

# Comportement sexuel humain : comportement de reproduction ou comportement érotique ?

Serge Wunsch  
Docteur en Neurosciences  
de l'École Pratique des Hautes Études  
75000 PARIS / FRANCE



**Figure 1 : Frottement génito-génital**  
Les hominidés ont des nombreuses activités érotiques bisexuelles qui n'ont aucun rapport avec la reproduction.  
Frottement génito-génital entre deux femelles. Cette activité quotidienne fréquente se termine par un orgasme.  
Comment le "paradigme de la reproduction" peut-il expliquer cette activité sexuelle *homosexuelle* et *sans rapport avec la reproduction* ?  
(Bonobos, photo Franz Lanling)

## Résumé

Quels sont les facteurs à l'origine du comportement sexuel ? Quelles sont les différences majeures entre la sexualité de l'être humain et celle des autres mammifères ?

La synthèse des données neurobiologiques, éthologiques et ethnologiques, permet de distinguer deux types de comportement sexuel chez les mammifères. Le "comportement de reproduction", centrée sur la copulation, est typique des mammifères les plus simples. Ce comportement "précablé" dans le cerveau est contrôlé par les hormones, les phéromones et des réflexes sexuels innés. Mais au cours de l'évolution, des rongeurs à l'Homme, l'influence des hormones et des phéromones diminue, tandis que l'influence des renforcements et de la cognition augmente. Libéré des contraintes hormonales, les activités sexuelles peuvent exister dans de nombreuses situations qui n'ont plus aucun rapport avec la reproduction. Les renforcements, perçus comme sensations érotiques intenses, deviendraient le principal facteur à l'origine des activités sexuelles. Chez les hominidés, le comportement qui permet la reproduction deviendrait un "comportement érotique", caractérisé par la stimulation du corps et des zones érogènes, ainsi que par la maximalisation du plaisir.

Cet article présente une comparaison systématique et détaillée, résumée dans un tableau de synthèse, des principales différences clés entre ces deux comportements sexuels.

## Mots clés

Comportement sexuel, comportement érotique, comportement de reproduction, renforcement, zones érogènes, plaisir, bisexualité, Homme.

## Sommaire

"Comportement de reproduction" VS "Comportement érotique" .....	1
Phylogénèse .....	2
Neurobiologie .....	2
Comportement .....	7
Analyses fonctionnelles .....	8
Implications du modèle "érotique" .....	9
Conclusion .....	11
Références .....	11

## Introduction

Depuis le début de la sexologie moderne, avec Krafft-Ebing, la finalité de la sexualité humaine était la reproduction. L'existence d'un "instinct sexuel" était indiscutable. En effet, « La perpétuité de l'espèce humaine n'est pas laissée au hasard, ni au caprice des individus : un instinct naturel la garantit, et il réclame impérieusement, irrésistiblement satisfaction » (Krafft-Ebing, 1882).

À l'opposé de ce modèle innéiste, inspiré des études animales, des modèles plus spécifiques à l'être humain ont été développés (voir par exemple

Hardy, 1964). Ces modèles sont basés principalement sur les théories de l'apprentissage social ou par conditionnement (Pavlov, Skinner, Bandura, Gagnon ...).

Actuellement, grâce au développement des neurosciences, de nouvelles données confirment que la sexualité des hominidés, et surtout des humains, est bien différente de celle des mammifères inférieurs. Il est maintenant possible d'explicitier l'essentiel des mécanismes, de préciser ce qui est "instinctuel" et ce qui est acquis, et d'opposer point à point toutes les différences fondamentales entre le "comportement de reproduction" des mammifères les plus simples et le "comportement érotique" des hominidés (voir Tableau 1).

Tableau 1 : "Comportement de reproduction" versus "Comportement érotique"

Pour comprendre les nombreuses données actuellement disponibles concernant la sexualité de l'être humain, il faut changer de référentiel. Il faut, comme autrefois en cosmologie, effectuer une révolution copernicienne : *ce n'est plus la REPRODUCTION qui est au centre de la sexualité humaine, mais le PLAISIR.*

En raison des contraintes de publication, ne sont présentés dans cet article que les principaux facteurs des comportements sexuels, uniquement les différences cruciales et pas les nombreuses similitudes, ainsi que seulement les plus récentes et principales études de référence. Bien évidemment, de nombreux autres facteurs interviennent, mais leur rôle est moins déterminant. Le lecteur est renvoyé à des travaux complémentaires pour des explications plus détaillées.

## Comportement de reproduction VS Comportement érotique

Quels sont les caractéristiques particulières qui suggèrent, chez les mammifères, l'existence de deux types de comportement sexuel ?

D'une manière remarquable, des études récentes ont montré que les comportements sexuels des rongeurs et des hominidés dépendaient de processus neurobiologiques différents, ce qui permet d'expliquer les différences de leurs comportements.

Plus précisément, au niveau comportemental, quand on observe le comportement sexuel des mammifères les plus simples (rongeurs, félidés, canidés, ovins, équidés ...), on remarque que la séquence cruciale qui permet la fécondation, la *copulation*, est stéréotypée : la femelle se met en position de *lordose* ou reste immobile, tandis que le mâle la monte par derrière, la pénètre, puis effectue des poussées pelviennes jusqu'à l'éjaculation. De plus, l'essentiel de ce comportement sexuel apparaît comme étant organisé autour du coit vaginal, qui permet la fécondation. Au niveau neurobiologique, des processus innés et cruciaux, qui expliquent la stéréotypie de la copulation, ont été découverts : en particulier de *véritables phéromones du comportement sexuel* (Roberts & al., 2010 ; Haga & al., 2010) et le *mécanisme de la lordose*, qui est la séquence clé de la copulation (Pfaff & al., 1994 ; Kow & al., 2007). Pour toutes ces raisons, qui seront détaillées dans la suite de cet article, ce comportement correspond à un "comportement de reproduction".

Par contre, quand on observe le comportement sexuel des primates hominoides et surtout celui de l'être humain, on remarque des activités variées autour de plusieurs régions du corps : caresses sensuelles, activités oro-orales, oro-génitales, génito-anale ou génito-génitale ... *Ce comportement sexuel des hominidés est bien différent de celui des mammifères inférieurs* (Bagemihl, 2000), et semble plutôt correspondre à un comportement de stimulation des zones érogènes, *dans le but d'obtenir du plaisir érotique.* Au niveau neurobiologique, ont également été découvert des processus innés et cruciaux qui expliquent les zones érogènes, les renforcements érotiques (Agmo, 2007), et le plaisir (Kringelbach & Berridge, 2009). Pour toutes ces raisons, ce comportement apparaît comme étant plutôt un "comportement érotique".

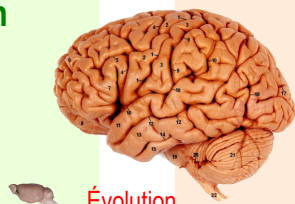
L'évolution du "comportement de reproduction" des mammifères les plus simples jusqu'au "comportement érotique" des hominidés est *graduelle*, et elle est due à l'évolution du cerveau des mammifères. *Ce sont toujours les mêmes facteurs qui interviennent, mais leur importance n'est plus la même* : déclin du contrôle hormonal (Keverne & al., 1996 ; Signoret, 2006), altération de l'olfaction (Swaney & Keverne, 2009 ; Zhang & Webb, 2003), prépondérance des renforcements érotiques (Agmo, 2007), corticalisation et développement de la cognition.

Afin de bien mettre en exergue les différences comportementales et neurobiologiques, les comparaisons ci-dessous portent surtout sur les extrêmes : les rongeurs, mammifères les plus simples et les plus étudiés, et l'être humain, mammifère le plus corticalisé.

**Comportement sexuel des mammifères**

**Comportement de reproduction**

**Comportement érotique**



PHYLOGENÈSE	Espèces représentatives	Mammifères inférieurs <b>Rongeurs</b>	Primates hominoïdes <b>Homo sapiens</b>
	Effets de l'évolution	Optimisation grâce à la sélection naturelle	"Bricolage de l'évolution" ( cf. F. Jacob )
NEUROBIOLOGIE	Facteurs neuro-biologiques innés	<b>HORMONES PHÉROMONES</b> Réflexes sexuels Renforcement Cognition	Hormones Phéromones Réflexes sexuels <b>RENFORCEMENT COGNITION</b>
	Hormones Neuromédiateurs	Hormones sexuelles ( testostérone )	Opioides endogènes Dopamine
	Structures innées et cruciales	Circuit neural de la lordose (♀) et des poussées pelviennes (♂)	Circuit neural des récompenses + pénis / clitoris
	Signaux innés et primordiaux	Signal olfactif <i>provoqué par</i> phéromones sexuelles	Signal somatosensoriel <i>provoqué par</i> stimulation mécanique des zones érogènes
	Motivation	Phéromones <i>inné</i>	Plaisir érotique ( Renforcement ) <i>acquis</i>
	Orientation sexuelle	Hétérosexualité <i>innée</i>	Préférences sexuelles <i>acquises</i>
	Processus cognitifs	[ rôle secondaire ]	<b>Culture</b> <i>Valeurs, Croyances, Interdits ...</i>
COMPORTEMENT	Comportement crucial	Coït vaginal avec éjaculation <b>pour obtenir la fécondation</b>	Stimulations des zones les plus érogènes ( et en particulier le pénis / clitoris ) <b>pour obtenir l'orgasme</b>
	Modalités de réalisation	Un mâle et une femelle	Une ou plusieurs personne(s)
	Variabilité du comportement	Faible variabilité ( variations autour du coït vaginal )	Forte variabilité ( tout ce qui permet la stimulation érotique des zones érogènes )
	Finalité du comportement	Reproduction de l'espèce	Maximalisation du plaisir érotique ( la reproduction est une conséquence <b>indirecte</b> des activités érotiques )
ANALYSES FONCTIONNELLES	Organisation biologique innée	" Instinct " ( circuit neural spécifique contrôlant le comportement de reproduction )	Renforcement + zones érogènes ( induisent l'apprentissage des activités érotiques principalement par conditionnement opérant )
	Dynamique comportementale	Véritable comportement de reproduction, <b>inné</b>	Comportement érotique, <b>acquis</b> <i>potentiellement pan-sexuel</i>

## Phylogénèse

### Espèces représentatives

Les espèces les plus représentatives du "comportement de reproduction" sont les mammifères qui ont la structure cérébrale la moins développée, et dont le comportement est sous la dépendance des hormones et des phéromones. Les rongeurs, qui sont les petits mammifères les mieux connus, sont utilisés comme exemple.

Pour le "comportement érotique", les espèces les plus représentatives sont les mammifères les plus corticalisés, c'est-à-dire les dauphins et les hominidés (gorille, orang-outang, chimpanzé, homme). L'espèce humaine serait la plus représentative.

### Effets de l'évolution

Le "comportement de reproduction" semble avoir été *optimisé* par la sélection naturelle.

Par contre, le "comportement érotique" des hominidés, qui provient du déclin du contrôle hormonal (Keverne & al., 1996 ; Signoret, 2006) et de l'altération de l'olfaction (Swaney & Keverne, 2009 ; Liman, 2006 ; Zhang & Webb, 2003), n'est pas optimisé pour la reproduction. Ce comportement serait le résultat de l'action de plusieurs facteurs évolutifs : la *sélection naturelle*, la *sélection sexuelle*, mais aussi le *hasard* (Jacob 1977, 1981 ; Gould, 2006 ; Kupiec & Sonigo, 2000), qui explique que les organismes vivants ne sont pas complètement optimisés et parfaits. Néanmoins, cette moindre optimisation aurait été compensée par des avantages adaptatifs (Bailey & Zuk, 2009) : renforcement des liens sociaux (Neumann, 2009), apaisement des conflits, réconciliation (De Waal, 1992, 1990) ...

À noter qu'actuellement la théorie de l'évolution ne peut expliquer de manière satisfaisante certains phénomènes évolutifs cruciaux (Denton, 1992). Les hypothèses concernant l'évolution des comportements sexuels devront être réexaminées en fonction des développements futurs des connaissances.

## Niveau neurobiologique

### Facteurs neurobiologiques innés

Quels sont les facteurs neurobiologiques les plus basiques, innés et primordiaux, à l'origine des comportements sexuels ?

Il existe chez tous les mammifères un continuum entre l'inné et l'acquis. De nombreux facteurs proviennent de l'interaction entre l'organisme et l'environnement, mais certains sont complètement innés ou acquis (Kobayakawa & al., 2007 ; Moncho-Bogani & al., 2002 ; Schaal & al., 2003).

À l'âge adulte, les comportements sont régulés par de nombreux facteurs. Mais seul quelques facteurs innés et spécifiques sont à l'origine de leur développement. Un des principaux problèmes de la recherche comportementale est que de nombreux facteurs sont acquis en raison des grandes capacités d'apprentissage du cerveau mammalien, et ces facteurs acquis sont souvent des *conséquences* et non des *causes* des comportements. Pour cette raison, il est absolument crucial d'identifier précisément les facteurs innés, dépendant de processus neurobiologiques spécifiques (Kippin & al. 2003), car ce sont eux qui sont à l'origine des comportements fondamentaux.

Il est également crucial d'identifier les facteurs primordiaux, c'est-à-dire ceux qui sont les plus importants et *qui agissent avant les autres*, car ils déterminent le développement des comportements dans une direction bien particulière. Par exemple, la phéromone *darcin* de la souris mâle stimule de manière innée l'organe voméronasal de toutes les femelles. Mais dès qu'une femelle a perçu la *darcin* d'un mâle, la phéromone provoque chez cette femelle l'apprentissage des caractéristiques olfactives spécifiques du mâle qui a émis la *darcin* (Roberts & al., 2010). Avant cet événement, la femelle pouvait réagir de manière innée à tous les mâles. Après cet événement, la femelle a appris à réagir préférentiellement à un seul mâle. La *darcin* est ici un facteur inné et primordial qui conditionne les réactions sexuelles ultérieures des femelles. Sans l'identification précise et détaillée de ces facteurs cruciaux, il est difficile de comprendre les comportements sexuels.

Actuellement, les recherches en neurosciences ont permis d'identifier de nombreux éléments innés et primordiaux, tant instinctuels que physiologiques ou autonomes, qui peuvent participer directement et indirectement à la réalisation du comportement sexuel :

- les **hormones** (mélatonine et hormones sexuelles) exercent un contrôle global et majeur sur le comportement sexuel ;
- les **phéromones**, qui sont les principaux signaux de communication des animaux, permettent, entre autres, le déclenchement de l'excitation sexuelle et la reconnaissance du partenaire de sexe opposé ;
- les **réflexes sexuels** (lordose, érection, poussées pelviennes, éjaculation, ovulation réflexe lors du coit ...) permettent l'exécution motrice de

la partie finale du comportement sexuel (copulation et coit vaginal) et optimisent la fécondation ;

- les **récompenses/renforcements**, facteur primordial de nombreux comportements, permettent divers apprentissages qui optimisent la réalisation du comportement de reproduction ;
- et, dernier facteur inné, mais ayant un rôle secondaire chez les mammifères inférieurs, la **cognition**.

On observe que ces facteurs biologiques sont *tous* à l'œuvre chez *tous* les mammifères. Mais, des rongeurs à l'être humain, *leur importance relative change au cours de l'évolution*. Les principaux changements, entre les rongeurs et les hominidés, concernent les hormones et les phéromones, dont l'influence diminue, ainsi que les renforcements et la cognition, dont l'influence augmente. Et cette modification de *l'importance relative* des principaux facteurs expliquerait la modification de la dynamique des comportements sexuels (Wunsch, 2010a).

Le campagnol est un exemple bien connu de modification de structure qui entraîne des modifications du comportement. La modification de la localisation cérébrale des récepteurs ocytocinergiques modifie l'expression de l'attachement maternel et sexuel. Le campagnol des montagnes possède des récepteurs ocytocinergiques principalement dans le septum latéral et manifeste un attachement minimal, tandis que le campagnol des prairies, qui lui présente un attachement maternel et sexuel important, a des récepteurs ocytocinergiques dans plusieurs structures (noyau accumbens, cortex prélimbique, amygdale latérale et noyaux médian du thalamus) (Young & Wang, 2004 ; Insel & al., 1997). Plus encore, un simple changement dans l'expression d'un unique gène peut modifier de façon significative ce comportement d'attachement (Lim & al., 2004 ; Young & al., 1999). On remarque dans ces exemples qu'une modification structurelle *minime* entraîne une modification comportementale *importante*. Ces exemples, ainsi que d'autres (Beyer & al., 2007), suggèrent que les importantes différences entre le cerveau des rongeurs et celui des hominidés devraient entraîner d'importantes différences comportementales.

### Hormones et neuromédiateurs

Quels sont les principales hormones et neuromédiateurs qui contrôlent les facteurs innés et primordiaux du comportement sexuel ?

Chez les mammifères inférieurs, les hormones sont un facteur majeur du comportement de reproduction. Elles exercent de nombreux effets organisateurs et activateurs : différenciation sexuelle de l'organisme en mâle et en femelle, développement du pénis et du clitoris, activation du comportement sexuel à la puberté, contrôle des phéromones et des réflexes sexuels, modification des seuils sensoriels, etc. (Simerly, 2002 ; Welsh & al., 2010 ; Gandelman, 1983 ; Remage-Healey, 2006).

Ces effets existent chez tous les mammifères, mais certains ont été modifiés au cours de l'évolution, au fur et à mesure du développement cortical. En effet, « l'homme apparaît comme le terme d'une évolution où la part prise par le système nerveux central devient dominante, tandis que le signal hormonal, tout en restant présent et actif, perd de son importance pour n'être que facultatif. » (Signoret 2006)

L'effet qui est le plus modifié au cours de l'évolution est le *contrôle temporel*. Ce contrôle s'exerce au niveau saisonnier (par la mélatonine), au niveau pubertaire (par la testostérone) et au niveau oestral (par les oestrogènes). Grâce à ce contrôle temporel, chez la plupart des espèces de mammifères inférieurs, le comportement de reproduction n'a lieu qu'à la saison propice, qu'à la période de maturité reproductive de l'organisme, et qu'à la période de maturité des gamètes. Mais chez l'être humain, le contrôle saisonnier a quasiment disparu : l'activité sexuelle perdure tout au long de l'année et on n'observe, seulement dans les pays nordiques, qu'un effet mineur des saisons sur le comportement sexuel (Aleandri & al., 1996 ; Pandi-Perumal & al., 2006). Le contrôle oestral est affaibli : la femelle peut avoir des activités sexuelles tout au long de son cycle, même si on observe encore un faible effet hormonal dans la période de fécondité (Wilcox & al., 2004). Les hormones pubertaires ne sont plus déterminantes dans l'initiation du comportement sexuel : tant chez les chimpanzés (Hashimoto, 1997 ; De Waal, 1990) que chez l'Homme (Malinowski, 1929 ; Suggs, 1966 ; Ford & Beach, 1965 ; Marshall & Suggs, 1971 ; Henry & Henry, 1974 ; Diamond, 2004 ; Martinson, 1994), si le contexte culturel le permet, les activités sexuelles débutent dès les premières années de la vie.

Un autre facteur modifié au cours de l'évolution serait les **Renforcements / Récompenses**. Les renforcements ont un rôle secondaire chez les mammifères inférieurs, car ils sont sous le contrôle strict des hormones (Ferris & al., 2005). Chez les hominidés, il reste un effet hormonal (Dreher & al., 2007), mais faible. Libérés du contrôle hormonal, les renforcements deviendraient le facteur majeur de l'apprentissage du comportement érotique (Agmo, 2007). Ils sont continuellement actifs durant toute l'année et *peuvent être activés dans de nombreuses situations sans rapport avec la reproduction* (par

exemple durant la masturbation – Holstege & al., 2003). Les principaux neuromédiateurs des renforcements seraient les opioïdes endogènes, les cannabinoïdes endogènes et la dopamine (Kringelbach & Berridge, 2009).

Au niveau moléculaire, la moindre influence des hormones sur le contrôle temporel pourrait s'expliquer assez simplement, par exemple par une mutation d'une enzyme clé (la NO synthase – Du & Hull, 1999), qui la rendrait indépendante de la testostérone.

À noter que même si leur importance diminue pour certaines fonctions, les hormones sexuelles restent absolument nécessaires. Par exemple, un taux minimal de 2,5 ng/ml de testostérone est indispensable chez l'homme (Giuliano & al., 2004). **Mais les hormones ne sont pas suffisantes.** En effet, si la testostérone est l'hormone du comportement sexuel, comment agit-elle sur la motivation sexuelle ? Comment précisément induit-elle la motivation à copuler avec un partenaire de l'autre sexe ? Où agit-elle ? Active-t-elle des connaissances, des représentations ou des schémas moteurs innés du coït vaginal ? Comment la testostérone agit-elle sur les activités motrices ? Comment la testostérone provoque-t-elle par exemple le baiser, la fellation, ou plus fondamental, le coït vaginal ? Sur quels centres moteurs (médullaires, mésencéphaliques ...) agit-elle pour provoquer et contrôler l'anulingus ? Pour répondre précisément à toutes ces questions, on constate qu'en plus des hormones, il faut encore un autre facteur. Et toutes les données présentées dans cet article montrent que ce sont les récompenses, associées aux zones érogènes, qui vont être à l'origine de la motivation et de l'apprentissage des différentes activités érotiques humaines (cf. en particulier les sections "Structures cruciales et innées" et "Motivation").

À noter également que si le contexte culturel interdit ou empêche les activités érotiques infantiles et/ou adolescentes, l'action du facteur "renforcement" est atténuée, et le développement du comportement érotique dépend alors davantage du facteur "hormonal". Par exemple, la masturbation apparaît vers 3-4 ans dans les environnements libéraux (Yates, 1990 ; Suggs, 1966), mais seulement à la période de la puberté (Bancroft, 2008) dans un contexte culturel moins favorable.

En conclusion, chez les mammifères inférieurs, les hormones (la mélatonine, mais surtout les hormones sexuelles) sont un facteur majeur et contrôlent le comportement de reproduction. Mais durant l'évolution vers les hominidés, le contrôle temporel exercé par les hormones a quasiment disparu, et les renforcements érotiques sont devenus continuellement actifs.

Et ces deux modifications capitales vont avoir un impact majeur sur le comportement sexuel.

### Structures cruciales et innées

Quelles sont les structures biologiques, innées et cruciales, qui contrôlent les séquences clés du comportement de reproduction, c'est-à-dire la lordose chez la femelle et le coït chez le mâle ?

Chez la femelle de nombreuses espèces de mammifères inférieurs, la séquence motrice la plus fondamentale, absolument nécessaire à la copulation, est l'immobilisation et/ou la lordose. En résumé, la lordose est une séquence motrice universelle chez les mammifères, qui se développe uniquement chez la femelle (Kow & al., 2007). Ce réflexe complexe dépend des oestrogènes de l'hypothalamus ventromédian et n'est actif qu'en période d'oestrus (Spiteri & al., 2009 ; Kow & Pfaff, 1998). Ce réflexe est facilité ou désinhibé par les phéromones du mâle, qui sont détectées par l'organe voméronasal (Haga & al., 2010). Enfin, lorsque le mâle monte la femelle, les stimuli mécaniques somatosensoriels déclenchent la lordose (Pfaff & al., 1994), et les stimuli vaginaux de la copulation augmentent la réaction lordotique (Gonzalez-Flores & al., 2007). Ce qui est remarquable, c'est qu'il existe des structures neurales innées qui contrôlent tous les paramètres de cette séquence motrice cruciale, afin qu'elle ne s'exécute que durant la période de maturité des ovules, et lorsque le mâle monte la femelle (voir schéma d'ensemble et synthèse dans Breedlove & al., 2007, fig. 12.5).

Chez les mâles, les principales structures motrices et autonomes de la copulation ne sont pas aussi bien identifiées. Néanmoins, l'érection (Giuliano & Rampin, 2004), l'intromission (Meisel & Sachs, 1994), les poussées pelviennes (Morali & al., 2003 ; Hart, 1968 ; Comarr & Gunderson, 1975) et l'éjaculation (Allard & al., 2005 ; Coolen, 2005) sont également des réflexes innés.

On remarque donc que la phase terminale et cruciale du comportement de reproduction, c'est-à-dire la copulation, dépend de réflexes innés. De manière remarquable, les séquences motrices et autonomes de la copulation correspondent point à point avec des organisations neurobiologiques innées, exclusivement destinées à réaliser le coït vaginal et la fécondation.

Par contre, ces réflexes moteurs innés ne permettent pas d'expliquer la caractéristique motrice principale du comportement sexuel de l'être humain, qui est la stimulation des zones érogènes. Le fait le plus notable, qui suggère un changement majeur de type qualitatif (et pas quantitatif) du contrôle

moteur des activités sexuelles, est que la lordose, absolument indispensable à la réalisation du comportement de reproduction des mammifères inférieurs, devient inutile et ne joue plus aucun rôle dans le comportement sexuel humain. On remarque d'ailleurs que lors des stimuli sexuels, les processus neurobiologiques de la femme ne déclenchent plus l'immobilisation du corps et la position de lordose.

On remarque que les réflexes sexuels existent toujours chez les hominidés, mais qu'ils sont devenus indépendants du contrôle hormonal et phéromonal. La plupart peuvent être déclenchés n'importe quand, dans de nombreuses situations qui n'ont plus aucun rapport avec la reproduction (par exemple érection et éjaculation durant la masturbation).

Par ailleurs, il existe un système de renforcement / récompense (Olds & Milner, 1954), avec une composante sexuelle (Crawford, 1993 ; Caggiula, 1970 ; Caggiula & Hoebel, 1966), qui permet des apprentissages. En simplifiant, tous les types d'apprentissages existent déjà chez les mammifères inférieurs : non associatifs (habituación, sensibilisation – Dewsbury, 1981 ; Bailey & al., 2005), associatifs (conditionnement répondant et opérant – Pfau & al., 2001), cognitifs primaires (habileté motrice, latent, insight), et les récompenses (Parada & al., 2010 ; Tenk & al., 2009 ; Camacho & al., 2009). Chez les hominidés, il existe en plus des apprentissages spécifiques : les apprentissages sociaux (imitation, vicariant ...). Tous ces types d'apprentissages permettent des apprentissages sexuels, et les renforcements / récompenses interviendraient directement dans les apprentissages érotiques *associatifs et par récompense*, qui sont les plus primordiaux, ainsi qu'indirectement dans les autres types d'apprentissages (Kolb & Whishaw, 2008). Actuellement, l'existence des nombreux apprentissages sexuels est démontrée (Woodson, 2002), mais tous les détails des processus neurobiologiques qui interviennent dans ces apprentissages ne sont pas connus avec précision. En schématisant, le système de récompense / renforcement serait constitué de deux systèmes complémentaires (Berridge & al., 2009) : un système hédonique surtout opioïdérique, localisé principalement dans les régions du pallidum ventral (Smith & al., 2009) et du noyau accumbens (Pitchers & al., 2010a), avec des structures ("hot spot" – Pecina & Berridge, 2005) spécialisées dans la régulation homéostatique des sensations de plaisir (Smith & Berridge, 2007 ; Tindell & al., 2009 ; Mahler & al., 2007) ; et un système motivationnel dopaminergique, localisé principalement dans la région de l'aire tegmentale ventrale. Ce système de récompense / renforcement serait similaire chez tous les mammifères (Berridge & Kringelbach, 2008), mais continuellement actif chez les hominidés (cf. la section "Hormones et neuromédiateurs").

De plus, il existe des zones érogènes (Winkelman, 1959), et les principales zones érogènes sont le pénis et le clitoris (Masters & Johnson, 1980). Ce qui est remarquable, c'est que le système fonctionnel constitué par les renforcements / récompenses associés aux zones érogènes permet d'expliquer toutes les activités humaines de stimulation de ces zones érogènes, ainsi que la préférence observée pour les stimulations génitales (Agmo, 2007 ; Wunsch, 2007). De surcroît, les renforcements sexuels seraient perçus au niveau conscient comme des sensations de plaisirs intenses (Kringelbach & Berridge, 2009), raison pour laquelle les humains ressentiraient subjectivement le plaisir érotique comme étant le but de l'activité sexuelle.

Les données cliniques provenant de la pathologie du spina bifida sont très intéressantes pour montrer l'importance du système "renforcement + zones érogènes". Le spina-bifida se caractérise principalement par une malformation vertébrale, entraînant l'écrasement de la moelle épinière entre des vertèbres ou par le liquide céphalo-rachidien. Dans certains cas l'atteinte neurologique provoque une absence de la sensibilité de la région génitale. À la différence des sections médullaires accidentelles, ces personnes atteintes n'ont jamais, au cours de leur vie, éprouvé de sensations somatosensorielles génitales. On observe alors que les patients ne se masturbent pas et ne sont pas intéressés par ce type d'activité. De plus, l'orgasme génital est absent. Le coït vaginal, lorsque la pathologie n'a pas altéré les réflexes sexuels, n'est réalisé que de manière volontaire dans l'intention de procréer. On observe donc que l'activité érotique est absente des zones érogènes qui ne transmettent pas de signal somatosensoriel au cerveau. Par contre, les patients perçoivent et recherchent des sensations de type érotique ("frissons ou sensations particulières" ; "impression de bouffées de chaleur" ; para-orgasme) provoquées par la stimulation mécanique de la partie haute du corps (Soulier, 2001 ; Decter & al., 1997 ; Lassmann & al., 2007 ; Dorner, 1976 ; Overgoor & al., 2006). On observe donc que l'activité sexuelle s'organise autour des zones érogènes préservées ou nouvelles, qui transmettent des signaux somatosensoriels érotiques au cerveau. Ce qui est remarquable c'est qu'on observe une dissociation totale entre le comportement de reproduction et le comportement érotique. L'activité érotique s'acquiert et se développe à partir des zones érogènes nouvelles ou préservées et n'a plus aucun rapport avec la reproduction, tandis que les réflexes sexuels qui permettent la réalisation innée des séquences finales de la

*copulation (érection, poussées pelviennes, éjaculation...) existent parfois mais ne sont plus intégrés dans le comportement érotique.*

En conclusion, au niveau moteur, chez les mammifères inférieurs la copulation dépend de réflexes sexuels innés (lordose, poussées pelviennes ...), tandis que chez les hominidés, les activités érotiques dépendraient du système fonctionnel "récompense / zones érogènes".

### Signaux innés et primordiaux

Quels sont les signaux sexuels, innés et primordiaux, qui permettent d'initier le comportement sexuel ?

Chez les mammifères inférieurs, les signaux primordiaux sont les phéromones (voir une synthèse complète des données actuelles dans Keller & Bakker, 2009). En résumé et en simplifiant, les véritables phéromones du comportement sexuel récemment identifiées (Roberts & al., 2010 ; Haga & 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-Zuffall & al., 2000) par des récepteurs spécifiques (V2Rp5, V1rb2 ...), en général de l'organe voméronasal (Martinez-Ricos & al., 2008), puis l'information est transmise au cerveau où elle augmente l'état d'excitabilité (Pfaff & al., 2008) et induit la mémorisation des caractéristiques du partenaire (Roberts & al., 2010). Le signal phéromonal est transmis au système de récompense qui active les conditionnements sexuels (Moncho-Bogani & al., 2005), ainsi qu'à l'hypothalamus qui contrôle la lordose (Haga & al. 2010) et régule les hormones sexuelles (Boehm & al., 2005 ; Yoon & al., 2005).

À noter que le système olfactif principal est nécessaire (Keller & al., 2006), qu'il détecte également des phéromones (Liberles & Buck, 2006 ; Keller & al., 2009 ; Boehm & al., 2005), mais que l'organe voméronasal semblerait plus primordial (Grus & Zhang, 2008 ; Brennan & Kendrick, 2006), car ses précaclages innés initient des apprentissages cruciaux (Martinez-Garcia & al., 2009 ; Ramm & al., 2008). Bien qu'il existe des variations d'une espèce à l'autre, globalement, les principaux événements sont similaires. 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 & al., 2003, 1996).

En synthèse et en simplifiant, grâce aux phéromones, les femelles et les mâles sont excités et réciproquement attirés (Stowers & al., 2002 ; Dulac & Torello, 2003), la mémoire et les conditionnements sont activés, et la copulation peut débuter.

De plus, des comportements olfactifs spécifiques et systématiques corroborent l'importance de l'olfaction : flairage constant, investigation répétée de la région anogénitale, marquage du territoire (Brennan & Zufall, 2006) ; les éléphants dispersent l'urine avec leur queue et l'aspirent avec leur trompe (Rasmussen & al., 2003) ; etc.

Plus encore, les phéromones ont un rôle global et majeur dans la reproduction des mammifères inférieurs : accélération de la puberté (Vandenbergh, 1969), régulation de l'oestrus (Whitten, 1957 ; Lee & Boot, 1956), blocage de la gestation (Bruce, 1959), évaluation du partenaire (Hurst, 2009), etc. Ce n'est donc pas un hasard si les phéromones sont les signaux innés et primordiaux du comportement de reproduction.

Mais chez les primates de l'ancien monde (Catarhiniens), les gènes de l'organe voméronasal sont altérés (Zhang & Webb, 2003 ; Young & al., 2010 ; Young & Trask, 2007), ainsi que certains gènes du système olfactif principal codant pour des phéromones (Young & al., 2010). Pour ces raisons, les informations phéromonales deviennent secondaires (Swaney & Keverne, 2009).

Néanmoins, des phéromones humaines potentielles (androsténol, androstadiénone ...), perçues par le système olfactif principal (Savik & al., 2009 ; Frasnelli & al., 2010), ont été identifiées (Savik & Berglund, 2010 ; Berglund & al., 2006 ; Savik & al., 2005). Mais elles ne sont pas perçues par toutes les personnes (Keller & al., 2007), et leurs effets seraient surtout physiologiques (McClintock, 1971), car les effets comportementaux parfois observés (Jacob & al., 2002a ; Grosser & al., 2000) sont faibles (Hays, 2003 ; Foidart & al., 1994). Enfin, 60% des gènes de l'odorat humain sont des pseudogènes (Gilad & al., 2003).

*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 & Zuffall, 2006 ; Ferrero & Liberles, 2010), perdent de leur importance chez les primates (Liman, 2006).*

Si les signaux sexuels olfactifs deviennent secondaires, quels seraient alors chez les hominidés les signaux sexuels primordiaux ?

Les signaux somatosensoriels, *provoqués par une stimulation mécanique des zones érogènes*, deviendraient les principaux signaux *initiaux* déclencheurs

des réflexes sexuels, de l'excitation sexuelle, des renforcements sexuels, puis de la motivation sexuelle et des activités sexuelles (Agmo, 2007).

En effet, dès la naissance, plusieurs types d'événements peuvent activer les premiers renforcements érotiques (Martinson, 1994 ; Constantine & Martinson, 1981) : les soins parentaux, avec la tétée, la toilette, l'affection physique, etc. (par exemple, on observe que le nourrisson est parfois en érection quand il tète sa mère) ; ou bien les contacts sexuels avec d'autres enfants lors des jeux sociaux et sexuels (quotidiens dans les sociétés qui autorisent la sexualité des enfants – Malinowski, 1970 ; Suggs, 1966 ; Marshall & Suggs, 1971 ; Diamond, 2004 ; Henry & Henry, 1974) ; et surtout l'auto-stimulation des organes génitaux ou la masturbation. À noter que la disposition anatomique des bras et des mains est extrêmement propice à l'autostimulation (difficile de faire mieux !). Donc, sauf si les adultes empêchent activement l'enfant de toucher ses organes génitaux, l'autostimulation aura lieu dès les premiers mois après la naissance. Et dès que l'enfant aura compris et *appris* que le plaisir intense provient des stimulations génitales, il sera très motivé pour répéter ces activités.

On remarque donc qu'avec toutes ces possibilités, et en particulier avec l'autostimulation, qu'il existe toujours des stimulations érotiques dès les premiers mois de la vie. *Le contexte du développement rend cet apprentissage quasi obligatoire*. Sauf interdits culturels, il existe très tôt des renforcements érotiques et *l'apprentissage des activités érotiques est quasi certain*.

De plus, et surtout, chez les hominidés non humains, où il n'existe pas d'interdits culturels et où la sexualité juvénile est socio-sexuée, ces premières stimulations sont nombreuses et ont lieu dès la première année après la naissance (Bagemihl, 2000 ; Ford & Beach, 1965).

À noter enfin que les premières stimulations et signaux érotiques pourraient exister dès la période fœtale. En effet, la vasocongestion des organes génitaux existe apparemment dès la 12<sup>e</sup> semaine de gestation (Pedreira & al., 2001) et l'érection a été observée dès la 23<sup>e</sup> semaine (Shirozu & al., 1995 ; Sherer & al., 1990). Vers la fin de la gestation, 75 % de ces érections sont associées à des phases similaires au sommeil paradoxal (Koyanagi, 1991), suggérant que les relations entre le cerveau et le réflexe érectile sont déjà bien développées. À cette période apparaissent des stimulations génitales qui ressemblent à de la masturbation (Meizner, 1987 ; Broussin & Brenot, 1995), et quelques cas de réactions comportementales qui suggèrent l'orgasme ont été observés (Giorgi & Siccardi, 1996 ; Broussin & Brenot, 1996).

En conclusion, chez les mammifères inférieurs, le signal inné et primordial du comportement de reproduction est olfactif (phéromone détectée par le système olfactif), tandis que chez les hominidés, le signal inné et primordial à l'origine des activités érotiques serait principalement somatosensoriel (stimulation mécanique des zones érogènes).

### Motivation

Quels sont les facteurs innés et primordiaux impliqués dans le développement de la motivation sexuelle ?

Chez les rongeurs, en simplifiant, c'est en général une phéromone contenue dans l'urine et perçue par l'organe voméronasal qui déclenche la motivation sexuelle initiale. Le signal olfactif est transmis dans différentes régions du cerveau, dont le système de récompense (Ubeda-Banon & al., 2008 ; Lanuza & al., 2008 ; Martinez-Garcia & al., 2009 ; Moncho-Bogani & al., 2005, 2002), qui est un facteur majeur de motivations. Ensuite, les effets somatosensoriels la copulation provoquent l'attachement au partenaire (Young & Wang, 2004), mais surtout activent également le système de récompense (Paredes, 2009 ; Oldenburger & al., 1992 ; Paredes & Alonso, 1997).

Les récompenses sexuelles, contrôlées par les oestrogènes chez la femelle (Sakuma, 2008), dépendent des opioïdes endogènes (Agmo & Berenfeld, 1990 ; Agmo & Gomez, 1993) plutôt que de la dopamine (Martinez-Hernandez & al., 2006 ; Paredes & Agmo, 2004). Toutes ces données suggèrent que les signaux sexuels innés, olfactifs et somatosensoriels, activent la partie hédonique (liking - Berridge & al., 2009) du système de récompense et provoquent divers apprentissages. La motivation sexuelle (wanting) proviendrait principalement de ces apprentissages initiaux.

Ainsi, en résumé et en simplifiant, après que l'animal sexuellement naïf a réalisé plusieurs copulations, différents signaux (visuels, auditifs, gustatifs, etc.) deviennent par conditionnement des signaux sexuels motivants qui peuvent déclencher et influencer les copulations ultérieures (Agmo, 1999 ; Woodson 2002). Le comportement de reproduction peut alors être effectué malgré l'absence de certains signaux innés (comme les phéromones sexuelles) qui sont cruciaux pour l'animal sexuellement naïf (Meredith 1991 ; Balthazart & Fabre-Nys, 2001). Puis, au fur et à mesure de l'accroissement de l'expérience sexuelle et des apprentissages concomitants, les différentes séquences motrices sont exécutées plus efficacement, différents signaux deviennent sexuelle-

ment motivants, et le comportement de reproduction devient mature et optimisé.

On constate ainsi que la motivation sexuelle, initialement déclenchée par une phéromone, devient progressivement un phénomène plus cognitif, par la mémorisation, les conditionnements et l'intégration de toutes les activités, sensations et signaux concomitant aux situations sexuelles (Hernandez-Gonzalez & al. 2008).

Les renforcements ont un rôle secondaire chez les mammifères inférieurs, car ils sont sous le contrôle strict des hormones (Ferris & al., 2005 ; Sakuma, 2008). Mais ce qui est remarquable, c'est que les renforcements sexuels initiaux sont généralement déclenchés par une structure innée (organe voméronasal) qui ne peut détecter qu'un signal olfactif spécifique (phéromone sexuelle, telle la darçin). *Cette organisation neurobiologique fait que le renforcement sexuel initial sera obligatoirement activé par un congénère du sexe opposé.* De cette manière, le développement et l'acquisition d'une motivation sexuelle plus cognitive et plus globale est déterminée de manière innée vers un congénère de sexe opposé. La phéromone déclenche une suite d'événements, incluant l'attachement au partenaire de sexe opposé (Young & Wang, 2004) et la mémorisation de plusieurs caractéristiques de ce partenaire (Roberts & al., 2010), qui aboutissent à l'apprentissage d'une motivation hétérosexuelle.

Par contre, chez les hominidés, le contrôle hormonal temporel s'affaiblit (cf. la section "Hormones et neuromédiateurs"), les sens chimiques (olfaction et goût) perdent de leur importance (Liman, 2006), et l'organe voméronasal n'est plus fonctionnel (cf. la section "Signaux innés et primordiaux"). Mais les effets somatosensoriels de la copulation, renforçants, existent toujours.

Quels seraient alors chez les hominidés les facteurs primordiaux de la motivation sexuelle ?

Le signal initial du développement de la motivation érotique deviendrait somatosensoriel, et serait la stimulation mécanique des zones érogènes. C'est l'activité érotique qui serait à l'origine de la motivation érotique (Agmo, 2007 ; Yates, 2004 ; Plaud & Martini, 1999). À part le signal initial, où les renforcements somatosensoriels remplacent les phéromones, les processus consécutifs à l'initiation seraient similaires à ceux des mammifères inférieurs : la motivation sexuelle deviendrait progressivement un phénomène plus cognitif, par la mémorisation, les conditionnements et l'intégration de toutes les activités, sensations et signaux concomitant aux situations sexuelles. Puis seraient également intégrés les valeurs et les normes socioculturelles, aboutissant ainsi à une motivation sexuelle complexe, constituée de multiples signaux sensoriels, affectifs et cognitifs, tant internes qu'externes, et inhibiteurs ou excitateurs (Boul & al., 2009 ; Toates, 2009 ; Hardy, 1964).

Mais ce qui est extrêmement remarquable, c'est que les renforcements initiaux sont déclenchés par une structure innée (zones érogènes) qui répond à un signal somatosensoriel *non spécifique* (stimulations mécaniques). Et c'est l'élément responsable de la stimulation mécanique (personnes, animaux, objets ...) qui pourra être l'objet du conditionnement érotique. Contrairement aux mammifères inférieurs, les renforcements érotiques ne sont plus sous contrôle hormonal, mais sont toujours actifs. *Cette organisation neurobiologique fait que le renforcement érotique initial peut être activé par de nombreux éléments, différents du congénère de sexe opposé.* De cette manière, le développement et l'acquisition d'une motivation érotique plus cognitive et plus globale est déterminée de manière innée vers potentiellement de nombreux éléments de l'environnement. La stimulation mécanique peut déclencher une suite d'événements, dont l'attachement à l'élément stimulant et la mémorisation de plusieurs caractéristiques de cet élément, qui aboutissent à l'apprentissage d'une motivation érotique qui peut être très diverse (hétéro-, homo-, bi-, poly-sexuelle, etc.).

En conclusion, chez les mammifères inférieurs, le facteur inné et primordial à l'origine du développement de la motivation sexuelle est olfactif (phéromone détectée par le système olfactif), tandis que chez les hominidés, le signal inné et primordial à l'origine du développement de la motivation érotique serait principalement somatosensoriel (stimulation mécanique des zones érogènes).

### Orientation sexuelle

Quelles sont les structures et les signaux biologiques, innés et primordiaux, qui sont à l'origine de l'orientation sexuelle ?

Chez les mammifères inférieurs, comme déjà indiqué, ce sont les phéromones qui permettent le choix du partenaire (Johansson & Jones, 2007), et qui provoquent l'attirance réciproque du mâle et de la femelle (Roberts & al., 2010 ; Keller & Bakker, 2009). *Le signal phéromonal est le facteur clé de l'orientation sexuelle, et cette orientation est, de manière innée, hétérosexuelle.*

L'importance et la simplicité de ce mécanisme phéromonal est encore plus évident par exemple chez les insectes : tous les mâles sont attirés par les phéromones de toutes les femelles, et vice versa. En manipulant génétiquement les phéromones, on peut choisir l'attirance sexuelle des mâles : soit hétérosexuelle ou soit homosexuelle (Ferveur & al. 1997). Mais ce mécanisme simple qui produit l'orientation sexuelle n'existerait plus ou serait affaibli chez les hominidés, car les sens chimiques (olfaction et goût) perdent de leur importance (cf. la section "Signaux innés et primordiaux"), et l'organe voméronasal n'est plus fonctionnel (Liman, 2006). Chez les rongeurs, l'altération expérimentale du système voméronasal induirait des copulations bisexuelles (Stowers & al., 2002 ; mais voir Pankevich & al. 2006 ; et Kimchi & Dulac, 2007). Mais chez les hominidés, on observe davantage que de la copulation bisexuelle. On observe des activités érotiques variées, tout un continuum de bisexualité, ainsi que des partenaires préférés : certaines femelles préfèrent certains mâles, et inversement (Bagemihl, 2000 ; Wallen & Parson, 1997). Chez l'être humain, il existe en plus des préférences sexuelles pour l'apparence physique, la taille des seins, la forme du pénis, la couleur des cheveux, le genre et le nombre de(s) partenaire(s), les positions et les activités érotiques, l'utilisation de certains jouets sexuels, etc.

Il faut aussi pouvoir expliquer les activités qui sont inexplicables par un mécanisme d'orientation et d'attraction mâle-femelle, telle par exemple la sexualité avec des animaux, qui est habituelle et considéré comme "normale" dans certains sociétés (Ford & beach, 1965). Car ce qui est remarquable, c'est que lorsque les êtres humains vivent avec des animaux, lorsqu'il existe une proximité physique et émotionnelle, et lorsqu'il n'existe pas d'interdits ou de stigmatisations culturelles, alors la probabilité d'observer ce comportement est très grande (Miletski, 2002 ; Kinsey & al. 1948). À noter que l'étude de ce comportement n'est pas une "éloge de la bestialité", mais correspond à la nécessité de prendre en compte tous les faits existants, qu'ils soient fréquents ou marginaux, magnifiés ou dévalorisés, afin que les modèles scientifiques élaborés ne soient ni partiels, ni partiaux.

À noter enfin qu'un mécanisme biologique d'orientation hétérosexuelle n'est pas indispensable. Les chimpanzés Bonobos démontrent clairement que l'existence d'une véritable bisexualité, avec de surcroît de nombreuses activités érotiques sans aucun rapport avec la fécondation (De Waal, 1990, 1992 ; Bagemihl, 2000), permet néanmoins la reproduction et la survie de l'espèce.

Pour toutes ces raisons, plutôt que d'"orientation sexuelle" innée, *qui n'existerait plus ou serait affaiblie*, il faudrait parler de "préférences sexuelles" acquises. L'apprentissage des "préférences sexuelles" *dépendrait d'une autre dynamique neurobiologique*, caractérisée par une combinaison de plusieurs facteurs : principalement les renforcements érotiques et le contexte culturel, secondairement les effets encore existants des hormones et des phéromones, puis tous les autres types d'apprentissages (sociaux, cognitifs ...), et enfin divers facteurs plus mineurs tels l'attraction visuelle pour certains type de visages (Langlois & al., 1994), ou les préférences pour des caractéristiques juvéniles, peut-être le rapport taille / hanche, la largeur des épaules, etc. (LeVay & Baldwin, 2009). À noter que les préférences sexuelles se formeraient d'une manière similaire aux préférences alimentaires, auditives ou olfactives, et la préférenciation ne serait pas une caractéristique particulière de la sexualité humaine, mais un phénomène psychologique général.

Comme déjà indiqué, les renforcements érotiques seraient le principal facteur à l'origine des activités érotiques des hominidés (Agmo, 2007 ; Yates, 2004 ; Plaud & Martini, 1999). Ce qui signifie que les activités érotiques humaines seraient apprises, et apprises surtout par conditionnements (plus précisément, principalement par conditionnement opérant avec un renforcement primaire sexuel). Les conditionnements sexuels existent déjà chez les mammifères inférieurs (Pfaus & al., 2001 ; Crawford & al., 1993 ; Woodson, 2002). Mais ces conditionnements érotiques sont contrôlés par les hormones et les phéromones et ne peuvent s'exprimer qu'au cours de la copulation hétérosexuelle. Par contre, chez les hominidés, *ils sont devenus indépendant du contrôle hormonal et phéromonal, et ils peuvent être déclenchés n'importe quand, dans de nombreuses situations qui n'ont plus aucun rapport avec la reproduction* (par exemple lors de la masturbation, ou lors d'activités érotiques entre personnes de même sexe). C'est cette caractéristique majeure qui expliquerait la diversité des apprentissages du comportement érotique et la formation des préférences sexuelles : libéré des contraintes hormonales et phéromonales, le facteur initial déclencheur du renforcement et du conditionnement érotique est la stimulation mécanique des zones érogènes. Et c'est l'élément responsable de la stimulation mécanique érotique (personnes, animaux, objets ...) qui sera l'objet du conditionnement érotique. Bien entendu, le conditionnement n'est pas automatique, mais dépend du contexte. On constate que c'est principalement la *quantité* et la *qualité* du vécu érotique (Agmo, 2007), *quel qu'il soit*, qui serait à l'origine des préférences sexuelles (Bell & al. 1981 ; Van Wyk & Geist, 1984 ; Yates, 2004 ; Plaud & Martini, 1999).

Le contexte culturel, qui provient indirectement de l'activité cognitive, est un autre facteur majeur dans la formation des préférences, qu'elles soient alimentaires, vestimentaires ou sexuelles. Par exemple, en Occident, les personnes sont conditionnées à être dégoûtées par les annélides ou les insectes, malgré leurs intérêts gustatifs et nutritionnels (Defoliart, 1992). Alors que dans d'autres sociétés, les personnes sont par exemple prêtes à effectuer une journée de marche pour trouver des vers de palmier, et quand elles les mangent, on observe sur leur visage tous les signes du plaisir et du contentement. Pour la sexualité, il existe dans chaque société des "scénarios sexuels" (Gagnon, 2008) qui indiquent ce qui est valorisé ou réprouvé. Ainsi, dans chaque culture, les personnes vivent des situations sexuelles spécifiques et donc apprennent des conditionnements sexuels et culturels qui sont spécifiques à leur société. Et l'on observe que pour la majorité des personnes d'un groupe social, les objets sexuellement préférés sont conformes aux scénarios de leur culture.

Par exemple, s'il existe une très forte valorisation du couple hétérosexuel et une forte homophobie, la probabilité est grande que la majorité, voire la quasi totalité des jeunes apprennent des scénarios hétérosexuels. Ils auront alors surtout des croyances hétérosexuées, des vécus hétérosexuels (et donc des renforcements / récompenses hétérosexuels), ce qui favorisera le développement de préférences hétérosexuelles (Bell & al., 1981 ; Van Wyk & Geist, 1984). L'hétérosexualité peut aussi devenir dominante avec une homophobie faible, à condition que l'accès à l'hétérosexualité soit extrêmement aisé. C'est le cas par exemple des Trobriandais, où l'homosexualité est modérément ridiculisée tandis que pour les activités hétérosexuelles « toutes les coutumes et dispositions, tous les codes de conduite autorisent les Trobriandais à marcher droit au but, le plus simplement du monde » (Malinowsky, 1923). À l'opposé, dans la société Grecque de l'Antiquité où la femme avait une position sociale inférieure à l'homme, l'amour le plus désirable, l' "amour céleste", était homosexuel (Platon, 2001 ; Plutarque, 2005). L'hétérosexualité était dévalorisée, les épouses servant à avoir une descendance légitime et une gardienne fidèle au foyer (Veyne, 2005). L'hétérosexualité était dévalorisée, les épouses servant à avoir une descendance légitime et une gardienne fidèle au foyer (Veyne, 2005). Ce contexte culturel créait des situations concrètes (femmes recluses dans le gynécée) et des valeurs psychologiques particulières (l'amour entre homme est hautement désirable) qui favorisaient les activités homosexuelles (et donc des renforcements / récompenses homosexuels), ce qui favorisait ainsi le développement de préférences homosexuelles. Plus rigoureusement, une étude allemande a évalué l'influence du changement culturel sur les préférences sexuelles. À Hambourg en 1970, dans les années de libéralisation sexuelle, même si l'homosexualité n'était pas valorisée, 18 % des adolescents avaient des activités homosexuelles (Sigusch & Schmidt, 1973). En 1990, avec le SIDA et les changements culturels, ils n'étaient plus que 2 % (Sigusch, 2004). Ce qui confirme le rôle majeur de la culture. Mais surtout, *les préférences sexuelles ne se limitent pas à l'opposition homosexualité-hétérosexualité, mais concernent tous les aspects de la sexualité*. Les renforcements sexuels participent également à la formation des préférences pour l'âge du partenaire érotique (Santtila & al., 2010). Par ailleurs, dans de nombreuses sociétés traditionnelles, les activités génitales sont préférées, le baiser n'est pas pratiqué et les activités anales provoquent du dégoût. Ces aversions et préférences sexuelles sont conformes aux croyances et conditionnements culturels : la bouche, avec les dents, est faite pour manger, et le rectum contient des excréments répugnants. Dans d'autres sociétés existent des préférences sexuelles pour les femmes ayant de multiples anneaux dans le cou ou pour les hommes ayant du jus de tabac s'écoulant par une fente labiale, tandis que les mannequins occidentaux ne sont pas jugés sexuellement excitant (Allgeier & Allgeier, 1992). Les comparaisons interculturelles font apparaître que le continuum d'aversion et de préférences pour les différents types d'activités sexuelles (auto-, bi-, hétéro-, homo-, poly-sexuelles, orales, génitales, anales, avec des animaux ou des objets, etc.) dépend principalement du contexte culturel.

À noter que dans les sociétés où certaines formes de sexualité ou d'activités érotiques ne sont pas pratiquées, il existe souvent de manière formelle ou implicite des freins culturels. Afin de comprendre l'effet majeur de la pression de conformité et du contexte culturel, on peut donner comme exemple les normes sociales vestimentaires. Bien qu'il n'existe pas de lois ou d'interdits formels et que les personnes sont *a priori* "libres", on observe que la quasi totalité des hommes ne portent jamais d'habits de femmes. Tous les hommes se conforment aux codes implicites de la masculinité (Connell, 1993). Cet exemple, relativement proche du domaine de la sexualité tout en ne dépendant d'aucun facteur biologique, permet de comprendre la puissance des normes sociales dominantes.

Les facteurs biologiques, génétiques et hormonaux ont également une influence sur les préférences sexuelles (Rahman & Wilson, 2003 ; Bocklandt & Vilain, 2007). On observe par exemple que les femmes seraient plus attractives pour les hommes durant la phase d'ovulation (Miller & al., 2007 ; mais voir

Pawlowski, 1999). Il existe également des effets qui favoriseraient des préférences pour les activités homosexuelles : effets hormonaux, naturels ou pathologiques (stress prénatal, hyperplasie surrénalienne, médicaments ...), de masculinisation ou de féminisation de l'organisme et de certaines structures cérébrales (Savic & Lindstrom, 2008 ; Berglund & al. 2006 ; Savic & al. 2005 ; LeVay, 1991 ; mais voir Ciumas, 2009), ainsi que d'autres effets, indirects et mal connus, peut-être par le système immunitaire (Blanchard, 2004) ou la cognition (Williams & Pleil, 2008). Quant aux phéromones, via le système olfactif principal (Savic & Berglund, 2010 ; Savic & al. 2009), elles auraient encore une influence (Grammer & al., 2005) : par exemple elles induiraient une préférence pour les partenaires en meilleure condition physique (Thornhill & Gangestad, 1999) ou appartenants à un autre complexe majeur d'histocompatibilité (Jacob & al., 2002b ; Wedekin & al., 1995). De plus, des molécules axillaires favoriseraient des préférences pour les activités hétérosexuelles (McCoy & Pitino, 2002 ; Cutler & al., 1998 ; mais voir Winman, 2004 ; et Wysocky & Preti, 1998). Néanmoins, globalement, les effets phéromonaux et olfactifs sont faibles (Hays, 2003 ; Foidart & al., 1994). En synthèse, la dynamique la plus probable serait que les différentes variables biologiques induisent indirectement une succession d'événements physiologiques, psychologiques puis sociaux qui interagissent avec le contexte culturel, conduisant ainsi à des préférences sexuelles particulières à chaque individu (Bem, 2000).

Parmi tous ces facteurs, à noter l'importance et l'impact des renforcements, puisque déjà chez les rongeurs ils peuvent modifier les propriétés innées des autres facteurs. Par exemple la molécule de cadavérine, qui est une odeur répulsive, devient appétitive après avoir été associée à des activités sexuelles (Pfaus & al. 2001).

L'existence de plusieurs facteurs interagissant dans les préférences sexuelles est bien mis en évidence chez les primates de l'ancien monde (catarrhiniens). Le signal sexuel visuel de la peau sexuelle est supposé avoir remplacé la perte des signaux olfactifs (Zhang & Webb, 2003). Ce signal visuel, par sa taille et sa couleur rouge, est suffisant pour provoquer la masturbation chez les babouins (Girolami & Bielert, 1987). Chez les chimpanzés *pan paniscus* (Bonobos), il existe donc plusieurs signaux biologiques (hormones, phéromones, peau sexuelle (Dixon, 2009), renforcements somatosensoriels ...) intervenant dans les préférences sexuelles. Or on observe de nombreux types d'activités érotiques sans rapport avec la fécondation, et les bonobos ont tous des activités bisexuelles, mais avec plus d'activités hétérosexuelles (environ 60%) qu'homosexuelles (Bagemihl, 2000). Ces observations suggèrent que les facteurs de l'attraction hétérosexuelle ont une moindre influence que les renforcements érotiques, mais que leurs effets existent et augmentent la part des activités hétérosexuelles d'environ 10 % en moyenne, avec des écarts plus important pour certains individus.

À noter que le signal de la peau sexuelle serait appris et proviendrait en fait des renforcements érotiques, puisque Dixon (2009) a obtenu les mêmes réactions comportementales par conditionnement sexuel avec un gant. D'une manière plus générale, il ne semble pas exister de signal sexuel visuel qui soit inné. D'ailleurs chez les oiseaux, où *les informations visuelles contrôlant les comportements* sont en général plus importantes que chez les mammifères (mais voir Balthazard & Taziaux, 2009), ces informations visuelles ne sont *pas innées, mais acquises*. Et ces acquisitions, par phénomène d'*empreinte* (Lorenz, 1935 ; Heinroth, 1911), n'existent pas chez l'être humain car l'empreinte dépend principalement de l'activité de l'hyperstriatum (Bateson, 1975), une structure inexistante dans le cerveau mammalien. L'empreinte n'est pas un phénomène directement extrapolable aux mammifères.

À noter également que les différents facteurs intervenant dans la formation des préférences sexuelles ne sont pas tous connus avec précision. Des recherches complémentaires sont nécessaires pour évaluer l'importance relative de chaque facteur et surtout les modalités de leurs interactions. Néanmoins toutes les données disponibles suggèrent l'existence d'une dynamique *multifactorielle*, avec plusieurs facteurs majeurs. Et les renforcements somatosensoriels auraient un rôle primordial (Agmo, 2007 ; Yates, 2004 ; Wunsch, 2007).

À partir de toutes ces données, on peut en déduire que pour chaque société (qui a toujours des codes sociaux et culturels différents des autres sociétés) et pour chaque individu (qui a toujours une physiologie et un vécu différents des autres personnes), l'influence de chacun des facteurs biologiques et culturels change. D'où, dans chaque société et pour chaque personne, il existe une interaction singulière de tous ces facteurs, qui modifie le profil des activités érotiques (hétéro-, bi-, homo-, poly-, auto-sexualité, orales, génitales, anales, avec des objets, etc.). Ainsi, à l'âge adulte, chaque personne a acquis un profil sexuel singulier, mais globalement conforme aux mœurs de sa culture.

En conclusion, chez les mammifères inférieurs, les phéromones sont le facteur clé de l'orientation hétérosexuelle. Chez les hominidés, il existerait

plutôt des *préférences sexuelles*, qui s'acquièrent au cours des expériences érotiques, à partir d'une combinaison de plusieurs facteurs. Les effets encore existants des hormones et des phéromones, les attractions visuelles et tous les autres facteurs biologiques et culturels, faibles, se combineraient aux puissants effets des conditionnements et des apprentissages. Les préférences sexuelles, singulières et propres à chaque personne, continueraient d'évoluer durant toute la vie.

### Cognition

Chez les mammifères inférieurs, la cognition joue un rôle secondaire dans le comportement de reproduction. Par contre, au cours de l'évolution vers les hominidés, en raison de la corticalisation extrême du cerveau, la cognition devient un facteur majeur.

Les processus cognitifs (catégorisation, planification, mémoire, raisonnement, symbolisation, formation des représentations ...) sont les activités les plus complexes et les plus élaborées du système nerveux. Les processus cognitifs dépendent du néocortex, la structure la plus récente et la plus développée (76 %) du cerveau. Pour ces raisons, la cognition exerce une très grande influence sur les comportements.

Les processus de traitement de l'information influencent la sexualité à plusieurs niveaux (Wunsch & Brenot, 2005a) :

- Dans un premier temps, c'est l'activité cognitive qui permet déjà aux humains d'imaginer le concept de "sexualité", c'est-à-dire le regroupement subjectif d'éléments divers (comportements, affects, états psychiques ...) dans un ensemble abstrait et unique qui est appelé "sexualité". Plus précisément, le concept de "sexualité" correspond à la dénomination d'un regroupement subjectif de comportements, d'états psychiques et d'éléments divers dans un ensemble abstrait et unique qui est pensé en tant qu'entité spécifique, ayant, par essence, des propriétés communes qui le distinguent radicalement des autres entités que sont par exemple l' "alimentation", la "violence" ou la "spiritualité". Les processus cognitifs permettent ainsi la création d'entités abstraites et symboliques, supplémentaires mais non indispensables aux activités "sexuelles" concrètes. En effet, chez la plupart des animaux sexués simples, les activités "sexuelles" sont exécutées sans aucune conscience de leur nature.
- Dans un second temps, les processus cognitifs induisent la "sexualisation" <sup>1</sup> psychologique de chaque personne : certains éléments sont désignés comme "sexuels" (organes génitaux, seins, baiser avec la langue, parfois la nudité ...) et d'autres sont désignés comme "non sexuels". Plus précisément, les processus cognitifs influencent la "sexualisation" de l'univers subjectif du sujet par l'attribution à certains objets – et non à d'autres – de ce qui a été conceptualisé comme "sexualité", et ceci à partir de critères rarement objectifs (par exemple, suivant les sociétés, la caresse des seins ou le baiser buccal peuvent être, ou non, considérés comme "sexuel"). Ces objets, devenus "sexuels", s'opposent à ceux qui ne le sont pas. Le "sexuel" et le "non sexuel" sont subjectivement perçus comme étant radicalement distinct, et le "sexuel" possède des propriétés spécifiques et particulières que ne possède pas le "non sexuel". Cette assignation de comportements dans une entité particulière change considérablement le sens et la portée des actes. Et on observe que ce qui est considéré comme "sexuel" organise et détermine des actions et des jugements, voire une certaine partie de l'existence de chaque individu.
- Enfin, dans un troisième temps, les processus cognitifs "complexifient" la "sexualité" par l'association et la combinaison des éléments appelés "sexuels" avec d'autres éléments abstraits : catégories, jugement de valeurs, éthique, morale, devoir, interdits, lois ...  
Par exemple, les processus cognitifs sont à l'origine de la formation des catégories, entre autres, d' "homme" et de "femme", d' "hétérosexualité" et d' "homo-sexualité", d'activité "orale", "anale" ou "vaginale", de "beau" ou de "laid", de "bien" et de "mal"... Puis, par la combinaison de ces catégories, l' "homo-sexualité" peut être associée par exemple à l' "anormal", l' "hétéro-sexualité" au "bien" (Tin, 2008 ; Katz,

<sup>1</sup> La "sexualisation" est un phénomène différent de la "sexuation". La "sexuation" correspond à la formation d'un individu sexué : 1) au niveau physiologique (différenciation sexuelle mâle / femelle), et 2) au niveau psychologique (identité sexuelle féminin / masculin). La "sexualisation" correspond à l'apprentissage de la sexualité : 1) au niveau comportemental (apprentissage des activités sexuelles et des émotions provoquées par ces activités), et 2) au niveau psychologique (apprentissage du concept de "sexualité" et attribution de ce concept sexuel à des objets, des actions ou des situations). À noter que les activités érotiques, qui sont essentiellement des actes moteurs, peuvent être réalisées indépendamment du niveau cognitif (sexuation psychique (identité sexuelle) et sexualisation psychologique). C'est d'ailleurs le cas chez tous les animaux, qui réalisent toutes leurs activités sexuelles sans avoir besoin de savoir qu'ils sont mâle ou femelle et que leurs activités sont "sexuelles".

1995) et le baiser au "beau" ... Mais bien d'autres catégories et combinaisons peuvent exister.

Les activités érotiques, qui sont des actions motrices simples et agréables, deviennent ainsi complexes par l'ajout de sens (Bozon, 1999), de valeurs, de scénarios culturels (Gagnon, 2008), de croyances et de symboles.

Puis toutes ces valeurs, croyances, interdits et symboles vont rétroagir à l'infini, tant sur les activités érotiques que sur les représentations "sexuelles", pour les modifier et les intégrer dans de nouveaux modèles et de nouveaux codes sociaux.

Ce qui est extrêmement remarquable, c'est que les valeurs et les représentations cognitives liées à la notion de "sexualité" sont des constructions culturelles et subjectives *qui peuvent être complètement indépendantes et distinctes de la réalité biologique*, voire être complètement erronées. Même dans ce cas, on observe qu'elles ont une influence majeure, en particulier sur le comportement érotique, et qu'elles peuvent lui donner, en "bien" ou en "mal", *une importance sociale et psychologique qui dépasse de très loin la simple sensation de plaisir intense qu'il procure*.

### Niveau comportemental

#### Comportement crucial

Quelles sont les comportements sexuels cruciaux, qui correspondent exactement aux activités motrices produites par l'organisation biologique innée ?

Chez les mammifères inférieurs, le pré-cablage spécifique de la séquence motrice de la lordose détermine, lorsque la femelle est en oestrus et qu'elle perçoit les phéromones mâles, le déclenchement du réflexe lordotique par les stimulations tactiles des flancs durant la monte. Chez le mâle, le pré-cablage spécifique des séquences motrices de poussées pelviennes et d'introumission déterminent le déclenchement de la séquence du coit vaginal dès que le mâle monte la femelle. L'organisation neurobiologique, couplée au strict contrôle hormonal et phéromonal, ne peut *a priori* engendrer que la copulation hétérosexuelle.

Chez les hominidés, le système fonctionnel "renforcement associé aux zones érogènes" détermine des activités motrices de stimulation des zones érogènes. Le pénis et le clitoris, *qui ont la même origine embryologique et des réponses érotiques similaires* (Martin-Alguacil & al., 2008), sont les organes les plus érogènes et orgasmogènes du corps (Masters & Johnson, 1980). Cette caractéristique fait que le pénis et le clitoris sont les zones érogènes les plus stimulées. Le vagin devrait également être une des zones les plus stimulées, en raison de sa relation fonctionnelle avec le clitoris (Buisson & al., 2010 ; Foldes & Buisson, 2009 ; O'Connell & DeLancey, 2005 ; Shafik & al., 2008). Et c'est ce qui est observé tant en situation écologique qu'en situation expérimentale. L'analyse des activités érotiques indique que les personnes pratiquent préférentiellement les activités « de pénétration du pénis pour les hommes (coit anal ou vaginal, recevoir une fellation) et de stimulation du clitoris ou du vagin chez les femmes (coit vaginal et cunnilingus, et se faire masturber) » (Wunsch, 2007).

Des activités génitales érotiques sont déjà observées chez des primates non hominidés (Vasey & Duckworth, 2006). Mais ce qui est extrêmement remarquable chez les hominidés, c'est que les réflexes sexuels moteurs, *pour-tant innés et spécifiquement désignés pour la reproduction*, n'ont plus de rôles cruciaux dans les activités érotiques. On remarque qu'ils sont généralement remplacés par des activités motrices *acquises* qui permettent d'obtenir davantage de plaisir intense. Par exemple, les chimpanzés *pan paniscus* (Bonobos) ont de nombreuses activités sexuelles non reproductives et bisexuelles. Parmi celles-ci, le frottement genito-génital entre deux femelles, lors d'étreintes en face à face, est un bon exemple d'activité purement érotique, sans réflexes moteurs innés et sans rapport avec la reproduction (voir Figure 1). Cette activité homosexuelle, fréquente (environ une fois toutes les deux heures), existe chez les femelles de tous âges, et représente environ *un tiers* de toutes les activités sexuelles (homo- et hétérosexuelles). Le clitoris du bonobo est proéminent et bien développé ; durant l'excitation sexuelle, il double de taille. La pénétration clitoridienne a parfois été observée entre deux femelles lors des frottements genito-génitaux. Au moment de l'insertion, la femelle souvent modifie le mouvement de frottement latéral, habituel, pour des poussées verticales de pénétration (Bagemihl 2000). Ce qui est remarquable, c'est que le mouvement habituel de frottement latéral n'est pas une activité motrice innée, et surtout que le réflexe crucial de la lordose n'est pratiqué par aucune des femelles. De plus, les expressions faciales, les vocalisations et l'engorgement génital indiquent que les femelles chimpanzés ressentent un plaisir intense – et probablement un orgasme – durant ces interactions homosexuelles (Bagemihl 2000). Il apparaît ainsi qu'obtenir des renforcements sexuels, au moyen de stimulations mécaniques des zones les plus érogènes, semble être le principal but des activités sexuelles des Bonobos. Et on peut faire des observations similaires chez les êtres humains : dans le baiser, la masturbation



réciproque ou les activités oro-génitales, aucun réflexe sexuel moteur n'est utilisé. *Et comme déjà indiqué, ce qui est extrêmement remarquable est que la lordose – qui est pourtant chez les mammifères inférieurs le réflexe fondamental et spécifique de la femelle – ne joue plus aucun rôle et devient inutile.*

En conclusion, chez les mammifères inférieurs, la copulation *innée* est la séquence cruciale du comportement de reproduction. Par contre, chez les hominidés, le comportement crucial permettant d'obtenir des renforcements érotiques est la stimulation mécanique *acquise* des zones les plus érogènes du corps (pénis/clitoris, vagin).

### Modalités de réalisation

Quelles sont les modalités de réalisation des activités sexuelles, qui correspondent le plus au fonctionnement de l'organisation biologique innée ?

Chez les mammifères inférieurs, l'érection, la lordose qui expose l'ouverture vaginale spécialement pour l'intromission et les poussées pelviennes, l'éjaculation, ainsi que les phéromones qui attirent la femelle vers le mâle et le mâle vers la femelle, sont des caractéristiques désignées spécifiquement pour la réalisation du coit vaginal *entre une femelle et un mâle*.

Chez les hominidés, la stimulation des zones érogènes pour obtenir du plaisir érotique et orgasmique peut se réaliser seul (masturbation), à deux, ou à plusieurs personnes. Et c'est ce qui est observé, puisque la masturbation est une activité très banale, pratiquées par environ 90% des adolescents et 60% des adolescentes (Langis & Germain, 2010), et le couple est le modèle dominant de la majorité des sociétés. De plus, *lorsque le contexte culturel le permet*, on observe des activités sexuelles de groupe, tels les banquets de l'Antiquité (Partridge, 2002).

### Variabilité du comportement

Quelle est la variabilité des activités sexuelles, en fonction de l'organisation biologique innée ?

Chez les mammifères inférieurs, l'organisation neurobiologique spécifique à la copulation hétérosexuelle, couplée au strict contrôle hormonal et phéromonal, ne peut engendrer qu'un comportement stéréotypé, et donc qu'une faible variabilité des activités sexuelles.

Par contre, chez les hominidés, la variabilité est très importante, puisque la stimulation des zones érogènes peut être obtenue par divers moyens (main, langue, pénis, sextoys ...), dans différentes positions (missionnaire, levrette, debout ...), et par différentes combinaisons de partenaires (seul, à deux, en groupe, avec une femme ou un homme, voire avec des animaux ...).

De plus, chez l'être humain, la variabilité érotique comportementale et psychique est démultipliée par les capacités cognitives. L'intellect, uniquement limité par sa capacité d'imagination, est à l'origine d'innombrables fantasmes sexuels dont la fonction première est d'accroître l'excitation et les plaisirs, tant romantiques qu'érotiques (Langis & Germain, 2010).

### Finalité du comportement

Quelle est la finalité des activités sexuelles, qui découle du fonctionnement de l'organisation biologique innée ?

Chez les mammifères inférieurs, avec le contrôle hormonal temporel, avec la reconnaissance du partenaire de sexe opposé grâce aux phéromones, avec l'organisation neurobiologique motrice spécifique à la copulation, et avec l'éjaculation dans le vagin à la période de maturité de l'ovule, on remarque une organisation comportementale innée qui amène les spermatozoïdes à proximité des ovules. Ce comportement aboutit à la fécondation, et sa finalité est donc la reproduction de l'espèce.

Par contre, chez les hominidés, le système "renforcement associé aux zones érogènes" induit des activités motrices de stimulation mécanique des zones les plus érogènes du corps. Physiologiquement, ces stimulations érotiques du pénis, du clitoris et du vagin aboutissent à l'orgasme, qui est le paroxysme du plaisir (Masters & Johnson, 1980). La finalité de ce comportement érotique semble donc être l'obtention du plaisir maximal. Et c'est ce qui est observé tant en situation écologique qu'en situation expérimentale. L'analyse des activités érotiques indique que les personnes pratiquent les activités « qui procurent les stimulations les plus intenses aux zones corporelles les plus érogènes (pénis/clitoris, vagin) » (Wunsch, 2007). De plus, on observe que les personnes recherchent des techniques spécifiques qui permettront de maximiser davantage les sensations érotiques et orgasmiques (voir par exemple Bodansky & Bodansky, 2002; et Taylor, 2002). Et si le contexte le permet, la maximalisation du plaisir érotique est réalisée par la sommation de plusieurs types de plaisirs, comme dans les banquets de l'Antiquité, habituellement acceptés, qui étaient une synthèse de tous les plaisirs intellectuels et physiques (Partridge, 2002 ; Salles, 2004).

Quant à la reproduction, indispensable à la survie de l'espèce, elle est ici une conséquence indirecte du comportement érotique, dans la mesure où la

recherche de la maximalisation du plaisir induit le développement d'une majorité d'activités stimulant les organes génitaux. Le coit vaginal reproducteur ne serait donc pas pratiqué en raison d'un "instinct" de reproduction, mais parce qu'il est une des activités qui procure le plus de plaisir (Wunsch, 2007).

À noter que si le plaisir érotique apparaît comme la finalité majeure, il n'est pas le seul but de la sexualité. Les émotions positives (amour, complicité, tendresse ...), la qualité de la relation avec le partenaire et le besoin d'être aimé sont également très importants (Wunsch, 2007). De plus, si la sexualité est instrumentalisée, les motifs de l'activité érotique peuvent alors être très divers : gains matériels, garder son partenaire, voire vengeance ... (Meston & Buss, 2007).

En conclusion, chez les mammifères inférieurs, la finalité du comportement sexuel est la reproduction de l'espèce. Par contre, chez les hominidés, la finalité du comportement érotique serait principalement la maximalisation du plaisir érotique et orgasmique.

### Analyse fonctionnelle

Quelles seraient les principales conclusions qui pourraient être formulées à partir de l'analyse fonctionnelle de l'organisation biologique innée des comportements sexuels ?

Chez les mammifères les plus simples, en schématisant et en simplifiant, on observe une succession de processus innés qui conduisent à la copulation hétérosexuelle. Les hormones contrôlent le comportement sexuel, pour qu'il se réalise à la saison propice ainsi qu'à la période de maturité de l'organisme et des gamètes (Fiske 2004 ; Sisk & Foster, 2004). Puis les mâles et les femelles émettent des phéromones qui les attirent (Roberts & al. 2010). Les stimuli olfactifs du mâle immobilisent la femelle et facilitent sa lordose. Enfin, lorsque le mâle est monté sur la femelle et que les animaux sont en contact physique, les stimuli corporels provoqués par chaque action constituent les stimuli déclencheurs de l'action réflexe suivante (Balthazart & Fabre-Nys, 2001) : lordose (Kow & al. 2007), intromission et poussées pelviennes (Meisel & Sachs, 1994 ; Contreras & Agmo, 1993), éjaculation (Allard & al., 2005) et libération de l'ovule (Spies & al., 1997 ; More, 2006).

Même s'il existe quelques variations d'une espèce à l'autre (Morali & al., 2003), et même s'il n'existe qu'un "instinct partiel", c'est-à-dire que toutes les capacités nécessaires au comportement sexuel ne sont pas innées (Wunsch & Brenot, 2004 ; Wunsch, 2007 p13-43 ; Cooke & al., 2000 ; Spevack & al., 1973 ; Gruendel & Arnold, 1969 ; Turner & al., 1969 ; Missakian, 1969 ; Ward, 1992 ; Kendrick & al. 1998 ; Moore, 1992), on remarque néanmoins qu'il existe chez les mammifères inférieurs un véritable comportement de reproduction, *instinctuel*, dont la finalité est la survie de l'espèce.

Par contre, chez les hominidés, l'affaiblissement du contrôle hormonal temporel et l'altération du traitement olfactif des phéromones ont modifié le contrôle neurobiologique du comportement sexuel. Émancipé du contrôle hormonal, les renforcements érotiques sont devenus continuellement actifs et prépondérant, et seraient à l'origine des activités de stimulation des zones érogènes.

Mais plus encore, il semble que c'est tout le corps qui participe au développement du comportement érotique. En effet, on connaît au moins deux systèmes somatosensoriels associés aux processus de renforcement. Le premier, apparemment le plus général, est un système localisé dans la peau poilue du corps. Il est vraisemblablement constitué par des fibres à conduction lente et non myélinisées, qui proviennent du plexus de la racine des poils. Ces fibres répondent au tact léger et se projettent dans les régions limbiques, ce qui suggère que les contacts physiques non douloureux, comme les caresses, généreraient des émotions positives et agréables (Olausson & al., 2002 ; Wessberg & al., 2003 ; Olausson & al., 2008). Ce système serait responsable de la recherche du contact physique et expliquerait peut-être la raison pour laquelle les primates sont des animaux de contact. Le second système, plus spécifique, correspond aux zones érogènes. Ces zones sont constituées par du tissu muco-cutané, qui est un tissu de transition entre la peau externe et les muqueuses internes. Cette peau particulière est caractérisée par une moindre épaisseur du derme et les cellules sensorielles sont plus à proximité de l'épiderme que dans les autres types de peau (glabre ou poilue). Les zones érogènes constituées de tissu muco-cutané sont le pénis/clitoris, le prépuce, la partie externe de la vulve, la peau périnéale, les mamelons et les lèvres (Winkelmann, 1959 ; Cold & Taylor, 1999). Par ailleurs, l'importante érogénéité des zones érogènes génitales a été mise en évidence par les travaux de Masters & Johnson (1980) : à partir de l'observation et de la mesure de différents paramètres anatomiques et physiologiques, au cours de plus de 10.000 cycles de réponse sexuelle auprès de 694 hommes et femmes, ils ont montré que le pénis et le clitoris étaient les principales régions sources du plaisir sexuel.

On remarque donc l'existence d'une organisation neurobiologique de *renforcements somatosensoriels*, qui concerne quasiment l'ensemble du corps.

Cette organisation devrait donc induire des activités de stimulation de tout le corps, avec une gradation depuis des zones procurant des sensations agréables (tête, torse ...), puis érotiques (lèvres ...) et jusqu'à intensément érotiques et orgasmiques (pénis, clitoris et vagin). Cette organisation neurobiologique impliquerait, *quel que soit le contexte environnemental*, que chaque personne découvrirait obligatoirement, très tôt dans son développement, la nature hédonique des stimulations corporelles. Les personnes cherchieraient alors à répéter ces situations agréables, et, sauf événements particuliers, les activités de stimulations du corps devraient finir par se focaliser sur les zones les plus érogènes. L'analyse fonctionnelle suggère qu'au sein de cette organisation neurobiologique spécifique, *le pénis / clitoris apparaît comme un attracteur*, permettant la focalisation des activités érotiques vers, entre autres, le coït vaginal qui permet la fécondation (voir Figure 2). Les résultats d'une expérimentation préliminaire semblent corroborer ce modèle (Wunsch, 2007).

Par ailleurs, s'il n'existe pas d'instinct sexuel chez les hominidés (Wunsch & Brenot, 2004 ; Wunsch, 2007 p13-43), et si la stimulation du corps et des zones érogènes dépend principalement des récompenses, alors cela signifie que le comportement érotique humain est appris, et appris essentiellement par conditionnements opérant avec un renforcement primaire sexuel (Agmo 2007).

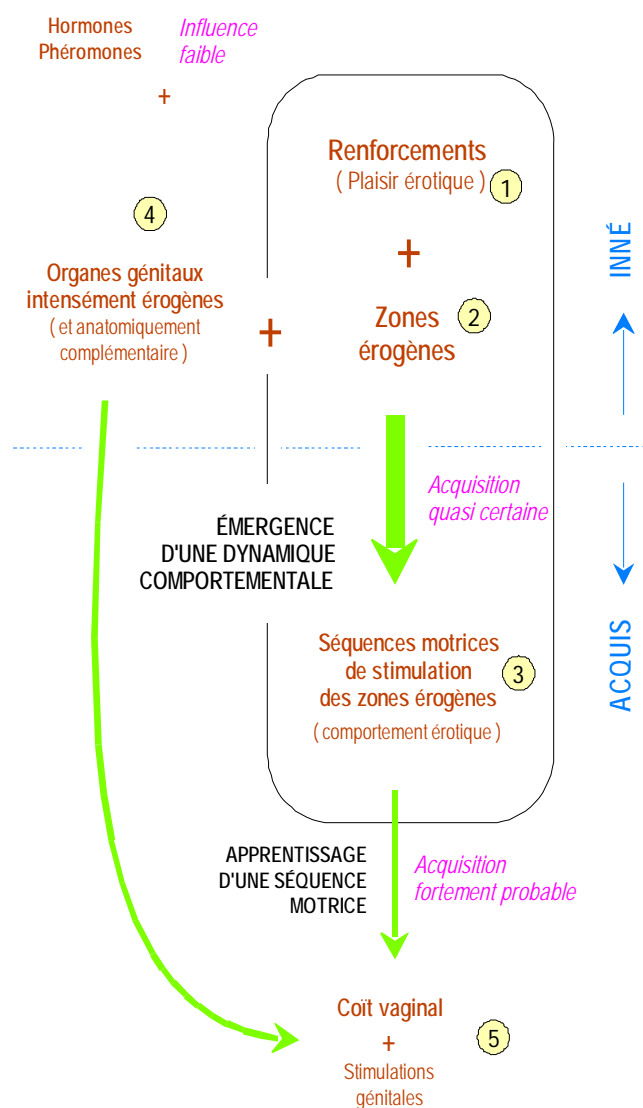


Figure 2 : Acquisition d'un comportement permettant la reproduction

**Émergence d'une dynamique comportementale : le comportement érotique.** L'association de deux facteurs biologiques innés, les processus de renforcement [1] avec les zones corporelles érogènes [2], crée un système fonctionnel. Ce système serait à l'origine de l'émergence d'un comportement érotique, caractérisé par la répétition des séquences motrices de stimulation des zones érogènes [3].

**Apprentissage d'une séquence motrice spécifique : le coït vaginal.** Durant le comportement érotique, au cours de la recherche de plaisirs physiques, l'existence d'organes génitaux complémentaires (pénis et vagin) ayant des zones hautement érogènes [4] serait une particularité qui induirait une forte probabilité que le coït vaginal devienne une des pratiques érotiques préférentielles [5].

Si ce modèle est globalement exact, cela signifierait que par conditionnement érotique de nombreux stimuli neutres pourraient devenir sexuels. *Théoriquement*, cette dynamique correspond à de la *pan-sexualité potentielle*, c'est-à-dire que quasiment tout, par conditionnements, peut potentiellement acquérir une valeur érotique. C'est ce que suggèrent par exemple des expériences de conditionnement réalisées pour comprendre l'origine des fétichismes (Rachman 1966). Mais, surtout, cette grande *potentialité* de la sexualité humaine est observée concrètement dans les différentes sociétés humaines : de la chasteté aux orgies, en passant par la sexualité avec d'autres espèces animales, la plupart des possibilités sexuelles existent ou ont existé (Ford & Beach, 1965 ; Marshall & Suggs, 1971 ; Kinsey, 1948 ; Partridge, 2002 ; Cantarella, 2002 ; Salles, 2004, Miletski, 2002).

Par ailleurs, dans ce modèle, le coït vaginal est réalisé d'une manière indirecte. Ce qui signifie que la fonction fondamentale de reproduction serait réalisée chez l'Homme par une organisation biologique dont le but n'est pas la reproduction. On observerait ainsi un début de dissociation entre la sexualité et la reproduction, dissociation qui deviendrait totale avec la contraception et la procréation artificielle.

Enfin, l'évolution du comportement sexuel des mammifères suggère, même si l'expérimentation animale est fondamentale pour comprendre le fonctionnement du système nerveux, qu'il conviendrait de ne pas extrapoler directement à l'être humain les résultats expérimentaux obtenus sur les mammifères inférieurs.

En conclusion, chez les mammifères inférieurs, on remarque une organisation biologique innée, *instinctuelle*, qui produit une dynamique comportementale correspondant à un *véritable comportement de reproduction*. Par contre, chez les hominidés, l'organisation biologique innée "renforcement associé aux zones érogènes" serait à l'origine de l'apprentissage d'un comportement érotique qui serait, *potentiellement*, pan-sexuel.

## Implications du modèle érotique

Quelles sont les implications de l'existence d'un comportement érotique spécifique aux hominidés ?

La principale implication serait la nécessité de réexaminer le modèle de référence actuel de la sexualité humaine, celui qui est présenté dans les ouvrages spécialisés récents (voir Levay & Baldwin 2009 ; Langis & Germain, 2010 ; Westheimer & Lopater 2005). Car ce modèle de référence a été élaboré, du XIX<sup>e</sup> au XX<sup>e</sup> siècle, à partir d'anciennes théories sexologiques (voir par exemple Krafft-Ebing, 1882) et à partir de la théorie psycho-analytique freudienne, qui, bien qu'actuellement remise en cause (Grunbaum, 1996 ; Meyer & al., 2010), est encore influente en France et en Argentine. Mais surtout, ce modèle a été élaboré à partir d'études psychologiques et sociologiques et qui reflètent essentiellement *les mœurs culturelles en usage en Occident*, et à partir des données scientifiques provenant majoritairement d'études éthologiques ou neurobiologiques *du comportement de reproduction des oiseaux ou des mammifères inférieurs*.

Le tableau 2 présente les principales différences qui existent entre le modèle actuel et le nouveau modèle de la sexualité humaine.

### Niveau psychologique - Motivation psychique

Quels seraient les facteurs innés ou primordiaux à l'origine de la motivation sexuelle chez l'être humain ?

La pulsion sexuelle (ou motivation, ou drive ...) a souvent été pensée comme *innée*. Pour Krafft-Ebing, elle provenait de l'instinct (Krafft-Ebing, 1882), pour Freud de la libido, (mais cette dernière provenait également de l'instinct - Freud, 1998). Actuellement, elle proviendrait pour certains auteurs soit des phéromones (Nicoli & Nicoli 1995 ; Vincent 2004), soit, pour de nombreux neurobiologistes, surtout des gènes ou des hormones (Pfaff & al., 2009).

Dans le modèle érotique, la motivation psychique, principalement *apprise*, proviendrait de l'intégration de nombreux facteurs (Langis & Germain, 2010, fig. 11.1), mais les renforcements érotiques seraient le facteur initial et majeur (cf. les sections "Motivation" et "Préférences sexuelles").

### Ontogenèse - Développement

Quels seraient les caractéristiques clés du développement du comportement sexuel humain ?

Le modèle actuel de la sexualité humaine suppose une durée du développement qui est longue et complexe. Il faut une quinzaine d'année pour atteindre la maturation physiologique, à la puberté, puis quelques années supplémentaires sont nécessaires pour atteindre la maturation psychologique. De plus, il existerait des phénomènes développementaux qui sont spécifiques au développement sexuel (maturation de la sexualité grâce à la puberté, stades

sexuels psycho-affectifs, résolution de "complexes" d'oedipe ou de castration ...), et la maturation cognitive serait nécessaire à l'expression adulte de la sexualité.

Mais quelle est la validité de ce modèle ? Les résultats scientifiques d'études sur les poissons, les oiseaux ou les rongeurs sont-ils directement extrapolables à l'être humain ? Les enquêtes psychologiques et sociologiques décrivent-elles la réalité de la sexualité humaine, ou bien ne sont-elles valables que pour l'époque et la société d'où elles proviennent ? Les études de Bancroft (2008) ou de Larsson & Svedin (2002) sur le développement de la sexualité auraient-elles donné les mêmes résultats si elles avaient été réalisées dans des sociétés très différentes des sociétés occidentales : par exemple dans la communauté irlandaise extrêmement répressive d'Inis Beag (Messenger, 1971), chez les Marquisiens en Océanie (Suggs, 1966), ou chez les Pilagás en Argentine, où « il n'existe aucune prohibition sur les activités sexuelles infantiles » ce qui explique que « l'intérêt des enfants Pilagás pour le sexe est fort et constant » (Henry & Henry, 1974) ? Les grandes enquêtes récentes (Laumann & al., 1994 ; Bajos & al., 2008) auraient-elles abouti aux mêmes conclusions si elles avaient été conduites dans l'Inde du Kama-Sutra, dans l'Antiquité Gréco-Romaine de la bisexualité (Cantarella, 2002) et des banquets (Salles, 2004 ; Partridge, 2002), ou dans les sociétés où la sexualité avec des animaux est culturellement acceptée (Ford & Beach, 1965 ; Miletsky, 2002) ?

Contrairement aux modèles actuels, la puberté correspondrait essentiellement à la maturation physiologique de l'appareil reproducteur. Le comportement érotique pourrait se développer dès la maturation du système moteur, vers 2-3 ans, bien avant les effets hormonaux et phéromonaux de la puberté (cf. les sections "Hormones et neuromédiateurs" et "Signaux innés"). Et c'est l'activité érotique qui serait le facteur principal à l'origine du développement du comportement érotique, puis des émotions érotiques, et enfin des représentations dites "sexuelles".

En effet, le cerveau est en partie structuré par les informations provenant des systèmes sensoriels. Expérimentalement, en inversant les projections corticales du système visuel vers le système auditif, on observe que les aires auditives présentent des activités de type visuel, ce qui démontre un effet "instructif" des sensations sur le développement du cortex (Sur & Rubenstein, 2005). Ainsi, d'une manière similaire au développement des autres capacités ou comportements (sensorialité, motricité, langage ...), les activités érotiques

concrètes et les effets sensoriels de ces activités seraient un facteur important du développement sexuel (Yates, 2004).

Par ailleurs, les émotions et la cognition ne seraient pas des facteurs initiateurs du développement du comportement érotique. Ce serait au contraire les activités et les sensations érotiques qui structureraient les émotions et les cognitions.

*En synthèse, le développement du comportement érotique et de la sexualité serait principalement influencé par des facteurs affectifs internes (les effets émotionnels des activités et des sensations érotiques) et des facteurs affectifs externes (les actions et réactions émotionnelles de l'entourage).*

Plus précisément concernant les facteurs affectifs externes, durant son développement, l'enfant puis l'adolescent reçoit des personnes de son entourage des messages sur la sexualité. Ces interactions sociales génèrent des émotions et des affects qui vont façonner sa future sexualité d'adulte. Par exemple, des parents en colère peuvent punir (humiliation) et frapper (douleur) un enfant surpris dans un jeu homosexuel. Un(e) adolescent(e), avec un(e) camarade qui lui manifeste de l'attention et de l'amour, peut ressentir de la tendresse, de la complicité et des plaisirs intenses, ressentir un amour romantique et être fier de sa performance ...

Les messages sur la sexualité, variables en fonction des contextes sociaux et culturels, induisent des émotions et des affects plus intellectualisés, comme la culpabilité ou l'image de soi. Par exemple, un(e) adolescent(e) peut se percevoir comme "normal(e)" car il/elle sait que ses activités hétérosexuelles sont valorisées par son entourage et sa culture. Dans certaines sociétés, une jeune femme peut ressentir une intense culpabilité car elle n'est plus vierge avant son mariage et qu'ainsi elle a "souillé" l'honneur de sa famille ...

De la naissance à l'âge adulte, tous ces milliers de vécus affectifs particuliers façonnent, par conditionnements émotionnels, les réactions émotionnelles de chaque personne face aux activités érotiques et à la sexualité.

Quant aux activités cognitives, sous l'influence du contexte culturel et des vécus émotionnels, elles vont être à l'origine du développement d'élaborations intellectuelles plus ou moins complexes (croyances, règles, morales ...), qui vont ensuite rétroagir sur les activités érotiques (obligations, interdits, tabous ...). (cf. la section "cognition").

Sexualité humaine		Ancien paradigme basé sur comportement de reproduction & théories psycho-analytiques		Nouveau paradigme basé sur comportement érotique	
		PSYCHOLOGIE			
	Motivation psychique		Pulsion sexuelle innée		Motivation érotique acquise
ONTOGENESE	Développement		Durée longue : > 15 ans (maturation après puberté) Développement sexuel particulier, différent des autres développements Dominante cognitive		Durée brève : < 5 ans (maturation vers 3-4 ans) Développement sexuel similaire aux autres développements Dominante émotionnelle
PATHOLOGIE	Référent normalité / troubles santé / maladie		Écart à la fonction de reproduction - Entre personnes de même sexe - Activités non reproductrices (orogénitales, anales, masturbation, ...) - Entre personnes impubères - Entre races/espèces différentes		Écart à la fonction hédonique (ou dysfonction des processus de renforcement) - Excès des renforcements = Hyper-sexualité - Défaut des renforcements = Hypo-, a- sexualité - Dysfonctionnement = Addiction sexuelle - Dyshédonie par : 1) Émotions négatives 2) Ignorances, ou Croyances dysfonctionnelles

## Pathologie - Référent santé / maladie

Quels seraient les modèles de références qui permettraient de distinguer la normalité de la pathologie sexuelle ?

Depuis le début de la sexologie moderne, au XIX<sup>e</sup> siècle, l'évaluation de la normalité sexuelle humaine a été basée sur les modèles de la sexualité animale et de l'instinct de reproduction. Même si ces référents n'étaient pas toujours énoncés clairement, c'est la fonction de reproduction qui permettait de distinguer la normalité de la pathologie sexuelle. Tout écart à cette normalité, c'est-à-dire toutes les activités qui ne permettaient pas la reproduction (masturbation ; sodomie ; activités oro-génitales, entre personnes impubères, de même sexe ou de races/espèces différentes ...) étaient pathologiques (Krafft-Ebing, 1882). Et ce modèle est encore influent de nos jours (Wolpe, 2004).

Dans le nouveau modèle, c'est la fonction hédonique, ou plus précisément les processus de renforcement, qui seraient le référent de la normalité. C'est-à-dire vraisemblablement qu'un développement et/ou une activité minimale des renforcements érotiques entraînerait un état d'hypo-, voire d'a-sexualité, tandis qu'au contraire un développement et/ou une activité maximale des renforcements induirait de l'hypersexualité. Un exemple de faible développement des processus érotiques serait l'anorgasmie primaire des femmes qui n'ont pas eu suffisamment d'activités autoérotiques durant l'enfance (Zwang, 2004). Un exemple extrême d'absence de développement et/ou d'activité des renforcements érotiques serait les femmes de la tribu So, en Ouganda, qui ont des rapports sexuels *douloureux* uniquement pour avoir des enfants (Allgeier & Allgeier, 1992). À l'autre extrémité du continuum, un exemple extrême d'hypersexualité sont les jeunes enfants ayant vécus d'intenses activités sexuelles. Leur érotisme est tellement développé que la sexualité devient « un principe central et organisateur de leur développement » (Yates, 1990, 1987). Enfin, un exemple de dysfonctionnement des renforcements érotiques serait l'addiction ou la dépendance sexuelle (Reynaud, 2004 ; Southern, 2008), qui correspondrait à une dynamique relativement similaire aux addictions aux drogues (Frohman et al., 2010 a & b ; Pitchers et al., 2010b), avec probablement des caractéristiques biologiques anormales du système de récompense (mutation d'une enzyme, altération de la régulation des récepteurs, développement anormal des connexions neurales ... – pour un exemple, voir Salomon et al., 2005).

Les autres troubles ou problèmes de la sexualité (dysfonctions sexuelles, IST, conjugopathie, violences sexuelles ...) dépendraient de facteurs *non sexuels* (maladies organiques, agression, asocialité, défaut d'éducation sexuelle ...) et ne pourraient être résolus qu'en prenant en compte leurs causes réelles et non par des actions centrées sur le comportement érotique (Wunsch & Brenot, 2005a, 2005c).

En particulier, dans ce modèle où l'essentiel de la sexualité humaine est appris, la majorité des troubles sexuels proviendrait d'une difficulté à exprimer, à vivre et à ressentir le plaisir et le bien-être sexuel (dyshédonie). Ces troubles proviendraient soit, au niveau émotionnel, de conditionnements, d'inhibitions et d'états affectifs négatifs (vaginisme, dégoût, agression, culpabilisation, honte, peur de l'échec ...), soit, au niveau cognitif, d'ignorances ou de croyances dysfonctionnelles (représentations corporelles erronées, stéréotypes, idéalisation ...). Le rôle de l'éducation sexuelle dans la prévention des troubles sexuels apparaît ici comme crucial (Beltrand, 2007).

## Conclusion

En synthèse de toutes ces données et analyses présentées dans cet article, on constate au cours de l'évolution un transfert graduel du contrôle du comportement sexuel : des signaux olfactifs vers les signaux somatosensoriels, ainsi que des hormones et des phéromones vers les renforcements et la cognition.

Le véritable "comportement de reproduction" des mammifères les plus simples, principalement *inné*, deviendrait *graduellement* chez les hominidés un "comportement érotique", *acquis*, qui pourrait, *potentiellement*, être d'une très grande variabilité.

Ce modèle *multifactoriel*, où l'importance des différents facteurs biologiques est variable en fonction des espèces, permettrait d'expliquer les variations des comportements sexuels des mammifères. Pour l'être humain, le modèle du "comportement érotique" serait *le moins mauvais modèle qu'il est aujourd'hui possible de proposer* et qui permettrait d'expliquer toute la diversité des sexualités observées, tant dans l'Histoire que dans les différentes sociétés humaines.

## Remerciements

L'auteur remercie les chercheurs et cliniciens Anders Agmo, Jacques Balthazard, Catherine Vidal and Christian Richard-Foy pour leur aide dans l'amélioration de cet article.

## Références

- AGMO Anders : Functional and dysfunctional sexual behavior : a synthesis of neuroscience and comparative psychology • Elsevier 2007
- AGMO Anders. Sexual motivation - an inquiry into events determining the occurrence of sexual behavior • Behavioural Brain Research, 105(1):129-150, 1999
- AGMO Anders, BERENFELD R. Reinforcing properties of ejaculation in the male rat : role of opioids and dopamine • Behavioral Neuroscience, 104(1):177-182, 1990
- AGMO Anders, GOMEZ M. Sexual reinforcement is blocked by infusion of naloxone into the medial preoptic area • Behavioral Neuroscience, 107(5):812-818, 1993
- ALEANDRI V., SPINA V., MORINI A. The pineal gland and reproduction • Hum. Reprod. Update., 2(3):225-235, 1996
- ALLARD J., TRUITT W. A., MCKENNA K. E., COOLEN L. M. Spinal cord control of ejaculation • World J. Urol., 23(2):119-126, 2005
- ALLGEIER Albert Richard, ALLGEIER Elisabeth Rice : Sexualité humaine • De Boeck Université 1992
- BAGEMIHLE Bruce. Biological Exuberance. Animal homosexuality and natural diversity • St Martin's Press, 2000
- Bailey J.D., Anderson L.H., Schillo K.K. Effects of novel females and stage of the estrous cycle on sexual behavior in mature beef bulls. J. Anim Sci., 83(3):613-624, 2005
- BAILEY N. W., ZUK M. Same-sex sexual behavior and evolution • Trends Ecol. Evol., 24(8):439-446, 2009
- Bajos N, Bozon B, Beltzer N et l'équipe CSF, Enquête sur la sexualité en France. Pratiques, genre et santé. La Découverte, 2008.
- BALTHAZART J., FABRE-NYS C. Le comportement sexuel • in THIBAUT C., LEVASSEUR M.-C. (Eds). La reproduction chez les mammifères et l'Homme • INRA Ellipse, 2(27):611-637, 2001
- Balthazard J., Taziaux M. The underestimated role of olfaction in avian reproduction? Behavioural Brain Research, 200(2):248-259, 2009
- BANCROFT John. Normal sexual development • in BARBAREE H. E., MARSHALL W. L. (Eds). The juvenile sex offender • (2):19-57, 2008
- BATESON P. P., ROSE S. P., HORN G. Imprinting: lasting effects on uracil incorporation into chick brain • Science, 181(99):576-578, 1973
- Bell, A.P., Weinberg, M.S. and Hammersmith, S.K. Sexual preference. Its development in men and women. Indiana University Press: Bloomington, 1981
- BELTRAND L. Le rôle de l'éducation sexuelle dans la prévention des troubles sexuels. in LOPES P., POUDAT F.X. Manuel de sexologie, Masson 2007
- Bem D.J. Exotic becomes erotic: interpreting the biological correlates of sexual orientation. Arch. Sex Behav., 29(6):531-548, 2000
- BERGLUND H., LINDSTROM P., SAVIC I. Brain response to putative pheromones in lesbian women • Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 103(21):8269-8274, 2006
- Berridge K.C., Kringelbach M.L. Affective neuroscience of pleasure: reward in humans and animals. Psychopharmacology (Berl), 199(3):457-480, 2008
- Berridge K.C., Robinson T.E., Aldridge J.W. Dissecting components of reward: 'liking', 'wanting', and learning. Curr. Opin. Pharmacol., 9(1):65-73, 2009
- BEYER C., HOFFMAN K. L., GONZALEZ-FLORES O. Neuroendocrine regulation of estrous behavior in the rabbit: similarities and differences with the rat • Hormones and Behavior, 52(1):2-11, 2007
- Blanchard R. Quantitative and theoretical analyses of the relation between older brothers and homosexuality in men. Journal of Theoretical Biology, 230(2):173-187, 2004
- Bocklandt S., Vilain E. Sex differences in brain and behavior: hormones versus genes. Adv. Genet., 59:245-266, 2007
- Bodansky, S., Bodansky, V. (2002). *The illustrated guide to extended massive orgasm*. Hunter House Publishers.
- BOEHM U., ZOU Z., BUCK L. B. Feedback loops link odor and pheromone signaling with reproduction • Cell, 123(4):683-695, 2005
- Boul L., Hallam-Jones R., Wylie K.R. Sexual pleasure and motivation. Journal of Sex and Marital Therapy, 35(1):25-39, 2009
- Bozon M. Les significations sociales des actes sexuels. Actes de la recherche en sciences sociales, 128:3-23, 1999
- BREEDLOVE S. M., ROSENZWEIG Mark R, WATSON Neil V. Biological Psychology. An introduction to behavioral, cognitive, and clinical neuroscience • Sinauer Associates, Fifth edition, 2007
- BRENNAN P. A., KENDRICK K. M. Mammalian social odours: attraction and individual recognition • Philos. Trans. R. Soc. Lond B Biol. Sci., 361(1476):2061-2078, 2006
- BRENNAN P. A., ZUFALL F. Pheromonal communication in vertebrates • Nature, 444(7117):308-315, 2006
- BROUSSIN Bernard, BRENOT Philippe. Orgasme in utero ? • Sexologies, 21(5):15-16, 1996
- BROUSSIN Bernard, BRENOT Philippe. Existe-t-il une sexualité du fœtus ? Fertilité, contraception, sexualité, Nov, 23/11:696-698, 1995
- BRUCE H. M. An exteroceptive block to pregnancy in the mouse • Nature, 184:105, 1959
- Buisson O., Folds P., Jannini E., Mimoun S. Coitus as revealed by ultrasound in one volunteer couple. J. Sex Med., 2010
- CAGGIULA A. R. Analysis of the copulation-reward properties of posterior hypothalamic stimulation in male rats • J. Comp Physiol Psychol., 70(3):399-412, 1970
- CAGGIULA A. R., HOEBEL B. G. "Copulation-reward site" in the posterior hypothalamus • Science, 153(741):1284-1285, 1966
- Camacho F.J., Portillo W., Quintero-Enriquez O., Paredes R.G. Reward value of intrusions and morphine in male rats evaluated by conditioned place preference. Physiology & Behavior, 98(5):602-607, 2009
- Cantarella E. Bisexuality in the ancient world. Yale University Press, 2nd edition, 2002
- CIUMAS C., LINDEN Hirschberg A., SAVIC I. High fetal testosterone and sexually dimorphic cerebral networks in females • Cerebral Cortex, 19(5):1167-1174, 2009
- Cold C.J., Taylor J.R. The prepuce. BJU. Int., 83 Suppl 1:34-44, 1999

- COMARR A.E., GUNDERSON B.B. Sexual function in traumatic paraplegia and quadriplegia, *Am. J. Nurs.*, 75, 250-255, 1975
- Connell R.W. Masculinities in recent world history. *Theory and society*, 22:597-623, 1993
- CONSTANTINE Larry L., MARTINSON Floyd M., (Ed) : *Children and sex : new findings, new perspectives* • Little, Brown and Co, Boston, 1981
- CONTRERAS J. L., AGMO A. Sensory control of the male rat's copulatory thrusting patterns • *Behav. Neural Biol.*, 60(3):234-240, 1993
- COOKE B. M., CHOWANADISAI W., BREEDLOVE S. M. Post-weaning social isolation of male rats reduces the volume of the medial amygdala and leads to deficits in adult sexual behavior • *Behavioural Brain Research*, 117(1-2):107-113, 2000
- COOLEN L. M. Neural control of ejaculation • *J. Comp Neurol.*, 493(1):39-45, 2005
- CRAWFORD L. L., HOLLOWAY Kevin S., DOMJAN Michael. The nature of sexual reinforcement • *J. Exp. Anal. Behav.*, 60(1):55-66, 1993
- CUTLER W. B., FRIEDMANN E., MCCOY N. L. Pheromonal influences on sociosexual behavior in men • *Archives of Sexual Behavior*, 27(1):1-13, 1998
- DE WAAL Frans : *De la réconciliation chez les primates* • Flammarion 1992
- DE WAAL Frans B. M. Sociosexual behavior used for tension regulation in all age and sex combinations among Bonobos • Springer-Verlag, 1990
- Decter R.M., Furness P.D., III, Nguyen T.A., McGowan M., Laudermilch C., Telenko A. Reproductive understanding, sexual functioning and testosterone levels in men with spina bifida. *J. Urol.*, 157(4):1466-1468, 1997
- DEFOLIART Gene. Insects as human food. *Crop Protection*, 11(5):395-399, 1992
- DENTON Michael. *Evolution : une théorie en crise* • Flammarion 1992
- Dewsbury, D.A. (1981). Effects of novelty on copulatory behavior: The Coolidge effect and related phenomena. *Psychol Bull* 89, 464-482
- DIAMOND M. Sexual behavior in pre contact Hawai'i : a sexological ethnography • *Revista Española del Pacífico*, 16:37-58, 2004
- DIXSON Alan F. *Primate Sexuality: Comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and human beings*, Oxford University Press, 2009
- Dorner S. Sexual interest and activity in adolescents with spina bifida. *J. Child Psychol. Psychiatry*, 18(3):229-237, 1977
- DREHER J. C., SCHMIDT P. J., KOHN P., FURMAN D., RUBINOW D., BERMAN K. F. Menstrual cycle phase modulates reward-related neural function in women • *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(7):2465-2470, 2007
- DU J., HULL E. M. Effects of testosterone on neuronal nitric oxide synthase and tyrosine hydroxylase • *Brain Research*, 836(1-2):90-98, 1999
- DULAC C., TORELLO A. T. Molecular detection of pheromone signals in mammals: from genes to behaviour • *Nat. Rev. Neurosci.*, 4(7):551-562, 2003
- FERRERO David M., LIBERLES S. D. The secret codes of mammalian scents • *WIREs Systems Biology and Medicine*, 2:23-33, 2010
- FERRIS C. F., KULKARNI P., SULLIVAN J. M., Jr., HARDER J. A., MESSENGER T. L., FEBO M. Pup suckling is more rewarding than cocaine: evidence from functional magnetic resonance imaging and three-dimensional *computational* analysis • *The Journal of Neuroscience*, 25(1):149-156, 2005
- FERVEUR Jean-François, SAVARI Fabrice, O'KANE Cahir, SUREAU Gilles, GREENSPAN Ralph, JALLON Jean-Marc, Genetic feminization of pheromones and its behavioral consequences in *Drosophila* males, *Science*, 276:1555-1558, 1997
- FISKE Brian. The sexual brain • *Nature Neuroscience*, 7(10):1029, 2004
- FOIDART A., LEGROS J.J., BALTHAZART J. : Les phéromones humaines : vestige animal ou réalité non reconnue • *Revue médicale de Liège*, 49/12:662-680, 1994
- FOLDES P., BUISSON O. The clitoral complex: a dynamic sonographic study • *J. Sex Med.*, 6(5):1223-1231, 2009
- FORD Clellan S., BEACH Frank A. : *Patterns of sexual behavior* • Methuen & Co, London, 1965
- FRASNELLI J., LUNDSTROM J. N., BOYLE J. A., KATSARKAS A., JONES-GOTMAN M. The vomeronasal organ is not involved in the perception of endogenous odors • *Human Brain Mapping*, 2010
- FREUD Sigmund. *Oeuvres complètes* • PUF, 1998
- Frohman K.S., Pitchers K.K., Balfour M.E., Coolen L.M. (a) Mixing pleasures: review of the effects of drugs on sex behavior in humans and animal models. *Hormones and Behavior*, 58(1):149-162, 2010
- Frohman K.S., Wiskerke J., Wise R.A., Lehman M.N., Coolen L.M. (b) Methamphetamine acts on subpopulations of neurons regulating sexual behavior in male rats. *Neuroscience*, 166(3):771-784, 2010
- GAGNON John. *Les scripts de la sexualité. Essais sur les origines culturelles du désir* • Payot, 2008
- GANDELMAN R. : Gonadal hormone and sensory function • *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 7:1-18, 1983
- GILAD Y., MAN O., PAABO S., LANCET D. Human specific loss of olfactory receptor genes • *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(6):3324-3327, 2003
- GIORGI G., SICCARDI M. Ultrasonographic observation of a female fetus' sexual behavior in utero • *Am. J. Obstet. Gynecol.*, 175(3 Pt 1):753, 1996
- GIROLAMI L., BIELERT C. Female perineal swelling and its effects on male sexual arousal: an apparent sexual releaser in the chacma baboon (*Papio ursinus*) • *Int. J. Primatol.*, 8:651-666, 1987
- GIULIANO F., RAMPIN O. Neural control of erection • *Physiology & Behavior*, 83(2):189-201, 2004
- GIULIANO F., TOSTAIN J., ROSSI D. Testosterone and male sexuality: basic research and clinical data • *Prog. Urol.*, 14(5):783-790, 2004
- GONZALEZ-FLORES O., BEYER C., LIMA-HERNANDEZ F. J., GOMORA-ARRATI P., GOMEZ-CAMARILLO M. A., HOFFMAN K., ETGEN A. M. Facilitation of estrous behavior by vaginal cervical stimulation in female rats involves alpha1-adrenergic receptor activation of the nitric oxide pathway • *Behavioural Brain Research*, 176(2):237-243, 2007
- GOULD Stephen Jay. *La Structure de la théorie de l'évolution (The Structure of Evolutionary Theory)*, 2002. Gallimard, 2006
- GRAMMER K., FINK B., NEAVE N. Human pheromones and sexual attraction • *Eur. J. Obstet. Gynecol. Reprod. Biol.*, 118(2):135-142, 2005
- GROSSER B. I., MONTI-BLOCH L., JENNINGS-WHITE C., BERLINER D. L. Behavioral and electrophysiological effects of androstadienone, a human pheromone • *Psychoneuroendocrinology*, 25(3):289-299, 2000
- GRUENDEL A. D., ARNOLD W. J. Effects of early social deprivation on reproductive behavior of male rats • *J. Comp Physiol Psychol.*, 67(1):123-128, 1969
- GRUNBAUM Adolf : *Les fondements de la psychanalyse* • PUF 1996
- GRUS W. E., ZHANG J. Distinct evolutionary patterns between chemoreceptors of 2 vertebrate olfactory systems and the differential tuning hypothesis • *Mol. Biol. Evol.*, 25(8):1593-1601, 2008
- HAGA S., HATTORI T., SATO T., SATO K., MATSUDA S., KOBAYAKAWA R., SAKANO H., YOSHIHARA Y., KIKUSUI T., TOUHARA K. The male mouse pheromone ESP1 enhances female sexual receptive behaviour through a specific vomeronasal receptor • *Nature*, 466(7302):118-122, 2010
- HARDY K. R. An appetitional theory of sexual motivation • *Psychol. Rev.*, 71:1-18, 1964
- HART B.L. Alteration of quantitative aspects of sexual reflexes in spinal male dogs by testosterone. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 66, 726-730, 1968
- HASHIMOTO Chie. Context and development of sexual behavior of wild bonobos (pan paniscus) at Wamba, Zaire • *International Journal of Primatology*, 18(1):1-21, 1997
- HAYS W.S.T. Human pheromones: have they been demonstrated? • *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54:89-97, 2003
- HEINROTH O. *Beitrag zur Biologie, insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden* • *Verhandlungen des internationale Ornithologenkongresses*, Berlin, 1911
- HENRY Jules, HENRY Zunia. *Doll play of Pilaga indian children* • First Vintage Books Edition, 1974
- HERNANDEZ-GONZALEZ M., GUEVARA M. A., AGMO A. Motivational influences on the degree and direction of sexual attraction • *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1129:61-87, 2008
- HOLSTEGE G., GEORGIADIS J. R., PAANS A. M., MEINERS L. C., VAN DER GRAAF F. H., REINDERS A. A. Brain activation during human male ejaculation • *The Journal of Neuroscience*, 23(27):9185-9193, 2003
- HURST J. L. Female recognition and assessment of males through scent • *Behavioural Brain Research*, 200(2):295-303, 2009
- INSEL Thomas R., YOUNG Larry, WANG Xuoxin : *Molecular aspects of monogamy* • *Ann N Y Acad Sci*, 807:302-316, 1997
- JACOB François. *Evolution and tinkering* • *Science*, 196:1161-1166, 1977
- JACOB François. *Le jeu des possibles* • Fayard, 1981
- JACOB S., GARCIA S., HAYREH D., MCCLINTOCK M. K. (a) Psychological effects of musky compounds: comparison of androstadienone with androstenol and muscone • *Horm. Behav.*, 42(3):274-283, 2002
- JACOB S., MCCLINTOCK M. K., ZELANO B., OBER C. (b) Paternally inherited HLA alleles are associated with women's choice of male odor • *Nat. Genet.*, 30(2):175-179, 2002
- JOHANSSON B. G., JONES T. M. The role of chemical communication in mate choice • *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 82(2):265-289, 2007
- Katz J.N. *The invention of heterosexuality*. Penguin books, 1995
- Keller M., Douhard Q., Baum M.J., 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*, 31(8):753-762, 2006
- KELLER A., ZHUANG H., CHI Q., VOSSHALL L. B., MATSUNAMI H. Genetic variation in a human odorant receptor alters odour perception • *Nature*, 449(7161):468-472, 2007
- KELLER M., BAKKER J. Special issue (12 articles) : Pheromonal communication in higher vertebrates and its implication for reproductive function • *Behavioural Brain Research*, 200(2):237-358, 2009
- KELLER M., BAUM M. J., BROCK O., BRENNAN P. A., BAKKER J. The main and the accessory olfactory systems interact in the control of mate recognition and sexual behavior • *Behavioural Brain Research*, 200(2):268-276, 2009
- KENDRICK K. M., HINTON M. R., ATKINS K., HAUPT M. A., SKINNER J. D. Mothers determine sexual preferences • *Nature*, 395(6699):229-230, 1998
- Keverne E.B., Martel F.L., Nevison C.M. Primate brain evolution: genetic and functional considerations. *Proc. Biol. Sci.*, 263(1371):689-696, 1996
- KIMCHI T., XU J., DULAC C. A functional circuit underlying male sexual behaviour in the female mouse brain • *Nature*, 448(7157):1009-1014, 2007
- KINSEY Alfred C., POMEROY Wardell B., MARTIN Clyde E. *Le comportement sexuel de l'homme. Rayonnement de la pensée*, 1948
- KIPPIN T. E., CAIN S. W., PFAUS J. G. Estrous odors and sexually conditioned neutral odors activate separate neural pathways in the male rat • *Neuroscience*, 117(4):971-979, 2003
- KOBAYAKAWA K., KOBAYAKAWA R., MATSUMOTO H., OKA Y., IMAI T., IKAWA M., OKABE M., IKEDA T., ITOHARA S., KIKUSUI T., MORI K., SAKANO H. Innate versus learned odour processing in the mouse olfactory bulb • *Nature*, 450(7169):503-508, 2007
- Kolb B., Whishaw I.Q. *An introduction to brain and behavior*. Worth Publishers, 2nd edition, 2006
- KOW L. M., FLOREA C., SCHWANZEL-FUKUDA M., DEVIDZE N., KAMI Kia H., LEE A., ZHOU J., MACLAUGHLIN D., DONAHOE P., PFAFF D. Development of a sexually differentiated behavior [lordosis] and its underlying CNS arousal functions • *Curr. Top. Dev. Biol.*, 79:37-59, 2007
- KOW L. M., PFAFF D. W. Mapping of neural and signal transduction pathways for lordosis in the search for estrogen actions on the central nervous system • *Behavioural Brain Research*, 92(2):169-180, 1998
- KOYANAGI T., HORIMOTO N., NAKANO H. REM sleep determined using in utero penile tumescence in the human fetus at term • *Biology of the Neonate*, 60 Suppl 1:30-35, 1991
- KRAFFT-EBING Richard. *Psychopathia sexualis* (1882). Agora, 1999
- KRINGELBACH M. L., BERRIDGE K. C. (Eds). *Pleasures of the brain* • Oxford University Press, 2009
- KUPIEC Jean-Jacques, SONIGO Pierre : *Ni Dieu ni gène : pour une autre théorie de l'hérédité* • Seuil 2000
- LANGIS Pierre, GERMAIN Bernard. *La sexualité humaine* • De Boeck, 2010
- LANGLOIS, J.H., ROGGMAN, L.A., MUSSELMAN, L. What is average and what is not average about attractive faces? *Psychological Science* 5, 214-220, 1994
- Lanuza E., Novejarque A., Martínez-Ricos J., Martínez-Hernández J., Agustín-Pavón C., Martínez-García F. Sexual pheromones and the evolution of the reward system of the brain: the chemosensory function of the amygdala. *Brain Research Bulletin*, 75(2-4):460-466, 2008

- Larsson, I., Svedin, C.G. Sexual experiences in childhood: Young adults' recollections. *Arch Sex Behav.* 31(3):263-73, 2002
- Lassmann J., Garibay G.F., Melchionni J.B., Pasquariello P.S., Jr., Snyder H.M., III. Sexual function in adult patients with spina bifida and its impact on quality of life. *J. Urol.*, 178(4 Pt 2):1611-1614, 2007
- Laumann E, Gagnon JH, Michael RT, Michaels S. The social organization of sexuality: Sexual practices in the United States. University of Chicago Press, 1994
- LEE, S. van der, BOOT, L. M., *Acta Physiol. Pharmacol. Neer.*, 5, 213, 1956
- Leinders-Zufall T., Lane A.P., Puche A.C., Ma W., Novotny M.V., Shipley M.T., Zufall F. Ultrasensitive pheromone detection by mammalian vomeronasal neurons. *Nature*, 405(6788):792-796, 2000
- LEVAY S. A difference in hypothalamic structure between heterosexual and homosexual men • *Science*, 253(5023):1034-1037, 1991
- LEVAY Simon, BALDWIN Janice. *Human Sexuality* • Sinauer Associates, 3e edition, 2009
- LIBERLES S. D., BUCK L. B. A second class of chemosensory receptors in the olfactory epithelium • *Nature*, 442(7103):645-650, 2006
- Lim M.M., Wang Z., Olazabal D.E., Ren X., Terwilliger E.F., Young L.J. Enhanced partner preference in a promiscuous species by manipulating the expression of a single gene. *Nature*, 429(6993):754-757, 2004
- LIMAN E. R. Use it or lose it: molecular evolution of sensory signaling in primates • *Pflugers Arch.*, 453(2):125-131, 2006
- LORENZ Konrad : Der Kumpan in der Umwelt des Vogels • *J. Ornithol.*, 83:137-213, 1935
- Mahler S.V., Smith K.S., Berridge K.C. Endocannabinoid Hedonic Hotspot for Sensory Pleasure: Anandamide in Nucleus Accumbens Shell Enhances 'Liking' of a Sweet Reward. *Neuropsychopharmacology*, 2007
- MALINOWSKI Bronislaw : la vie sexuelle des sauvages du nord-ouest de la mélanésie (1923) • Petite bibliothèque Payot 1970
- MARSHALL Donald S, SUGGS Robert C. Human sexual behavior : Variations in the ethnographic spectrum, Basic Books, 1971
- Martin-Alguacil N., Pfaff D.W., Shelley D.N., Schober J.M. Clitoral sexual arousal: an immunocytochemical and innervation study of the clitoris. *BJU. Int.*, 101(11):1407-1413, 2008
- MARTINEZ-GARCIA F., MARTINEZ-RICOS J., AGUSTIN-PAVON C., MARTINEZ-HERNANDEZ J., NOVEJARQUE A., LANUZA E. Refining the dual olfactory hypothesis: pheromone reward and odour experience • *Behavioural Brain Research*, 200(2):277-286, 2009
- Martinez-Hernandez J., Lanuza E., Martinez-Garcia F. Selective dopaminergic lesions of the ventral tegmental area impair preference for sucrose but not for male sexual pheromones in female mice. *Eur. J. Neurosci.*, 24(3):885-893, 2006
- MARTINEZ-RICOS J., AGUSTIN-PAVON C., LANUZA E., MARTINEZ-GARCIA F. Role of the vomeronasal system in intersexual attraction in female mice • *Neuroscience*, 153(2):383-395, 2008
- MARTINSON Floyd M. : The sexual life of children • Bergin & Garvey, 1994
- MASTERS William H., JOHNSON Virginia E. : Human sexual response (1966) • Bantam Books 1980
- MCCLINTOCK M. K. Menstrual synchrony and suppression • *Nature*, 229(5282):244-245, 1971
- McCOY N. L., PITINO L. Pheromonal influences on sociosexual behavior in young women • *Physiology & Behavior*, 75(3):367-375, 2002
- MEISEL Robert L., SACHS Benjamin D. : The physiology of male sexual behavior • in KNOBIL Ernest, NEILL Jimmy D. : The physiology of reproduction • Raven Press, 2nd edition, 1994
- MEIZNER I. Sonographic observation of in utero fetal "masturbation" • *Journal of Ultrasound in Medicine*, 6(2):111, 1987
- MEREDITH Michael : Sensory processing in the main and accessory olfactory systems : comparisons and contrasts • *Journal of steroid biochemistry and molecular biology*, 39/4B:601-614, 1991
- Messenger John C. Sex and Repression in an Irish Folk Community. in Marshall DS and Suggs RC, eds., *Human Sexual Behavior: Variations in the Ethnographic Spectrum*. Basic Books, New York, 1971
- Meston C.M., Buss D.M. Why humans have sex. *Archives of Sexual Behavior*, 36(4):477-507, 2007
- MEYER Catherine (Ed). *Le livre noir de la psychanalyse* • Les Arènes, 2010
- MILETSKI Hani. *Understanding bestiality and zoophilia* • East-West Publishing, 2002
- Miller, G. F., Tybur, J., & Jordan, B. Ovulatory cycle effects on tip earnings by lap-dancers: Economic evidence for human estrus? *Evolution and Human Behavior*, 28:375-381, 2007
- MISSAKIAN E. A. Reproductive behavior of socially deprived male rhesus monkeys (Macaca mulatta) • *J. Comp Physiol Psychol.*, 69(3):403-407, 1969
- 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.*, 21(8):2186-2198, 2005
- MONCHO-BOGANI J., LANUZA E., HERNANDEZ A., NOVEJARQUE A., MARTINEZ-GARCIA F. Attractive properties of sexual pheromones in mice: innate or learned? • *Physiology & Behavior*, 77(1):167-176, 2002
- MOORE C. L. The role of maternal stimulation in the development of sexual behavior and its neural basis • *Annals of the New York Academy of Sciences*, 662:160-177, 1992
- MORALI G., ASUNCION PIA Soto M., LUIS Contreras J., ARTEAGA M., GONZALEZ-VIDAL M. D., BEYER C. Detailed analysis of the male copulatory motor pattern in mammals: hormonal bases • *Scandinavian Journal of Psychology*, 44(3):279-288, 2003
- MORE L. Mouse major urinary proteins trigger ovulation via the vomeronasal organ • *Chem. Senses*, 31(5):393-401, 2006
- NEUMANN I. D. The advantage of social living: brain neuropeptides mediate the beneficial consequences of sex and motherhood • *Frontiers in Neuroendocrinology*, 30(4):483-496, 2009
- NICOLI R.M., NICOLI J.M. : *Biochimie de l'éros* • *Contracept. Fertil. Sex.*, 23/2:137-144, 1995
- O'CONNELL H. E., DELANCEY J. O. Clitoral anatomy in nulliparous, healthy, premenopausal volunteers using unenhanced magnetic resonance imaging • *The Journal of Urology*, 173(6):2060-2063, 2005
- OLAUSSON H., LAMARRE Y., BACKLUND H., MORIN C., WALLIN B. G., STARCK G., EKHMOLM S., STRIGO I., WORSLEY K., VALLBO A. B., BUSHNELL M. C. Unmyelinated tactile afferents signal touch and project to insular cortex • *Nature Neuroscience*, 5(9):900-904, 2002
- OLAUSSON H., WESSBERG J., MORRISON I., MCGLONE F., VALLBO A. The neurophysiology of unmyelinated tactile afferents • *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 2008
- OLDENBURGER W. P., EVERITT B. J., DE JONGE F. H. Conditioned place preference induced by sexual interaction in female rats • *Hormones and Behavior*, 26(2):214-228, 1992
- OLDS, J., & MILNER, P. (1954). Positive reinforcement produced by electrical stimulation of the septal area and other regions of rat brain. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 47, 419-427
- Overgoor M.L., Kon M., Cohen-Kettenis P.T., Stribos S.A., de B.N., de Jong T.P. Neurological bypass for sensory innervation of the penis in patients with spina bifida. *The Journal of Urology*, 176(3):1086-1090, 2006
- PANDI-PERUMAL S. R., SRINIVASAN V., MAESTRONI G. J., CARDINALI D. P., PÖEGGELER B., HARDELAND R. Melatonin: Nature's most versatile biological signal? • *FEBS J.*, 273(13):2813-2838, 2006
- PANKEVICH D. E., CHERRY J. A., BAUM M. J. Effect of vomeronasal organ removal from male mice on their preference for and neural Fos responses to female urinary odors • *Behavioral Neuroscience*, 120(4):925-936, 2006
- Parada M., Chamas L., Censi S., Coria-Avila G., Pfau J.G. Clitoral stimulation induces conditioned place preference and Fos activation in the rat. *Hormones and Behavior*, 57(2):112-118, 2010
- PAREDES R. G. Evaluating the neurobiology of sexual reward • *ILAR. J.*, 50(1):15-27, 2009
- Paredes R.G., Agmo A. Has dopamine a physiological role in the control of sexual behavior ? A critical review of the evidence. *Progress in Neurobiology*, 73(3):179-226, 2004
- PAREDES R. G., ALONSO A. Sexual behavior regulated (paced) by the female induces conditioned place preference • *Behavioral Neuroscience*, 111(1):123-128, 1997
- PARTRIDGE Burgo. *A history of orgies* • Prion, 2002 (première publication 1958)
- PAWLOWSKI B. Loss of oestrus and concealed ovulation in human evolution: the case against the sexual-selection hypothesis. • *Curr Anthropol*, 40:257-275, 1999
- Pecina S., Berridge K.C. Hedonic hot spot in nucleus accumbens shell: where do mu-opioids cause increased hedonic impact of sweetness? *The Journal of Neuroscience*, 25(50):11777-11786, 2005
- PEDREIRA D. A., YAMASAKI A., CZERESNIA C. E. Fetal phallus 'erection' interfering with the sonographic determination of fetal gender in the first trimester • *Ultrasound in Obstetrics and Gynecology*, 18(4):402-404, 2001
- PFaff D. W., ARNOLD A. P., ETGEN A. M., FAHRBACH S. E., RUBIN R. T. (Eds). *Hormones, Brain and Behavior* • Academic Press, 2nd edition, 2009
- PFaff D., RIBEIRO A., MATTHEWS J., KOW L. M. Concepts and mechanisms of generalized central nervous system arousal • *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1129:11-25, 2008
- PFaff Donald W., SCHWARTZ-GIBLIN Susan, MACCARTHY Margaret M., KOW Lee-Ming : Cellular and molecular mechanisms of female reproductive behaviors • in KNOBIL Ernest, NEILL Jimmy D. : The physiology of reproduction • Raven Press, 2nd edition, 1994
- PFAUS J. G., KIPPIN T. E., CENTENO S. Conditioning and sexual behavior: a review • *Hormones and Behavior*, 40(2):291-321, 2001
- Pitchers K.K., Frohmader K.S., Vialou V., Mouzon E., Nestler E.J., Lehman M.N., Coolen L.M. (a) DeltaFosB in the nucleus accumbens is critical for reinforcing effects of sexual reward. *Genes Brain Behav.*, 2010
- Pitchers K.K., Balfour M.E., Lehman M.N., Richtand N.M., Yu L., Coolen L.M. (b) Neuroplasticity in the mesolimbic system induced by natural reward and subsequent reward abstinence. *Biological Psychiatry*, 67(9):872-879, 2010
- Platon. *Le banquet*. Flammarion, 2001
- Plaud J.J., Martini J.R. The respondent conditioning of male sexual arousal. *Behav. Modif.*, 23(2):254-268, 1999
- Plutarque. *De l'Amour*. Flammarion, 2005
- Rachman S, Sexual fetishism: an experimental analogue, *Psychological Record*, 16:293-295, 1966
- Rahman, Q., & Wilson, G.D. Born Gay? The psychobiology of human sexual orientation. *Personality and Individual Differences*, 34, 1337-1382, 2003
- Ramm S.A., Cheetham S.A., Hurst J.L. Encoding choosiness: female attraction requires prior physical contact with individual male scents in mice. *Proc. Biol. Sci.*, 275(1644):1727-1735, 2008
- RASMUSSEN L. E., LAZAR J., GREENWOOD D. R. Olfactory adventures of elephantine pheromones • *Biochem. Soc. Trans.*, 31(Pt 1):137-141, 2003
- RASMUSSEN L. E., LEE T. D., ROELOFS W. L., ZHANG A., DAVES G. D., Jr. Insect pheromone in elephants • *Nature*, 379(6567):684, 1996
- REMAGE-HEALEY L., BASS A. H. A rapid neuromodulatory role for steroid hormones in the control of reproductive behavior • *Brain Research*, 1126(1):27-35, 2006
- REYNAUD Michel. *L'amour est une drogue douce ... en général* • Robert Laffont, 2005
- ROBERTS S. A., SIMPSON D. M., ARMSTRONG S. D., DAVIDSON A. J., ROBERTSON D. H., MCLEAN L., BEYNON R. J., HURST J. L. Darcin: a male pheromone that stimulates female memory and sexual attraction to an individual male's odour • *BMC. Biol.*, 8(1):75, 2010
- SAKUMA Y. Neural substrates for sexual preference and motivation in the female and male rat • *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1129:55-60, 2008
- SALLES Catherine. *Les bas-fonds de l'Antiquité* • Petite Bibliothèque Payot, 2004
- SALOMON L., LANTERI C., GLOWINSKI J., TASSIN J. P. Behavioral sensitization to amphetamine results from an uncoupling between noradrenergic and serotonergic neurons • *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(19):7476-7481, 2006
- Santtila P., Mokros A., Hartwig M., Varjonen M., Jern P., Witting K., von der P.B., Sandnabba N.K. Childhood sexual interactions with other children are associated with lower preferred age of sexual partners including sexual interest in children in adulthood. *Psychiatry Research*, 175(1-2):154-159, 2010
- SAVIC I., BERGLUND H. Androstenol--a steroid derived odor activates the hypothalamus in women • *PLoS. One.*, 5(2):e8651, 2010

- SAVIC I., LINDSTROM P. PET and MRI show differences in cerebral asymmetry and functional connectivity between homo- and heterosexual subjects • Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105(27):9403-9408, 2008
- SAVIC I., BERGLUND H., LINDSTROM P. Brain response to putative pheromones in homosexual men • Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102(20):7356-7361, 2005
- SAVIC I., HEDEN-BLOMQUIST E., BERGLUND H. Pheromone signal transduction in humans: what can be learned from olfactory loss • Human Brain Mapping, 30(9):3057-3065, 2009
- SCHAAL B., COUREAUD G., LANGLOIS D., GINIES C., SEMON E., PERRIER G. Chemical and behavioural characterization of the rabbit mammary pheromone • Nature, 424(6944):68-72, 2003
- Shafik A., El S.O., Shafik A.A. Vaginal response to clitoral stimulation: identification of the clitorovaginal reflex. J. Reprod. Med., 53(2):111-116, 2008
- SHERER DM, EGGERS PC, WOODS JR, In-utero fetal penile erection, J Ultrasound Med. 9(6):371, 1990
- SHIROZU H., KOYANAGI T., TAKASHIMA T., HORIMOTO N., AKAZAWA K., NAKANO H. Penile tumescence in the human fetus at term--a preliminary report • Early Hum. Dev., 41(3):159-166, 1995
- SIGNORET Jean-Pierre : Comportement sexuel • Encyclopædia Universalis, version CD-ROM 12.0, 2006
- SIGUSCH V., SCHMIDT G. Teenage boys and girls in West Germany • The Journal of Sex Research, 9(2):107-123, 1973
- SIGUSCH V. On cultural transformations of sexuality and gender in recent decades • Ger Med. Sci., 2:Doc07, 2004
- SIMERLY R. B. Wired for reproduction: organization and development of sexually dimorphic circuits in the mammalian forebrain • Annu. Rev. Neurosci., 25:507-536, 2002
- SISK C. L., FOSTER D. L. The neural basis of puberty and adolescence • Nature Neuroscience, 7(10):1040-1047, 2004
- Smith K.S., Berridge K.C. Opioid limbic circuit for reward: interaction between hedonic hotspots of nucleus accumbens and ventral pallidum. The Journal of Neuroscience, 27(7):1594-1605, 2007
- Smith K.S., Tindell A.J., Aldridge J.W., Berridge K.C. Ventral pallidum roles in reward and motivation. Behavioural Brain Research, 196(2):155-167, 2009
- SOULIER Bernadette. Un amour comme tant d'autres ? Handicaps moteurs et sexualité • Association des paralysés de France, 2001
- Southern S. Treatment of compulsive cybersex behavior. Psychiatr. Clin. North Am., 31(4):697-712, 2008
- SPEVAK A. M., QUADAGNO D. M., KNOEPEL D. The effects of isolation on sexual and social behavior in the rat • Behav. Biol., 8(1):63-73, 1973
- SPIES H. G., PAU K. Y., YANG S. P. Coital and estrogen signals: a contrast in the preovulatory neuroendocrine networks of rabbits and rhesus monkeys • Biol. Reprod., 56(2):310-319, 1997
- SPITERI T., MUSATOV S., OGAWA S., RIBEIRO A., PFAFF D. W., AGMO A. Estrogen-induced sexual incentive motivation, proceptivity and receptivity depend on a functional estrogen receptor alpha in the ventromedial nucleus of the hypothalamus but not in the amygdala • Neuroendocrinology, 91(2):142-154, 2010
- STOWERS L., HOLY T. E., MEISTER M., DULAC C., KOENTGES G. Loss of sex discrimination and male-male aggression in mice deficient for TRP2 • Science, 295(5559):1493-1500, 2002
- SUGGS Robert C : Marquesan sexual behavior : an anthropological study of polynesian practices • Harcourt, Brace & World, 1966
- SUR M., RUBENSTEIN J. L. Patterning and plasticity of the cerebral cortex • Science, 310(5749):805-810, 2005
- SWANEY W. T., KEVERNE E. B. The evolution of pheromonal communication • Behavioural Brain Research, 200(2):239-247, 2009
- Taylor, P. (2002). Expanded orgasm. Sourcebooks Casablanca.
- Tenk C.M., Wilson H., Zhang Q., Pitchers K.K., Coolen L.M. Sexual reward in male rats: effects of sexual experience on conditioned place preferences associated with ejaculation and intronisms. Hormones and Behavior, 55(1):93-97, 2009
- THORNHILL R., GANGSTAD S. W. The scent of symmetry: A human sex pheromone that signals fitness • Evolution and human behavior, 20:175-201, 1999
- TIN L.G. L'Invention de la culture hétérosexuelle. Editions Autrement, 2008
- Tindell A.J., Smith K.S., Berridge K.C., Aldridge J.W. Dynamic computation of incentive salience: "wanting" what was never "liked". The Journal of Neuroscience, 29(39):12220-12228, 2009
- TOATES F. An integrative theoretical framework for understanding sexual motivation, arousal, and behavior • J. Sex Res., 46(2-3):168-193, 2009
- TURNER C. H., DAVENPORT R. K., ROGERS C. M. The effect of early deprivation on the social behavior of adolescent chimpanzees • The American journal of psychiatry, 125(11):1531-1536, 1969
- Ubeda-Banon I., Novejarque A., Mohedano-Moriano A., Pro-Sistiaga P., Insausti R., Martinez-Garcia F., Lanuza E., Martinez-Marcos A. Vomeronasal inputs to the rodent ventral striatum. Brain Research Bulletin, 75(2-4):467-473, 2008
- Van Wyk, P. H., & Geist, C. S. Psychosocial development of heterosexual, bisexual, and homosexual behavior. Archives of Sexual Behavior, 13, 505-544, 1984
- VANDENBERGH J. G. Male odor accelerates female sexual maturation in mice • Endocrinology, 84(3):658-660, 1969
- VASEY P. L., DUCKWORTH N. Sexual reward via vulvar, perineal, and anal stimulation: a proximate mechanism for female homosexual mounting in Japanese macaques • Archives of Sexual Behavior, 35(5):523-532, 2006
- VEYNE Paul. Sexe et pouvoir à Rome • Tallandier, 2005
- Vincent Lucy. Comment devient-on amoureux ? Odile Jacob, 2004
- WALLEN K., PARSONS W. A. Sexual behavior in same-sexed nonhuman primates: is it relevant to understanding human homosexuality? • Annu. Rev. Sex Res., 8:195-223, 1997
- WARD Ingeborg L. : Sexual behavior : the product of perinatal hormonal and prepubertal social factors • in GERAL Arnold A., MOLTZ Howard, WARD Ingeborg L. (Ed) : Sexual differentiation, vol 11, Handbook of behavioral neurobiology • Plenum Press, NY, 1992
- WEDEKIND C., SEEBECK T., BETTENS F., PAEPKE A. J. MHC-dependent mate preferences in humans • Proc. Biol. Sci., 260(1359):245-249, 1995
- Welsh M., MacLeod D.J., Walker M., Smith L.B., Sharpe R.M. Critical androgen-sensitive periods of rat penis and clitoris development. Int. J. Androl, 33(1):e144-e152, 2010
- WESSBERG J., OLAUSSON H., FERNSTROM K. W., VALLBO A. B. Receptive field properties of unmyelinated tactile afferents in the human skin • Journal of Neurophysiology, 89(3):1567-1575, 2003
- WESTHEIMER Ruth K., LOPATER Sanford. Human sexuality. A psychosocial perspective • Lippincott Williams & Wilkins, 2e edition, 2005
- WHITTEN M. K. Effect of exteroceptive factors on the oestrous cycle of mice • Nature, 180(4599):1436, 1957
- WILCOX A. J., BAIRD D. D., DUNSON D. B., MCCONNAUGHEY D. R., KESNER J. S., WEINBERG C. R. On the frequency of intercourse around ovulation: evidence for biological influences • Hum. Reprod., 19(7):1539-1543, 2004
- WILLIAMS C. L., PLEIL K. E. Toy story: why do monkey and human males prefer trucks? Comment on "Sex differences in rhesus monkey toy preferences parallel those of children" by Hassett, Siebert and Wallen • Hormones and Behavior, 54(3):355-358, 2008
- WINKELMANN R. K. The erogenous zones: their nerve supply and its significance • Mayo Clin. Proc., 34(2):39-47, 1959
- WINMAN A. Do perfume additives termed human pheromones warrant being termed pheromones? • Physiol Behav., 82(4):697-701, 2004
- Wolpe P.R. Ethics and social policy in research on the neuroscience of human sexuality. Nature Neuroscience, 7(10):1031-1033, 2004
- WOODSON James C. Including 'learned sexuality' in the organization of sexual behavior • Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 26(1):69-80, 2002
- WUNSCH Serge, BRENOT Philippe. Does a sexual instinct exist ? • Sexologies, 13(48):30-36, 2004
- WUNSCH Serge, BRENOT Philippe. (a) Sexualité : instinct ou apprentissage ? • Médecine Sexuelle, 1:12-21, 2005
- WUNSCH Serge, BRENOT Philippe. (b) Analyse des rapports entre structure biologique et sexualité • NeuroPsy News, 4(4):133-136, 2005
- WUNSCH Serge, BRENOT Philippe. (c) Un modèle synthétique des dysfonctions et pathologies sexuelles • NeuroPsy News, 4(5):162-165, 2005
- WUNSCH Serge. Rôle et importance des processus de renforcement dans l'apprentissage du comportement de reproduction chez l'homme • Thèse de doctorat, EPHE-Sorbonne, 2007
- WUNSCH Serge. (a) Evolution from mammals heterosexual reproductive behavior to human erotic bisexuality, Journal of bisexuality, 10(3):268-293, 2010
- WUNSCH Serge. (b) Sexualité humaine : l'importance cruciale du plaisir • Editions Universitaires Européennes, 2010
- WYATT T. D. Fifty years of pheromones • Nature, 457(7227):262-263, 2009
- WYSOCKI C. J., PRETI G. Pheromonal influences • Archives of Sexual Behavior, 27(6):627-634, 1998
- YATES Alayne. Biologic perspective on early erotic development • Child and Adolescent Psychiatric Clinics of North America, 13(3):479-496, 2004
- Yates A. Eroticized children . in PERRY M. E. (Ed). Handbook of sexuality (vol 7) : Childhood and adolescent sexuality. Elsevier Science, (18):325-334, 1990
- YATES Alayne. Psychological damage associated with extreme eroticisme in young children • Psychiatric Annals, 17:257-261, 1987
- YOON H., ENQUIST L. W., DULAC C. Olfactory inputs to hypothalamic neurons controlling reproduction and fertility • Cell, 123(4):669-682, 2005
- YOUNG J. M., MASSA H. F., HSU L., TRASK B. J. Extreme variability among mammalian V1R gene families • Genome Res., 20(1):10-18, 2010
- YOUNG J. M., TRASK B. J. V2R gene families degenerated in primates, dog and cow, but expanded in opossum • Trends Genet., 23(5):212-215, 2007
- Young L.J., Nilsen R., Waymire K.G., MacGregor G.R., Insel T.R. Increased affiliative response to vasopressin in mice expressing the V1a receptor from a monogamous vole. Nature, 400(6746):766-768, 1999
- YOUNG L. J., WANG Z. The neurobiology of pair bonding • Nature Neuroscience, 7(10):1048-1054, 2004
- ZHANG J., WEBB D. M. Evolutionary deterioration of the vomeronasal pheromone transduction pathway in catarrhine primates • Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 100(14):8337-8341, 2003
- ZWANG Gérard. Zone érogène. in BRENOT Philippe (Ed) - Dictionnaire de la sexualité humaine. L'Esprit du Temps, Bordeaux, 2004.