

Neurobiologie du désir et du plaisir

Introduction

Qu'est-ce que le plaisir et le désir sexuel ? Quels sont les facteurs biologiques, développementaux et culturels qui sont à leur origine ?

Langis & Germain (2010, cf. fig. 11.1) identifient plus d'une vingtaine de variables qui influencent le désir sexuel humain. Ces nombreuses influences expliqueraient la diversité des désirs et des comportements sexuels observés dans les différentes sociétés humaines (Ford & Beach 1966).

Mais quels sont les facteurs neurobiologiques les plus fondamentaux, innés, spécifiquement "sexuels", et qui seraient à l'origine du désir sexuel et de la diversité de ces désirs ?

Quels sont les rôles des hormones et des neurotransmetteurs ? Les hormones sexuelles sont souvent citées dans la littérature scientifique comme un facteur majeur de la sexualité. Mais comment agissent-elles sur le désir sexuel ? Par exemple, comment la testostérone induit-elle précisément le désir d'un partenaire de l'autre sexe ? Dans quelle structure 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 induit-elle le désir d'une activité spécifique, comme le baiser, la fellation, ou plus fondamental, le coït vaginal ? Sur quels centres moteurs (médullaires, mésencéphaliques ...) agit-elle pour provoquer et contrôler l'anulingus ?

Au niveau cellulaire et moléculaire, les effets des hormones sexuelles sur les neurones cibles peuvent être rapides (inférieurs à 30 min.) ou longs (plusieurs heures, le temps de la synthèse de nouvelles protéines). Ces effets, rapides ou longs, aboutissent à des modifications des synapses et des propriétés bioélectriques du neurone. Mais une fois les neurones cibles modifiés, comment ces modifications peuvent-elles produire un désir sexuel ? Et surtout, comment produire un désir sexuel particulier, par exemple pour un cunnilingus ou pour une masturbation réciproque ? Les hormones, à elles seules, permettent-elles d'expliquer la genèse d'un désir sexuel, qu'il soit général ou particulier ?

Pour répondre précisément à toutes ces questions, on constate qu'en plus des hormones, d'autres facteurs sont à prendre en compte. Et pour comprendre leur dynamique, il est nécessaire d'analyser l'architecture et les constituants du système nerveux d'une manière globale et à tous les niveaux d'organisation. Il faut prendre en compte les circuits olfactifs et moteurs, les réseaux spécialisés dans le traitement de l'information et la mémorisation, les émotions et le système de récompense, et toutes les différentes capacités d'apprentissages (sociaux et cognitifs, non associatifs, conditionnements ...). C'est par les interactions, à la fois avec l'environnement et entre les différents modules fonctionnels du système nerveux, qu'émergent le plaisir et surtout la diversité du désir sexuel humain.

Et toutes les données présentées dans ce chapitre suggèrent que c'est le système de récompense, associé aux zones érogènes, qui va être le facteur principal à l'origine du plaisir érotique, de la motivation sexuelle et de l'apprentissage d'une diversité de désirs sexuels. Comme aucune définition satisfaisante du désir sexuel ne fait actuellement consensus (Langis & Germain 2010), la motivation sexuelle est ici définie comme étant la composante basique du désir, produite par les circuits innés de la reproduction, et le désir sexuel est défini comme étant l'ensemble des forces, pulsions, poussées, appétits ..., innés ou appris, souvent perçus subjectivement, et qui mène aux activités sexuelles réelles ou fantasmées.

Même si actuellement tous les processus ne sont pas encore connus avec précision et qu'il existe des variations fonctionnelles d'une espèce à l'autre, il semble néanmoins possible de décrire la dynamique générale des principaux facteurs du désir sexuel. Les sections suivantes présentent d'abord les circuits innés à l'origine du comportement de reproduction des mammifères non-primates, car ces cir-

cuits induisent l'apprentissage d'une motivation hétérosexuelle à la copulation. Puis sont présentées, des rongeurs aux humains, les évolutions neurobiologiques qui expliquent l'apparition et l'apprentissage, à partir de la motivation sexuelle, d'une diversité de désirs. Enfin, la dernière section est consacrée au plaisir sexuel chez l'humain.

La motivation sexuelle chez les mammifères non primates

L'analyse de l'organisation neurobiologique du comportement de reproduction, chez les mammifères non-primates, suggère l'existence d'une dynamique fonctionnelle où la motivation sexuelle est spécifiquement guidée vers la copulation hétérosexuelle.

Les sections ci-dessous présentent d'abord l'organisation des circuits du comportement de reproduction, puis l'analyse fonctionnelle de ces structures qui sont à l'origine de la motivation sexuelle.

Organisation des circuits sexuels

Chez les mammifères non-primates (rongeurs, canidés, félinés ...) le comportement sexuel est spécifiquement organisé pour la fécondation : c'est un comportement de reproduction, où la copulation permet le dépôt du sperme dans le vagin. Cette copulation hétérosexuelle est contrôlée par plusieurs facteurs biologiques et environnementaux.

Les facteurs biologiques innés apparaissent comme déterminant pour le développement de la motivation et du comportement reproducteur. À noter qu'il existe un continuum entre l'inné et l'acquis : la plupart des facteurs proviennent de l'interaction entre l'organisme et l'environnement, mais certains facteurs sont complètement innés ou acquis (Kobayakawa & al. 2007 ; Moncho-Bogani & al. 2002).

Les hormones, les phéromones et les réflexes sexuels, ainsi que le système de récompense et la cognition, sont les principaux facteurs innés qui contrôlent la copulation et qui induisent l'apprentissage de la motivation sexuelle.

Circuit moteur inné -- Les réflexes sexuels

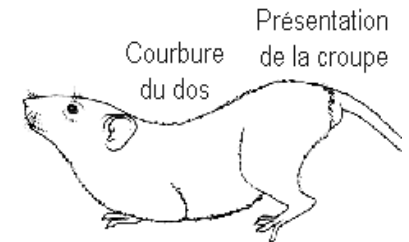
La copulation correspond à la partie finale du comportement de reproduction (phase consommatoire). Les différentes séquences de la copulation sont réalisées grâce à une succession de réflexes sexuels (moteurs, autonomes et neuroendocriniens) qui sont déclenchés par le contact physique. En simplifiant, les stimuli de chaque action déclenchent l'action réflexe suivante : la monte du mâle déclenche la lordose de la femelle, ce qui déclenche les poussées pelviennes du mâle, ce qui déclenche l'intromission, qui déclenche l'éjaculation.

À part la séquence de la monte du mâle qui est apprise (Gruendel & Arnold 1969 ; Ward 1992), tous les réflexes sexuels simples ou complexes des mâles et des femelles sont pour l'essentiel innés, ce qui permet la réalisation quasiment sans apprentissage de la copulation.

Figure 1 : La lordose de la femelle, chez le rat

La lordose est un réflexe moteur inné crucial pour la femelle. Il permet, par la courbure du dos, de bien présenter la région génitale au mâle, ce qui permet la pénétration vaginale.

Contrairement à la diversité des activités sexuelles humaines, les femelles non-primates n'expriment que le réflexe de lordose. Lors de l'oestrus (les "chaleurs"), les oestrogènes suppriment l'inhibition exercée par l'hypothalamus (figure 2 – Flanagan-Cato 2011). Ainsi, lorsque le mâle monte la femelle, les stimuli tactiles sur les flancs et la croupe déclenchent la contraction réflexe des muscles, ce qui provoque la courbure de la colonne vertébrale.



On remarque dans cette organisation neurobiologique précablée, et tout particulièrement pour la femelle, qu'une motivation spécifique à des séquences motrices sexuelles n'est pas nécessaire.

Circuit olfactif inné – Les phéromones sexuelles

Les circuits olfactifs sont impliqués dans la partie initiale du comportement reproducteur, et en particulier dans le développement de la motivation hétérosexuelle.

Dans la partie initiale du comportement de reproduction (phase motivationnelle ou appétitive), ce sont surtout les phéromones sexuelles qui jouent un rôle principal dans la reconnaissance du partenaire du sexe opposé (hétérosexualité), dans l'excitation sexuelle et dans le rapprochement physique des partenaires (Keller & Bakker 2009).

Les phéromones sexuelles peuvent être détectées au niveau de l'épithélium olfactif (Liberles & Buck 2006) ou de l'organe voméronasal (Isogai 2011), puis les signaux sont transmis respectivement dans les bulbes olfactifs accessoire et principal. De là, des connexions se projettent vers des structures centrales, cortex piriforme, amygdale et en particulier l'hypothalamus, qui est impliqué dans la régulation hormonale de la sexualité. En fonction des connaissances actuelles, c'est dans les bulbes olfactifs (Kang & al 2011) et dans les structures plus centrales (amygdale, hypothalamus ventromédian, noyau préoptique médian – Baum 2009) que l'information olfactive est traitée différemment en fonction du sexe.

Par rapport à la motivation sexuelle, il existe des relations anatomiques et fonctionnelles entre les systèmes olfactifs et le système de récompense (figure 2). Chez les rongeurs, l'amygdale médiale reçoit des afférences des deux systèmes olfactifs et projette des connexions directes et indirectes vers le système de récompense (Novejarque & al 2011). Fonctionnellement, le noyau accumbens est activé par des phéromones sexuelles (Wenkstern & al 1993). On observe que les phéromones sexuelles induisent des états affectifs positifs et des apprentissages par conditionnements (Martinez-Garcia & al 2009). De plus, on observe chez certaines espèces que des signaux olfactifs femelles provoquent des érections chez des mâles sexuellement naïfs (Sachs 1997), ce qui suggère que des phéromones sexuelles activent des circuits innés liant olfaction et excitation sexuelle. Toutes ces données suggèrent que certaines phéromones sont des stimulus sexuels inconditionnels (Lanuza & al. 2008).

En synthèse, on observe une organisation anatomique et fonctionnelle innée qui permet à certaines molécules d'activer des circuits olfactifs et cérébraux impliqués dans la discrimination du partenaire, l'excitation sexuelle, l'activation du système de récompense et des apprentissages par conditionnements. Malgré les inconnus et les différences entre espèces, cette analyse fonctionnelle suggère que les stimuli olfactifs phéromonaux sont un facteur important d'apprentissage de la motivation hétérosexuelle.

Système de récompense – L'origine principale du plaisir et du désir ?

Le système de récompense joue un rôle important dans de nombreux apprentissages chez tous les mammifères.

En simplifiant, le système de récompense provoque la répétition de l'action qui l'a activé (répétition de la copulation, répétition de la prise d'un aliment sucré, nouvelle consommation de drogue ...). L'activation de ce système équivaut à une "récompense" (ou du "plaisir" chez l'humain) et le mammifère est ainsi motivé à répéter l'action pour obtenir à nouveau la "récompense".

Historiquement, ce système a été découvert chez les rongeurs par les chercheurs James Olds et Peter Milner dans les années 1950, et a été étudié chez l'être humain par le psychiatre Robert Heath. Ces premières recherches ont permis d'identifier les principales structures de ce système : l'aire tegmentale ventrale, le noyau accumbens, le pallidum ventral, l'hypothalamus latéral, le septum et le cortex préfrontal, avec la dopamine comme principal neurotransmetteur (figure 2).

En fonction des connaissances actuelles, ce système de "récompense" a été subdivisé en trois composantes : affective, motivationnelle et cognitive (Berridge & al. 2009). En simplifiant :

- La composante affective ("liking") correspond aux renforcements (le "plaisir") provoqués par les "récompenses". Cette composante affective dépend d'un nombre limité de petites structures, appelées "hotspots" ou "points hédoniques", d'un volume d'environ 1 cm³, et localisées dans le

noyau parabrachial, le noyau accumbens et le pallidum ventral. Les opioïdes endogènes et les cannabinoïdes endogènes sont les principaux neurotransmetteurs. C'est cette composante qui serait impliquée dans le plaisir sexuel.

- La composante motivationnelle ("wanting") correspond à la motivation à obtenir la "récompense". Cette motivation dépend principalement du système dopaminergique de l'aire tegmentale ventrale. C'est cette composante qui serait impliquée dans la motivation sexuelle.
- La composante cognitive correspond aux traitements cognitifs relatifs aux "récompenses" (anticipation, prédiction, évaluation ...), ainsi qu'aux apprentissages et aux conditionnements induits par ces "récompenses". Cette composante dépend principalement du cortex préfrontal pour les traitements cognitifs et de l'amygdale pour les apprentissages et les conditionnements. C'est cette composante, entre autres, qui serait impliquée dans le développement des désirs humains.

Parallèlement à ce système de récompense (ou appétitif, ou de renforcement positif), il existe un système complémentaire aversif (ou de renforcement négatif). Ces systèmes de renforcements appétitifs ou aversifs sont des systèmes fonctionnels majeurs d'apprentissages (en particulier par conditionnements), qui permettent d'optimiser la réalisation des comportements vitaux. Ces systèmes sont indispensables à la survie, car ils motivent des actions ou des comportements adaptés, qui permettent de préserver l'individu et l'espèce (recherche de nourriture, reproduction, évitement des dangers ...). Ces systèmes existent dans toutes les grandes classes d'animaux, tels les poissons, les oiseaux et les mammifères, et ils sont fondamentaux pour le contrôle des comportements.

Ce contrôle des comportements par les récompenses a été vérifié expérimentalement (Talwar & al 2002). Les récompenses relatives à la reproduction sont contrôlées par les oestrogènes chez la femelle (Sakuma 2008 ; Ferris & al 2005). L'implication de ce système dans la sexualité est expérimentalement mise en évidence par l'observation physiologique d'afférences olfactives (Novejarque & al 2011) et somatosensorielles génitales (pénis et clitoris – Matsumoto & al 2012 ; Cibrian-Llanderal & al 2010), ainsi que d'effets sexuels : socialisation sexuelle (Trezza & al 2011), effets affectifs (Paredes 2009), conditionnements sexuels (Pfaus & al 2012), et effets motivationnels (Cibrian-Llanderal & al 2010).

Toutes ces données suggèrent que le système de récompense influence les comportements, est impliqué dans le plaisir, et qu'il est un système majeur permettant d'apprendre des motivations sexuelles.

Les hormones – Le facteur de contrôle et de régulation

Les hormones sont un facteur majeur du développement et du contrôle des comportements des mammifères. Comme ces molécules se diffusent dans tout l'organisme, elles peuvent ainsi, de manière simultanée et coordonnée, contrôler le développement (effets organisationnels) puis l'activité (effets activationnels) de nombreux processus et organes.

Les hormones, en interaction avec les gènes et l'environnement (McCarthy & Arnold 2011), contrôlent les aspects généraux de la reproduction : la différenciation de l'organisme en mâle et en femelle, le développement des appareils reproducteurs, puis à l'âge adulte, la coordination entre l'état physiologique et les comportements, et la réalisation de la copulation.

Par rapport au contrôle de la motivation et du comportement, les hormones provoquent en particulier une association, un couplage entre les activités sexuelles et la reproduction. La copulation et donc la fécondation ne sont généralement possibles qu'aux périodes les plus adaptées : lorsque l'appareil reproducteur est mature (contrôle pubertaire), lorsque la saison est propice (contrôle saisonnier) et lorsque les gamètes sont matures (contrôle oestral chez la femelle). Ce contrôle temporel optimise la reproduction en fonction de l'environnement naturel et de l'état interne de l'organisme (Malpoux 2001). En général, la motivation sexuelle est absente en dehors des périodes de rut (pour les espèces saisonnières) et d'oestrus.

La cognition

Quant aux processus cognitifs, leurs rôles sont secondaires chez les mammifères non primates. Ils servent à adapter le comportement sexuel à l'environnement, à l'améliorer par la mémorisation et l'évaluation des expériences sexuelles antérieures, et à moduler l'apprentissage de la motivation sexuelle.

Analyse fonctionnelle – Le développement de la motivation sexuelle

En fonction des données présentées dans les sections précédentes, quelle est l'origine de la motivation sexuelle chez les mammifères non-primates ? Peuvent-ils éprouver des désirs ?

Une analyse phylogénétique met en évidence une organisation générale similaire tant chez les insectes que chez les mammifères (fig. 1 dans Stowers & Logan 2010). En simplifiant, des signaux principalement olfactifs, spécifiques à chaque sexe, déclenchent des comportements élémentaires précablés dans le système nerveux (Tirindelli & al 2009), et qui deviennent ensuite plus complexes et mieux adaptés grâce aux apprentissages.

Chez les mammifères, cette organisation neurobiologique devient plus sophistiquée. En plus des modules olfactifs et moteurs, existent des modules motivationnels et de traitement de l'information (figure 2). Mais le principe fonctionnel général reste similaire.

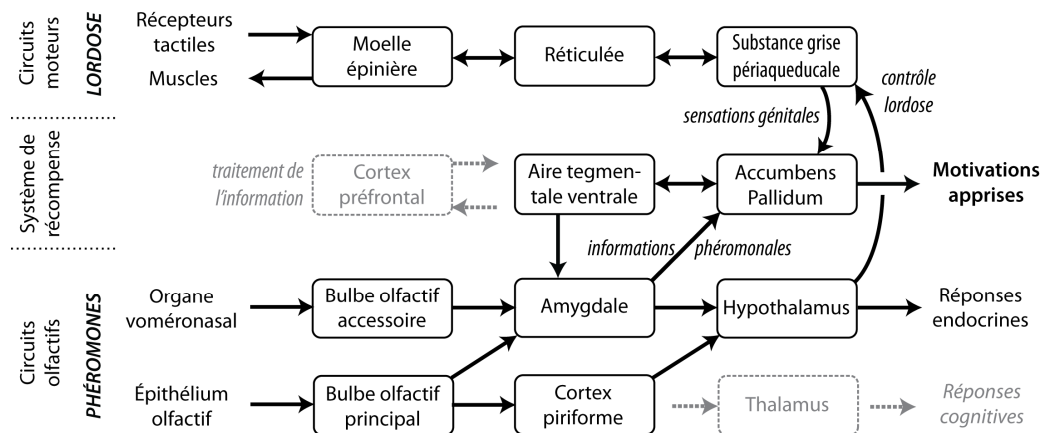


Figure 2 : Schéma simplifié des circuits innés du comportement de reproduction, chez les rongeurs femelles

Dans cette organisation fonctionnelle, l'essentiel de la motivation sexuelle serait apprise. En effet, en fonction des données actuellement connues et présentées dans les sections précédentes, si les séquences olfactives et motrices de la copulation sont pour la plupart innées, par contre, il est peu probable que la motivation sexuelle, elle, soit innée (voir les analyses détaillées dans Wunsch 2007, p13-48). Pour donner un exemple, une phéromone sexuelle pourrait activer chez le rongeur mâle un réseau cérébral où serait stocké une représentation cognitive innée de la monte de la femelle. L'activation de cette représentation provoquerait une motivation sexuelle innée à exécuter les séquences motrices correspondant à cette représentation. Mais la complexité de cette représentation cognitive implique qu'elle devrait être codée dans les régions les plus complexes du cerveau. Or actuellement on ne dispose d'aucune donnée permettant d'expliquer comment des gènes pourraient coder dans le néocortex les millions d'interconnexions hautement spécifiques nécessaires à la formation d'images

cognitives. En règle générale, plus un comportement ou une motivation sont complexes, abstraits et conceptuels, plus ils dépendraient des apprentissages.

Pour ces raisons, l'apprentissage de la motivation sexuelle est hautement probable. De surcroît, l'analyse neuroanatomique du système nerveux met en évidence qu'il existe des circuits innés spécialisés pour l'apprentissage de motivations et pour la réalisation du comportement de reproduction (cf. la section précédente "Organisation des circuits sexuels"). Même si actuellement on ne connaît pas en détail tous les mécanismes, il apparaît que les phéromones jouent généralement un rôle important dans l'initiation et le contrôle tant du comportement que de la motivation sexuelle. En résumé et en simplifiant, les signaux sexuels innés, c'est-à-dire les informations phéromonales et les sensations génitales (figure 2), activent la partie hédonique (liking - Berridge & al 2009) du système de récompense et provoquent divers apprentissages. Ainsi, la motivation sexuelle (wanting) peut s'acquérir progressivement au cours des jeux sexuels du développement (Ward 1992) puis des premières copulations. Après que l'animal sexuellement naïf a réalisé plusieurs copulations, différents signaux (visuels, auditifs, olfactifs non phéromonaux, etc.) deviennent par conditionnement des signaux sexuels motivants qui peuvent déclencher et influencer les copulations ultérieures (Pfaus & al 2012 ; Agmo 1999). 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 (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 sexuellement motivants, et le comportement de reproduction devient mature et optimisé.

On constate ainsi que l'excitation sexuelle, initialement déclenchée par une phéromone ou des stimulations génitales, devient progressivement un phénomène plus cognitif, une motivation, par la mémorisation, les conditionnements et l'intégration de toutes les activités, sensations et signaux concomitant aux situations sexuelles (Hernandez-Gonzalez & al 2008). Mais cette motivation cognitive ne serait pas assez élaborée chez les mammifères non-primates pour être qualifiée de désir.

Ce qui est remarquable, c'est que les récompenses sexuelles initiales sont généralement déclenchées par une structure olfactive innée (à base de récepteurs VR1, VR2 ou TAAR) qui détecte un signal olfactif spécifique (phéromone sexuelle, telle la darcin - Roberts & al 2010). Cette organisation neurobiologique fait que la récompense sexuelle initiale sera généralement activée par un congénère du sexe opposé. De cette manière, le développement et l'acquisition d'une motivation sexuelle plus cognitive et plus globale est guidée de manière innée vers un congénère de sexe opposé. Les phéromones déclenchent une suite d'événements induisant l'apprentissage d'une motivation hétérosexuelle.

À noter de plus, chez certaines espèces, qu'il existe d'autres processus innés qui renforcent indirectement l'orientation hétérosexuelle de la motivation. Par exemple, chez les souris mâles, des phéromones provoquent de l'agression inter-mâles (Chamero & al 2007), ce qui rend quasi impossible l'apprentissage de motivations homo- ou bi-sexuelles.

Apprentissage de motivations sexuelles pour des partenaires particuliers

De manière concomitante à l'apprentissage d'une motivation hétérosexuelle, des préférences pour certains partenaires sont également apprises. Ce sont principalement des stimuli inconditionnels olfactifs et somatiques génitaux qui induisent des associations avec des caractéristiques particulières, souvent olfactives, du partenaire de copulation (Roberts & al 2010).

Par exemple, chez les mammifères sociaux, le système de récompense est également impliquée dans l'attachement sexuel au partenaire (figure 3). Les études sur les campagnols ont montré, en simplifiant, que lors de la copulation les sensations génitales remontent au cerveau (via NTS et PAG – flèches noires épaisses), activent le système de récompense (Nacc) et libèrent de l'ocytocine (PVN vers NAcc et MeA). Les odeurs et les phéromones sexuelles perçues par le système olfactif (OB) activent l'amygdale (MeA), puis le système de récompense (flèches noires de MeA vers VP et LS) par l'intermédiaire de la vasopressine. L'activation simultanée de ces systèmes ferait que les odeurs du partenaire deviennent "agréables" et sont mémorisées (Young & Wang 2004). Les animaux sont alors "attachés", c'est-à-dire qu'ils recherchent et maintiennent la proximité physique pour – principalement – sentir leurs odeurs "agréables", car la perception de leurs odeurs induit la remémoration des récompenses antérieures. Par ces processus, la motivation hétérosexuelle devient préférentiellement orientée vers le partenaire de copulation.

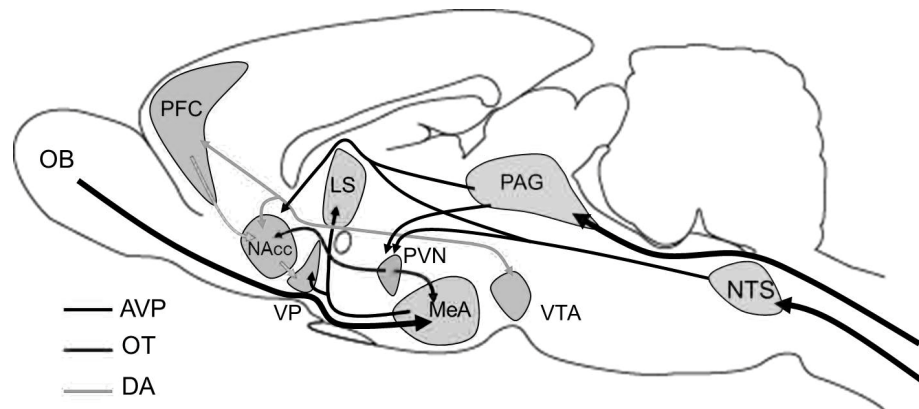


Figure 3 : L'attachement sexuel au partenaire, chez les rongeurs
 Légende : (LS) Septum latéral ; (MeA) Amygdale médiale ; (NAcc) Noyau accumbens ; (NTS) Noyau du tractus solitaire ; (OB) Bulbe olfactif ; (PAG) Aire périaqueducale ; (PFC) Cortex préfrontal ; (PVN) Noyau paraventriculaire ; (VP) Pallidum ventral ; (VTA) Aire tegmentale ventrale.
 [© Young & al. 2004]

De surcroît, d'autres apprentissages, mais non sexuels, sont également à l'origine de préférences pour certains partenaires. Au cours du développement, les récompenses induites par les jeux sociaux sont à l'origine, à l'âge adulte, de motivations hétérosexuelles préférentielles pour les anciens partenaires de jeux (Paredes-Ramos & al 2011).

On constate même, par l'étude de cas exceptionnels, que les apprentissages sont globalement plus importants que les facteurs innés, car des animaux élevés par une autre espèce manifestent à l'âge adulte une motivation sexuelle pour leur espèce adoptive (Kendrick & al 1998).

L'évolution de la motivation et du comportement de reproduction

Au cours de l'évolution des rongeurs jusqu'aux hominidés, on observe plusieurs modifications structurelles et fonctionnelles du système nerveux qui induisent des modifications du contrôle de la motivation et des comportements.

En raison de ces évolutions neurobiologiques, détaillées ci-après, la motivation sexuelle des mammifères évolue progressivement : motivation à la copulation hétérosexuelle chez les mammifères non-primates, puis motivation principalement érotique chez les hominidés, elle devient chez l'être humain une diversité de désirs influencés par les processus cognitifs et le contexte culturel.

Évolution du contrôle hormonal

Les hormones contrôlent la reproduction chez les mammifères non-primates, entre autres en couplant les activités sexuelles aux saisons propices (cycles saisonniers) et aux périodes où l'organisme est physiologiquement fécondable (puberté et cycles oestriques).

La principale évolution du contrôle hormonal est le découplage, la dissociation entre la physiologie de la reproduction et les activités sexuelles. Cette évolution est particulièrement visible chez les femelles (figure 4).

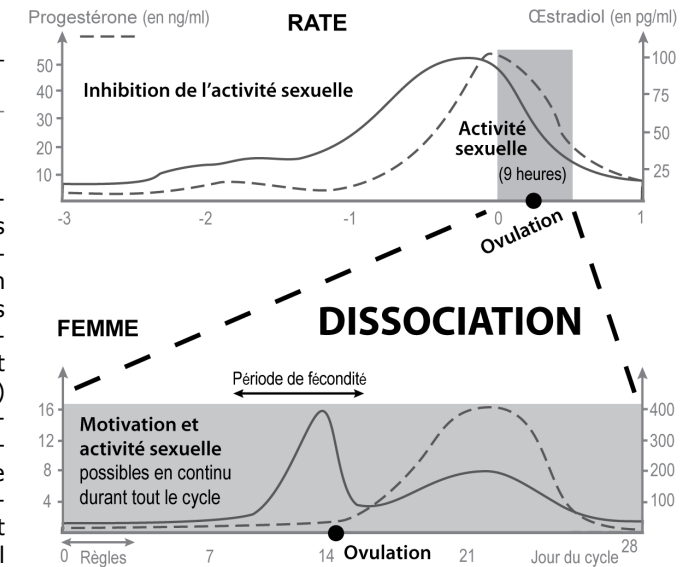
Figure 4 : Dissociation des activités sexuelles de la reproduction
 [© Wunsch. Adapté d'après Levasseur 2001]

Chez les femelles des mammifères non-hominidés les activités sexuelles dépendent de la concentration maximale des hormones (en particulier des œstrogènes). Les pics de concentrations d'œstrogènes déclenchent simultanément l'ovulation (effets physiologiques) et le comportement de reproduction (effets motivationnels et comportementaux), de telle sorte que la copulation est couplée à l'ovulation. Les activités sexuelles ne sont effectuées que lorsque l'appareil reproducteur est fécondable.

Mais graduellement, et surtout chez les hominidés (Furuichi 2011), les activités sexuelles deviennent indépendantes de la variation de concentration sanguine des hormones. Et chez la femme, les activités peuvent avoir lieu durant tout le cycle. Il n'existe plus d'inhibition comportementale. Contrairement aux mammifères non-primates, la sexualité humaine est devenue continue, et ne dépend plus du contrôle physiologique de la reproduction.

Néanmoins il est très important de noter que les hormones jouent toujours des rôles biologiques majeurs. Seuls certains effets hormonaux ont été modifiés. Chez l'humain, un taux hormonal minimal est toujours nécessaire (Bagatell & al 1994) et les variations de ce taux influencent encore, bien que faiblement, les activités sexuelles (Brown & al 2010 ; Foster & Roenneberg 2008).

En synthèse, au cours de l'évolution et de la corticalisation, les activités et la motivation sexuelle deviennent graduellement indépendantes des cycles hormonaux qui contrôlent la reproduction.



Évolution des systèmes olfactifs

La principale évolution relative à l'olfaction est l'altération chez les hominidés des gènes des systèmes olfactifs (Nei & al 2008). Environ 60 % des gènes olfactifs (OR) du système olfactif principal deviennent des pseudo-gènes. Et plus de 90% des gènes spécifiques à la détection des phéromones (TAAR, VR1, VR2 & TCPR2) sont altérés. En raison de ces altérations, l'olfaction, qui est un facteur majeur chez les mammifères non-primates, devient secondaire chez les hominidés (Swaney & Keverne 2009).

Chez l'être humain, on observe encore des effets olfactifs (Savick & Berglund 2010), mais qui seraient résiduels. En effet, les expérimentations scientifiques avec des phéromones ne mettent en évidence que des effets faibles, essentiellement physiologiques (comme la synchronisation du cycle menstruel) ou affectifs (Havlicek & al 2010), mais aucun effet comportemental (Winman 2004).

Par rapport à la motivation sexuelle, toutes ces données suggèrent que les principaux processus neurobiologiques de la répulsion (agression mâle-mâle chez certaines espèces) et surtout de l'attraction hétérosexuelle soient altérés et n'aient plus que des effets faibles. L'importance qualitative et quantitative de ces effets résiduels sur la motivation sexuelle reste encore à évaluer.

Évolution des réflexes sexuels

La principale évolution des réflexes sexuels provient, indirectement, de l'évolution des facteurs qui contrôlaient ces réflexes. La dissociation des activités sexuelles des cycles de la reproduction et l'altération de l'olfaction font que, chez les hominidés, les réflexes sexuels peuvent être déclenchés n'importe quand, dans de nombreuses situations sans aucun rapport avec la reproduction (l'exemple type est la masturbation). De plus, on constate la disparition fonctionnelle de la lordose, qui est le réflexe crucial de la femelle des mammifères non-primates.

Ces données suggèrent que le comportement sexuel des humains n'est quasiment plus instinctuel. En particulier chez la femme, l'activité sexuelle motrice n'est plus la position réflexe de lordose, déclenchée automatiquement par un stimuli sexuel tactile de l'homme. Le comportement sexuel humain ne dépend quasiment plus des cycles hormonaux (figure 4), des phéromones et des réflexes sexuels moteurs (figure 1).

De plus, de nouvelles activités non reproductrices apparaissent : masturbation, activités orogénitales, baiser ... Ces nouvelles activités sexuelles ne peuvent être expliquées par la mise en jeu des réflexes copulatoires innés. En effet, comment expliquer par exemple le baiser, qui n'est même pas une activité génitale, qui ne permet donc pas la fécondation, et qui surtout ne met en jeu aucun réflexe sexuel inné ? Par contre, toutes ces nouvelles activités non reproductrices correspondent à des activités de stimulation des zones érogènes. Et chez l'humain, elles procurent des sensations conscientes de plaisir sexuel, qui correspondent en simplifiant à l'activité du système de récompense.

En synthèse, par rapport à la motivation, les différentes activités sexuelles (à part les mouvements rythmiques du bassin de l'homme) ne dépendent plus de l'exécution de réflexes copulatoires innés, mais très probablement de motivations érotiques apprises. Chez l'humain, contrairement aux mammifères non-primates, les réflexes sexuels moteurs de la femme deviennent secondaires et il apparaît des motivations érotiques spécifiques pour des activités sexuelles particulières.

Évolution du système de récompense

La principale évolution du système de récompense est que ce système, associé aux zones érogènes, devient continuellement actif.

En raison de la dissociation des activités sexuelles des cycles de la reproduction, les récompenses sexuelles ne dépendent plus du contrôle physiologique de la reproduction. Chez les hominidés, et surtout chez l'humain, le système de récompense associé aux zones érogènes devient continuellement actif et les récompenses sexuelles peuvent être obtenues n'importe quand (par exemple n'importe quand par masturbation).

Pour cette raison principale, à laquelle s'ajoute la modification et l'altération des autres facteurs innés (en particulier olfactifs et moteurs), le système de récompense associé aux zones érogènes deviendrait le principal facteur à l'origine de l'apprentissage des motivations sexuelles (Wunsch 2007).

Évolution de la cognition

La principale évolution relative à la cognition est le développement majeur du néocortex et tout particulièrement du cortex préfrontal.

L'important développement chez l'Homme du néocortex permet le développement de processus cognitifs complexes : planification, abstraction, imagination, symbolisation ... Ces capacités cognitives complexes induisent l'évolution de la motivation sexuelle vers la diversité des désirs sexuels.

De plus, ces capacités intellectuelles sont à l'origine de l'élaboration de valeurs, de croyances et de morales, et ces éléments culturels modifient tant le développement que l'expression des comportements humains.

La culture influencerait la motivation et les désirs sexuels de manière indirecte, en créant des contextes sociaux qui modifient en profondeur les apprentissages sexuels (interdit ou liberté de la masturbation, valorisation de la pureté ou de l'amour libre, rétention ou diffusion d'informations sexuelles, limitation ou diversité des pratiques culturelles érotiques ...).

Conclusion

Le comportement de reproduction des mammifères non-primates est un comportement instinctuel contrôlé par les hormones et les phéromones, et correspond essentiellement au niveau moteur à l'exécution des réflexes copulatoires. La dissociation des activités sexuelles des cycles de la reproduction, l'altération de l'olfaction et la disparition fonctionnelle du réflexe de lordose rendent peu fonctionnel la majorité des processus innés de ce comportement de reproduction. Comme le système de récompense et les zones érogènes sont les seuls facteurs innés à ne pas être altérés au cours de l'évolution, il est probable qu'ils deviennent chez les hominidés le principal facteur neurobiologique du comportement et de la motivation sexuelle. De plus, chez l'Homme, les capacités cognitives complexes telles l'imagination et la symbolisation permettraient l'élaboration et l'apprentissage d'une diversité de désirs.

Le développement de la diversité des désirs sexuels humains

En fonction des données présentées dans les sections précédentes, et en particulier de l'importance du système de récompense associé aux zones érogènes, quel serait le développement le plus probable des désirs sexuels humains ?

Au niveau génétique et moléculaire, par rapport à la composante motivationnelle du système de récompense, l'existence de différents allèles codant les sous unités du récepteur dopaminergique D4 serait à l'origine de différences interpersonnelles dans le niveau d'excitation sexuelle et de désir (Ben Zion & al 2006).

Au niveau comportemental, comme la sexualité infantile est un sujet sensible, les études disponibles sont rares. Néanmoins, il semblerait que la vasocongestion des organes génitaux existe dès la 12^e semaine de gestation (Pedreira & al., 2001) et l'érection a été observée dès la 23^e 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 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). Ces données suggèrent que le développement de ce qui deviendra de la motivation sexuelle pourrait débiter avant la naissance.

Après la naissance, l'environnement humain et culturel – qui peut être très différents d'une société à l'autre (Ford & Beach 1965) – exerce une influence apparemment déterminante sur la motivation sexuelle. En simplifiant, dans les sociétés les plus sexuellement restrictives (exemple Messenger 1971), les activités autoérotiques et sexuelles sont empêchées, et, à l'âge adulte, la motivation sexuelle apparaît comme faible ou absente. Par exemple, les femmes So n'auraient des activités sexuelles, douloureuses, que pour avoir des enfants (Allgeier 1980). À l'autre extrémité du continuum, dans les sociétés où il n'existe quasiment pas de restrictions culturelles, on observe durant l'enfance des activités autoérotiques et sexuelles avec les pairs (Malinowski 1970, Marshall & Suggs 1971, Diamond 2004). Même avant la puberté et ses effets hormonaux, la motivation sexuelle y est décrite comme intense (Suggs 1966, Henry & Henry 1974). Des observations similaires ont été réalisées dans certains groupes culturels occidentaux dans les années libérales 1960-70 (Yates 1990). Les observations cliniques suggèrent que c'est le plaisir génital (c'est-à-dire la stimulation des zones érogènes et l'activation du système de récompense) qui serait le principal facteur du développement sexuel (Langfeldt 1990 ; Yates 2004).

Ces données ethnologiques et développementales suggèrent que la motivation sexuelle, et en particulier son intensité, se développe principalement en fonction des caractéristiques du vécu sexuel. Ces données suggèrent que le développement du système de récompense est influencé par les activités sexuelles, et que la motivation sexuelle s'apprendrait, au moins en partie, par conditionnement de type opérant avec un renforçateur inconditionnel lié aux zones érogènes.

Cette motivation sexuelle de base serait ensuite modulée par différents apprentissages et phénomènes biologiques, tels la puberté, les conditionnements émotionnels et les apprentissages culturels.

À noter pour le clinicien que l'importance du système de récompense dans le développement de la motivation et des désirs sexuels permettrait d'expliquer l'existence, dans certains cas, de désirs passionnels pathologiques (Reynaud & al 2010).

L'influence des hormones

À la puberté, les hormones sexuelles augmentent l'intensité de la motivation sexuelle par des effets centraux (peut-être par la facilitation de la libération de dopamine - Hull & Domingez 2006) et des effets périphériques (par augmentation de la sensibilité sensorielle – Gandelman 1983).

Les hormones sexuelles ont également des effets directs et indirects sur l'orientation de la motivation sexuelle. Malgré l'altération importante des systèmes olfactifs, il existe encore des effets hormonaux directs sur le traitement de l'information olfactive, mis en évidence par l'imagerie cérébrale (Savick & Berglund 2010). Ces effets, dont l'importance résiduelle reste à évaluer précisément, favorisent l'apprentissage d'une motivation hétérosexuelle ou parfois homosexuelle (Ciumas & al 2009). Il existe également des effets hormonaux indirects, mal connus, dus aux nombreuses différences induites par la différenciation sexuée de l'organisme (Ellis & al 2008). Ces effets hormonaux indirects influencent les comportements des hominidés (Berenbaum & Beltz 2011 ; Kahlenberg & Wrangham 2008), influençant ainsi, dans une importance qui reste également à préciser, différents aspects de la motivation sexuelle.

À noter que certains auteurs considèrent les hormones comme étant le facteur déterminant de la motivation. Néanmoins, comme expliqué au début du chapitre, les hormones à elles seules ne semblent pouvoir être à l'origine de la motivation sexuelle.

L'influence des conditionnements et des émotions

Les conditionnements classiques ou instrumentaux seraient impliqués dans la formation de motivations préférentielles pour certaines activités ou caractéristiques des partenaires (Hardy 1964), comme par exemple l'âge du partenaire (Santila & al 2010), le fétichisme (Plaud & Martini 1999). L'apparence physique, la taille des seins, la forme du pénis, la couleur des cheveux, des positions et des activités érotiques, etc.

L'association avec les émotions semble être un des facteurs majeurs du développement de la motivation sexuelle. L'association avec des émotions positives (joie, tendresse, complicité, amour ...)

semble renforcer l'intensité de la motivation sexuelle. Par contre, l'association avec des émotions négatives (peur, douleur, honte, culpabilité ...) diminue et altère la motivation sexuelle, de manière transitionnelle ou durable. Il semblerait que plus l'association avec les émotions est intense et continue (joie, humour, ou culpabilité, humiliation toujours présents lors des situations sexuelles), plus ces émotions seraient intégrées et deviendraient consubstantielle à la motivation sexuelle finale.

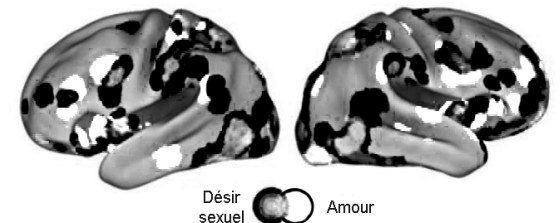
« La sexualité pour moi est un mélange très dense de toutes ces émotions négatives que j'ai pu avoir : culpabilité, douleur, impression de ne pas être désirable, humiliation. Je n'arrive pas à me libérer de tout ça pour vivre pleinement ma sexualité actuelle. Des gestes, des paroles me rappellent souvent des moments mal vécus et me bloquent » (Cas 209 - Brenot 2012).

L'influence des facteurs cognitifs et culturels

Chez l'être humain, le comportement sexuel n'est pas un simple comportement érotique, et l'attachement, l'amour, devient plus que la recherche de la proximité physique. En raison de l'important développement du néocortex, et surtout du développement majeur du cortex préfrontal, le facteur cognitif devient déterminant. Les capacités cognitives, telles la catégorisation, la planification, la généralisation, l'abstraction ou la symbolisation sont à l'origine de l'élaboration de règles, de normes, de croyances, de valeurs, de morales et d'éthiques qui modifient le développement et l'expression des différents comportements et désirs humains.

Dans chaque société, les humains ont élaboré grâce à leurs capacités cognitives des valeurs et des normes spécifiques à la sexualité. Ces normes, ou scénarios, ou scripts sexuels (Gagnon 2008) précisent quelles sont les activités érotiques qui sont culturellement acceptées et comment elles devront être réalisées pour être conformes aux normes en usages. Ces valeurs et scénarios sexuels sont appris, d'une manière similaire aux normes alimentaires ou vestimentaires, durant l'enfance et l'adolescence, en particulier au contact des pairs (Rodgers & Rowe 1993). Ces scripts sexuels induisent des contextes sociaux particuliers, ce qui façonneraient indirectement les désirs : par exemple, si dans une société le baiser est culturellement réprouvé, il ne sera généralement pas pratiqué, les zones érogènes buccales et le système de récompense ne seront pas stimulés, et il est ainsi peu probable qu'une motivation érotique pour cette activité se développe ; ou, à un niveau plus cognitif, bien que la bisexualité soit habituelle chez les hominidés (Bagemihl 2000), l'existence en Occident de constructions culturelles telles l'homosexualité ou l'hétérosexualité (Connel 1993) génère des univers socioculturels peu favorables à l'apprentissage de désirs bisexuels (Evans 2003). Par rapport aux traitements cognitifs, les scripts culturels valorisant ou condamnant par exemple l'hétéro-, l'omo- ou la bisexualité, ou la fidélité, la pureté, la sexualité pré- ou extra-maritale, la performance sexuelle, les activités anales ou échangeantes, la taille des seins, la pilosité, etc., influenceraient le développement des désirs sexuels par des apprentissages érotiques et surtout cognitifs complexes : par modulation de l'effet des récompenses par des représentations cognitives (McCabe & al 2008), par l'influence inconsciente des représentations culturelles (Custers & Aarts 2010), ou par mimétisme social (Lebreton & al 2012).

Figure 5 : Le désir sexuel active des processus impliqués dans l'anticipation des récompenses, l'intégration du plaisir somatosensoriel et la cognition sociale. L'amour augmente le désir, parfois intensément, car il active la composante motivationnelle des récompenses (Cacioppo & al 2012).



Au cours du temps, tous les éléments corporels, hédoniques, émotionnels et cognitifs vécus dans les situations sexuelles seraient mémorisés et deviendraient progressivement des représentations mentales de plus en plus abstraites (Cacioppo & al 2012). Dans une situation sexuelle, le désir correspondrait à l'actualisation en temps réel de ces représentations mentales abstraites avec les signaux sexuels du partenaire, les fantasmes érotiques, les sensations perçues et l'anticipation des récompenses (figure 5).

À noter pour le clinicien qu'à la fin de ces apprentissages, l'intégration partielle ou complète de la motivation sexuelle avec des émotions négatives (cas 209) et/ou avec des représentations négatives (cas 734 & 165) est apparemment un des principaux facteurs des troubles de la sexualité et du désir.

« Je ne ressens pas la sexualité comme quelque chose de beau, de sain et de "propre". » (Cas 734).
 « Dès la première pénétration, je me suis sentie sale. [...] Le besoin de me laver après chaque rapport sexuel. » (Cas 165 – Brenot 2012).

Enfin, à noter également que la cognition humaine permet l'élaboration de stratégies sociales sophistiquées où la sexualité est instrumentalisée. Dans ce cas, la motivation de l'activité érotique ne dépend quasiment plus de facteurs sexuels et peut alors devenir très diverse : gains matériels, garder son partenaire, voire la vengeance ... (Meston & Buss 2007).

Plaisir

Quelle est la relation entre les récompenses et le plaisir ? Le plaisir est-il un facteur important, ou n'est-il qu'un simple corrélat conscient de l'activité du système de récompense ?

Le réseau cérébral impliqué dans le plaisir est constitué des aires corticales orbitofrontale, cingulaire et insulaire, et de structures sous-corticales telles l'amygdale, l'hypothalamus, l'aire tegmentale ventrale, le pallidum ventral et le noyau accumbens (Kringelbach 2010).

Concernant le plaisir spécifiquement sexuel, les données disponibles sont rares car c'est un sujet particulier et peu étudié. C'est vraisemblablement la composante hédonique du système de récompense qui est impliquée dans les sensations conscientes de plaisir sexuel. Quant à l'orgasme, le pattern électrophysiologique, observé chez des patients ayant des électrodes implantées dans les structures sous corticales, correspond à une activité électrophysiologique de type épileptiforme localisée principalement au niveau des noyaux du septum (principalement), de l'amygdale et du thalamus somatosensoriel. Par contre, l'activité électrophysiologique des régions corticales reste quasi inchangée au cours de la phase orgasmique. Après l'orgasme, l'activité électrophysiologique observée correspond à un état de relaxation cérébrale. Ces activités électrophysiologiques sont similaires chez les deux sexes (Heath 1972). Les zones érogènes auraient comme caractéristiques d'être du tissu muco-cutané (tissu de transition entre la peau externe et les muqueuses internes - Winkelmann 1959), d'être densément innervées et d'avoir une forte capacité d'éveil cortical (Schober 2011), et surtout d'avoir une relation fonctionnelle avec le système de récompense (Matsumoto & al 2012). Des études physiologiques au cours de plus de 10.000 cycles de réponses sexuelles ont montré que le pénis et le clitoris étaient les principales zones érogènes du corps (Masters & Johnson 1980).

Par ailleurs, en plus des zones érogènes, la stimulation d'autres régions du corps active également le système de récompense et procurent du plaisir. Les zones pileuses du corps (c'est-à-dire quasiment toute la surface corporelle, à l'exclusion des zones glabres de la paume des mains et des pieds) sont équipées de fibres nerveuses amyéliniques (Loken & al 2009) reliées au système de récompense (McCabe & al 2008). On observe ainsi qu'il existe plusieurs systèmes neurobiologiques qui induisent la stimulation hédonique du corps, ainsi que des interactions corporelles sociales (Morrison & al 2010).

Par rapport à la motivation, ces caractéristiques biologiques permettraient d'expliquer les raisons pour lesquelles les humains recherchent les stimulations corporelles qui procurent des sensations de plaisir de plus en plus intenses : agréables pour les zones pileuses, sensuelles pour les zones érogènes secondaires, et érotiques pour les zones érogènes primaires.

L'analyse des sensations de plaisirs sexuels qui sont préférentiellement recherchées par des personnes sexuellement expérimentées suggère que la motivation sexuelle n'est pas orientée vers les activités qui permettent la reproduction (i.e. les variations autour du coït vaginal), mais vers celles qui procurent les stimulations les plus intenses aux zones corporelles les plus érogènes. C'est une motivation dont le but semble être le plaisir érotique. La motivation au coït vaginal, essentielle à la reproduction, est une motivation préférée, mais parmi plusieurs autres. Le plaisir (et donc le système de renforcement auquel il apparaît corrélé) agirait comme un principe organisateur et structurant : si le contexte le permet, la tendance la plus spontanée serait qu'au cours du temps et de l'accroissement des

expériences sexuelles, les motivations érotiques deviendraient plus en plus typiques, élaborées, identifiées, conscientes et délibérées. À la maturité, le but recherché, les schèmes mentaux et les activités motrices seraient structurés et organisés autour de motivations fondamentales spécifiques : celles de l'obtention de sensations érotiques intenses, dont, surtout, la jouissance orgasmique (Wunsch 2007).

Conclusion / Synthèse : l'apprentissage des désirs

Même si actuellement certains facteurs sont encore mal connus, il est probable que la motivation sexuelle soit un état dynamique et fluctuant, résultant à un instant donné de l'interaction et de l'intégration de différents facteurs biologiques, développementaux et culturels (figure 6).

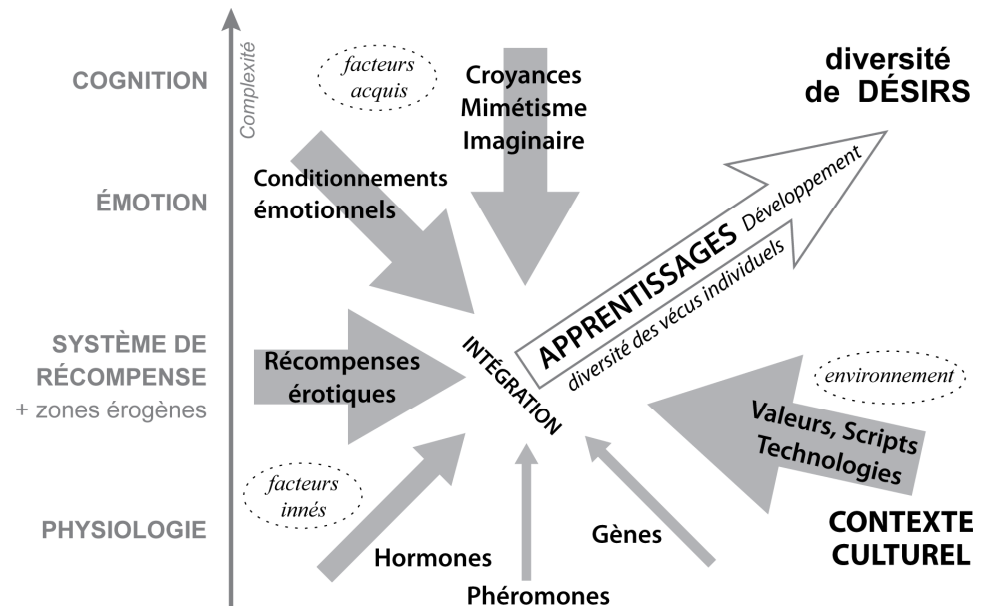


Figure 6 : Dynamique multifactorielle d'apprentissage des désirs sexuels
 L'importance relative de chaque facteur (qui doit encore être précisée par des recherches futures) est variable en fonction des personnes, des vécus individuels et du contexte socio-culturel.

La motivation sexuelle serait constamment réévaluée par le traitement cognitif des multiples données provenant du contexte immédiat : les informations sensorielles perçues, les émotions induites, les souvenirs mémorisés, les activités des systèmes appétitifs ou aversifs, ainsi que les normes internes et les productions de l'imaginaire.

Au cours du développement, la motivation sexuelle deviendrait progressivement un phénomène de plus en plus cognitif, par les mémorisations, par les conditionnements et par les intégrations – variables en fonction de la fréquence et de l'intensité – de toutes les activités, sensations, émotions et signaux concomitant aux situations sexuelles. Puis seraient également partiellement ou complètement intégrés les représentations mentales, les valeurs et les normes socioculturelles, aboutissant ainsi à des désirs sexuels complexes, constitués de multiples signaux sensoriels, affectifs et cognitifs, tant internes qu'externes, et inhibiteurs ou excitateurs (Boul & al. 2009 ; Toates 2009 ; Hardy 1964).

C'est le traitement cognitif complexe et élaboré de tous ces éléments qui serait à l'origine de l'apprentissage d'une diversité de désirs sexuels.

Références (97)

- Agmo A. Sexual motivation - an inquiry into events determining the occurrence of sexual behavior. *Behavioural Brain Research*, 105(1):129-150, 1999
- Allgeier A.R., Allgeier E.R. *Sexual interactions*. Heath and Company, 2nd edition, 1988
- Bagatell C.J., Heiman J.R., Rivier J.E., Bremner W.J. Effects of endogenous testosterone and estradiol on sexual behavior in normal young men. *J. Clin. Endocrinol. Metab*, 78(3):711-716, 1994
- Bagemihl B. *Biological Exuberance*. St Martin's Press, 2000
- Balthazard J., Fabre-Nys C. Le comportement sexuel. in THIBAULT C., LEVASSEUR M.-C. (Eds). *La reproduction chez les mammifères et l'Homme*. INRA Ellipse, 2(27):611-637, 2001
- Baum M.J. Sexual differentiation of pheromone processing: links to male-typical mating behavior and partner preference. *Hormones and Behavior*, 55(5):579-588, 2009
- Ben Zion I.Z., Tessler R., Cohen L., & al. Polymorphisms in the dopamine D4 receptor gene (DRD4) contribute to individual differences in human sexual behavior: desire, arousal and sexual function. *Mol. Psychiatry*, 11(8):782-786, 2006
- Berenbaum S.A., Beltz A.M. Sexual differentiation of human behavior: effects of prenatal and pubertal organizational hormones. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 32(2):183-200, 2011
- 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
- Boul L., Hallam-Jones R., Wylie K.R. Sexual pleasure and motivation. *Journal of Sex and Marital Therapy*, 35(1):25-39, 2009
- Brenot P. *Les femmes, le sexe et l'amour*. Les Arènes, 2012
- Broussin B., Brenot P. Orgasme in utero ? *Sexologies*, 21(5):15-16, 1996
- Broussin B., Brenot P. Existe-t-il une sexualité du fœtus ? *Fertilité, contraception, sexualité*, Nov, 23/11:696-698, 1995
- Brown S.G., Calibuso M.J., Roedel A.L. Women's sexuality, well-being, and the menstrual cycle: methodological issues and their interrelationships. *Archives of Sexual Behavior*, 40(4):755-765, 2011
- Cacioppo S., Bianchi-Demicheli F., Frum C., Pfaus J.G., Lewis J.W. The common neural bases between sexual desire and love: a multilevel kernel density fMRI analysis. *J. Sex Med.*, 9(4):1048-1054, 2012
- Chamero P., Marton T.F., Logan D.W., Flanagan K., Cruz J.R., Saghatelyan A., Cravatt B.F., Stowers L. Identification of protein pheromones that promote aggressive behaviour. *Nature*, 450(7171):899-902, 2007
- Cibrian-Llenderal T., Tecamachaltzi-Silvaran M., Triana-Del R.R., Pfaus J.G., Manzo J., Coria-Avila G.A. Clitoral stimulation modulates appetitive sexual behavior and facilitates reproduction in rats. *Physiology & Behavior*, 100(2):148-153, 2010
- Ciumas C., Linden H.A., Savic I. High fetal testosterone and sexually dimorphic cerebral networks in females. *Cerebral Cortex*, 19(5):1167-1174, 2009
- Connell R.W. Masculinities in recent world history. *Theory and society*, 22:597-623, 1993
- Custers R., Aarts H. The unconscious will: how the pursuit of goals operates outside of conscious awareness. *Science*, 329(5987):47-50, 2010
- Diamond M. Sexual behavior in pre contact Hawai'i : a sexological ethnography. *Re vista Española del Pacífico*, 16:37-58, 2004
- Ellis L., Hershberger S., Field E. Sex differences: summarizing more than a century of scientific research. *Psychology Press*, 2008
- Evans T. Bisexuality : negotiating lives between two cultures. *Journal of bisexuality*, 3(2):91-108, 2003
- 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
- Flanagan-Cato L.M. Sex differences in the neural circuit that mediates female sexual receptivity. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 32(2):124-136, 2011
- Ford C.S., Beach F.A. *Patterns of sexual behavior*. Methuen & Co, London, 1965
- Foster RG, Roenneberg T. Human responses to the geophysical daily, annual and lunar cycles. *Curr. Biol.*, 18(17):R784-R794, 2008
- Furuichi T. Female contributions to the peaceful nature of bonobo society. *Evolutionary Anthropology*, 20(4):131-142, 2011
- Gagnon J. *Les scripts de la sexualité*. Essais sur les origines culturelles du désir. Payot, 2008
- Gandelman R. Gonadal hormones and sensory function. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 7(1):1-17, 1983
- Giorgi G., Siccardi M. Ultrasonographic observation of a female fetus' sexual behavior in utero. *Am. J. Obstet. Gynecol.*, 175(3 Pt 1):753, 1996
- 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
- Havlicek J., Murray A.K., Saxton T.K., Roberts S.C. Current issues in the study of androstenes in human chemosignaling. *Vitam. Horm.*, 83:47-81, 2010
- Hardy K.R. An appetitional theory of sexual motivation. *Psychological Review*, 71:1-18, 1964
- Heath R.G. Pleasure and brain activity in man. *The journal of nervous and mental disease*, 154/1:3-18, 1972 p17
- Henry J., Henry Z. *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
- Hull E.M., Dominguez J.M. Sexual behavior in male rodents. *Hormones and Behavior*, 52(1):45-55, 2007
- Isogai Y., Si S., Pont-Lezica L., Tan T., Kapoor V., Murthy V.N., Dulac C. Molecular organization of vomeronasal chemoreception. *Nature*, 478(7368):241-245, 2011
- Kahlenberg S.M., Wrangham R.W. Sex differences in chimpanzees' use of sticks as play objects resemble those of children. *Curr. Biol.*, 20(24):R1067-R1068, 2010
- Kang N., Baum M.J., Cherry J.A. Different profiles of main and accessory olfactory bulb mitral/tufted cell projections revealed in mice using an anterograde tracer and a whole-mount, flattened cortex preparation. *Chem. Senses*, 36(3):251-260, 2011
- 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
- Kendrick KM, Hinton MR, Atkins K, Haupt MA, Skinner JD. Mothers determine sexual preferences. *Nature*, 395(6699):229-230, 1998
- 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
- 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
- Kringelbach M.L., Berridge K.C. *Pleasures of the brain*. Oxford University Press, 2010
- Langfeldt T. Early childhood and juvenile sexuality, development and problems. in PERRY M. E. (Ed). *Handbook of sexology (vol 7) : Childhood and adolescent sexology*. Elsevier Science, (10):179-200, 1990
- Langis P., Germain B. *La sexualité humaine*. De Boeck, 2010
- Lanuza E., Novejarque A., Martinez-Ricos J., Martinez-Hernandez J., & al. 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
- Lebreton M., Kawa S., Forgeot d.B., Daunizeau J., Pessiglione M. Your goal is mine: unraveling mimetic desires in the human brain. *The Journal of Neuroscience*, 32(21):7146-7157, 2012
- Liberles S.D., Buck L.B. A second class of chemosensory receptors in the olfactory epithelium. *Nature*, 442(7103):645-650, 2006
- Loken L.S., Wessberg J., Morrison I., McGlone F., Olausson H. Coding of pleasant touch by unmyelinated afferents in humans. *Nature Neuroscience*, 12(5):547-548, 2009
- Malinowski B. The sexual life of savages in north-western Melanesia. *Halcyon house*, 1929
- Malpau B. Environnement et rythmes de reproduction. in THIBAULT C., LEVASSEUR M.-C. (Eds). *La reproduction chez les mammifères et l'Homme*. INRA Ellipse, 2(31):699-724, 2001
- Marshall D.S., Suggs R.C. *Human sexual behavior: Variations in the ethnographic spectrum*. Basic Books, 1971
- 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
- Masters W.H., Johnson V.E. *Human sexual response*. Bantam Books, 1980
- Matsumoto J., Urakawa S., Hori E., de Araujo M.F., Sakuma Y., Ono T., Nishijo H. Neuronal responses in the nucleus accumbens shell during sexual behavior in male rats. *The Journal of Neuroscience*, 32(5):1672-1686, 2012
- McCabe C., Rolls E.T., Bilderbeck A., McGlone F. Cognitive influences on the affective representation of touch and the sight of touch in the human brain. *Soc. Cogn Affect. Neurosci.*, 3(2):97-108, 2008
- McCarthy M.M., Arnold A.P. Reframing sexual differentiation of the brain. *Nature Neuroscience*, 14(6):677-683, 2011
- Meizner I. Sonographic observation of in utero fetal "masturbation". *Journal of Ultrasound in Medicine*, 6(2):111, 1987
- Messenger J.C. Sex and repression in an Irish folk community. in MARSHALL D. S., SUGGS Robert C., (Eds). *Human sexual behavior: Variations in the ethnographic spectrum*. Basic Books, 1971
- Meston C.M., Buss D.M. Why humans have sex. *Archives of Sexual Behavior*, 36(4):477-507, 2007
- 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
- Morrison I., Loken L.S., Olausson H. The skin as a social organ. *Exp. Brain Res.*, 204(3):305-314, 2010
- Nei M., Niimura Y., Nozawa M. The evolution of animal chemosensory receptor gene repertoires: roles of chance and necessity. *Nat. Rev. Genet.*, 9(12):951-963, 2008
- Novejarque A., Gutierrez-Castellanos N., Lanuza E., Martinez-Garcia F. Amygdaloid projections to the ventral striatum in mice: direct and indirect chemosensory inputs to the brain reward system. *Front Neuroanat.*, 5:54, 2011

- Paredes R.G. Evaluating the neurobiology of sexual reward. *ILAR. J.*, 50(1):15-27, 2009
- Paredes-Ramos P., Miquel M., Manzo J., Coria-Avila G.A. Juvenile play conditions sexual partner preference in adult female rats. *Physiology & Behavior*, 104(5):1016-1023, 2011
- 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
- Pfaus J.G., Kippin T.E., Coria-Avila G.A., Gelez H., Afonso V.M., Ismail N., Parada M. Who, what, where, when (and maybe even why)? How the experience of sexual reward connects sexual desire, preference, and performance. *Archives of Sexual Behavior*, 41(1):31-62, 2012
- Plaud J.J., Martini J.R. The respondent conditioning of male sexual arousal. *Behav. Modif.*, 23(2):254-268, 1999
- Reynaud M, Karila L, Blecha L, Benyamina A. Is love passion an addictive disorder? *Am. J. Drug Alcohol Abuse*, 36(5):261-267, 2010
- 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
- Rodgers J.L., Rowe D.C. Social contagion and adolescent sexual behavior: a developmental EMOSA model. *Psychological Review*, 100(3):479-510, 1993
- Sachs B.D. Erection evoked in male rats by airborne scent from estrous females. *Physiology & Behavior*, 62(4):921-924, 1997
- 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
- 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
- Schober J., Weil Z., Pfaff D. How generalized CNS arousal strengthens sexual arousal (and vice versa). *Hormones and Behavior*, 59(5):689-695, 2011
- Sherer D.M., Eggers P.C., Woods J.R., Jr. In-utero fetal penile erection. *Journal of Ultrasound in Medicine*, 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
- Stowers L., Logan D.W. Sexual dimorphism in olfactory signaling. *Current Opinion in Neurobiology*, 20(6):770-775, 2010
- Suggs R.C. *Marquesan sexual behavior*. Harcourt, Brace & World, 1966
- Swaney W.T., Keverne E.B. The evolution of pheromonal communication. *Behavioural Brain Research*, 200(2):239-247, 2009
- Talwar S.K., Xu S., Hawley E.S., Weiss S.A., Moxon K.A., Chapin J.K. Rat navigation guided by remote control. *Nature*, 417(6884):37-38, 2002
<http://www.nature.com/news/1998/020429/full/news020429-9.html>
 Voir également des photographies et des informations complémentaires :
- Tirindelli R., Dibattista M., Pifferi S., Menini A. From pheromones to behavior. *Physiol Rev.*, 89(3):921-956, 2009
- Toates F. An integrative theoretical framework for understanding sexual motivation, arousal, and behavior. *The Journal of Sex Research*, 46(2-3):168-193, 2009
- Trezza V., Campolongo P., Vanderschuren L.J. Evaluating the rewarding nature of social interactions in laboratory animals. *Dev. Cogn Neurosci.*, 1(4):444-458, 2011
- Ward I.L. Sexual behavior: the product of perinatal hormonal and prepubertal social factors. in GERALL A. A. , MOLTZ H. , WARD I. L. (Eds). *Sexual differentiation*, vol 11, Handbook of behavioral neurobiology. Plenum Press, 1992
- Wenkstern D., Pfaus J.G., Fibiger H.C. Dopamine transmission increases in the nucleus accumbens of male rats during their first exposure to sexually receptive female rats. *Brain Research*, 618(1):41-46, 1993
- 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? *Physiology & Behavior*, 82(4):697-701, 2004
- Wunsch S., Rôle et importance des processus de renforcement dans l'apprentissage du comportement de reproduction, chez l'homme, thèse EPHE-Sorbonne, 2007.
[Téléchargeable sur le serveur des thèses du CNRS : http://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00447422/fr](http://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00447422/fr)
- Yates A. Biologic perspective on early erotic development. *Child Adolesc Psychiatr Clin N Am*, 13(3):479-496, 2004
- Yates A. Eroticized children. in PERRY M. E. (Ed). *Handbook of sexology (vol 7) : Childhood and adolescent sexology*. Elsevier Science, (18):325-334, 1990
- Young L. J. , Wang Z. The neurobiology of pair bonding. *Nature Neuroscience*, 7(10):1048-1054, 2004