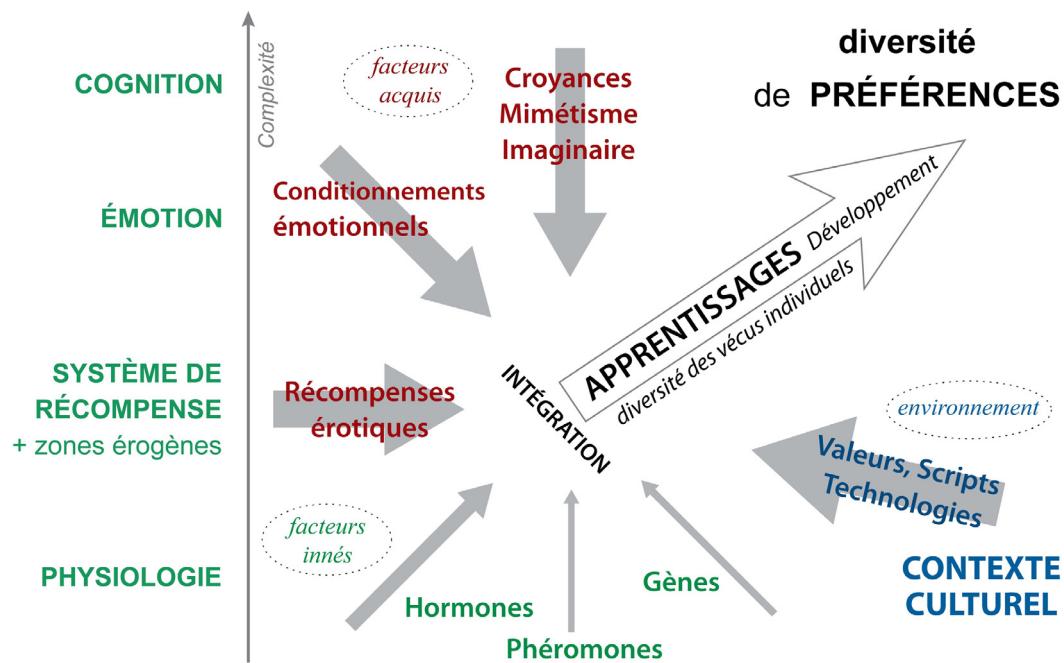


Figure 1 Dynamique multifactorielle d'apprentissage des préférences sexuelles. L'importance relative de chaque facteur (qui doit encore être précisée par des recherches futures) est variable en fonction des personnes, des vécus individuels et du contexte socioculturel. D'après Wunsch, 2014.

progressive des inhibitions pubertaires, saisonnières et œstrales (Dixson, 2012), et chez l'être humain la sexualité peut s'exprimer à toutes les périodes de l'année et des cycles hormonaux. Néanmoins, les hormones sexuelles ont encore des effets directs et indirects sur l'orientation sexuelle (Balthazard, 2010). Malgré l'altération importante des systèmes olfactifs, il existe encore des effets hormonaux directs sur le traitement de l'information olfactive, mis en évidence par l'imagerie cérébrale (Savic et Berglund, 2010). Ces effets, dont l'importance résiduelle reste à évaluer précisément, favorisent généralement le développement d'une motivation hétérosexuelle, mais parfois homosexuelle (Ciumas et al., 2009). Il existe également des effets hormonaux indirects, mal connus, dus aux nombreuses différences induites par la différenciation sexuée de l'organisme (Ellis et al., 2008). Ces effets hormonaux indirects influencent les comportements des hominidés (Berenbaum et Beltz, 2011), en particulier les différences comportementales entre mâles et femelles (Kahlenberg et Wrangham, 2010), influençant ainsi indirectement, dans une importance qui reste également à préciser, les composantes d'orientation et de préférences de la motivation sexuelle.

Concernant le système de récompense, comme déjà indiqué, les résultats expérimentaux suggèrent que les récompenses sexuelles sont un des principaux facteurs à l'origine des apprentissages sexuels (Georgiadis et al., 2012) et des caractéristiques qui peuvent devenir préférentielles (Pfaus et al., 2012).

Au niveau émotionnel, on observe que les vécus affectifs concomitant aux expériences sexuelles peuvent être associés à la sexualité, et ainsi influencer la formation tant des préférences que des aversions sexuelles. L'association avec des émotions positives (joie, tendresse, complicité,

amour...) semble renforcer l'intensité de certaines préférences sexuelles. Par contre, l'association avec des émotions aversives (peur, douleur, dégoût, honte, culpabilité...) serait à l'origine du développement d'aversion sexuelles, qui peuvent être très variables d'une personne à l'autre en fonction de leurs vécus (gêne pour la nudité, dégoût des activités orogénitales, peur des pénétrations...).

Au niveau cognitif, comme déjà indiqué, l'activité cognitive peut exercer une influence sur l'activité des autres processus cérébraux (cf. la formation des préférences alimentaires), en sans doute ceux impliqués dans la sexualité.

Enfin, l'environnement, en particulier culturel, semble exercer une influence majeure chez l'être humain dans le développement de préférences et d'aversion sexuelles. Les études ethnologiques montrent que les pratiques et les valeurs sexuelles peuvent être très différentes d'une société à l'autre (Ford et Beach, 1952 ; Marshall et Suggs, 1971). De plus, on observe que la quasi-totalité des personnes d'un groupe socioculturel partage des préférences et des aversions sexuelles similaires : dégoût du baiser pour les Thonga (et apparemment dans la majorité des sociétés – Jankowiak et al., 2015 ; Opler, 1969) ; préférence pour des organes génitaux particulièrement propres pour les Marquises (Suggs, 1966) ; développement d'une préférence pour les seins chez les Occidentaux alors que les seins ne sont même pas considérés comme « sexuel » dans d'autres sociétés (Mascia-Lees, 2009), tel en Polynésie, où les Mangaians « sont complètement sidérés par l'intérêt que portent les Américains et les Européens aux seins des femmes. Les Polynésiens considèrent que cet organe ne peut intéresser qu'un bébé affamé » (Marshall, 1971) ; etc. Il semblerait que les scripts sexuels culturels (Gagnon, 2008) influencerait le développement des préférences ou des aversions sexuelles

par des traitements cognitifs complexes : par modulation de l'effet des récompenses par des représentations cognitives (McCabe et al., 2008), par l'influence inconsciente des représentations culturelles (Custers et Aarts, 2010), ou par mimétisme social (Lebreton et al., 2012).

Ainsi, contrairement aux mammifères non primates où des processus olfactifs spécifiques influencent le développement d'une motivation principalement hétérosexuelle, chez l'être humain ces processus olfactifs altérés n'auraient plus qu'une influence secondaire et seraient combinés avec plusieurs autres facteurs. La motivation sexuelle humaine résulterait ainsi d'une combinaison complexe de plusieurs facteurs en interactions, dont l'importance relative dépend à la fois de caractéristiques physiologiques individuelles, du vécu singulier et des caractéristiques du contexte socio-culturel. À l'âge adulte, la motivation sexuelle humaine serait ainsi le résultat d'apprentissages d'un ensemble de préférences et d'aversions sexuelles, acquises au cours du développement et propres à chaque individu (Wunsch, 2014).

Cette dynamique complexe de formation de préférences et d'aversion sexuelles pourrait expliquer l'impossibilité de réduire l'orientation hétérosexuelle et homosexuelle uniquement à l'influence des facteurs hormonaux ou phéromonaux (Jannini et al., 2010), mais surtout expliquer les observations historiques et ethnologiques : les quasi 100 % d'activités homosexuelles chez les adolescents de Nouvelle-Guinée, puis les quasi 100 % d'activités hétérosexuelles à l'âge adulte (Herdt, 1994) ; la préférence pour les activités hétérosexuelles dans les sociétés hétérocentriques et homophobes ; la préférence pour l'éphèbe dans de nombreuses sociétés (Rind et Yuill, 2012) ; la sexualité initiatique homosexuelle fréquente dans les sociétés de guerriers (Sargent, 1986) ; la préférence ou l'aversion (dans la majorité des sociétés) pour le baiser (Jankowiak et al., 2015) ; la préférence pour les seins, qui n'existe pas dans toutes les sociétés (Mascia-Lees, 2009) ; la formation de préférences sexuelles entre genres ; les préférences pour certains animaux (Williams et Weinberg, 2003)... Et aussi, évidemment, l'existence des nombreuses préférences pour diverses caractéristiques : du corps (la taille des seins, la forme du pénis ou la texture de la peau), des activités (baiser, coït vaginal ou anal, fellation...), des positions sexuelles, l'âge, des objets (cheveux, sous-vêtements, jouets sexuels...), des lieux, des objectifs (s'exhiber...), des états (domination, soumission...), etc. (Langis et Germain, 2015).

L'activité sexuelle avec des animaux serait un excellent exemple d'application. Ce type d'activité sexuelle est a priori incompréhensible en dehors de la pathologie, puisqu'elle ne peut aboutir – c'est la définition même de l'espèce – à la reproduction. Mais pourtant elle existe, et elle est même considérée comme normale dans plusieurs sociétés (Ford et Beach, 1952). Elle est difficilement expliquable, soit en termes théorique d'« orientation sexuelle », soit par des processus biologiques a priori prévus pour reconnaître le sexe opposé. Par contre, des études de personnes ayant des activités sexuelles avec des animaux suggèrent une dynamique similaire à celle présentée sur la Fig. 1. Apparemment le plaisir (c'est-à-dire les récompenses érotiques) est le facteur majeur du développement de ces préférences (« C'était extraordinaire » ; « Un choc pour les sens » ; « De l'opium » ; « Le meilleur plaisir que

j'ai jamais eu »). Le facteur émotionnel et affectif est également important (la tendresse, la douceur, l'amour inconditionnel). L'environnement peut favoriser ces activités, en particulier dans un environnement rural, et surtout si ces activités font partie de la culture locale. Le facteur cognitif intervient à plusieurs niveaux, par la compréhension de la possibilité et de la normalité (relative au contexte) de ces activités, et par l'observation et l'imitation. Il apparaît ainsi qu'un ensemble de facteurs et de situations particulières concourent à l'apprentissage de ce type de préférences (Williams et Weinberg, 2003 ; Miletsky, 2002 ; Kinsey et al., 1948 ; voir les explications détaillées dans Wunsch, 2014 : 164–169, 206–219).

Conclusion

Si on essaye de faire correspondre les concepts sexologiques à des réalités biologiques, quelles sont les conclusions crédibles de ces analyses relatives à l'orientation sexuelle et aux préférences sexuelles ?

Concernant les mammifères non primates, apparaissent deux grandes conclusions :

- il existe des processus neurobiologiques qui seraient spécifiquement organisés pour l'orientation hétérosexuelle, et qui seraient, principalement, les circuits olfactifs qui détectent et traitent les phéromones sexuelles. Ce concept d'« orientation sexuelle » correspondrait bien à des structures biologiques spécifiques ;
- on observe qu'il existe chez tous les mammifères, à différents niveaux, différents types de processus qui sont à l'origine de la formation de préférences sexuelles. Le concept de « préférence sexuelle » correspondrait à ces différents types d'apprentissages.

Concernant les hominidés, apparaissent trois grandes conclusions :

- les processus spécifiques de l'orientation sexuelle sont très altérés chez l'être humain (90 % des gènes des récepteurs aux phéromones, organe voméronasal non fonctionnel). Le concept d'« orientation sexuelle » ne semble plus avoir de réalité biologique structurelle et fonctionnelle significative ;
- les processus à l'origine des préférences sexuelles existent toujours chez les hominidés, et semblent encore plus nombreux et importants chez l'humain, en particulier en raison du développement majeur de la cognition et de la culture ;
- chez l'être humain, l'orientation sexuelle résiduelle serait combinée avec la dynamique multifactorielle complexe (Fig. 1) induisant le développement des préférences sexuelles.

Pour l'espèce humaine, raisonner en termes d'« orientation sexuelle » et d'opposition binaire hétérosexualité-homosexualité serait limitatif (Langis et Germain, 2015). Il semblerait plus heuristique pour comprendre la sexualité humaine d'utiliser le paradigme des « préférences sexuelles », et de concevoir des protocoles de recherche qui auraient pour objectif d'identifier les différents

facteurs significatifs, d'évaluer leur importance relative, de comprendre leurs interactions (tant au niveau quantitatif que qualitatif), et d'évaluer l'étendue et les limites des apprentissages possibles.

Déclaration de liens d'intérêts

L'auteur déclare ne pas avoir de liens d'intérêts.

Références

- Arnett JJ. The neglected 95 %: why American psychology needs to become less American. *Am Psychol* 2008;63(7):602–14.
- Bagemihl B. *Biological Exuberance. Animal homosexuality and natural diversity*. New York: St Martin's Press; 2000.
- Balthazart J. *Biologie de l'homosexualité. On naît homosexuel, on ne choisit pas de l'être*. Mardaga; 2010.
- Ben Zion IZ, Tessler R, Cohen L, et al. Polymorphisms in the dopamine D4 receptor gene (DRD4) contribute to individual differences in human sexual behavior: desire, arousal and sexual function. *Mol Psychiatry* 2006;11(8):782–6.
- Berenbaum SA, Beltz AM. Sexual differentiation of human behavior: effects of prenatal and pubertal organizational hormones. *Front Neuroendocrinol* 2011;32(2):183–200.
- Blakemore SJ, Wolpert DM, Frith CD. Central cancellation of self-produced tickle sensation. *Nat Neurosci* 1998;1(7):635–40.
- Blakemore SJ, Wolpert D, Frith C. Why can't you tickle yourself? *Neuroreport* 2000;11(11):R11–6.
- Blakemore SJ, Sirigu A. Action prediction in the cerebellum and in the parietal lobe. *Exp Brain Res* 2003;153(2):239–45.
- Boehm U, Zou Z, Buck LB. Feedback loops link odor and pheromone signaling with reproduction. *Cell* 2005;123(4):683–95.
- Brennan PA, Kendrick KM. Mammalian social odours: attraction and individual recognition. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2006;361(1476):2061–78.
- Brennan PA, Zufall F. Pheromonal communication in vertebrates. *Nature* 2006;444(7117):308–15.
- Cantarella E. *Bisexuality in the ancient world*. 2nd edition New Haven: Yale University Press; 2002.
- Chamero P, Marton TF, Logan DW, et al. Identification of protein pheromones that promote aggressive behaviour. *Nature* 2007;450(7171):899–902.
- Chumbley JR, Hulme O, Kochli H, et al. Stress and reward: long term cortisol exposure predicts the strength of sexual preference. *Physiol Behav* 2014;131:33–40.
- Cibrian-Llanderal T, Tecamachaltzi-Silvaran M, Triana-Del RR, et al. Clitoral stimulation modulates appetitive sexual behavior and facilitates reproduction in rats. *Physiol Behav* 2010;100(2):148–53.
- Ciumas C, Linden HA, Savic I. High fetal testosterone and sexually dimorphic cerebral networks in females. *Cereb Cortex* 2009;19(5):1167–74.
- Custers R, Aarts H. The unconscious will: how the pursuit of goals operates outside of conscious awareness. *Science* 2010;329(5987):47–50.
- Davies SG. Challenging gender norms: five genders among Bugis in Indonesia. Belmont, CA: Thomson Wadsworth; 2007.
- De Waal FBM. *The communicative repertoire of captive bonobos (pan paniscus), compared to that of chimpanzees*. Behaviour 1988;106(3–4):183–251.
- Dey S, Chamero P, Pru JK, et al. Cyclic regulation of sensory perception by a female hormone alters behavior. *Cell* 2015;161(6):1334–44.
- Dixon AF. *Primate sexuality: comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and human beings*. 2nd edition Oxford: Oxford University Press; 2012.
- Doty RL. *The great pheromone myth*. Baltimore, MD: The Johns Hopkins University Press; 2010.
- Doty RL. Human pheromones: do they exist? In: Mucignat-Caretta C, editor. *Neurobiology of chemical communication*. Boca Raton (FL): CRC Press; 2014.
- Dulac C, Torello AT. Molecular detection of pheromone signals in mammals: from genes to behaviour. *Nat Rev Neurosci* 2003;4(7):551–62.
- Ellis L, Hershberger S, Field E. *Sex differences: summarizing more than a century of scientific research*. New York: Psychology Press; 2008.
- Ferveur J-F, Savarit F, O'Kane C, et al. Genetic feminization of pheromones and its behavioral consequences in *Drosophila* males. *Science* 1997;276(5318):1555–8.
- Ford CS, Beach FA. *Patterns of sexual behavior*. London: Eyre & Spottiswoode; 1952.
- Foucault M. *Histoire de la sexualité, tome 1 : La volonté de savoir*. Paris: Gallimard; 1994.
- Frisch M, Hviid A. Childhood family correlates of heterosexual and homosexual marriages: a national cohort study of two million Danes. *Arch Sex Behav* 2006;35(5):533–47.
- Gagnon J. *Les scripts de la sexualité. Essais sur les origines culturelles du désir*. Paris: Payot; 2008.
- Georgiadis JR, Kringelbach ML, Pfaus JG. Sex for fun: a synthesis of human and animal neurobiology. *Nat Rev Urol* 2012;9(9):486–98.
- Grabenhorst F, Rolls ET, Bilderbeck A. How cognition modulates affective responses to taste and flavor: top-down influences on the orbitofrontal and pregenual cingulate cortices. *Cereb Cortex* 2008;18(7):1549–59.
- Greenberg DF. *The construction of homosexuality*. Chicago: The University of Chicago Press; 1990.
- Grus WE, Zhang J. Distinct evolutionary patterns between chemo-receptors of 2 vertebrate olfactory systems and the differential tuning hypothesis. *Mol Biol Evol* 2008;25(8):1593–601.
- Haga S, Hattori T, Sato T, et al. The male mouse pheromone ESP1 enhances female sexual receptive behaviour through a specific vomeronasal receptor. *Nature* 2010;466(7302):118–22.
- Hanby JP. Sociosexual development in primates. In: Bateson PP, editor. *Perspectives in ethology*, 2. New York: Plenum Press; 1976. p. 1–67.
- Henley CL, Nunez AA, Clemens LG. Hormones of choice: the neuroendocrinology of partner preference in animals. *Front Neuroendocrinol* 2011;32(2):146–54.
- Henrich J, Heine SJ, Norenzayan A. The weirdest people in the world? *Behav Brain Sci* 2010;33(2–3):61–83.
- Herdt G. *Guardians of the flutes*. Chicago: University of Chicago Press; 1994.
- Herdt G. *Third Sex, Third Gender. Beyond sexual dimorphism in culture and history*. New York: Zone Books; 1996.
- Hoffman E, Pickavance L, Thippeswamy T, et al. The male sex pheromone darcin stimulates hippocampal neurogenesis and cell proliferation in the subventricular zone in female mice. *Front Behav Neurosci* 2015;9:106.
- Jankowiak WR, Volsche SL, Garcia JR. Is the romantic-sexual kiss a near human universal? *Am Anthropol* 2015;117:535–9.
- Jannini EA, Blanchard R, Camperio-Ciani A, Bancroft J. Male homosexuality: nature or culture? *J Sex Med* 2010;7(10):3245–53.
- Kahlenberg SM, Wrangham RW. Sex differences in chimpanzees' use of sticks as play objects resemble those of children. *Curr Biol* 2010;20(24):R1067–8.
- Katz JN. *The invention of heterosexuality*. Boston, MA: Dutton book; 1995.
- Keller M, Douhard Q, Baum MJ, Bakker J. Sexual experience does not compensate for the disruptive effects of zinc sulfate – lesioning

- of the main olfactory epithelium on sexual behavior in male mice. *Chem Senses* 2006a;31(8):753–62.
- Keller M, Douhard Q, Baum MJ, Bakker J. Destruction of the main olfactory epithelium reduces female sexual behavior and olfactory investigation in female mice. *Chem Senses* 2006b;31(4):315–23.
- Keller M, Bakker J. Special issue (12 articles): pheromonal communication in higher vertebrates and its implication on reproductive function. Editorial. *Behav Brain Res* 2009;200(2):237–8.
- Keller M, Baum MJ, Brock O, et al. The main and the accessory olfactory systems interact in the control of mate recognition and sexual behavior. *Behav Brain Res* 2009;200(2):268–76.
- Kendrick KM, Hinton MR, Atkins K, et al. Mothers determine sexual preferences. *Nature* 1998;395(6699):229–30.
- Kimchi T, Xu J, Dulac C. A functional circuit underlying male sexual behaviour in the female mouse brain. *Nature* 2007;448(7157):1009–14.
- Kinsey AC, Pomeroy WB, Martin CE. Sexual behavior in the human male. Philadelphia: W.B. Saunders; 1948.
- Klein F, Wolf TJ. Bisexualities: theory and research. New York: Haworth Press; 1985.
- Klein F. The bisexual option. 2nd edition New York: Harrington Park Press; 1993.
- Knobil E, Neill JD. The physiology of reproduction. 3rd edition New York: Academic Press; 2005.
- Koch P, Weis D, Francoeur RT. Sexuality in America: understanding our sexual values and behavior. London: Bloomsbury Academic; 1999.
- Kuhn S, Gallinat J. Does taste matter? How anticipation of cola brands influences gustatory processing in the brain. *PLoS One* 2013;8(4):e61569.
- Langis P, Germain B. La sexualité humaine. 2^e édition Bruxelles: De Boeck; 2015.
- Lanuza E, Novejarque A, Martinez-Ricos J, et al. Sexual pheromones and the evolution of the reward system of the brain: the chemosensory function of the amygdala. *Brain Res Bull* 2008;75(2–4):460–6.
- Lebreton M, Kawa S, Forgeot DB, et al. Your goal is mine: unravelling mimetic desires in the human brain. *J Neurosci* 2012;32(21):7146–57.
- Leinders-Zufall T, Lane AP, Puche AC, et al. Ultrasensitive pheromone detection by mammalian vomeronasal neurons. *Nature* 2000;405(6788):792–6.
- Liberles SD, Buck LB. A second class of chemosensory receptors in the olfactory epithelium. *Nature* 2006;442(7103):645–50.
- Liman ER. Use it or lose it: molecular evolution of sensory signaling in primates. *Pflugers Arch* 2006;453(2):125–31.
- Mainardi D, Marsan M, Pasquali A. Causation of sexual preference in the house mouse. The behavior of mice reared by parents whose odor was artificially altered. *Atti della Società italiana di Scienze naturali* 1965;104:325–38.
- Marshall DS, Suggs RC. Human sexual behavior: variations in the ethnographic spectrum. New York: Basic Books; 1971.
- Marshall DS. Sexual behavior on Mangaia. In: Marshall DS, Suggs RC, editors. Human sexual behavior: variations in the ethnographic spectrum. New York: Basic Books; 1971. p. 103–62.
- Martinez-Garcia F, Martinez-Ricos J, Agustin-Pavon C, et al. Refining the dual olfactory hypothesis: pheromone reward and odour experience. *Behav Brain Res* 2009;200(2):277–86.
- Martinez-Ricos J, Agustin-Pavon C, Lanuza E, Martinez-Garcia F. Role of the vomeronasal system in intersexual attraction in female mice. *Neuroscience* 2008;153(2):383–95.
- Mascia-Lees F. Why women have breasts. *Anthropol Now* 2009;1(1):4–11.
- Matsumoto J, Urakawa S, Hori E, et al. Neuronal responses in the nucleus accumbens shell during sexual behavior in male rats. *J Neurosci* 2012;32(5):1672–86.
- McCabe C, Rolls ET, Bilderbeck A, McGlone F. Cognitive influences on the affective representation of touch and the sight of touch in the human brain. *Soc Cogn Affect Neurosci* 2008;3(2):97–108.
- McFarland D. Le comportement animal. Psychobiologie, éthologie et évolution. Bruxelles: De Boeck; 2009.
- Mendès-Leite R. Bisexualité, le dernier tabou. Paris: Calmann-Lévy; 1996.
- Miletsky H. Understanding bestiality and zoophilia. Bethesda, MD: East-West Publishing; 2002.
- Moncho-Bogani J, Martinez-Garcia F, Novejarque A, Lanuza E. Attraction to sexual pheromones and associated odorants in female mice involves activation of the reward system and basolateral amygdala. *Eur J Neurosci* 2005;21(8):2186–98.
- Morris D. Manwatching. A field guide to human behavior. New York: Harry N. Abrams; 1977.
- Nei M, Niimura Y, Nozawa M. The evolution of animal chemosensory receptor gene repertoires: roles of chance and necessity. *Nat Rev Genet* 2008;9(12):951–63.
- Opler MK. Cross-cultural aspects of kissing. *Med Aspects Hum Sex* 1969;3(2):11–21.
- Pankevich DE, Cherry JA, Baum MJ. Effect of vomeronasal organ removal from male mice on their preference for and neural Fos responses to female urinary odors. *Behav Neurosci* 2006;120(4):925–36.
- Paredes-Ramos P, Miquel M, Manzo J, Coria-Avila GA. Juvenile play conditions sexual partner preference in adult female rats. *Physiol Behav* 2011;104(5):1016–23.
- Paredes-Ramos P, Miquel M, Manzo J, et al. Tickling in juvenile but not adult female rats conditions sexual partner preference. *Physiol Behav* 2012;107(1):17–25.
- Pfaff D, Ribeiro A, Matthews J, Kow LM. Concepts and mechanisms of generalized central nervous system arousal. *Ann N Y Acad Sci* 2008;1129:11–25.
- Pfaus JG, Kippin TE, Coria-Avila GA, et al. Who, what, where, when (and maybe even why)? How the experience of sexual reward connects sexual desire, preference, and performance. *Arch Sex Behav* 2012;41(1):31–62.
- Plassmann H, O'Doherty J, Shiv B, Rangel A. Marketing actions can modulate neural representations of experienced pleasantness. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2008;105(3):1050–4.
- Rachman S. Sexual fetishism: an experimental analogue. *Psychol Rec* 1966;16:293–5.
- Ramm SA, Cheetham SA, Hurst JL. Encoding choosiness: female attraction requires prior physical contact with individual male scents in mice. *Proc Biol Sci* 2008;275(1644):1727–35.
- Rasmussen LE, Lee TD, Roelofs WL, et al. Insect pheromone in elephants. *Nature* 1996;379(6567):684.
- Rasmussen LE, Lazar J, Greenwood DR. Olfactory adventures of elephantine pheromones. *Biochem Soc Trans* 2003;31(Pt 1):137–41.
- Rind B, Yuill R. Hebeophilia as mental disorder? A historical, cross-cultural, sociological, cross-species, non-clinical empirical, and evolutionary review. *Arch Sex Behav* 2012;41(4):797–829.
- Ringrose K. The perfect servant. Eunuchs and the social construction of gender in Byzantium. Chicago: University of Chicago Press; 2003.
- Roberts SA, Simpson DM, Armstrong SD, et al. Darcin: a male pheromone that stimulates female memory and sexual attraction to an individual male's odour. *BMC Biol* 2010;8(1):75.
- Roberts SA, Davidson AJ, McLean L, et al. Pheromonal induction of spatial learning in mice. *Science* 2012;338(6113):1462–5.
- Rocke M. Forbidden friendships: homosexuality and male culture in Renaissance Florence. Oxford: Oxford University Press; 1998.
- Sachs BD. Erection evoked in male rats by airborne scent from estrous females. *Physiol Behav* 1997;62(4):921–4.
- Sakuma Y. Neural substrates for sexual preference and motivation in the female and male rat. *Ann N Y Acad Sci* 2008;1129:55–60.

- Santtila P, Mokros A, Hartwig M, et al. Childhood sexual interactions with other children are associated with lower preferred age of sexual partners including sexual interest in children in adulthood. *Psychiatry Res* 2010;175(1–2):154–9.
- Savic I, Berglund H. Androstenol – a steroid derived odor activates the hypothalamus in women. *PLoS One* 2010;5(2):e8651.
- Savic I. Pheromone processing in relation to sex and sexual orientation. In: Mucignat-Caretta C, editor. *Neurobiology of chemical communication*. Boca Raton (FL): CRC Press; 2014.
- Sergent B. L'homosexualité initiatique dans l'Europe ancienne. Paris: Payot; 1986.
- Singh D. Adaptive significance of female physical attractiveness: role of waist-to-hip ratio. *J Pers Soc Psychol* 1993;65(2):293–307.
- Snoeren EM, Agmo A. Female ultrasonic vocalizations have no incentive value for male rats. *Behav Neurosci* 2013;127(3):439–50.
- Snoeren EM, Agmo A. The incentive value of males' 50-kHz ultrasonic vocalizations for female rats (*Rattus norvegicus*). *J Comp Psychol* 2014;128(1):40–55.
- Stowers L, Holy TE, Meister M, et al. Loss of sex discrimination and male-male aggression in mice deficient for TRP2. *Science* 2002;295(5559):1493–500.
- Suggs RC. Marquesan sexual behavior. An anthropological study of Polynesian practices. New York: Harcourt, Brace & World; 1966.
- Swami V, Tovee MJ. Perceptions of female body weight and shape among indigenous and urban Europeans. *Scand J Psychol* 2007;48(1):43–50.
- Swami V, Furnham A, Chamorro-Premuzic T, et al. More than just skin deep? Personality information influences men's ratings of the attractiveness of women's body sizes. *J Soc Psychol* 2010;150(6):628–47.
- Tin LG. *L'invention de la culture hétérosexuelle*. Paris: Éditions autrement; 2008.
- Trezza V, Campolongo P, Vanderschuren LJ. Evaluating the rewarding nature of social interactions in laboratory animals. *Dev Cogn Neurosci* 2011;1(4):444–58.
- Vanderschuren LJ, Niesink RJ, van Ree JM. The neurobiology of social play behavior in rats. *Neurosci Biobehav Rev* 1997;21(3):309–26.
- Wallen K. Sex and context: hormones and primate sexual motivation. *Horm Behav* 2001;40(2):339–57.
- Williams CJ, Weinberg MS. Zoophilia in men: a study of sexual interest in animals. *Arch Sex Behav* 2003;32(6):523–35.
- Wunsch S. Rôle et importance des processus de renforcement dans l'apprentissage du comportement de reproduction, chez l'homme (Thèse de doctorat). Paris: EPHE-Sorbonne; 2007.
- Wunsch S. Comprendre les origines de la sexualité humaine. Neurosciences, éthologie, anthropologie. Bordeaux: L'Esprit du Temps; 2014.
- Wyatt TD. Fifty years of pheromones. *Nature* 2009;457(7227):262–3.
- Yates A. Biologic perspective on early erotic development. *Child Adolesc Psychiatr Clin N Am* 2004;13(3):479–96.
- Yoon H, Enquist LW, Dulac C. Olfactory inputs to hypothalamic neurons controlling reproduction and fertility. *Cell* 2005;123(4):669–82.
- Young LJ, Wang Z. The neurobiology of pair bonding. *Nat Neurosci* 2004;7(10):1048–54.
- Yu DW, Shepard GH Jr. Is beauty in the eye of the beholder? *Nature* 1998;396(6709):321–2.
- Zhang J, Webb DM. Evolutionary deterioration of the vomeronasal pheromone transduction pathway in catarrhine primates. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2003;100(14):8337–41.