



ELSEVIER

Disponible en ligne sur
ScienceDirect
www.sciencedirect.com

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



ARTICLE ORIGINAL

Phylogénèse de la sexualité des mammifères. Analyse de l'évolution des facteurs proximaux[☆]

Phylogenesis of mammal sexuality. Analysis of the evolution of proximal factors

S. Wunsch*

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

Disponible sur Internet le 10 janvier 2017

MOTS CLÉS

Phylogénèse ;
Comportement sexuel ;
Copulation ;
Renforcement ;
Phéromones ;
Hormones sexuelles ;
Humains

Résumé L'objectif de cet article est d'identifier précisément les facteurs à l'origine de l'évolution de la sexualité humaine. Les analyses présentées concernent principalement l'évolution des facteurs, proximaux, qui contrôlent la copulation hétérosexuelle prototypique des mammifères. Les données ont été recueillies à partir d'une revue de la littérature qui concerne l'évolution des facteurs neurobiologiques du comportement sexuel mammalien. Plusieurs études, en biologie, en génétique et en neurosciences, ont mis en évidence que certains de ces facteurs sont modifiés ou altérés au cours de l'évolution. Chez les primates, les circuits olfactifs sont altérés, les activités sexuelles se dissocient des cycles hormonaux (la reproduction et le comportement sexuel deviennent indépendants), le réflexe copulatoire de la lordose n'est plus fonctionnel, et le développement du cortex est majeur chez l'être humain. Pour ces raisons, l'analyse des données disponibles suggère que : (1) la dynamique du comportement sexuel a significativement évolué à partir des primates anthropoïdes ; (2) la dynamique fonctionnelle de la copulation hétérosexuelle est très probablement désorganisée ; (3) la dynamique comportementale qui émerge chez les hominidés – à partir des facteurs encore existants de la copulation hétérosexuelle – correspond vraisemblablement à une dynamique de recherche des récompenses érotiques, au moyen de la stimulation des zones érogènes ; et (4) chez l'être humain, en raison du développement majeur de la cognition, la sexualité est structurée par les représentations culturelles.

© 2016 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

DOI de l'article original : <http://dx.doi.org/10.1016/j.sexol.2016.12.001>.

☆ An English version of this article is available online, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.sexol.2016.12.001>.

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

KEYWORDS

Phylogenesis;
Sexual behaviour;
Copulation;
Reinforcement;
Pheromones;
Sexual hormones;
Humans

Summary The aim of this article is to make a precise identification of the factors involved in the evolution of human sexuality. The analyses presented concern mainly the evolution of proximal factors that govern prototypical heterosexual copulation in mammals. The data was collected from a review of the literature concerning the evolution of neurobiological factors of sexual behaviour in mammals. Several studies, in biology, genetics and neurosciences, have shown that some of these factors have changed over the course of evolution. In primates, the olfactory circuits are impaired, sexual activities are dissociated from hormone cycles (reproduction and sexual behavior have become independent one from the other), the lordotic mating reflex is no longer functional and the cortex is highly developed in human beings. For these reasons, the analysis of available data suggests that: (1) the dynamics of sexual behaviour has significantly evolved from the anthropoid primates; (2) the functional dynamic of heterosexual copulation is very probably disorganized; (3) the behavioural dynamics that emerge with the hominidae – from factors that still exist in heterosexual copulation – would seem to be based on a quest for erotic reward, by stimulation of the erogenous zones; and (4) in humans, due to the extensive cognitive development, sexuality is structured by cultural representations.

© 2016 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Introduction

Les observations éthologiques du comportement sexuel des mammifères montrent qu'il existe de grandes différences entre « le comportement sexuel stéréotypé des mammifères non primates et l'étonnante variété des comportements sexuels humains » (Agmo, 2007). De plus, des données physiologiques et neurobiologiques décrivent des modifications ou des altérations de certains facteurs qui contrôlent la reproduction des mammifères, et qui semblent pouvoir expliquer l'évolution de la sexualité.

L'objectif de cet article est de faire une revue de la littérature traitant de ces modifications biologiques, de les mettre en rapport avec les changements comportementaux observés et de rechercher les correspondances entre les modifications structurelles et les évolutions fonctionnelles.

Causes proximales et ultimes de l'évolution

Pour mieux comprendre l'évolution des comportements, on peut distinguer plusieurs types de causes à l'origine de ces comportements : distales ou ultimes (fonctionnelles et phylogénétiques) et proximales (ontogénétiques, structurelles et immédiates). Les causes distales ou ultimes correspondent, en simplifiant, à tous les facteurs qui ont agi sur les espèces ancestrales ; par opposition, les causes proximales correspondent aux facteurs agissant sur les espèces et organismes actuels, en particulier dans leur environnement immédiat.

Les causes fonctionnelles sont liées aux fonctions biologiques fondamentales. Sous l'effet de la sélection naturelle, certains comportements ont évolué car ils ont été plus adaptés pour permettre la survie de l'individu et/ou de l'espèce. Les causes phylogénétiques correspondent à des causes héritées du phylum ancestral. Par exemple, les phéromones sont une des causes des comportements des mammifères, car c'est une organisation olfactive commune aux vertébrés. Les causes ontogénétiques sont des facteurs qui apparaissent au cours du développement de l'organisme. Par exemple, les hormones induisent le développement des structures motrices et olfactives qui permettent la

copulation hétérosexuelle. Les causes structurelles correspondent aux facteurs contrôlant un comportement qui est spécifiquement organisés dans l'organisme. Par exemple les circuits précablés du réflexe sexuel de la lordose de la femelle. Les causes immédiates correspondent aux stimuli internes (état hormonal, horloge interne...) ou externes (stimuli sensoriels...) qui déclenchent un comportement.

En général, il est assez difficile de décrire de manière fiable, et de comprendre, les causes ultimes de l'évolution. Les espèces ancestrales ont disparu et le matériel archéologique est rare et parfois difficile à interpréter. Les causes écologiques et/ou évolutives ne sont pas toujours facile à identifier (Young et al., 2010) et parfois dépendent de phénomènes aléatoires (Nei et al., 2008 ; et voir Jacob, 1977). De plus, de nouvelles découvertes ou concepts peuvent modifier en profondeur les modèles théoriques, comme : les mutations épigénétiques dans l'évolution (Cubas et al., 1999), la « sélection de groupe » (Wilson et Wilson, 2007), ou la coévolution (avec l'exemple de l'homme et du chien). Autre exemple, la théorie du remplacement, dominante dans les années 1990, supposait qu'*homo sapiens* avait « remplacé » les autres espèces du genre *Homo* (par élimination ou meilleure capacité d'adaptation). Mais des études récentes en génétique suggèrent l'existence de croisements entre ces espèces (Green et al., 2010 ; Seguin-Orlando et al., 2014), suggérant un autre modèle théorique de l'évolution (théorie du métissage), et suggérant de surcroît que la sexualité de certaines espèces du genre *Homo* pouvait être inter-espèces et interféconde (Condemi et al., 2013).

Par contre, il est plus aisé d'identifier les causes proximales, car il est possible d'observer et d'étudier expérimentalement les espèces actuelles. Pour cette raison, cet article concerne principalement l'étude des causes proximales de l'évolution du comportement sexuel des mammifères. L'étude est centrée sur la copulation, le comportement crucial qui permet le dépôt du sperme dans le vagin, permettant ainsi la fécondation. Comme la copulation est un comportement fondamental, absolument nécessaire à la survie de l'espèce, elle est, de ce fait, vraisemblablement soumise à une intense pression des mécanismes de la sélection naturelle. Pour cette raison, l'étude de l'évolution des facteurs qui contrôlent

la copulation devrait permettre de mettre en évidence l'histoire évolutive du comportement sexuel, en particulier chez les primates et dans l'espèce humaine. Les données relatives aux femelles des mammifères sont privilégiées, car l'évolution du comportement sexuel des mammifères femelles est assez bien connue, et surtout les différences comportementales entre les espèces sont importantes, clairement compréhensibles, et significatives. Le cas des mammifères mâles est un peu plus complexe, mais relativement similaire pour l'évolution des principaux facteurs (voir Wunsch, 2014 pour des explications complémentaires).

Principaux facteurs biologiques contrôlant la sexualité des mammifères

Dans l'étude des comportements, il est très important d'identifier les facteurs primordiaux, c'est-à-dire les facteurs qui sont les plus importants, qui sont de l'ordre de l'inné (Kobayakawa et al., 2007 ; Moncho-Bogani et al., 2002) et qui agissent en premier. En effet, les mammifères ont de grandes capacités d'apprentissages, et beaucoup de caractéristiques observées à l'âge adulte ont été acquises au cours du développement et des interactions avec l'environnement et les congénères. Les nombreuses recherches, réalisées en particulier chez les rongeurs, ont permis d'identifier les principaux facteurs qui contrôlent le comportement sexuel (Knobil et Neill, 2005). Ces facteurs, primordiaux et proximaux, contrôlent le rapprochement du mâle et de la femelle (phase appétitive), la copulation (phase consommatoire), les apprentissages sexuels, et le contrôle global de la reproduction.

Les hormones sont un facteur majeur de la reproduction chez les mammifères. Elles ont deux rôles principaux : un rôle organisationnel durant le développement et un rôle activationnel à l'âge adulte. En particulier, les hormones sexuelles activent, coordonnent et contrôlent la plupart des autres facteurs du comportement de reproduction (Thibault et Levasseur, 2001).

Les circuits olfactifs (épithélium olfactif, organe voméronasal, amygdale voméronasale...), qui détectent et traitent les phéromones sexuelles, permettent la réalisation de la partie initiale du comportement de reproduction, c'est-à-dire l'évaluation du partenaire, l'excitation, puis le rapprochement physique des partenaires (Keller et al., 2009).

Les réflexes sexuels, qui correspondent à des structures précablées dans le système nerveux, permettent lorsque les partenaires sont en contact physique la réalisation de la copulation et la fécondation des gamètes. Chez les mammifères, il existe 3 types de réflexes sexuels innés : moteurs, autonomes et neuroendocriniens. Les réflexes moteurs sont la lordose (Pfaff et al., 1994) et l'immobilisation chez la femelle, et les poussées pelviennes et l'intromission chez le mâle (Meisel et Sachs, 1994). Les réflexes autonomes sont la lubrification vaginale chez la femelle, et l'érection (Giuliano et Rampin, 2004) et l'éjaculation (Allard et al., 2005) chez le mâle. Il existe également un réflexe neuroendocrinien dans quelques espèces, l'ovulation réflexe, provoquée par le coït (Spies et al., 1997). Ce réflexe, qui existait apparemment chez toutes les espèces ancestrales (Pavlicev et

Wagner, 2016), optimise la fécondation en libérant l'ovule lorsque le sperme est déposé dans le vagin.

Le système de récompense, activé en particulier par la stimulation des zones érogènes durant la copulation (Cibrian-Llanderer et al., 2010 ; Matsumoto et al., 2012), participe à de nombreux apprentissages sexuels (Pfaus et al., 2012).

Enfin, les processus cognitifs servent à adapter le comportement sexuel à l'environnement et à l'améliorer par la mémorisation et l'évaluation des expériences sexuelles antérieures.

Ce qui est remarquable, c'est que tous ces facteurs sont à l'origine d'un véritable comportement de reproduction. Ces facteurs permettent, sans aucun apprentissage préalable, soit de déclencher une excitation hétérosexuelle (Sachs, 1997), soit d'exécuter une séquence copulatoire autonome ou motrice (Pfaff et al., 1994). Ils permettent également d'orienter les apprentissages vers l'optimisation de la copulation hétérosexuelle (Pfaus et al., 2012). Ainsi, tout est organisé pour la copulation hétérosexuelle et la fécondation, quand les gamètes sont matures, et à la saison propice chez les espèces saisonnières.

Mais, chez les primates, on observe que plusieurs de ces facteurs proximaux sont altérés et/ou modifiés, ce qui entraîne une évolution de la dynamique du comportement sexuel.

Évolution des facteurs proximaux de la sexualité

Les études récentes ont mis en évidence que chez les mammifères, en particulier chez les primates, les facteurs proximaux qui contrôlent le comportement sexuel ont évolué (Fig. 1).

Les sections suivantes présentent les principales modifications et/ou les altérations observées sur les facteurs proximaux du contrôle du comportement sexuel, ainsi que leurs implications probables sur la dynamique de ce comportement. À noter que ne sont ici présentées que les analyses de l'évolution qui permettent de comprendre, *in fine*, la sexualité humaine.

Altération de l'olfaction chez les catarrhiniens

Chez les mammifères, l'olfaction est constituée de plusieurs sous-systèmes situés généralement dans la cavité nasale (principalement l'épithélium olfactif et l'organe voméronasal). Plusieurs constituants moléculaires de ces sous-systèmes sont altérés au cours de l'évolution, altérant en particulier la communication par signaux chimiques entre les animaux.

Évolution observée

Dans l'épithélium olfactif, on observe des altérations particulièrement importantes dans l'espèce humaine : environ 60 % des gènes des récepteurs olfactifs (gènes OR) deviennent des pseudogènes (Gilad et al., 2003). L'organe voméronasal, qui joue un rôle majeur dans la détection de signaux olfactifs innés, est altéré chez les primates de l'ancien monde (catarrhiniens : cercopithèques, hylobati-

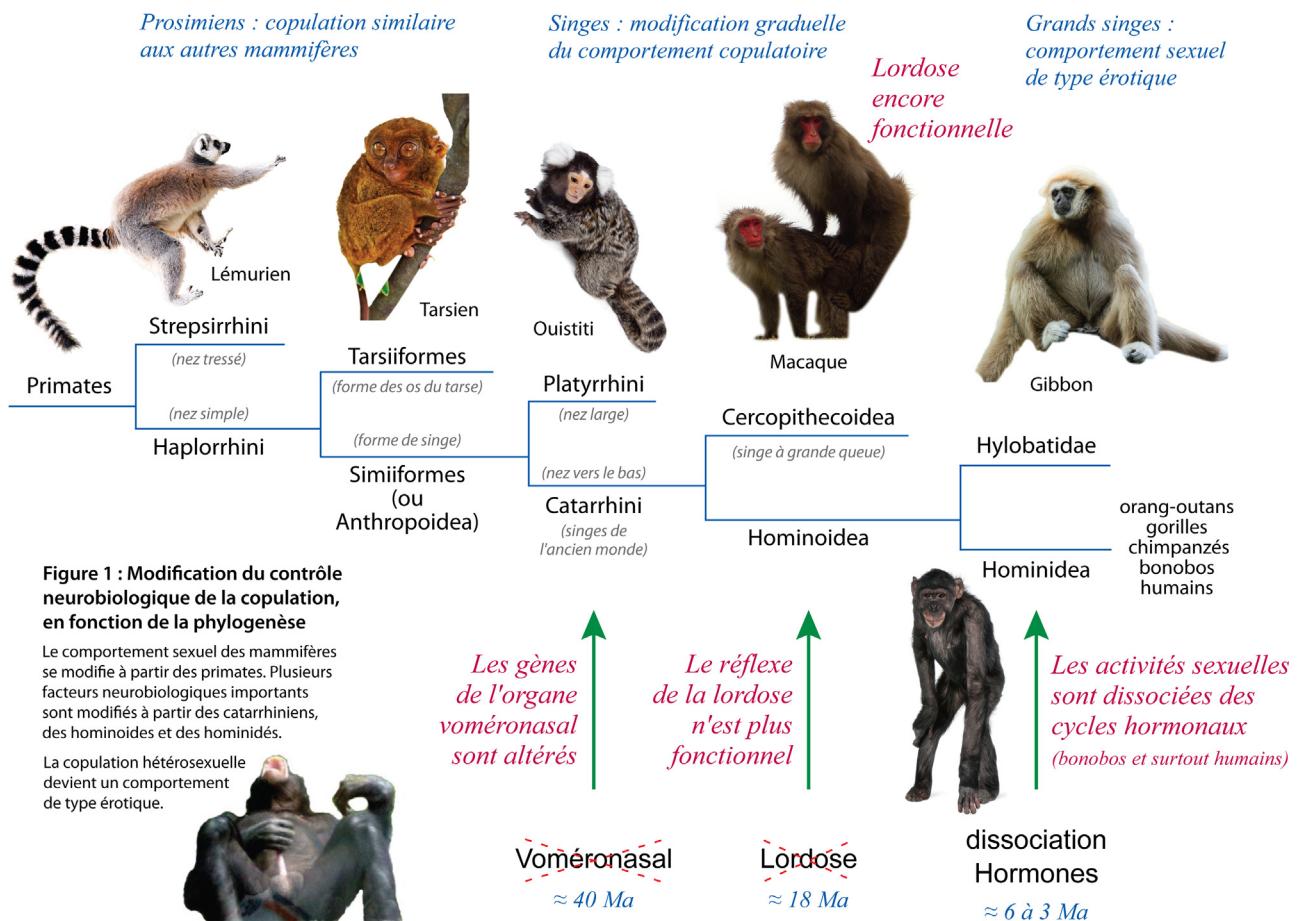


Figure 1 Crédits des photographies. Auteurs chez 123RF Banque d'images : Nrey (lémurien), Innocent (tarsien), Farinosa (ouistiti), Aum1956 (gibbon), Isselee (chimpanzé) ; Wikimedia : Iwatayama (macaque) Rodriguez (chimpanzé).

dés et hominidés). Les gènes de la protéine TRPC2, un canal ionique essentiel à l'activité sensorielle de l'organe voméronasal, deviennent des pseudogénomes (Zhang et Webb, 2003). Et tout particulièrement, chez l'humain, environ 90 % des gènes des récepteurs aux phéromones (gènes VR1, VR2 et TAAR) sont altérés (tant dans l'organe voméronasal que dans l'épithélium olfactif – Nei et al., 2008).

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 (Brennan et Zufall, 2006 ; Wyatt, 2009), perdent de leur importance chez les primates (Liman, 2006 ; Swaney et Keverne, 2009).

Implications fonctionnelles

Au niveau fonctionnel, les phéromones sont impliquées dans de nombreuses fonctions (Keller et Bakker, 2009), telles l'évaluation du partenaire (Hurst, 2009), l'orientation hétérosexuelle (Martinez-Ricos et al., 2008 ; Roberts et al., 2010 ; Stowers et al., 2002 ; mais voir Pankevich et al., 2006 ; et Kimchi et al., 2007), la formation de l'attachement entre les partenaires de copulation (Young et Wang, 2004) et les conditionnements sexuels (Lanuza et al., 2008). L'altération de la capacité de détection des phéromones entraîne, d'une manière variable en fonction du niveau de pseudogénisation dans chaque espèce, une altération de ces fonctions. C'est

ce qu'on observe chez les hominidés – et dans l'espèce probablement la plus proche de l'humain, les chimpanzés *pan paniscus* (bonobos) – où chaque hominidé à des activités tant hétérosexuelles qu'homosexuelles, et sans attachement exclusif à un partenaire (Bagemihl, 2000 ; De Waal, 1988).

Disparition fonctionnelle du réflexe copulatoire de lordose chez les hominidés

Chez les mammifères, dès que les animaux sont en contact physique, la copulation est effectuée grâce à une succession de réflexes sexuels (lordose, lubrification vaginale, érection, poussées pelviennes, éjaculation...). On observe à partir des hominidés (orangs-outans, gorilles, chimpanzés et humains) la disparition fonctionnelle du réflexe de lordose et une transition des activités copulatoires réflexes vers des activités sexuelles acquises.

Évolution observée

Le réflexe sexuel moteur de la lordose, qui est indispensable chez la femelle et dans de nombreuses espèces pour réaliser la copulation, est précablé dans le système nerveux (Pfaff et al., 1994). On observe que ce réflexe de lordose, ainsi que le réflexe associé d'immobilisation, est présent chez les

mammifères non primates. Il est également présent chez les primates prosimiens (lémuriens, tarsiens...).

C'est à partir des anthropoïdes (les simiens, ou les singes) qu'on observe une absence progressive de la lordose réflexe, parallèlement à l'absence progressive d'effets hormonaux importants et d'œstrus (Dixson, 2009 : 101–2). Chez les cercopithèques (macaques...), le réflexe de lordose est encore fonctionnel, mais il est intégré dans des activités sexuelles et aussi sociosexuelles, comme la présentation. Cette activité sociosexuelle de présentation (qui correspond aux mêmes séquences que la lordose : courbure du dos et déplacement latéral de la queue, ce qui présente la région génitale), ne dépend plus d'un contrôle hormonal, mais est réalisée en fonction de la situation sociale (Hanby, 1976).

Chez les hominidés, la lordose et l'immobilisation sont absentes, même durant la phase péri-ovulatoire. La réceptivité de la femelle n'est ni obligatoire, ni passive. Elle peut activement éviter ou refuser le mâle, ou terminer la monte (Dixson, 2009 : 101–2). En particulier chez la femme, la stimulation sexuelle de la croupe ne déclenche plus ni l'immobilisation ni la position réflexe de lordose. Une femme peut même avoir une vie sexuelle épanouie sans jamais se mettre en position de lordose.

Implications fonctionnelles

Chez les femelles des hominidés, on observe que les réflexes moteurs de la copulation sont remplacés par de nouvelles activités sexuelles, dont plusieurs sont sans aucun rapport avec la copulation et la fécondation. Par exemple, des activités de stimulations sexuelles des organes lactogènes (les seins), ou des extrémités du tube digestif (la bouche avec le baiser et l'anus avec la sodomie), ou la masturbation réciproque. Et même pour la copulation, la position innée de lordose de la femelle est remplacée chez la femme par des positions apprises, comme le coït en face-à-face. Au niveau fonctionnel, on observe ainsi dans le comportement sexuel une transition dans l'exécution motrice des activités sexuelles : en particulier chez la femelle, les réflexes sexuels moteurs innés qui permettent la copulation sont remplacés par des activités de nature érotique et apprises (Wunsch, 2014).

Dissociation des activités sexuelles des cycles hormonaux, chez les hominiens

Chez les mammifères, les hormones sexuelles (œstrogènes, androgènes...) jouent un rôle majeur dans le contrôle du comportement sexuel. Mais à partir des primates hominiens (chimpanzés et humains), on observe que les activités sexuelles se dissocient progressivement des cycles hormonaux qui contrôlent la reproduction.

Évolution observée

L'évolution du contrôle hormonal est particulièrement observable chez les femelles des mammifères. Chez les femelles non anthropoïdes (quasiment tous les mammifères sauf les singes), les activités sexuelles dépendent de la concentration maximale des hormones (en particulier des œstrogènes). En simplifiant, les pics de concentrations d'œstrogènes déclenchent simultanément l'ovulation

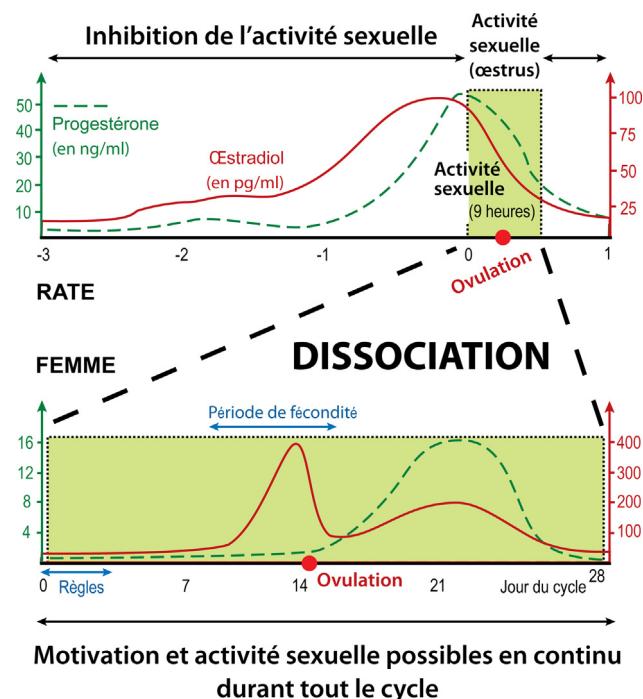


Figure 2 Dissociation des activités sexuelles de la reproduction. On observe que chez les rongeurs femelles, les activités sexuelles sont limitées à la période de concentration maximale des hormones et d'ovulation, alors que chez la femme, les activités peuvent avoir lieu durant tout le cycle. Les activités sexuelles deviennent graduellement quasi indépendantes des variations de concentration hormonale (courbes hormonales d'après Thibault et Levasseur, 2001). En grisé (ou vert), périodes où les activités sexuelles sont possibles au cours du cycle (chez la rate, environ 9 heures au cours du cycle de 4–5 jours).

(effets physiologiques) et le comportement de reproduction (effets motivationnels et comportementaux), de telle sorte que la copulation est couplée à l'ovulation (Fig. 2, haut, rate). Chez la plupart des mammifères, l'augmentation de la concentration sanguine des œstrogènes provoque simultanément des effets physiologiques et des effets comportementaux, de telle sorte que les activités sexuelles ne sont effectuées que lorsque l'appareil reproducteur est fécondable. Ainsi, le sperme n'est déposé dans le vagin que lorsqu'un ovule est mature (Thibault et Levasseur, 2001).

Mais on observe une évolution majeure à partir des mammifères anthropoïdes. L'activité sexuelle des femelles n'est plus limitée à la période péri-ovulatoire. Elle peut exister même après ovariectomie. Les femelles prépubères peuvent également avoir des activités sexuelles avant la puberté, contrairement aux femelles non anthropoïdes (Dixson, 2009 : 93). Cette dissociation des activités sexuelles des cycles hormonaux est bien mise en évidence par les comparaisons inter-espèces, à la fois des cycles hormonaux et des périodes d'activités sexuelles (Fig. 2).

Cette dissociation des activités sexuelles de la reproduction est progressive et devient importante chez les hominiens. Elle est majeure chez *pan paniscus* (chimpanzés bonobos) (Fig. 3 – Furuichi, 2011). Et elle est quasi complète chez la femme, où les activités sexuelles peuvent

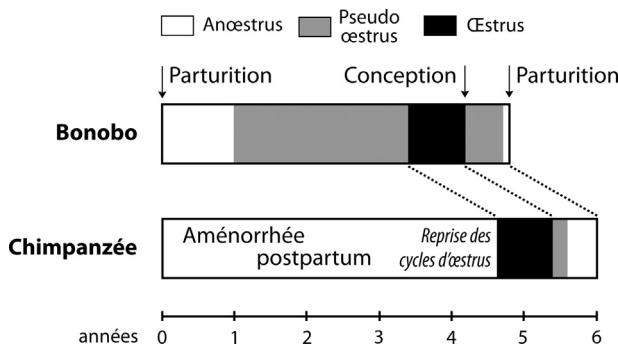


Figure 3 Dissociation des activités sexuelles de la reproduction chez *Pan*. La dissociation des activités sexuelles des cycles hormonaux semble devenir importante chez *Pan paniscus* (bonobo). La différence apparemment la plus notable est la longue période d'aménorrhée post-partum chez *Pan troglodytes* (chimpanzé commun). Les femelles chimpanzées ne sont en œstrus et réceptives qu'en moyenne 12,5 jours par cycle durant 11,5 mois avant 5 ans d'anœstrus post-partum. Au contraire, la réceptivité des bonobos ne diminue pas avec la lactation (De Waal, 1988). Les femelles Bonobos sont en œstrus ou en pseudo-œstrus et réceptives durant la majorité de la période inter-parturitions (Furuichi, 2011). Schéma adapté d'après Furuichi (2011).

avoir lieu durant tout le cycle. Même s'il existe encore une influence résiduelle œstrale (Tarin et Gomez-Piquer, 2002) et saisonnière (Foster et Roenneberg, 2008), il n'existe plus d'inhibition comportementale.

Implications fonctionnelles

Il est très important de noter que les hormones jouent toujours des rôles biologiques majeurs chez tous les primates. L'évolution du rôle des hormones concerne surtout le contrôle pubertaire, œstral et saisonnier du comportement sexuel. Chez la plupart des espèces de mammifères, les activités sexuelles – surtout des femelles – sont inhibées durant toute l'année sauf durant l'œstrus et la saison de reproduction (chez les espèces saisonnières). Par contre, dans l'espèce humaine, ces influences hormonales sont devenues faibles (Brown et al., 2011) et les activités sexuelles peuvent avoir lieu à toutes les périodes de l'année et des cycles hormonaux (Dixson, 2009).

La sexualité humaine est devenue continue, et ne dépend quasiment plus du contrôle physiologique de la reproduction. Contrairement à la plupart des mammifères, l'être humain, masculin ou féminin, peut être sexuellement motivé, peut avoir des activités érotiques et peut ressentir des plaisirs érotiques à n'importe quelle période des cycles hormonaux et à n'importe quelle période de l'année. La sexualité est quasi dissociée de la reproduction.

Importance fonctionnelle des récompenses érotiques

Le système de récompense (ou de renforcement appétitif), ainsi que le système aversif (ou de renforcement négatif), sont deux systèmes fondamentaux permettant l'apprentissage de comportements adaptés à la survie de l'organisme et de l'espèce (Kolb et Whishaw, 2008). On

observe qu'à partir des primates anthropoïdes, le système de récompense, associé aux zones érogènes, devient continuellement fonctionnel.

Évolution observée

L'organisation structurelle de ce système de récompense, relié aux zones érogènes primaires (pénis et clitoris), n'évolue pas de manière significative chez les mammifères (Berridge et Kringelbach, 2008). Au niveau fonctionnel, des expériences ont montré que le système de récompense est contrôlé par les hormones sexuelles, pour qu'il favorise des apprentissages optimisant la reproduction (copulation, attachement, allaitement... — Ferris et al., 2005).

Mais, en raison des modifications hormonales, olfactives et motrices décrites dans les sections précédentes, il apparaît une modification de la dynamique fonctionnelle de ce système. Il devient, graduellement chez les primates anthropoïdes, continuellement fonctionnel. En effet, l'être humain peut obtenir des récompenses érotiques (par exemple par masturbation) à n'importe quelle période des cycles hormonaux et à n'importe quelle période de l'année.

De surcroît, on observe également une évolution des zones érogènes : plusieurs régions du corps humain, non génitales, peuvent devenir érogènes (Turnbull et al., 2013 ; Wunsch, 2007). Le système pileux, qui joue un rôle social chez les mammifères (Morrison et al., 2010), peut chez l'humain transmettre des sensations érotiques (Jonsson et al., 2015). Les raisons physiologiques de cette érogenéité d'une grande partie du corps sont mal connues ; il semblerait que les zones érogènes doivent être constituées de tissu mucco-cutané, avoir une grande densité de récepteurs, provoquer un fort éveil cérébral, et avoir une relation avec le système de récompense (Schöber et al., 2011 ; Winkelmann, 1959).

Implications fonctionnelles

Au niveau fonctionnel, chez les mammifères non primates, en raison des contraintes hormonales et phéromonales, le système de récompense relié aux zones érogènes (pénis et clitoris) est surtout activé lors des copulations hétérosexuelles de la saison de reproduction (soit quelques jours par an chez la femelle des espèces saisonnières).

Au contraire, comme chez les hominidés les contraintes hormonales, olfactives et motrices deviennent faibles, les activités sexuelles ne sont plus limitées ni aux périodes de reproduction ni à un partenaire de sexe opposé, et le système de récompense peut alors être activé à chaque stimulation des zones érogènes (par masturbation, avec un ou plusieurs partenaires ; et jusqu'à plusieurs fois par jour tout au long de l'année — Bagemihl, 2000). En raison de la dissociation des activités sexuelles des cycles hormonaux de la reproduction, les récompenses sexuelles ne dépendent quasiment plus du contrôle physiologique de la reproduction, même s'il existe encore une influence résiduelle (Dreher et al., 2007). Et chaque action qui active le système de récompense — ce qui est perçu comme une sensation de plaisir érotique — peut induire l'apprentissage d'une motivation à répéter cette activité érotique (Georgiadis et al., 2012). Pour toutes ces raisons, l'apprentissage de la motivation sexuelle humaine n'est plus limitée à la

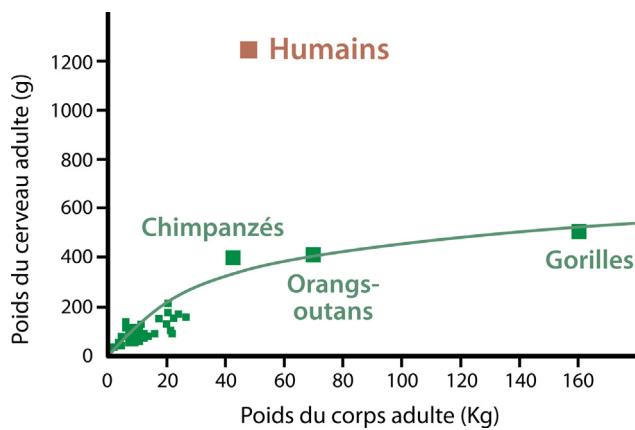


Figure 4 Index de corticalisation chez les primates.

copulation hétérosexuelle, mais peut s'étendre à tous les types de stimulations érotiques des corps (Pfaus et al., 2012 ; et voir Agmo, 2007).

Corticalisation du système nerveux chez les mammifères

Chez les mammifères, on observe un développement relativement graduel du néocortex, c'est la corticalisation (ou encéphalisation, ou télencéphalisation). Ce développement des aires associatives corticales polymodales permet l'émergence graduelle de capacités cognitives élaborées, qui elles-mêmes permettront dans l'espèce humaine l'apparition de la culture.

Évolution observée

On remarque que cette corticalisation est particulièrement importante dans l'espèce humaine (Fig. 4), puisque l'index d'encéphalisation (le rapport poids du cerveau/poids corporel) est 3,5 fois plus élevé chez l'homme que chez les autres hominidés (Bogin, 1997 ; Gilbert, 2013).

En particulier, le développement du cortex préfrontal devient majeur dans les différentes espèces d'homininés (*homo habilis*, *erectus*, *neanderthalensis*...), pour culminer chez *homo sapiens* (Gazzaniga et al., 2002) (Fig. 5).

Implications fonctionnelles

Comme le cortex préfrontal reçoit des informations élaborées de tous les principaux systèmes cérébraux, son

organisation anatomique et fonctionnelle spécifique rend possible l'émergence de fonctions cognitives supérieures (notamment le langage, la mémoire de travail, le raisonnement, et plus généralement les fonctions exécutives – Miller et al., 2002). Ces processus cognitifs élaborés peuvent influencer l'activité des structures sous-corticales (traitement descendant – top-down processing), comme les circuits sensoriels ou le système de récompense (McCabe et al., 2008).

Toutes ces capacités cognitives, en particulier la catégorisation, la planification, la généralisation, l'abstraction et la symbolisation, sont également à l'origine de l'élaboration de règles, de normes, de croyances, de valeurs, de morales et d'éthiques. En raison de la sophistication de ces traitements cognitifs, les activités érotiques ne sont plus de simples réponses aux caractéristiques d'un environnement ou d'un partenaire. Le comportement sexuel humain n'est plus un simple comportement érotique et l'attachement n'est plus uniquement la recherche de la proximité physique. Le plaisir, ainsi que la signification individuelle et sociale du plaisir, peuvent être intégrés dans des comportements ou des situations symboliques complexes.

Fonctionnellement, les capacités cognitives permettent à l'être humain d'interpréter ce qu'il observe et ce qu'il ressent, et de concevoir des normes et des valeurs prescriptives. Par exemple, l'amour peut être conçu comme libre, romantique, courtois ou platonique ; tandis que les variations de la différenciation sexuelle (Blackless et al., 2000) peuvent être interprétées comme des genres supplémentaires (jusqu'à 5–6 genres – Herdt, 1996 ; Ringrose, 2003). Il peut même concevoir le plaisir sexuel comme une manifestation maléfique et prescrire la suppression de tout désir sexuel, dans une idéalisation de la chasteté et de la pureté (Brundage, 1987).

Analyse fonctionnelle : évolution du comportement sexuel

Chez l'être humain, plusieurs facteurs qui contrôlent la sexualité des mammifères ont donc évolué : le réflexe sexuel de la lordose ; les circuits olfactifs, et en particulier ceux des phéromones ; les activités sexuelles et les cycles hormonaux sont quasi dissociés ; le système de récompense devient continuellement fonctionnel ; et la cognition se développe et permet l'émergence de la culture (Fig. 6).

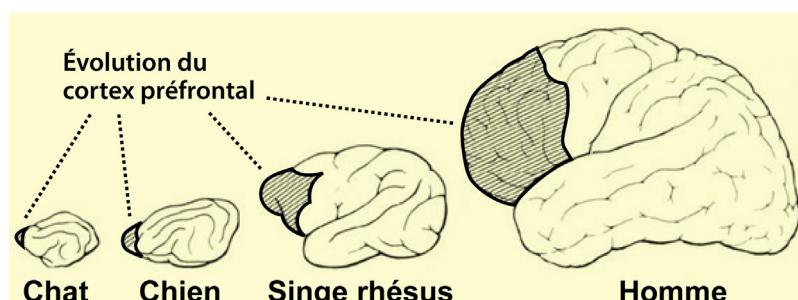


Figure 5 Développement des aires corticales impliquées dans la cognition. Le cortex préfrontal (en gris) est la structure cérébrale qui a le plus évolué chez l'être humain. Et c'est le cortex préfrontal qui permet les processus cognitifs les plus complexes (symbolisation, planification, réflexion...).

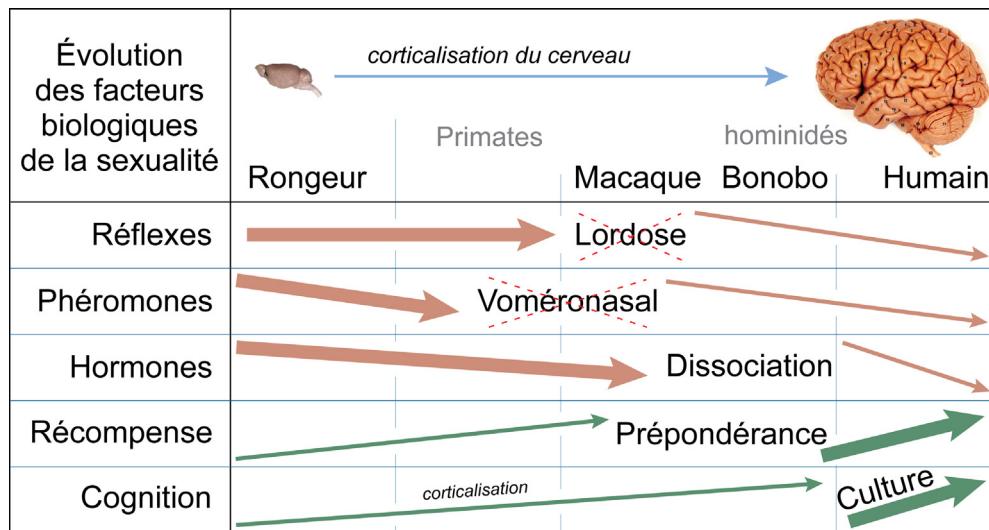


Figure 6 Schéma de synthèse : évolution des principaux facteurs qui contrôlent le comportement sexuel des mammifères. D'après Wunsch (2014).

Quelles sont les implications fonctionnelles de ces différentes altérations et modifications structurelles, sur la dynamique globale du comportement sexuel ?

Apparemment, on observe chez les primates anthropoïdes une « désorganisation » graduelle de la copulation hétérosexuelle, et parallèlement l'émergence chez les hominidés d'un comportement de stimulation des zones érogènes. Et chez l'être humain, les représentations cognitives culturelles structurent la sexualité.

À noter également, comme les hominidés ne représentent qu'environ 0,1 % des espèces de mammifères (Wilson et Reeder, 2005), que la sexualité spécifique de l'espèce humaine n'est pas représentative de la sexualité des mammifères.

Désorganisation de la copulation, et émergence d'un comportement de type « érotique »

Chez les mammifères, et surtout chez les primates, on observe, soit des modifications graduées (comme la corticalisation), soit des modifications rapides (comme l'altération de l'organe voméronasal), qui apparaissent à des époques différentes et qui ne concernent pas toutes les espèces. Pour ces raisons, chaque espèce possède des caractéristiques biologiques propres qui rendent sa sexualité relativement distincte de celle des autres mammifères et primates.

Néanmoins, il ne semble pas exister de transformations majeures des différents facteurs. L'organisation générale est conservée et apparemment c'est uniquement quelques éléments génétiques ou cellulaires qui sont altérés ou modifiés. Fonctionnellement, ces altérations ou modifications ponctuelles semblent graduellement « désorganiser » l'organisation de la copulation hétérosexuelle. En effet, la dissociation des activités sexuelles des cycles hormonaux fait que les activités peuvent avoir lieu n'importe quand, même quand les gamètes ne sont pas matures. L'altération de l'olfaction affaiblit l'attraction pour le sexe opposé. La disparition fonctionnelle du réflexe de la lordose induit

la disparition de l'immobilisation et de la position adaptée à la copulation. En raison de ces modifications, la dynamique fonctionnelle initiale – qui orientait le comportement sexuel vers la copulation hétérosexuelle quand les gamètes sont matures – n'est plus optimisée. La proportion d'activités sexuelles qui ne permettent pas la reproduction augmente.

Parallèlement, comme le système de récompense associé aux zones érogènes primaires devient continuellement fonctionnel, il semblerait que la dynamique comportementale évolue vers une activité de stimulation de ces zones érogènes (Fig. 7). Cette modélisation fonctionnelle semble corroborée par des observations éthologiques, ethnologiques et expérimentales. Les observations éthologiques indiquent que les activités sexuelles des hominidés ne sont plus orientées principalement vers la copulation hétérosexuelle, mais plutôt vers des stimulations des zones érogènes génitales (Bagemihl, 2000). C'est particulièrement notable chez *pan paniscus* (bonobos – De Waal, 1988), qui cumule un maximum de modifications des facteurs qui contrôlent la copulation. Même les contacts sociaux non sexuels sont principalement orientés vers les zones génitales (Hanby, 1976). Chez l'être humain, les observations de sociétés de chasseurs-cueilleurs, considérées comme proche du contexte originel de l'espèce humaine (Konner, 2010), suggèrent que la sexualité se développe dès les premières années de la vie par différents types d'activités de stimulation des zones érogènes génitales (jeux centrés sur les organes génitaux, masturbation, masturbations réciproques, pénétrations, coït... – Henry, 1949 ; Henry et Henry, 1974). Cette sexualité devient apparemment à l'âge adulte une sexualité principalement génitale (Stephens, 1972). Cette dynamique développementale et fonctionnelle, centrée sur les zones érogènes primaires, semble être confirmée expérimentalement, puisque l'analyse des activités sexuelles humaines suggère que – si le contexte culturel le permet – les personnes pratiquent préférentiellement les activités « qui procurent les stimulations les plus intenses aux zones corporelles les plus érogènes (pénis/clitoris, vagin) » (Wunsch, 2007).

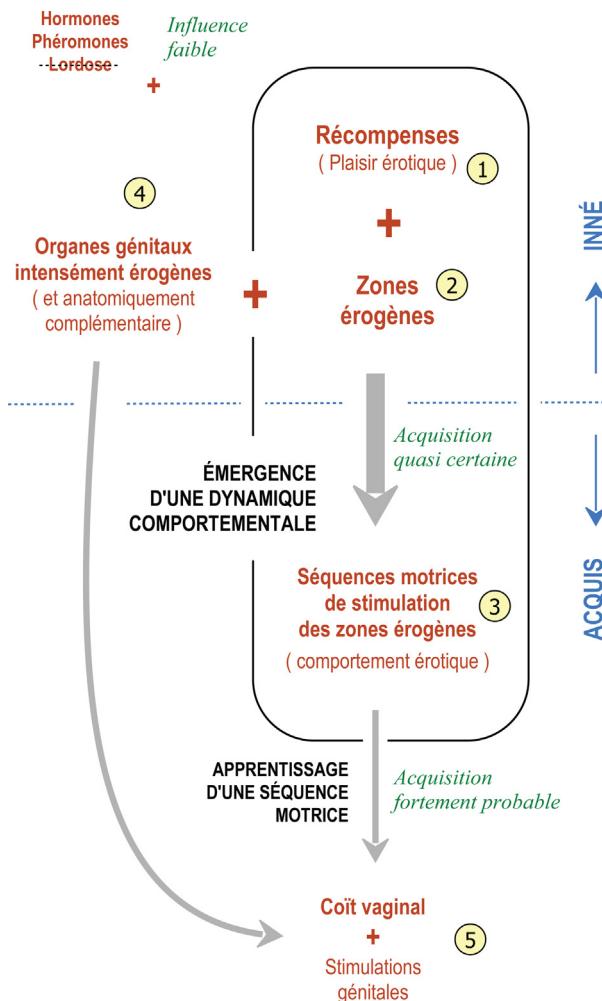


Figure 7 Dynamique probable du comportement sexuel des hominidés. Les modifications fonctionnelles, provoquées par les évolutions structurelles décrites sur la Fig. 6, pourraient être représentées schématiquement par le modèle ci-dessus. Chez les hominidés, la lordose n'est plus fonctionnelle, les hormones et les phéromones ont une importance moindre. Le système de récompense [1] associés aux zones érogènes [2] devient fonctionnellement plus important et induirait chez quasiment tous les sujets l'acquisition et la répétition de nombreuses séquences motrices de stimulations de zones érogènes [3]. L'existence innée d'organes génitaux complémentaires [4] et intensément érogènes (orgasme) induirait, durant les activités érotiques, une grande probabilité d'acquisition du coït vaginal [5], nécessaire à la reproduction. D'après Wunsch (2007, 2014).

Dans une analyse fonctionnelle, on observe ainsi que le comportement copulatoire hétérosexuel des mammifères semble évoluer chez les hominidés vers un comportement de type érotique.

La sexualité érotique et culturelle des humains

Comme déjà indiqué, le cortex, et tout particulièrement le cortex préfrontal, est très développé chez l'être humain. Cette évolution majeure des capacités cognitives permet d'élaborer et d'attribuer des significations et des valeurs

particulières aux activités de stimulations des zones érogènes. L'être humain peut concevoir des pratiques érotiques raffinées (cf. le *Kāmasūtra* de *Vātsyāyana*), ou au contraire limiter la sexualité à la reproduction. L'activité sexuelle peut par exemple être réalisée d'une manière ritualisée ou obligatoire (devoir conjugal), ou n'avoir qu'un but purement hédonique, ou être instrumentalisée (Meston et Buss, 2007). Toutes les activités humaines deviennent ainsi chargées de normes intériorisées ou de significations symboliques, qui sont transmises par apprentissage social, et qui s'accumulent au cours des générations (Dean et al., 2012). On observe ainsi une rupture à partir de l'espèce humaine : l'apparition de la culture.

Les données historiques (Aries, 1973 ; Cantarella, 2002 ; Rocke, 1998) et ethnologiques (Ford et Beach, 1952 ; Gregersen, 1983 ; Marshall et Suggs, 1971 ; Miletsky, 2002 ; Werner, 1986), montrent la diversité des valeurs sexuelles et des pratiques culturelles, qui sont très différentes d'une société à l'autre. Les études sociologiques (comme celles d'Ira Reiss (1986), de William Simon et de John Gagnon (2008)) ont montré l'importance majeure et structurante de la culture sur la sexualité humaine. Et cette influence culturelle s'exerce apparemment via les processus cognitifs, en partie par l'influence inconsciente des représentations culturelles (Custers et Aarts, 2010), ou par mimétisme social (Lebreton et al., 2012).

Dans une analyse fonctionnelle, on observe que le comportement de type érotique des hominidés évolue chez l'être humain vers une sexualité de type érotique et culturelle.

Conclusion

Chez la plupart des mammifères, on peut raisonnablement affirmer qu'il existe une organisation biologique spécifique pour la copulation hétérosexuelle, qui permet la fécondation par le dépôt du sperme dans le vagin.

Au cours de l'évolution, il apparaît que plusieurs facteurs proches qui contrôlent cette copulation hétérosexuelle sont altérés ou modifiés, surtout chez les primates. En particulier les gènes des récepteurs aux phéromones sont altérés, les activités sexuelles sont progressivement dissociées des cycles hormonaux (le comportement et la reproduction sont dissociés), le réflexe copulatoire de la lordose n'est plus fonctionnel, et le développement du cortex est majeur chez l'être humain. En simplifiant, on remarque apparemment que plus ces principaux facteurs neurobiologiques sont modifiés, plus le comportement sexuel d'une espèce de mammifère sera modifié.

Chez les hominidés, qui cumulent toutes les altérations et évolutions décrites précédemment, la dynamique fonctionnelle du comportement sexuel est significativement modifiée. Le seul système qui reste totalement fonctionnel est le système de récompense associé aux zones érogènes. Pour ces raisons, les facteurs neurobiologiques altérés ou modifiés n'orientent plus les activités sexuelles principalement vers la copulation hétérosexuelle, mais plutôt vers la stimulation érotique des régions corporelles les plus érogènes. Fonctionnellement, il semble que la copulation hétérosexuelle soit « désorganisée », et que la dynamique fonctionnelle a évolué vers un comportement de stimulation des zones érogènes. Chez l'être humain, en raison du

développement majeur du cortex, ce comportement de stimulation des zones érogènes (que l'on pourrait qualifier d'« érotique »), apparaît profondément structuré par la cognition et surtout par la culture.

L'analyse fonctionnelle des données disponibles suggère que la dynamique copulatoire hétérosexuelle des mammifères a évolué, chez l'être humain, vers une sexualité érotique et culturelle.

Déclaration de liens d'intérêts

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

Références

- Agmo A. *Functional and dysfunctional sexual behavior*. Amsterdam: Elsevier/Academic Press; 2007.
- Allard J, Truitt WA, McKenna KE, Coolen LM. Spinal cord control of ejaculation. *World J Urol* 2005;23(2):119–26.
- Aries P. *L'enfant et la vie familiale sous l'Ancien Régime [Children and family life in the Ancien Régime]*. Paris: Seuil; 1973.
- Bagemihl B. *Biological exuberance. Animal homosexuality and natural diversity*. New York: St Martin's Press; 2000.
- Berridge KC, Kringelbach ML. Affective neuroscience of pleasure: reward in humans and animals. *Psychopharmacology (Berl)* 2008;199(3):457–80.
- Blackless M, Charuvastra A, Derryck A, et al. How sexually dimorphic are we? Review and synthesis. *Am J Hum Biol* 2000;12(2):151–66.
- Bogin B. Evolutionary hypotheses for human childhood. *Yearbook Phys Anthropol* 1997;40:63–89.
- Brennan PA, Zufall F. Pheromonal communication in vertebrates. *Nature* 2006;444(7117):308–15.
- Brown SG, Calibuso MJ, Roedl AL. Women's sexuality, well-being, and the menstrual cycle: methodological issues and their inter-relationships. *Arch Sex Behav* 2011;40(4):755–65.
- Brundage JA. *Law, sex, and Christian Society in Medieval Europe*. Chicago: University of Chicago Press; 1987.
- Cantarella E. *Bisexuality in the ancient world*. 2nd edition New Haven: Yale University Press; 2002.
- Cibrian-Llanderol T, Tecamachaltzi-Silvaran M, Triana-Del RR, et al. Clitoral stimulation modulates appetitive sexual behavior and facilitates reproduction in rats. *Physiol Behav* 2010;100(2):148–53.
- Condemi S, Mounier A, Giunti P, et al. Possible interbreeding in late Italian Neanderthals? New data from the Mezzena jaw (Monti Lessini, Verona, Italy). *PLoS One* 2013;8(3):e59781.
- Cubas P, Vincent C, Coen E. An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. *Nature* 1999;401(6749):157–61.
- Custers R, Aarts H. The unconscious will: how the pursuit of goals operates outside of conscious awareness. *Science* 2010;329(5987):47–50.
- De Waal FBM. The communicative repertoire of captive bonobos (*pan paniscus*), compared to that of chimpanzees. *Behaviour* 1988;106(3–4):183–251.
- Dean LG, Kendal RL, Schapiro SJ, et al. Identification of the social and cognitive processes underlying human cumulative culture. *Science* 2012;335(6072):1114–8.
- Dixson AF. *Primate sexuality: comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and human beings*. Oxford: Oxford University Press, 1998, reprint; 2009.
- Dreher JC, Schmidt PJ, Kohn P, et al. Menstrual cycle phase modulates reward-related neural function in women. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2007;104(7):2465–70.
- Ferris CF, Kulkarni P, Sullivan JM Jr, et al. Pup suckling is more rewarding than cocaine: evidence from functional magnetic resonance imaging and three-dimensional computational analysis. *J Neurosci* 2005;25(1):149–56.
- Ford CS, Beach FA. *Patterns of sexual behavior*. London: Eyre & Spottiswoode; 1952.
- Foster RG, Roenneberg T. Human responses to the geophysical daily, annual and lunar cycles. *Curr Biol* 2008;18(17):R784–94.
- Furuichi T. Female contributions to the peaceful nature of bonobo society. *Evol Anthropol* 2011;20(4):131–42.
- Gagnon J. *Les scripts de la sexualité. Essais sur les origines culturelles du désir*. Paris: Payot; 2008.
- Gazzaniga MS, Ivry RB, Mangun GR. *Cognitive neuroscience. The biology of the mind*. 2e édition New York: W.W. Norton & Company; 2002.
- Georgiadis JR, Kringelbach ML, Pfau JG. Sex for fun: a synthesis of human and animal neurobiology. *Nat Rev Urol* 2012;9(9):486–98.
- Gilad Y, Man O, Paabo S, Lancet D. Human specific loss of olfactory receptor genes. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2003;100(6):3324–7.
- Gilbert SF. *Developmental biology*. Tenth Edition Sunderland, MA: Sinauer Associates; 2013.
- Giuliano F, Rampin O. Neural control of erection. *Physiol Behav* 2004;83(2):189–201.
- Green RE, Krause J, Briggs AW, et al. A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 2010;328(5979):710–22.
- Gregersen E. *Sexual practices. The story of human sexuality*. New York: Franklin Watts; 1983.
- Hanby JP. Sociosexual development in primates. In: Bateson PP, editor. *Perspectives in ethology*, 2. New York: Plenum Press; 1976. p. 1–67.
- Henry J. The social function of child sexuality in Pilaga Indian culture. In: Hoch PH, Zubin J, editors. *Psychosexual development in health and disease*. New York: Grune & Stratton; 1949. p. 91–101.
- Henry J, Henry Z. Doll play of Pilaga Indian children. New York: First Vintage Books Edition; 1974 [first edition 1944].
- Herdt G. *Third sex. Third gender. Beyond sexual dimorphism in culture and history*. New York: Zone Books; 1996.
- Hurst JL. Female recognition and assessment of males through scent. *Behav Brain Res* 2009;200(2):295–303.
- Jacob F. Evolution and tinkering. *Science* 1977;196:1161–6.
- Jonsson EH, Backlund WH, Wagnbeck V, et al. Unmyelinated tactile cutaneous nerves signal erotic sensations. *J Sex Med* 2015;12(6):1338–45.
- Keller M, Bakker J. Special issue (12 articles): pheromonal communication in higher vertebrates and its implication on reproductive function. Editorial. *Behav Brain Res* 2009;200(2):237–8.
- Keller M, Baum MJ, Brock O, et al. The main and the accessory olfactory systems interact in the control of mate recognition and sexual behavior. *Behav Brain Res* 2009;200(2):268–76.
- Kimchi T, Xu J, Dulac C. A functional circuit underlying male sexual behaviour in the female mouse brain. *Nature* 2007;448(7157):1009–14.
- Knobil E, Neill JD. *The physiology of reproduction*. 3rd edition New York: Academic Press; 2005.
- Kobayakawa K, Kobayakawa R, Matsumoto H, et al. Innate versus learned odour processing in the mouse olfactory bulb. *Nature* 2007;450(7169):503–8.
- Kolb B, Whishaw IQ. *Cerveau et comportement [Brain and behaviour]*. 2nd edition Brussels: De Boeck Université; 2008.
- Konner M. *The evolution of childhood. Relationships, emotions, mind*. Cambridge, Mass: Harvard University Press; 2010.
- Lanuza E, Novejarque A, Martinez-Ricos J, et al. Sexual pheromones and the evolution of the reward system of the brain: the chemosensory function of the amygdala. *Brain Res Bull* 2008;75(2–4):460–6.

- Lebreton M, Kawa S, Forgeot DB, et al. Your goal is mine: unraveling mimetic desires in the human brain. *J Neurosci* 2012;32(21):7146–57.
- Liman ER. Use it or lose it: molecular evolution of sensory signaling in primates. *Pflugers Arch* 2006;453(2):125–31.
- Marshall DS, Suggs RC. Human sexual behavior: variations in the ethnographic spectrum. New York: Basic Books; 1971.
- Martinez-Ricos J, Agustin-Pavon C, Lanuza E, Martinez-Garcia F. Role of the vomeronasal system in intersexual attraction in female mice. *Neuroscience* 2008;153(2):383–95.
- Matsumoto J, Urakawa S, Hori E, et al. Neuronal responses in the nucleus accumbens shell during sexual behavior in male rats. *J Neurosci* 2012;32(5):1672–86.
- McCabe C, Rolls ET, Bilderbeck A, McGlone F. Cognitive influences on the affective representation of touch and the sight of touch in the human brain. *Soc Cogn Affect Neurosci* 2008;3(2):97–108.
- Meisel RL, Sachs BD. The physiology of male sexual behavior. In: Knobil E, Neill JD, editors. *The physiology of reproduction*. 2nd edition New York: Raven Press; 1994.
- Meston CM, Buss DM. Why humans have sex. *Arch Sex Behav* 2007;36(4):477–507.
- Miletsky H. Understanding bestiality and zoophilia. Bethesda, MD: East-West Publishing; 2002.
- Miller EK, Freedman DJ, Wallis JD. The prefrontal cortex: categories, concepts and cognition. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2002;357(1424):1123–36.
- Moncho-Bogani J, Lanuza E, Hernandez A, et al. Attractive properties of sexual pheromones in mice: innate or learned? *Physiol Behav* 2002;77(1):167–76.
- Morrison I, Loken LS, Olausson H. The skin as a social organ. *Exp Brain Res* 2010;204(3):305–14.
- Nei M, Niimura Y, Nozawa M. The evolution of animal chemosensory receptor gene repertoires: roles of chance and necessity. *Nat Rev Genet* 2008;9(12):951–63.
- Pankevich DE, Cherry JA, Baum MJ. Effect of vomeronasal organ removal from male mice on their preference for and neural Fos responses to female urinary odors. *Behav Neurosci* 2006;120(4):925–36.
- Pavlicev M, Wagner G. The evolutionary origin of female orgasm. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 2016.
- Pfaff DW, Schwartz-Giblin S, MacCarthy MM, Kow LM. Cellular and molecular mechanisms of female reproductive behaviors. In: Knobil E, Neill JD, editors. *The physiology of reproduction*. 2nd edition New York: Raven Press; 1994.
- Pfaus JG, Kippin TE, Coria-Avila GA, et al. Who, what, where, when (and maybe even why)? How the experience of sexual reward connects sexual desire, preference, and performance. *Arch Sex Behav* 2012;41(1):31–62.
- Reiss IL. Journey into sexuality: an exploratory voyage. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall College; 1986.
- Ringrose K. The perfect servant. Eunuchs and the social construction of gender in Byzantium. Chicago: University Of Chicago Press; 2003.
- Roberts SA, Simpson DM, Armstrong SD, et al. Darcin: a male pheromone that stimulates female memory and sexual attraction to an individual male's odour. *BMC Biol* 2010;8(1):75.
- Rocke M. *Forbidden friendships: homosexuality and male culture in Renaissance Florence*. Oxford: Oxford University Press; 1998.
- Sachs BD. Erection evoked in male rats by airborne scent from estrous females. *Physiol Behav* 1997;62(4):921–4.
- Schober J, Weil Z, Pfaff D. How generalized CNS arousal strengthens sexual arousal (and vice versa). *Horm Behav* 2011;59(5):689–95.
- Seguin-Orlando A, Korneliussen TS, Sikora M, et al. Paleogenomics. Genomic structure in Europeans dating back at least 36,200 years. *Science* 2014;346(6213):1113–8.
- Spies HG, Pau KY, Yang SP. Coital and estrogen signals: a contrast in the preovulatory neuroendocrine networks of rabbits and rhesus monkeys. *Biol Reprod* 1997;56(2):310–9.
- Stephens WN. A cross-cultural study of modesty. *Cross-Cultural Res* 1972;7(1):1–28.
- Stowers L, Holy TE, Meister M, et al. Loss of sex discrimination and male-male aggression in mice deficient for TRP2. *Science* 2002;295(5559):1493–500.
- Swaney WT, Keverne EB. The evolution of pheromonal communication. *Behav Brain Res* 2009;200(2):239–47.
- Tarin JJ, Gomez-Piquer V. Do women have a hidden heat period? *Hum Reprod* 2002;17(9):2243–8.
- Thibault C, Levasseur M-C. *La reproduction chez les mammifères et l'Homme [Reproduction in mammals and Man]*. Paris: Inra Ellipse; 2001.
- Turnbull OH, Lovett VE, Chaldecott J, Lucas MD. Reports of intimate touch: erogenous zones and somatosensory cortical organization. *Cortex* 2013;53:146–54.
- Werner D. *Human sexuality around the world*. Unpublished manuscript. Florianopolis, Brazil: University of Santa Catarina; 1986.
- Wilson DE, Reeder DM. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3rd edition Johns Hopkins University Press; 2005.
- Wilson DS, Wilson EO. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *Q Rev Biol* 2007;82(4):327–48.
- Winkelmann RK. The erogenous zones: their nerve supply and its significance. *Mayo Clin Proc* 1959;34(2):39–47.
- Wunsch S. *Rôle et importance des processus de renforcement dans l'apprentissage du comportement de reproduction, chez l'homme [Role and importance of reinforcement processes in learning of reproductive behaviour]* (Doctoral thesis). Paris: EPHE-Sorbonne; 2007.
- Wunsch S. Comprendre les origines de la sexualité humaine. Neurosciences, éthologie, anthropologie [Understanding the origins of human sexuality. Neurosciences, ethology, anthropology]. Bordeaux: L'Esprit du Temps; 2014.
- Wyatt TD. Fifty years of pheromones. *Nature* 2009;457(7227):262–3.
- Young JM, Massa HF, Hsu L, Trask BJ. Extreme variability among mammalian V1R gene families. *Genome Res* 2010;20(1):10–8.
- Young LJ, Wang Z. The neurobiology of pair bonding. *Nat Neurosci* 2004;7(10):1048–54.
- Zhang J, Webb DM. Evolutionary deterioration of the vomeronasal pheromone transduction pathway in catarrhine primates. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2003;100(14):8337–41.