

SERGE WUNSCH

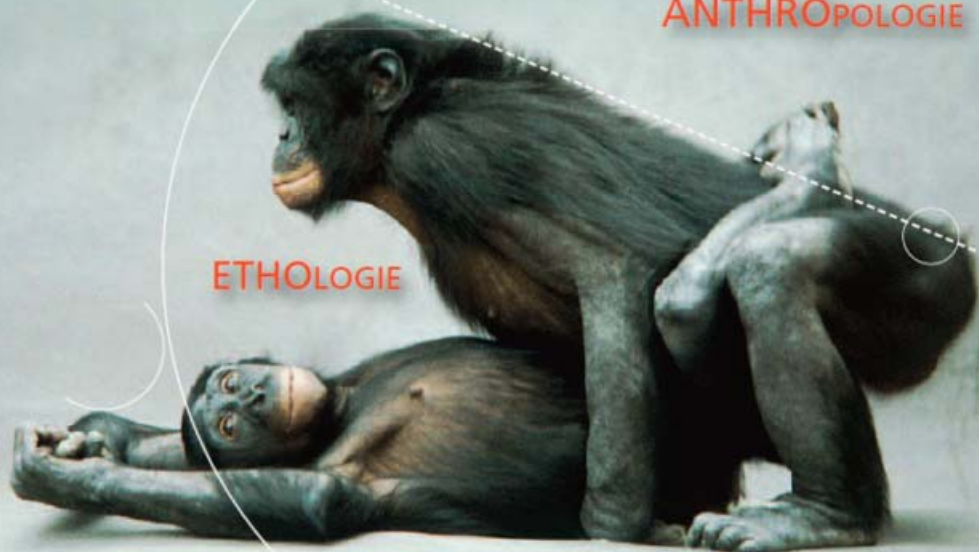
COMPRENDRE

LES **ORIGINES** DE LA SEXUALITÉ HUMAINE

NEUROSCIENCES

ANTHROPOLOGIE

ETHOLOGIE



L'Esprit du Temps

COMPRENDRE

LES ORIGINES DE LA SEXUALITÉ HUMAINE

L'objectif de ce livre est de présenter les facteurs biologiques et culturels constitutifs de la sexualité humaine afin d'en comprendre la grande diversité, à la fois historique et culturelle. Pour cela Serge Wunsch a construit des modèles – issus des connaissances les plus récentes en matière de neurosciences, d'éthologie, de psychologie, d'anthropologie – permettant d'expliquer la complexité de l'objet « sexualité ». La sexualité des mammifères, des primates, puis la sexualité humaine, sont organisées à partir d'une base neurobiologique innée sur laquelle interviennent les émotions et les processus cognitifs. Ce sont ensuite essentiellement les mécanismes du plaisir et les facteurs cognitifs de l'apprentissage, qui sont à l'origine de la grande diversité des sexualités humaines.

« Un ouvrage exceptionnel, une synthèse remarquable, pour nous permettre de comprendre la complexité de la sexualité humaine. »

Philippe Brenot, Préface.

Serge Wunsch

Enseignant et chercheur, Serge Wunsch est docteur en neurosciences de l'École Pratique des Hautes Études de Paris. Il est chargé de cours en sexologie dans différentes universités françaises. Il a récemment publié Sexualité humaine : l'importance cruciale du plaisir, aux Éditions Universitaires Européennes.



PRIX FRANCE : 23,00 €
ISBN 978-2-84795-271-1



L'Esprit du Temps

WWW.LESPRITDUTEMPS.COM

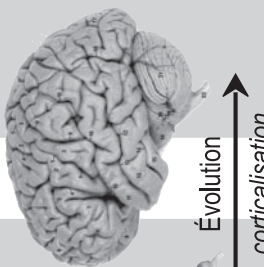
Table des matières

DIU Sexo: lire chapitres 1 à 4

Préface	7
1. L' « instinct sexuel » : le comportement de reproduction des mammifères	11
1.1 – Description du comportement de reproduction	12
1.2 – Facteurs innés à l'origine du comportement de reproduction	14
1.3 – Capacités acquises à l'origine du comportement de reproduction	30
1.4 – Modélisation du comportement de reproduction	39
1.5 – Analyses phylogénétiques et fonctionnelles	41
2. L'évolution du comportement de reproduction : des rongeurs aux humains ...	51
2.1 – Limites du modèle du « comportement de reproduction »	51
2.2 – Évolution des facteurs neurobiologiques du comportement de reproduction	56
2.3 – Analyses et synthèses	68
2.4 – Conclusion	71
3. Prépondérance du système de récompense : Le « comportement érotique » des hominidés	73
3.1 – Importance du système de récompense	74
3.2 – Importance du système somatosensoriel	76
3.3 – Présentation de la dynamique érotique basique	82
3.4 – Apprentissage de l'activité érotique reproductrice : le coït vaginal	88
3.5 – Modulation de la dynamique érotique basique : la hiérarchie des facteurs modulateurs	91
3.6 – Modèles alternatifs de la sexualité humaine	94
3.7 – Analyses fonctionnelles et phylogénétiques	96
4. Prépondérance de la cognition : la « sexualité culturelle » des humains	101
4.1 – Les fondements neurobiologiques de la culture : la cognition	102
4.2 – Caractéristiques et conditions de l'influence culturelle	103
4.3 – Interactions cognition / culture	105
5. L'attachement et l'amour	107
5.1 – L'attachement chez les mammifères non-primates	107
5.2 – L'attachement inter-espèces et pour des objets	110
5.3 – L'attachement chez les hominidés	111
6. Sexes naturels et Genres culturels	115
6.1 – Le sexe biologique / La différenciation sexuelle chez les mammifères ..	115
6.2 – Sexes naturels et genres culturels	119
6.3 – Le sexe psychologique / Développement des représentations identitaires ..	124
6.4 – Les troubles de l'identité sexuelle	128

7. Le comportement hédonique	137
7.1 – Origine du comportement hédonique	137
7.2 – Les différentes composantes biologiques et culturelles du comportement hédonique	138
7.3 – Place particulière du plaisir somatosensoriel (sexuel)	141
7.4 – Conclusion	142
8. Les facteurs biologiques et culturels de la sexualité	145
8.1 – Principes généraux du développement des comportements	145
8.2 – Développement théorique de la dynamique érotique basique	147
8.3 – Influences des facteurs cognitifs et culturels	150
8.4 – Développement des activités érotiques	174
8.5 – Développement concomitant avec d’autres comportements et émotions	181
9. Le développement de la sexualité humaine	189
9.1 – Développement de la motivation sexuelle	189
9.2 – Chronologie du développement : de la naissance au vieillissement	220
9.3 – Analyses phylogénétiques et fonctionnelles	237
10. Les modèles de la normalité et des troubles	243
10.1 – L’importance du modèle de référence	243
10.2 – Psychologie biologique et modèles de références	244
10.3 – Enjeux et dysfonctions de la sexualité	246
10.4 – L’importance des croyances dans la genèse des pathologies : TOUT peut-il provoquer des troubles de la sexualité ?	252
10.5 – Les effets sur la sexualité des attitudes sociales	258
10.6 – Modèle référent : quelle est la pertinence du modèle psychobiologique ?	260
10.7 – Pratiques sociales et médicales et modèles de références	265
10.8 – Conclusion	272
11. Éthique et méthodologie	277
11.1 – Développement de la sexologie	277
11.2 – La sexologie, une science sous influences ?	279
11.3 – Enjeux et perspectives	286
11.4 – Évaluation du modèle psychobiologique	290
11.5 – Éthique, valeurs et sexualité	302
Conclusion	309
Documents complémentaires et crédits	312
Références	317
Table des matières	334

Figure 9.12

Comportements sexuels des mammifères		Comportement de reproduction		Sexualité culturelle	
Facteurs neuro-biologiques innés	Hormones		HORMONES PHÉROMONES Réflexes sexuels Récompenses Cognition	Hormones Phéromones Réflexes sexuels RÉCOMPENSES COGNITION	
	Hormones Neuromédiateurs		Hormones sexuelles (testostérone)	Opioides endogènes Endocannabinoïdes, Dopamine	
	Structures innées et cruciales		Circuit neural de la lordose (♀) et des poussées pelviennes (♂)	Circuit neural des récompenses + pénis / clitoris	
	Signaux innés et primordiaux		(principalement) Signal olfactif <i>provoqué par</i> phéromones sexuelles (secondairement) Récompenses génitales	Signal somatosensoriel <i>provoqué par</i> stimulation mécanique des zones érogènes	
	Motivation		Phéromones + Récompenses + Hormones → <i>acquis contrôlé</i>	Récompenses érotiques (Plaisir) <i>acquis</i>	
Processus cognitifs	Orientation sexuelle	[rôle secondaire]	Hétérosexualité <i>innée</i>	Préférences sexuelles <i>acquises</i>	
				Culture [rôle majeur] <i>Valeurs, Croyances, Prohibitions ...</i>	

COMPORTEMENT	Comportement crucial	Copulation avec éjaculation pour obtenir la fécondation	Stimulations des zones les plus érogènes (et en particulier le pénis / clitoris) pour obtenir l' orgasme
	Modalités de réalisation	Un mâle et une femelle	Une ou plusieurs personne(s)
	Variabilité du comportement	Faible variabilité (variations autour de la copulation)	Forte variabilité (tout ce qui permet la stimulation érotique des zones érogènes)
ANALYSES FONCTIONNELLES	Organisation biologique innée	" Instinct partiel " (circuit neural spécifique contrôlant le comportement de reproduction)	Récompenses + Zones érogènes (induisent l'apprentissage des activités érotiques principalement par conditionnement opérant)
	Finalité du comportement	Fécondation (la reproduction est une conséquence directe des activités copulatoires)	Maximisation du plaisir érotique (la reproduction est une conséquence indirecte des activités érotiques)
	Dynamique comportementale	Véritable comportement de reproduction, inné	Comportement érotique culturel acquis
PHYLOGENESE	Espèces représentatives	Mammifères non-primates Rongeurs	Primates hominidés Homo sapiens
	Effets de l'évolution	Optimisation grâce à la sélection naturelle	"Bricolage de l'évolution" (cf. F. Jacob)

Préface

La sexualité humaine est de connaissance assez récente, à la mesure des interdits, tabous et autres obstacles à sa compréhension qui ont été très puissants dans les siècles passés bien que moins tangibles aujourd'hui en Occident. Mais il existe toujours de nombreuses forces d'opposition, souvent idéologiques, dans la mesure où l'objet « sexualité » est un élément très sensible pour les systèmes de représentation du monde. Pour toutes les grandes confessions, il s'agit avant tout d'un principe naturel et, au nom de ce principe, toute connaissance, toute information et toute éducation sont exclues, car si la sexualité est naturelle, il n'y a aucun besoin de l'expliquer ni d'en faire l'apprentissage. Or, notre connaissance récente nous dit au contraire que la sexualité est fondamentalement apprise et nécessite une bonne compréhension pour être vécue harmonieusement.

Les grandes étapes de cette connaissance ont été initiées par Alfred Kinsey avec ses deux grandes études sur la sexualité des hommes, en 1948, puis des femmes, en 1953. Par la suite, le travail fondamental de William Masters et Virginia Johnson a permis de comprendre les déterminants des *réactions sexuelles* humaines. Depuis, de nombreuses études cliniques et de recherche fondamentale ont précisé les composantes de la complexité sexuelle humaine mais un travail de synthèse reste à accomplir car les données innombrables sont dispersées dans différentes disciplines qui ne communiquent pas toujours entre elles.

Ce livre est aujourd'hui, à ma connaissance, le seul ouvrage de synthèse transdisciplinaire permettant de comprendre l'évolution des comportements sexuels dans le phylum animal pour expliquer l'intimité des humains, riche de sa complexité mais également de sa diversité.

Je connais Serge Wunsch depuis plus de 15 ans, j'ai suivi son parcours de recherche et de synthèse pour proposer des modèles rendant compte de cette connaissance tant dans le domaine des neurosciences que de la psychologie et de l'anthropologie. Sa brillante thèse à l'École Pratique des Hautes Études ⁽¹⁾ a permis de démontrer ce que beaucoup affirment mais qui n'avait jamais été expliqué de façon solide : l'absence d'un réel « instinct sexuel ». Il nous offre aujourd'hui un ouvrage exceptionnel, une synthèse remarquable, pour nous permettre de comprendre la complexité de la sexualité humaine.

Par ce travail très référencé, Serge Wunsch met à notre disposition une masse considérable de documents permettant à chaque lecteur de forger son propre modèle de compréhension de l'une des plus grandes énigmes de l'hominisation.

Philippe Brenot

Psychiatre et anthropologue
directeur des enseignements en Sexologie
et Sexualité Humaine à l'université Paris-Descartes

(1) Wunsch S. *Rôle et importance des processus de renforcement dans l'apprentissage du comportement de reproduction, chez l'homme*. Thèse EPHE-Sorbonne, 2007.

Introduction

Il existe aujourd'hui une dizaine de livres de référence sur la sexualité humaine, la plupart d'entre eux en langue anglaise. Alors, pourquoi un nouvel ouvrage ? Quelle est la particularité de celui-ci ?

Les livres les plus récents, tels *La Sexualité humaine* de Pierre Langis et Bernard Germain, ou *Human Sexuality* de Simon Levay et Janice Baldwin, présentent un panorama complet des connaissances actuelles, mais ils décrivent essentiellement la sexualité telle qu'elle est vécue dans les sociétés occidentales contemporaines. L'objectif de ce livre est complémentaire : il est de permettre de comprendre les processus fondamentaux à l'origine du comportement sexuel humain et d'expliquer les raisons qui contribuent à sa diversité, que ce soit les sexualités d'aujourd'hui, ou les différentes sexualités observées dans l'histoire et dans les sociétés non industrielles. Cet ouvrage présente au lecteur les données scientifiques les plus récentes permettant de répondre à trois questions : quelles sont les connaissances actuelles concernant la sexualité ? Quels sont les modèles les plus probables permettant d'expliquer les différents aspects de la sexualité mammifère ? Pourquoi les sexualités humaines sont-elles si particulières et si différentes de celle des autres mammifères ?

Quand on réalise une synthèse de toutes les données scientifiques actuelles, quand on rassemble les connaissances en neurosciences (l'étude du système nerveux), en éthologie (l'étude du comportement animal), en ethno-anthropologie (l'étude des différentes sociétés humaines), en psychologie et en histoire, et que l'on confronte toutes ces données entre elles, apparaissent alors deux principaux modèles pouvant rendre compte des comportements sexuels. Chez les mammifères non-primates, comme les rongeurs, la sexualité est surtout centrée sur la copulation. C'est essentiellement un « comportement de reproduction ». Par contre, chez les mammifères qui ont un cerveau

très développé, c'est-à-dire les dauphins et les hominidés (orang-outan, chimpanzé, homme...), la sexualité est surtout caractérisée par la recherche de récompenses érotiques, c'est-à-dire, en simplifiant, par la recherche du plaisir. Il ne s'agit plus vraiment d'un « comportement de reproduction » mais plutôt d'un « comportement érotique ».

Certains lecteurs seront peut-être intrigués par l'importance apparemment donnée au plaisir dans le comportement sexuel humain car nombreux sont ceux qui pensent que, bien que partie prenante de la sexualité, le plaisir érotique n'est pas un facteur déterminant dans sa constitution, il ne serait que secondaire, et ce seraient plutôt des hormones, un « instinct », une « pulsion » ou la « libido » qui organiseraient notre sexualité. Il est vrai que la notion de « plaisir » a longtemps bénéficié d'une connotation « sulfureuse » dans la culture occidentale. Il faut également noter que, jusqu'à très récemment, on ne savait pas trop ce qu'était le « plaisir » du point de vue de la science. Le premier ouvrage de référence traitant du plaisir, *Pleasures of the Brain* de Morten Kringelbach et Kent Berridge, a été publié en 2010. Ce n'est donc que très récemment que l'on dispose de suffisamment de données fiables, en particulier sur les systèmes cérébraux d'aversion et de récompense, pour permettre de proposer des modèles crédibles du comportement sexuel.

Cet ouvrage est écrit en trois parties. Nous allons étudier en détail les principaux comportements sexuels des mammifères : tout d'abord le « comportement de reproduction » des mammifères non-primates, le « comportement érotique » des hominidés, enfin la « sexualité culturelle » des humains.

1.

L'« instinct sexuel » : le comportement de reproduction des mammifères

Introduction

La reproduction est une fonction biologique fondamentale qui permet la survie de l'espèce. Chez les animaux, le comportement qui permet la reproduction est contrôlé par le système nerveux. Plus le système nerveux est simple, comme chez les insectes ou les annélides, plus le comportement est simple et stéréotypé. Au contraire, plus le système nerveux est complexe, comme chez les mammifères et surtout chez les hominidés, plus le comportement est élaboré.

Chez les mammifères non-primates comme les rongeurs, qui sont des animaux sexués, le comportement qui permet la reproduction correspond précisément à une organisation anatomique et neurobiologique spécifique qui contrôle la copulation hétérosexuelle entre un mâle et une femelle. Cette copulation est réalisée grâce à un ensemble de séquences motrices qui sont exécutées de manière réflexe, ce qui permet le dépôt du sperme dans le vagin. La mise en contact des gamètes de la femelle avec ceux du mâle permet la fécondation et la reproduction de l'espèce.

L'objectif de cet ouvrage est de comprendre la sexualité humaine. Alors pour quelles raisons étudier la reproduction des mammifères non-primates, et en particulier celle des rongeurs ?

Comme nous le verrons dans les chapitres suivants, la sexualité humaine provient d'une évolution du comportement de reproduction des mammifères non-primates. Pour cette raison, la compréhension de la sexualité de ces mammifères est cruciale.

Par ailleurs, les rongeurs sont une des espèces de mammifères les moins corticalisés, et pour cette raison, l'influence du facteur cognitif est faible. En outre, ces animaux sont actuellement les plus étudiés et beaucoup de données scientifiques sont disponibles. De surcroît, l'étude

du comportement sexuel des mammifères montre que les espèces non-primates les moins corticalisées ont un comportement sexuel spécifiquement organisé pour la copulation hétérosexuelle. Cette copulation correspond essentiellement à la transmission des gamètes mâles dans le vagin de la femelle. C'est un comportement dont le but est clairement la reproduction et la survie de l'espèce. Pour ces raisons, les rongeurs apparaissent comme le meilleur exemple permettant d'identifier et d'expliquer, chez les mammifères, les principaux facteurs fondamentaux contrôlant la copulation hétérosexuelle et sa finalité biologique, la reproduction.

Exprimé autrement, le comportement de reproduction des rongeurs est un comportement simple et adapté, dont l'étude devrait permettre d'identifier les facteurs généraux à l'origine de la sexualité des mammifères, et ainsi de mieux comprendre son évolution vers la sexualité érotique et culturelle des humains.

1.1 – Description du comportement de reproduction

Chez les mammifères non-primates (rongeurs, canidés, ovidés...), le comportement de reproduction, et en particulier la copulation, est relativement stéréotypé. (**figure 1.1** et **vidéo 1.1**).

Le comportement de reproduction est généralement divisé en deux phases : 1) la phase motivationnelle, qui correspond au déclenchement de l'excitation sexuelle, puis au rapprochement physique des partenaires, et 2) la phase consummatoire, qui correspond à la copulation.

Phase motivationnelle

La phase motivationnelle permet aux partenaires d'échanger des stimulations adéquates qui permettent de déclencher l'excitation sexuelle, de reconnaître le partenaire de sexe opposé et d'engager le rapprochement physique des corps.

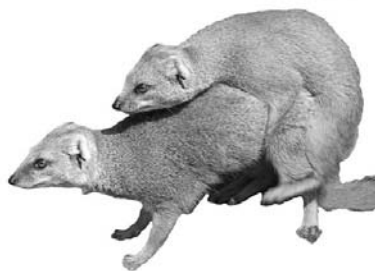
En général, par exemple chez le rat, qui est un des animaux les plus étudiés, on observe les séquences suivantes : le rat mâle effectue une exploration olfactive, puis éventuellement gustative de la femelle, plus particulièrement de sa région génitale. Cette exploration est d'autant plus longue que le rat est sexuellement inexpérimenté. Il se frotte parfois

Figure 1.1 : La copulation chez les mammifères non-primates

La copulation est un comportement réflexe stéréotypé. Quelles que soient les espèces, on observe toujours les mêmes séquences motrices.

Le but de la copulation est le dépôt du sperme dans le vagin, ce qui permet la fécondation.

(De haut en bas : copulation chez des rhinocéros, des rongeurs et des canidés.)



Vidéo 1.1 : La copulation chez les mammifères non-primates

La vidéo indiquée ci-dessous présente la copulation chez les rongeurs. Ce comportement de reproduction est instinctuel, et correspond pour l'essentiel à une succession de réflexes sexuels. Observez les séquences motrices et comparez avec la sexualité humaine. Quelles sont les similitudes et, surtout, les différences ?

<http://www.nature.com/nature/journal/v466/n7302/extref/nature09142-s3.mov>

contre la femelle, et passe en dessous ou au-dessus d'elle. Au cours de ces frottements, on observe fréquemment un comportement apparemment de marquage de la femelle par l'urine du mâle. La rate oestrale répond aux stimulations du mâle par un comportement de saut et de fuite. Si le mâle n'est pas assez expérimenté, la femelle peut également prendre l'initiative en poussant les flancs de son partenaire. Durant ces activités, les deux partenaires peuvent émettre des ultrasons. Les stimulations du mâle pendant cette période (tentatives de monte, odeurs, vocalisations) induisent l'apparition de la lordose, la posture copulatoire de la femelle (Meisel & Sachs 1994).

Phase consummatoire

Puis, lors de la deuxième phase du comportement de reproduction, appelée « phase consummatoire », le mâle monte par l'arrière sur le dos de la femelle. Durant la monte, le mâle palpe et étreint les flancs de la

femelle avec ses pattes antérieures. La femelle est active et manifeste sa réceptivité par l'adoption d'une position de lordose et par l'orientation correcte de sa région génitale, ce qui facilite l'intromission du pénis dans le vagin. Le mâle effectue des poussées pelviennes qui permettent l'intromission du pénis et l'éjaculation. Chez le mâle, l'éjaculation s'accompagne de contractions spasmodiques des muscles squelettiques.

Après la copulation, le mâle procède généralement à une toilette de sa région génitale puis entre dans une période d'inactivité. L'éjaculation est suivie chez le mâle d'une période réfractaire caractérisée par une très faible réceptivité à tout type de stimuli et par un état de veille calme proche du sommeil (Meisel & Sachs 1994).

À noter que durant la phase motivationnelle, les comportements moteurs des mammifères non-primates peuvent varier d'une espèce à l'autre, mais les informations échangées sont similaires. Durant la phase consommatoire, centrée sur la copulation, les comportements sont similaires et très stéréotypés pour toutes les espèces.

1.2 – Facteurs innés à l'origine du comportement de reproduction

Quels sont les facteurs à l'origine des comportements ?

Il est *a priori* évident que les comportements vitaux pour la survie de l'individu et de l'espèce dépendent de caractéristiques innées. Ces comportements fondamentaux doivent certainement être « instinctuels », c'est-à-dire être « programmés » de manière innée dans le système nerveux.

Mais à quoi correspondent exactement, de manière concrète et détaillée, les différents processus neurobiologiques qui permettent cette « programmation » comportementale ? Un comportement inné est-il entièrement programmé dans le système nerveux, jusque dans ses moindres détails ? Quelle est la part des apprentissages ? Quelle est l'importance de l'interaction avec l'environnement ? (Kobayakawa & al. 2007 ; Moncho-Bogani & al. 2002)

Et, en particulier pour le comportement de reproduction, quelles sont les structures biologiques, innées et cruciales, qui contrôlent les séquences clés de la copulation, c'est-à-dire la lordose chez la femelle et le coït chez le mâle ? (Simerly 2002)

La synthèse des données scientifiques actuelles, présentée dans les chapitres suivants, montre que les principaux facteurs innés qui contrôlent le comportement de reproduction sont les hormones, les phéromones et les réflexes sexuels, ainsi que le système de récompense et la cognition.

Pour des raisons pédagogiques, le comportement de reproduction des femelles de rongeurs, qui est actuellement le mieux compris, est présenté en premier. Les facteurs moteurs et olfactifs, qui correspondent directement aux observations comportementales (**figure 1.1** et **vidéo 1.1**), sont présentés avant les facteurs hormonaux et cognitifs qui exercent un contrôle plus général.

1.2.1 – Système moteur - Réflexes sexuels

Les réflexes sexuels, innés, permettent la réalisation de la partie finale du comportement de reproduction, c'est-à-dire la phase consummatoire. Cette phase correspond principalement à la copulation (**figure 1.1** et **vidéo 1.1**).

Trois types de réflexes sexuels innés ont été identifiés : moteurs, autonomes et neuroendocriniens.

– Les réflexes moteurs :

- la lordose (**figure 1.2** & **1.3** - Pfaff & al. 1994 ; Flanagan-Cato 2011) et l'immobilisation chez la femelle.
- les poussées pelviennes et l'intromission chez le mâle (Hart 1968 ; Comarr & Gunderson 1975 ; Meisel & Sachs 1994).

– Les réflexes autonomes :

- la lubrification vaginale chez la femelle.
- l'érection (Giuliano & Rampin 2004) et l'éjaculation (Allard & al. 2005 ; Coolen 2005) chez le mâle.

– Et, chez quelques espèces, un réflexe neuroendocrinien chez la femelle :

- l'ovulation réflexe, provoquée par le coït (Spies & al. 1997).

Au niveau neurobiologique, les réflexes sont « précablés », généralement dans la moelle épinière. Les réflexes sexuels moteurs produisent les principaux mouvements de la copulation, telles la lordose de la femelle et les poussées pelviennes du mâle. Les réflexes autonomes et neuroendocriniens complètent les séquences motrices de la copulation par la rigidité pénienne, la lubrification de la pénétration et l'émission des

gamètes. Ces différents réflexes sont déclenchés par le contact physique génito-génital des corps. Chaque réflexe déclenche le réflexe suivant : la monte du mâle déclenche la lordose de la femelle, qui déclenche l'intromission par le mâle, ce qui déclenche les poussées pelviennes, qui déclenchent l'éjaculation.

Ainsi, dès que les corps sont correctement positionnés et en contact physique, la phase consommatoire du comportement de reproduction, c'est-à-dire la copulation, est réalisée principalement grâce à une succession de réflexes innés.

L'exemple de la lordose

L'observation de la copulation chez les mammifères non-primates met en évidence que le comportement de la femelle est essentiellement limité à l'immobilisation et à la posture de lordose. Cette posture de lordose permet de présenter le vagin au mâle, ce qui facilite la pénétration pénienne (**figure 1.2**).

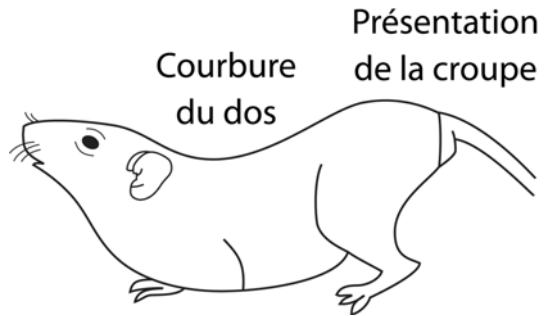
La lordose, chez la femelle des mammifères non-primates, est la séquence motrice sexuelle la plus fondamentale, absolument nécessaire à la copulation. La lordose est le réflexe sexuel actuellement le mieux connu. Au niveau neurobiologique, la lordose est un réflexe complexe, « précâblé » dans la moelle épinière et régulé par des influx nerveux provenant du système olfactif et surtout de l'hypothalamus (Pfaff & al. 1994). La **figure 1.3** montre l'organisation neuroanatomique de ce réflexe.

Le réflexe de lordose est « précâblé » principalement au niveau médullaire. Des nerfs sensoriels provenant des récepteurs tactiles de la peau du périnée, de la croupe et des flancs sont interconnectés avec les nerfs moteurs qui contractent les muscles de la colonne vertébrale. Mais le déclenchement du réflexe de lordose n'est pas automatique. En effet, les autres régions du système nerveux, en particulier l'hypothalamus et le mésencéphale, contrôlent le réflexe en fonction des informations qui proviennent de l'organisme et de l'environnement.

Le noyau vestibulaire, au niveau du mésencéphale, envoie des informations qui permettent de coordonner l'exécution du mouvement de la lordose tout en maintenant l'équilibre postural du corps. Mais surtout ce réflexe complexe est principalement contrôlé par les œstrogènes au

Figure 1.2 : La lordose de la femelle

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.



niveau de l'hypothalamus ventromédian et n'est actif qu'en période d'œstrus (Spiteri & al., 2010 ; Kow & Pfaff, 1998). En dehors de la période d'ovulation, l'hypothalamus envoie un signal inhibiteur qui bloque le réflexe de lordose. La femelle ne peut donc pas avoir d'activité sexuelle. Par contre, à la saison de reproduction, les œstrogènes provoquent à la fois l'œstrus (les chaleurs), l'ovulation et agissent dans l'hypothalamus pour supprimer l'inhibition : le réflexe de lordose devient donc fonctionnel quand l'organisme est fécondable. De plus, chez certaines espèces, ce réflexe est facilité par les phéromones du mâle. Les phéromones sont perçues par l'organe voméronasal du système olfactif et produisent un signal neural qui, via l'hypothalamus, augmente la réaction de lordose (Haga & al. 2010).

Enfin, lorsque le mâle monte la femelle, les stimuli mécaniques somatosensoriels déclenchent la lordose (Pfaff & al., 1994), et les stimuli vaginaux de la copulation augmentent la réaction lordotique (Gonzalez-Flores & al., 2007).

On constate ainsi qu'il existe chez les femelles des mammifères non-primates une organisation innée, hormonale, olfactive et réflexe qui contrôle un comportement spécifique, la lordose. En simplifiant, cette lordose ne peut avoir lieu qu'à la saison propice, quand l'organisme est fécondable et quand le mâle est à proximité et monte la femelle. Ainsi, le dépôt du sperme dans le vagin n'a lieu que lorsqu'un ovule est disponible. C'est un comportement inné spécifiquement organisé pour la reproduction.

Et c'est cette organisation neurobiologique, innée et spécifique, qui permet la réalisation d'un acte moteur, la lordose, sans aucun apprentissage. Cette organisation neurobiologique correspond concrètement

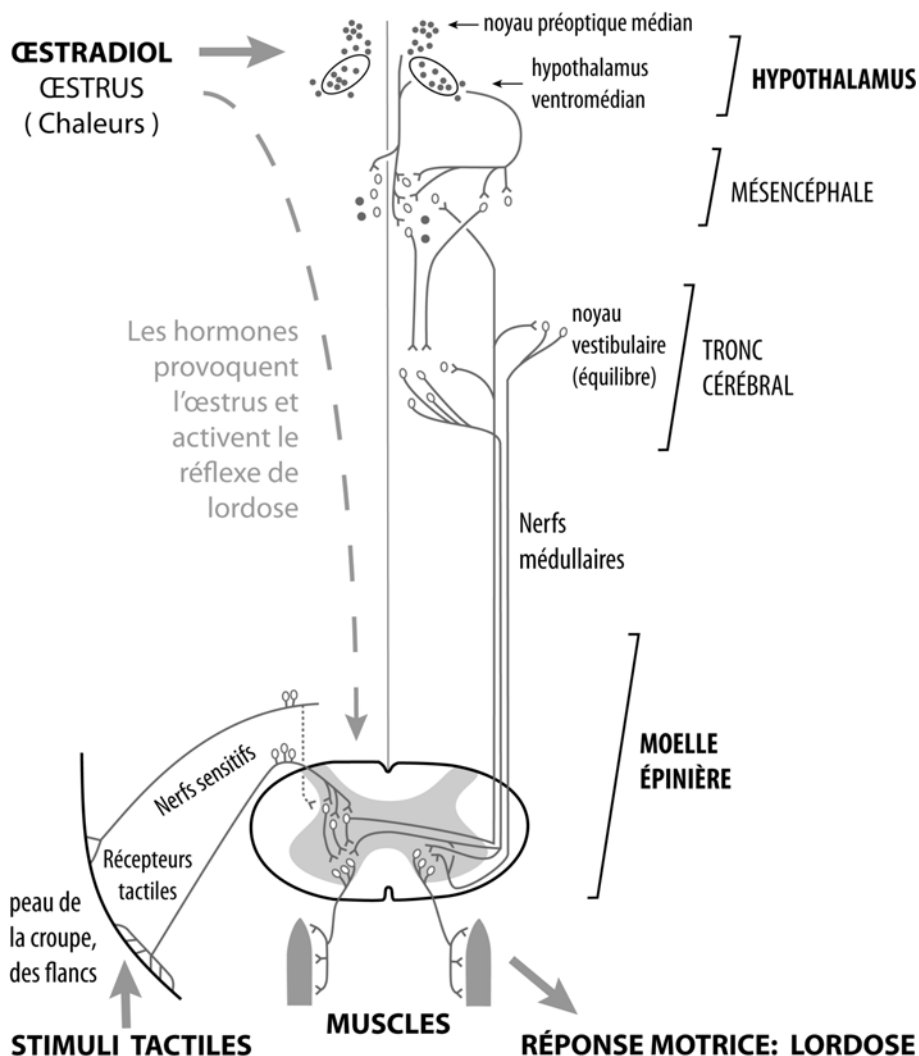


Figure 1.3 : Organisation neurale de la lordose

Les circuits neuraux de la lordose ont été identifiés. C'est un réflexe inné complexe, précâblé dans la moelle épinière et inhibé par l'hypothalamus.

Lors de l'œstrus (les « chaleurs »), les œstrogènes suppriment l'inhibition exercée par l'hypothalamus. 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.

[© adapté d'après Schober & Pfaff 2007, avec permission]

et précisément à l'instinct, plus particulièrement à l'instinct sexuel de la femelle.

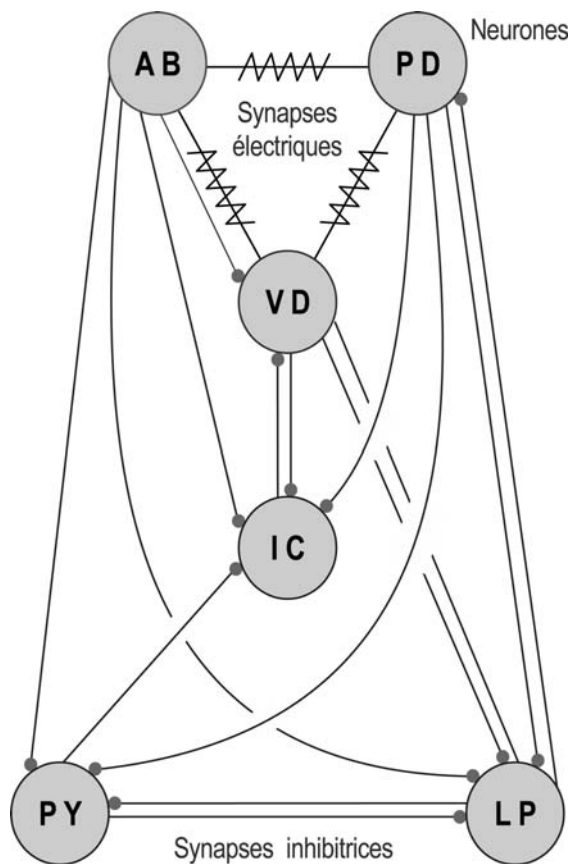


Figure 1.4 : Générateur de rythmes des poussées pelviennes du mâle

On ne connaît pas actuellement avec précision l'organisation anatomique et fonctionnelle du générateur de rythmes des poussées pelviennes du mâle des mammifères. Par contre, le générateur de rythmes des arthropodes est bien identifié.

Le ganglion stomatogastrique des crustacés est, avec *C. elegans*, l'aplysie et les rongeurs, un des objets d'étude privilégiés permettant de comprendre le fonctionnement du système nerveux. Ce ganglion est une structure neurale qui contrôle les muscles de l'estomac lors de la prise de nourriture et de sa trituration. L'étude de cette structure montre qu'il suffit que quelques dizaines de neurones ayant chacun des propriétés électrophysiologiques particulières soient interconnectés d'une manière spécifique (cf. schéma ci-dessus) pour permettre de générer et de contrôler de manière adaptée des mouvements moteurs relativement élaborés. Les générateurs de rythmes sont impliqués dans de nombreux processus physiologiques et moteurs (rythmes cardiaque, respiratoire et locomoteur ; poussées pelviennes). Ils sont modulés par les hormones et par les stimuli internes ou de l'environnement (Ducret 2006).

Légende : dénomination des neurones qui innervent l'estomac et le pylore des crustacés. AB : burster antérieur ; IC : inférieur cardinal ; LP : pylorique latéral ; PD : dilatateur pylorique ; PY : pylorique ; VD : ventriculaire dorsal.

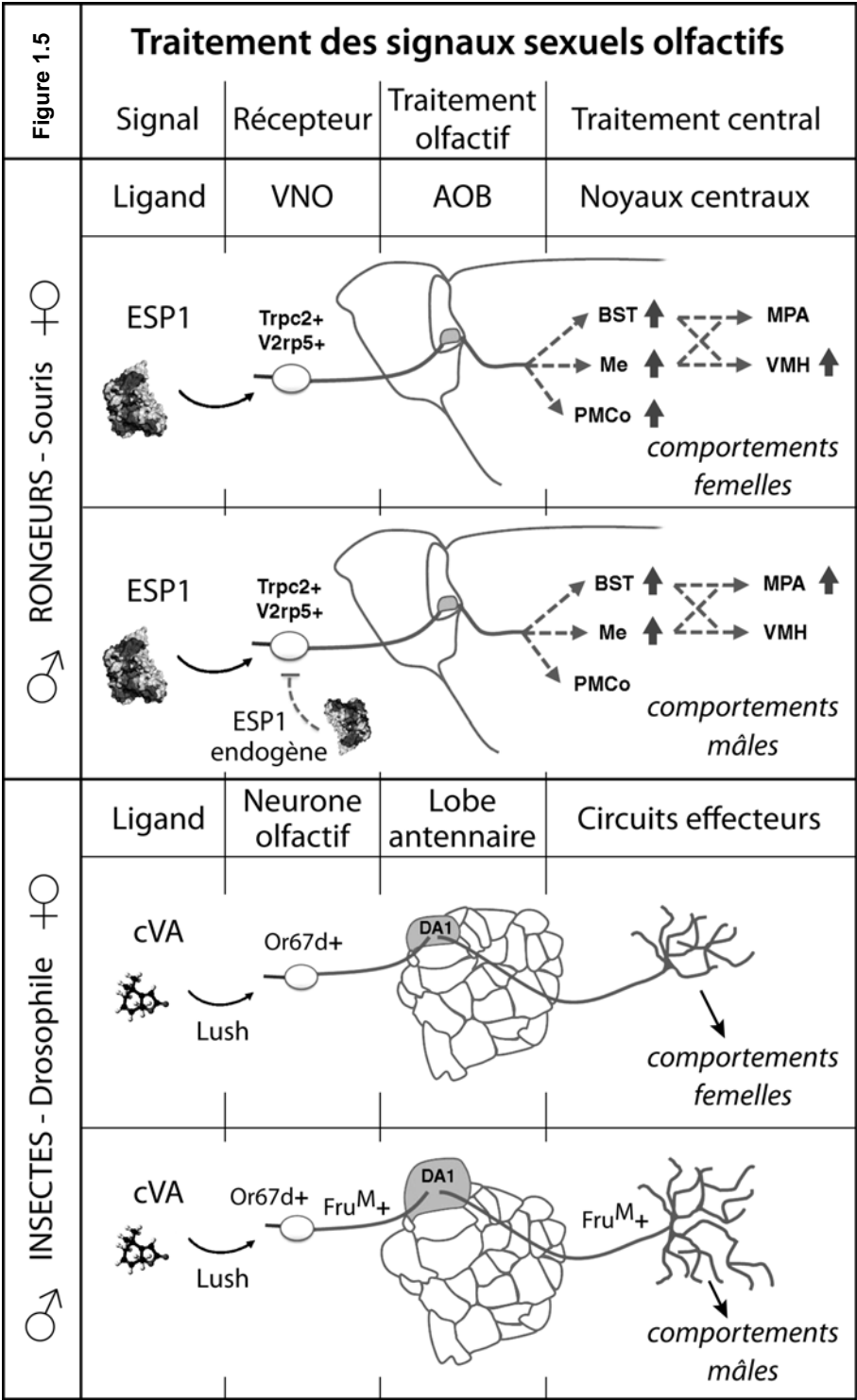
Réflexes sexuels du mâle

Chez les mammifères mâles, les principales structures motrices et autonomes de la copulation ne sont pas aussi bien identifiées que celles des femelles. Néanmoins, l'érection (Giuliano & Rampin, 2004), l'intromission (Meisel & Sachs, 1994), les poussées pelviennes (Morali & al., 2003 ; Hart, 1968 ; Comarr & Gunderson, 1975) et l'éjaculation (Allard & al., 2005; Coolen, 2005) sont également des réflexes innés. Les processus neurobiologiques à l'origine des variations, d'une espèce à l'autre, dans les activités de la phase motivationnelle ou des activités copulatoires (durée et nombre des intromissions ou des copulations, le « foot-clasp » de certains primates...) sont actuellement mal connus. Il est donc difficile de préciser l'origine de ces variations (réflexe sexuel spécifique, apprentissages différents, ou différences physiologiques ?). Au niveau moteur, l'intromission est rétrocontrôlée par les informations sensorielles provenant du pénis lors du contact avec la région vaginale de la femelle. Les poussées pelviennes dépendent d'un générateur de rythme médullaire (**figure 1.4**), modulé par les hormones sexuelles et les informations sensorielles provenant du pénis et en particulier du prépuce (Contreras & Agmo 1993 ; Meisel & Sachs, 1994).

Figure 1.5 : Traitement des signaux sexuels olfactifs

L'organisation neurobiologique du traitement des signaux phéromonaux est similaire chez les insectes et les rongeurs, et chez les mâles et les femelles. La molécule chimique est détectée par un récepteur (VNO, neurone olfactif), qui transmet le signal via un circuit précâblé à un centre de traitement du signal olfactif (AOB, lobe antennaire). Puis l'information olfactive provoque une réponse de l'organisme. Des différences mineures dans le précâblage mâle ou femelle produisent des traitements sexuellement différenciés, induisant ainsi des réponses différentes chez les femelles et chez les mâles. Les précâblages sont différents entre les mâles et les femelles, sous l'effet des hormones et/ou des gènes (par exemple FruM chez la drosophile). Une différence majeure entre les rongeurs et les insectes est l'importance du traitement central du signal olfactif. Chez les insectes, qui ont un système nerveux simple, le traitement du signal olfactif est limité et produit presque directement une réponse stéréotypée de l'organisme. Chez les rongeurs, le signal olfactif inné est traité par de nombreuses structures cérébrales (BST, Me, MPA, VMH...) et peut donc être modulé ou modifié en fonction d'autres informations internes ou environnementales, produisant ainsi des réponses de l'organisme plus élaborées et plus adaptées.

Légende : AOB : Bulbe Olfactif Accessoire ; BST : noyau du lit de la strie terminale ; cVA & ESP1 : phéromones ; FruM : gène fruitless ; Lush : protéine de transport des phéromones ; Me : noyau de l'amygdale médiale ; MPA : aire préoptique médiale ; Or67d : récepteur spécifique de la phéromone cVA ; PMCo : noyau cortical postéromédial de l'amygdale ; Trpc2 : protéine de transduction du signal, spécifique de certains neurones de VNO ; VMH : hypothalamus ventro-médian ; VNO : Organe Voméronasal ; VR2p5 : récepteur spécifique de certaines phéromones. (Schéma adapté de Stowers & Logan 2010)



1.2.2 – Système olfactif - Phéromones sexuelles

La communication chimique est le principal moyen de communication chez tous les organismes vivants, en particulier au niveau intracellulaire et intercellulaire. Chez les animaux, c'est le principal moyen de communication entre les organismes. La communication chimique est simple et efficace, car les molécules chimiques sont distinctes les unes des autres, chacune peut véhiculer une information distincte, et il suffit d'un récepteur spécifique pour détecter le signal particulier d'une molécule (par un mécanisme de type « clé-serrure »).

Les phéromones jouent un rôle majeur dans le contrôle des comportements chez les insectes, prouvant que les molécules chimiques sont très adaptées pour véhiculer de nombreux signaux, même pour un système nerveux très simple. Et chez les premiers mammifères, l'olfaction et les phéromones étaient également des facteurs majeurs (Rowe & al 2011) (**figure 1.5**).

Chez les mammifères, on trouve à l'intérieur de la cavité nasale des structures sensorielles innées, spécialisées dans la détection des phéromones sexuelles (**figure 1.6**) :

- l'organe voméronasal ;
- et certaines régions de l'épithélium olfactif.

Les rôles principaux des phéromones sexuelles sont :

- de déclencher l'excitation sexuelle (via le système olfactif principal et voméronasal – Moncho-Bogani & al. 2002 ; Yoon & al. 2005) ;
- et de permettre la reconnaissance du partenaire de sexe opposé (via principalement le système voméronasal – Keller & al. 2009 ; Stowers & al. 2002 ; Dulac & Torello 2003).

Les phéromones sexuelles et les circuits olfactifs innés permettent la réalisation sans apprentissages de la partie initiale du comportement de reproduction (la phase motivationnelle ou appétitive). L'excitation sexuelle, la reconnaissance et le rapprochement physique des partenaires, induits par les odeurs et les phéromones, sont les préalables qui conduisent aux séquences motrices de la copulation.

Les circuits olfactifs

Dans la phase motivationnelle ou appétitive, ce sont surtout des molécules olfactives particulières – les phéromones sexuelles – qui

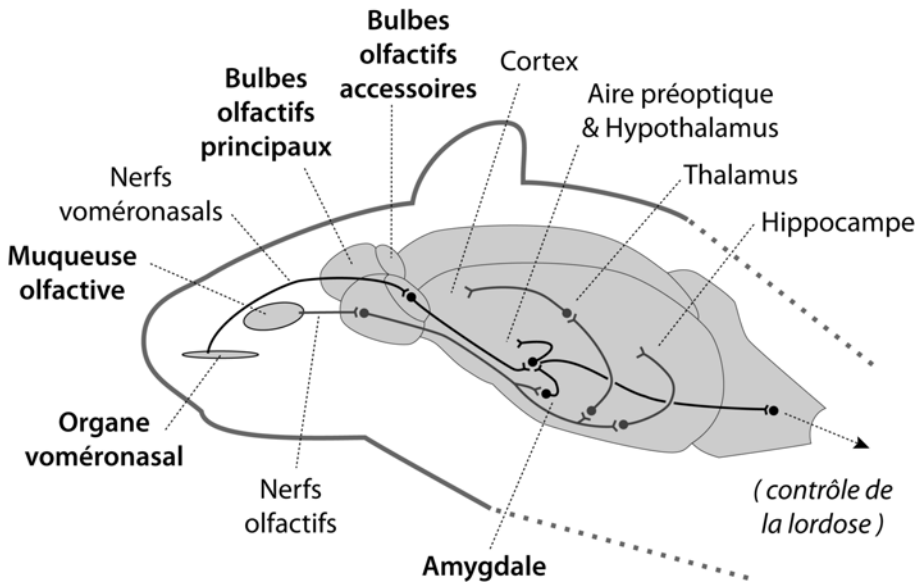


Figure 1.6 : Systèmes olfactifs des mammifères non-primates

Il existe plusieurs systèmes olfactifs innés et spécialisés. Le système olfactif principal (muqueuse olfactive + bulbes olfactifs principaux), et le système voméronasal (organe voméronasal + bulbes olfactifs accessoires) jouent un rôle majeur dans le contrôle du comportement sexuel. Les phéromones sexuelles sont perçues en particulier par l'organe voméronasal, puis le signal phéromonal est transmis par des circuits innés dans l'amygdale et les structures hypothalamiques qui contrôlent la reproduction. Chez les femelles, un circuit part de l'hypothalamus ventromédian pour contrôler au niveau médullaire le réflexe de la lordose.

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 (**figure 1.6**). 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. Ces structures constituent probablement, sous réserve de confirmations expérimentales ultérieures, le circuit neural inné de l'orientation sexuelle.

1.2.3 – Système de récompense

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

Les récompenses sexuelles proviennent principalement de la stimulation du pénis et du clitoris durant la copulation. Ces récompenses sexuelles (qui sont chez l'humain perçues consciemment comme sensations de plaisir sexuel) sont à l'origine d'apprentissages spécifiques : principalement la motivation sexuelle (Georgiadis & al. 2012 ; Cibrian & al. 2010) et l'attachement au partenaire (Young & al. 2005).

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 ».

Ce système de récompense, associé à la peau poilue du corps (Olausson & al. 2002, 2010), aux zones érogènes, à la copulation (Caggiula & Hoebel 1966 ; Caggiula 1970) ainsi qu'à l'éjaculation et à l'orgasme (Holstege & al. 2003), serait à l'origine de la répétition de toutes les activités agréables de stimulation du corps et surtout des zones érogènes génitales. Ce système serait également, mais indirectement, à l'origine de l'apprentissage de la plupart des séquences non innées du comportement de reproduction (Agmo 2007) (voir chapitre 1.3).

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.

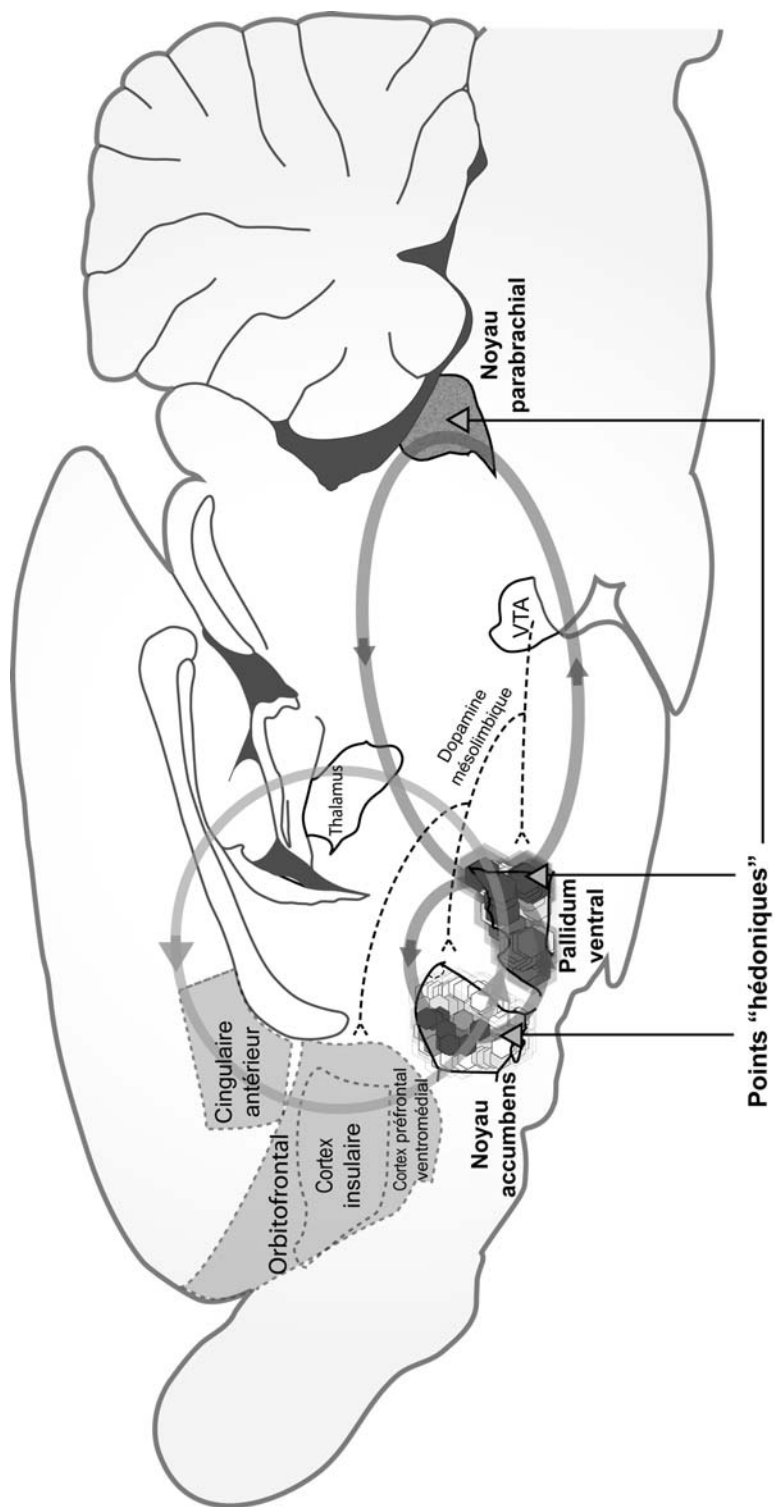


Figure 1.7 : Composante affective du système de récompense, chez les rongeurs

(voir les explications dans le texte.)

[© Reproduit d'après Berridge & Kringelbach 2008, avec permission]

En fonction des connaissances actuelles, ce système de « récompense » a été subdivisé en trois composantes : affective (« *liking* »), motivationnelle (« *wanting* ») et cognitive (« *learning* ») (Berridge & al. 2009). En simplifiant (**figure 1.7**) :

- La composante affective (« *liking* », le « plaisir ») correspond aux renforcements 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 mm³, et localisées dans le noyau parabrachial, le noyau accumbens et le pallidum ventral. Les opioïdes endogènes et les cannabinoïdes endogènes (Mahler 2007) 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 ». C'est cette composante qui serait impliquée dans la motivation sexuelle. La motivation se caractérise, entre autres, par l'activation du système dopaminergique mésolimbique et de l'aire tegmentale ventrale (VTA).
- 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.

En simplifiant, le système de récompense provoque la répétition de l'action qui vient de l'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 ».

Importance du système de récompense

L'importance du système de récompense dans le contrôle du comportement peut être montrée expérimentalement. Par exemple, l'activation artificielle de ce système par un dispositif télécommandé permet de contrôler le déplacement des rongeurs. On observe que l'effet comportemental de la récompense est important, supérieur aux émotions

aversives, puisque l'animal peut être guidé même dans des environnements anxio-gènes qui sont habituellement évités (Talwar & al. 2002). Dans un autre exemple expérimental, on observe chez le rat qu'un stimulus aversif (une odeur répugnante), quand il est couplé avec l'éjaculation, devient appétitif. En schématisant, l'activité sexuelle a « transformé » une odeur répugnante en odeur agréable. Ce qui montre que déjà chez les mammifères les plus simples, les récompenses érotiques peuvent être à l'origine de puissants conditionnements qui modifient le comportement sexuel (Pfaus & al. 2001).

Chez les mammifères non-primates, les récompenses relatives à la reproduction sont contrôlées par les œstrogènes chez la femelle (Sakuma 2008 ; Ferris & al. 2005). L'implication de ce système dans la sexualité est expérimentalement mise en évidence par l'observation anatomique de connexions provenant des circuits olfactifs (Novejarque & al. 2011) et somatosensoriels génitaux (pénis et clitoris – Matsumoto & al. 2012 ; Cibrian-Llenderal & al. 2010), ainsi que d'effets sexuels : socialisation sexuelle (Trezza & al. 2011, 2011), effets affectifs (Paredes 2009), conditionnements sexuels (Pfaus & al. 2012), et effets motivationnels (Cibrian-Llenderal & al. 2010).

Parallèlement à ce système de « récompense » (ou appétitif, ou de renforcement positif), il existe un système complémentaire de « punition » (ou 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 (chapitre 7). 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...).

Les mots « récompense » et « punition » sont souvent utilisés car ils sont simples à comprendre. Mais comme ils ont un sens culturel et moral, on utilise également les termes « renforcement appétitif » ou « renforcement aversif » qui ont une signification plus neutre, mais aussi plus générale et plus technique.

La motivation et le plaisir (ou le déplaisir) ressentis pour un renforçateur (aliment, sexe...) sont modulés par l'état de l'organisme (faim, satiété, fatigue...) et par les préférences (ou les aversions) apprises. Par exemple la nourriture est plus appétissante au début d'un repas qu'à la fin (phénomène d'alliesthésie, modulé par les « points hédoniques »). La

motivation pour la sexualité est faible quand l'organisme est fatigué. Un aliment préféré, dont la dégustation a été suivie d'une forte indigestion, peut ensuite provoquer du dégoût.

Certains psychotropes, comme l'alcool ou les opioïdes, agissent directement sur ces systèmes quand ils sont ingérés, inhalés ou injectés dans l'organisme. Le dysfonctionnement de ces systèmes de renforcement serait un des principaux facteurs à l'origine de troubles du comportement (alimentaire, affectif...), ou à la dépendance à des substances psychotropes et à des situations (jeux d'argent, jeux vidéos...).

Des expériences ont montré que ces systèmes de renforcement appétitif / aversif existent dans de nombreuses espèces : chez le poisson rouge, le marsouin, le pigeon, le rat, le chat, le singe et l'être humain. Ces résultats expérimentaux suggèrent que ces systèmes existent dans toutes les grandes classes d'animaux, tels les poissons, les oiseaux et les mammifères, et qu'ils sont fondamentaux pour le contrôle des comportements.

L'objectif de cette présentation relativement longue du système de récompense est d'expliquer l'importance de ce système fonctionnel chez les mammifères, et ainsi de mieux comprendre dans les chapitres suivants les raisons pour lesquelles ce système va devenir, au cours de l'évolution, un facteur majeur du comportement sexuel des hominidés.

1.2.4 – Les hormones - Le facteur de contrôle et de régulation

Les hormones sont un facteur majeur du développement et du contrôle des comportements des mammifères.

Dans de nombreux ouvrages, les hormones sont le principal et parfois l'unique facteur utilisé pour expliquer les comportements. Mais quels sont exactement et précisément leurs rôles dans le contrôle du comportement de reproduction ?

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.

Les hormones sexuelles ont deux rôles principaux : un rôle organisationnel et un rôle activationnel.

Rôle organisationnel.

Au cours du développement, les hormones sexuelles provoquent la différenciation sexuelle de l'organisme en mâle et en femelle, au niveau anatomique, physiologique et cérébral. Les différenciations sexuelles du cerveau qui contrôlent la physiologie de la reproduction et le comportement de copulation sont situées principalement au niveau de l'amygdale, de la région préoptique, de l'hypothalamus, et de la strie terminale.

Ainsi, à la fin du développement, les organismes mâle et femelle sont organisés de manière complémentaire pour réaliser la reproduction.

Rôle activationnel.

À l'âge adulte, les hormones – et en particulier les hormones sexuelles – activent, coordonnent et contrôlent la plupart des autres facteurs du comportement de reproduction (Thibault & Levasseur 2001).

À la période de maturité reproductrice, les hormones ont également un rôle d'activation et de contrôle du comportement.

- À la puberté, elles activent le comportement de reproduction (facilitation de la motivation sexuelle, facilitation des réflexes sexuels, ainsi que synthèse et émission des phéromones sexuelles) (Sisk & Foster 2004).
- Puis elles exercent un contrôle temporel :
 - saisonnier : activation du comportement durant la saison propice à la reproduction (Aleandri & al. 1996) ;
 - œstral : activation du comportement à la période favorable du cycle physiologique de l'appareil reproducteur femelle (période œstrale) ;
- Enfin, elles permettent la coordination du comportement de reproduction avec la physiologie de l'appareil reproducteur.

Comme les hormones 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.

Par rapport au contrôle 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 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 œstral chez la femelle). Ce contrôle temporel optimise la reproduction en fonction de l'environnement naturel et de l'état interne de l'organisme (Malpaux 2001).

En conclusion, les hormones sont un facteur majeur du comportement de reproduction des mammifères non-primates.

1.2.5 – 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.

1.3 – Capacités acquises à l'origine du comportement de reproduction

En plus des facteurs innés présentés dans les sections précédentes, des recherches ont mis en évidence des éléments cruciaux, absolument nécessaires à la réalisation du comportement de reproduction, mais qui eux ne sont pas innés (Wunsch & Brenot 2004a). Ces éléments, plus importants chez les mâles que chez les femelles, et qui sont acquis au cours de la période du développement de l'organisme, sont :

- la reconnaissance des congénères ;
- la socialisation sexuelle ;
- la capacité au positionnement génito-génital approprié des corps ;
- la motivation sexuelle à rechercher le contact physique génital.

On remarque que ces éléments du comportement de reproduction qui nécessitent un apprentissage sont en fait ceux qui seraient les plus difficiles à précâbler ou à coder génétiquement. La reconnaissance des

congénères, la motivation sexuelle à rechercher le contact physique génital, la socialisation sexuelle et la capacité au positionnement génito-génital approprié des corps, nécessiteraient en effet l'existence innée de représentations élaborées du corps (de l'individu et de celui du partenaire), qui ne pourraient être codées que dans les régions les plus complexes du système nerveux. En fonction des connaissances neurobiologiques actuelles, le codage inné de telles capacités cognitives est difficilement explicable.

Par contre, en étudiant l'environnement dans lequel se développent les jeunes mammifères, on remarque que toutes ces capacités non innées peuvent être apprises au cours du développement, lors des nombreuses interactions physiques et sociales avec la mère et les congénères (Ward 1992 ; Gruendel & Arnold 1969). Les données qui montrent que ces capacités ne sont pas innées, ainsi que les arguments expérimentaux qui donnent des indications sur les conditions probables de leur apprentissage, sont détaillées dans les sections ci-dessous.

1.3.1 – Reconnaissance des congénères

Comment un animal fait-il pour savoir qu'il doit, pour se reproduire, s'accoupler avec un partenaire de la même espèce ?

A priori, il semblerait possible que les phéromones sexuelles, qui permettent la reconnaissance du partenaire de sexe opposé (Keller & Bakker 2009), permettent également la reconnaissance du partenaire de la même espèce. Mais ce sont parfois les mêmes molécules qui sont utilisées par des espèces différentes (Rampin 2006). Par exemple, la méthylhepténone, qui est un signal inné indiquant l'état d'œstrus de la femelle, est présente chez les rongeurs, les canidés et les équidés (Nielsen & al. 2013, 2011). Les phéromones ne sont donc pas toujours un mécanisme adapté à la reconnaissance du congénère.

Par ailleurs, des animaux élevés dès la naissance par une mère d'une autre espèce (chevreau par brebis et agneau par chèvre) manifestent une attraction sexuelle pour les animaux de leur espèce adoptive et pas pour ceux de leur espèce génétique (Kendrick & al. 1998).

Ces expériences montrent qu'il n'existe vraisemblablement pas d'informations innées relatives aux caractéristiques spécifiques des congénères chez les capridés, rongeurs, canidés et équidés, et, vraisemblablement, chez les autres mammifères. Et que même s'il existait des mécanismes hypothétiques actuellement non identifiés, les apprentis-

sages réalisés au cours du développement ont une influence plus grande que ces facteurs putatifs.

On remarque d'ailleurs qu'il n'existe aucune nécessité à coder génétiquement ces informations puisque les caractéristiques morphologiques, olfactives, auditives et visuelles des congénères sont forcément toujours apprises : sauf cas exceptionnel, un nouveau-né est toujours en contact et se développe avec des membres de son espèce. L'apprentissage des caractéristiques des congénères est donc prédéterminé par le contexte du développement et il est toujours effectué.

1.3.2 – Socialisation sexuelle

Comment un animal fait-il pour connaître les attitudes et les signaux permettant d'engager un comportement sexuel ?

Cette capacité de socialisation sexuelle, c'est-à-dire l'ensemble des attitudes et des réactions appropriées à l'interaction sociale sexuelle avec les congénères, ne serait pas innée. En effet, on observe que des animaux élevés en isolement social dès la naissance sont incapables d'interactions sociales et sexuelles normales (Spevak & al. 1973). Il est d'ailleurs difficile d'expliquer, en fonction des connaissances neurobiologiques actuelles, de quelle manière toutes les capacités sensorielles, émotionnelles et cognitives nécessaires aux interactions sociales et sexuelles appropriées peuvent être programmées dans le système nerveux.

La socialisation sexuelle est apprise au cours des nombreux et fréquents jeux sociaux qui sont pratiqués quotidiennement par les jeunes mammifères durant toutes les années de leur développement (Vanderschuren & al. 1997). Ces activités ludiques sont fréquemment répétées car elles procurent des récompenses cérébrales, en particulier durant la période du développement (Douglas & al. 2004).

1.3.3 – Séquence motrice de la monte

Comment un mâle fait-il pour savoir qu'il faut monter sur le dos de la femelle, par l'arrière, afin de copuler ?

La capacité au positionnement génito-génital approprié des corps (la séquence de la monte chez les mammifères non-primates) n'est pas innée. En effet, on observe que lorsque les mammifères non humains, et tout particulièrement les primates, sont mis dans des conditions où

ils ne peuvent apprendre aucun élément du comportement de reproduction, de manière systématique le mâle est incapable de coïter (Gruendel & Arnold 1969 ; Missakian 1969 ; Turner & al. 1969 ; Ward 1992). Cette incapacité du mâle à pratiquer le coït en dehors de toute expérience préalable a été vérifiée dans plusieurs espèces (cochon d'Inde, rat, chat, chien, macaque rhésus, chimpanzé), et elle est systématique chez tous les primates.

En variant les conditions expérimentales, il est apparu que c'est vraisemblablement la privation du contact physique, et non de la vue, des sons ou des odeurs des congénères, qui est le facteur critique à l'origine du déficit coïtal (Gruendel & Arnold 1969 ; Ward 1992). On peut ainsi observer des mâles sexuellement naïfs manifester de nombreux comportements spécifiques de la reproduction (excitation, érection, contacts avec le partenaire...) mais ils ne parviennent pas à copuler. Un des principaux problèmes, bien qu'il existe également des problèmes connexes de socialisation et de peur des autres congénères (Goldfoot 1977), pourrait être lié à un déficit de construction du « schéma corporel » et se caractérise par une incapacité à positionner correctement le corps afin de réussir l'intromission (Hard & Larsson 1971). L'absence d'innéité du positionnement génito-génital n'est guère surprenante. Comment cette capacité cognitive complexe, qui nécessite l'existence innée de représentations et de positions spécifiques du corps dans l'espace, serait-elle pré-programmée dans le système nerveux ? En fonction des connaissances disponibles en 2013, c'est apparemment inexplicable (voir également la **figure 1.8**).

En fait, cette capacité est apprise durant les mois ou les années que dure le développement, au cours des milliers d'interactions corporelles et des jeux sexuels avec les congénères. Comme déjà indiqué, ces activités sont fréquemment répétées car elles procurent des récompenses (Douglas & al. 2004). Les premiers contacts corporels postnatals et plus particulièrement tous les types de contacts et d'explorations corporelles effectués au cours des jeux sociaux sont à l'origine de la construction d'un « schéma corporel » de l'individu et des congénères. L'apprentissage d'un schéma corporel permet à l'animal de pouvoir réaliser des ajustements posturaux adaptés – dont le positionnement génito-génital – lors des interactions corporelles spécifiques avec ses congénères (toiletage, agression, copulation...).

De plus, au cours de toutes ces interactions corporelles, toutes celles qui provoquent des contacts physiques avec les régions génitales ou

qui déclenchent des réflexes sexuels peuvent ainsi amorcer des séquences sexuelles partielles (jeux sexuels), qui sont progressivement intégrés par apprentissage dans des schèmes moteurs plus globaux (Hard & Larsson 1971), initiant ainsi progressivement l'apprentissage d'un comportement de reproduction plus complet.

Au niveau neurobiologique, tous ces apprentissages réalisés grâce à ces activités et ces stimulations corporelles se traduisent concrètement par le développement des structures neurales impliquées dans le contrôle du comportement de reproduction (amygdale médiale, noyau préoptique médian, noyaux moteurs médullaires) (Lenz & Sengelaub 2006, 2010 ; Moore 1984, 1992 ; Baum & al. 1996 ; Cooke & al. 2000).

On remarque ainsi que l'apprentissage des schèmes moteurs plus globaux correspond au développement des structures qui sont impliquées dans le contrôle du comportement de reproduction. Le contrôle que ces structures exercent sur le comportement de reproduction n'est donc pas un contrôle inné, dépendant d'une organisation génétiquement ou hormonalement « programmée » de ces structures, mais un contrôle en grande partie acquis. On observe ainsi que l'interaction entre les facteurs environnementaux (jeux sociaux et sexuels) et les facteurs innés (réflexes sexuels, phéromones, récompense) permet le développement structurel et fonctionnel d'un circuit neural spécifique au comportement de reproduction (Wunsch 2007).

1.3.4 – Apprentissage de la motivation sexuelle

Quelle est l'origine de la motivation sexuelle chez les mammifères non-primates ?

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, p. 13-48). Pour donner un exemple chez le rongeur mâle, une phéromone sexuelle pourrait activer, via les circuits olfactifs, un réseau cérébral où serait stockée une représentation cognitive innée de la monte de la femelle (**figure 1.8**). 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,

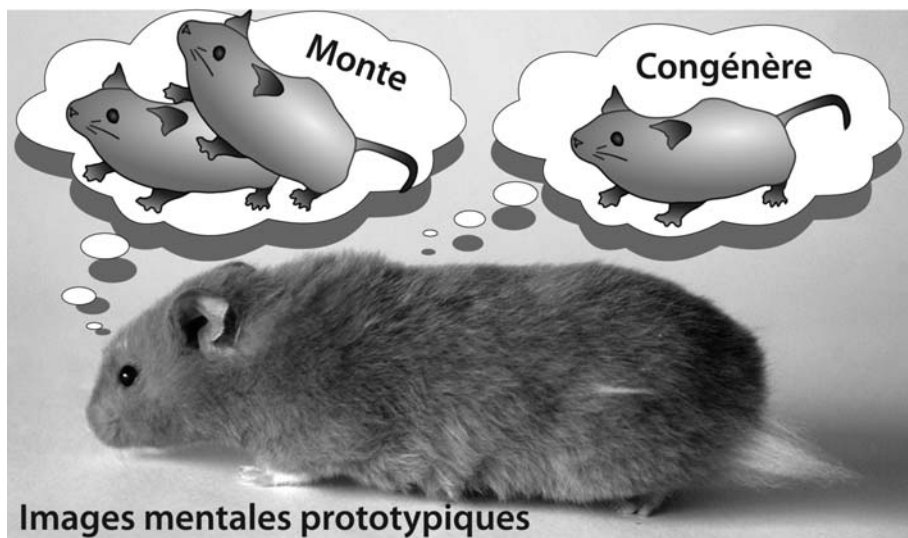


Figure 1.8 : Images mentales putatives guidant la motivation sexuelle

On pourrait supposer qu'il existe, éventuellement dans les aires visuelles associatives, des images mentales prototypiques qui permettraient à l'animal de savoir quelles actions réaliser et avec quel partenaire. Par exemple, il pourrait exister des images mentales simplifiées du congénère et de la monte, contenant les informations cruciales permettant au mâle de reconnaître le partenaire de son espèce et de savoir instinctivement qu'il doit monter la femelle par l'arrière pour copuler. Mais il est quasiment impossible, en l'état actuel des connaissances, d'expliquer comment les gènes pourraient coder les millions de neurones et les milliards de synapses vraisemblablement nécessaires à précâbler ces images, même simplifiées.

on ne dispose d'aucune donnée permettant d'expliquer comment des gènes pourraient coder dans le néocortex les millions ou les milliards 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.

Une analyse phylogénétique met en évidence une organisation générale similaire tant chez les insectes que chez les mammifères (**figure 1.5**). En simplifiant, des signaux principalement olfactifs, spécifiques à chaque sexe, déclenchent des comportements élémentaires précâblés 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 1.9**). Mais le principe fonctionnel général reste similaire.

Concernant la motivation sexuelle, il existe des relations anatomiques et fonctionnelles entre les systèmes olfactifs et le système de récompense. Chez les rongeurs, l'amygdale médiale reçoit des afférences des deux systèmes olfactifs (principal et voméronasal) et projette des connexions directes et indirectes vers le système de récompense (Novejarque & al. 2011 ; Ubeda-Banon & al. 2008). 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, il existe une organisation anatomique et fonctionnelle innée qui, par l'intermédiaire de molécules olfactives et de phéromones, active des circuits olfactifs et cérébraux impliqués dans : 1) la discrimination du partenaire de sexe opposé ; 2) l'excitation sexuelle ; 3) l'activation du système de récompense ; et 4) la formation des apprentissages, principalement par conditionnements (Georgiadis & al. 2012). Malgré les inconnus et les différences entre les espèces, cette analyse fonctionnelle suggère que les stimuli olfactifs phéromonaux sont un facteur important d'apprentissage de la motivation hétérosexuelle.

En résumé et en simplifiant, les signaux sexuels innés, c'est-à-dire les informations phéromonales et les sensations génitales (**figure 1.9**), activent la partie hédonique (en particulier les « points hédoniques » des noyaux accumbens et pallidum – « *liking* » Berridge & al. 2009) du système de récompense et provoquent divers apprentissages. Ainsi, la motivation sexuelle (« *wanting* » Berridge & al. 2009) peut s'acquérir progressivement au cours des jeux sexuels du développement, puis des premières copulations (Ward 1992). Après que l'animal sexuellement naïf a réalisé plusieurs copulations, différents signaux (visuels, auditifs, olfactifs non phéromonaux, etc.) deviennent par conditionnement des

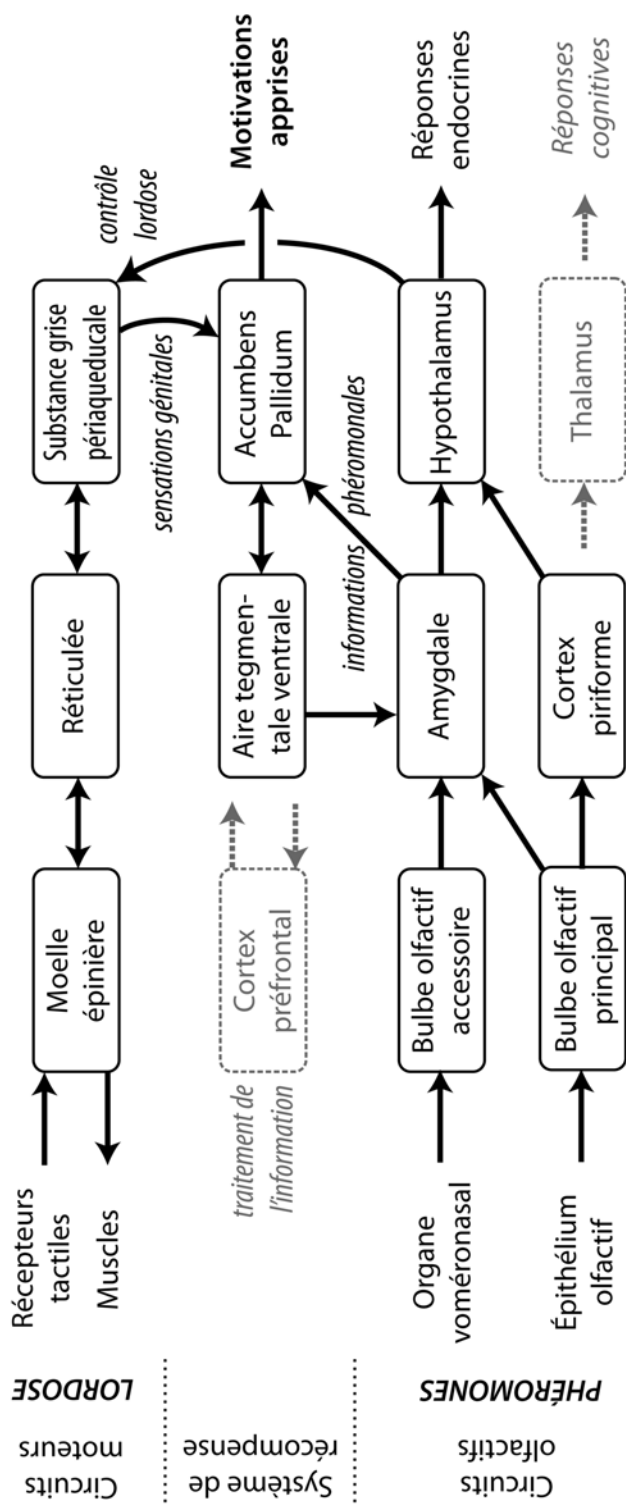


Figure 1.9 : Schéma simplifié des circuits innés du comportement de reproduction, chez les rongeurs femelles

de l'apprentissage de la motivation sexuelle sont les circuits « précâblés » qui transmettent les *informations phéromonales* sexuelles (Novejarque & al. 2010 ; Pfaff & al. 1994 ; Kringelbach & Berridge 2010). Les facteurs neurobiologiques les plus basiques à l'origine du système de récompense (en particulier dans le noyau accumbens et le pallidum ventral).

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 concomitants aux situations sexuelles (Hernandez-Gonzalez & al. 2008).

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.

De plus, il convient de noter qu'il existe chez certaines espèces 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.

Par ailleurs, le « cœur » fonctionnel de la motivation sexuelle correspondrait, en simplifiant, au noyau accumbens et au pallidum ventral. Le cortex préfrontal modulerait à la fois les informations olfactives et génitales et l'activité du système de récompense. Les modifications biochimiques et cellulaires dans le noyau accumbens et le pallidum ventral dépendraient des hormones et des régulations du cortex préfrontal. De

cette manière, l'apprentissage de la motivation sexuelle serait modulée par les cycles hormonaux et par le traitement cognitif des informations olfactives et génitales. Quand à l'intensité de la motivation apprise, elle dépendrait d'une modulation par le cortex préfrontal de l'aire tegmentale ventrale en fonction des informations sensorielles du partenaire et de l'environnement, avec les souvenirs des expériences antérieures. (Voir également le schéma détaillé du circuit mâle, figure 4 dans Georgiadis & al. 2012).

1.4 – Modélisation du comportement de reproduction

En fonction de toutes les données présentées dans les sections précédentes, quel seraient, en simplifiant, le développement et la dynamique du comportement de reproduction des mammifères non-primates ?

1.4.1 – Le développement du comportement de reproduction

Le comportement de reproduction n'est que partiellement instinctuel. En plus du développement des facteurs innés, des capacités cruciales sont apprises au cours du développement.

Dans la période prénatale, sous l'effet organisateur des hormones (qui sont le facteur majeur et primordial), l'organisme se différencie en mâle ou en femelle (Thibault & Levasseur 2001). Les structures innées (réflexes sexuels, organe voméronasal, connexions olfactives...) se développent, ainsi que le système de récompense et les capacités d'apprentissage.

Puis, dès la naissance, le petit mammifère apprend au contact de sa mère et des congénères les caractéristiques sensorielles des animaux de son espèce (Kendrick & al. 1998). Au cours des nombreuses interactions physiques et sociales quotidiennes, il acquiert par les jeux physiques un schéma corporel (Hard & Larsson 1971), par les jeux sociaux il apprend à interagir socialement de manière appropriée (Vanderschuren & al. 1997), et, surtout pour le mâle, ses circuits neuraux, ses réflexes sexuels et sa motivation sexuelle se développent progressivement au cours des jeux sexuels (Ward 1992 ; Lenz & Sengelaub 2006, 2010 ; Moore 1984, 1992 ; Baum & al. 1996 ; Cooke & al. 2000).

Ainsi, avec le développement des facteurs innés et l'apprentissage des compétences complémentaires indispensables, le comportement de reproduction deviendrait progressivement fonctionnel avant la puberté.

1.4.2 – La dynamique du comportement de reproduction à la maturité

À la puberté, les hormones sont toujours le facteur majeur. Par rapport au comportement, elles ont principalement un rôle de coordination et de modulation, en rendant actifs de manière simultanée les différents processus neurobiologiques impliqués dans le comportement de reproduction.

La mélatonine, par son action sur les neurones à gonadolibérine, active le comportement sexuel durant la saison favorable à la reproduction (Aleandri & al. 1996). Les hormones sexuelles initient le comportement de reproduction à la puberté (Sisk & Foster 2004), lèvent les inhibitions toniques sur les réflexes sexuels, abaissent les seuils de détection des organes sensoriels (Gandelman 1983), déclenchent la synthèse et la libération des phéromones sexuelles et potentialisent la motivation sexuelle. L'organisme est ainsi prêt pour effectuer les séquences comportementales aboutissant à la copulation.

Puis, lors de la phase motivationnelle, lorsque les animaux sexuellement naïfs sont en présence, les phéromones sont les principaux signaux primaires qui provoquent le déclenchement de la motivation sexuelle (Moncho-Bogani & al. 2005) et qui permettent la discrimination du partenaire sexuel de sexe opposé (Stowers & al. 2002 ; Dulac & Torello 2003). L'état d'excitation sexuelle et la vue du partenaire provoquent le rappel contextuel ⁽²⁾ des souvenirs des jeux sexuels antérieurs, ce qui induit la motivation à entrer en contact physique génital, pour obtenir de nouvelles récompenses sexuelles.

Enfin, lors de la phase consommatoire, lorsque les animaux sont en contact physique, les stimuli corporels provoqués par chaque action constituent les stimuli déclencheurs de l'action réflexe suivante (Balthazart & Fabre-Nys 2001). Chaque action déclenche l'action suivante : la monte déclenche la lordose (Pfaff & al. 1994), qui déclenche les poussées pelviennes (Meisel & Sachs 1994) et l'intromission, qui

(2) Rappel contextuel : rappel d'un souvenir provoqué par la perception d'un contexte similaire au contexte de mémorisation de ce souvenir (Gerrig & Zimbardo 2008).

déclenchent alors l'éjaculation (Allard & al. 2005 ; Coolen 2005) et la libération de l'ovule (Spies & al. 1997).

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

1.5 – Analyses phylogénétiques et fonctionnelles

À partir de toutes les données présentées dans les sections précédentes, en analysant l'organisation et la dynamique fonctionnelle des processus innés et des apprentissages qui participent à la réalisation du comportement de reproduction, il apparaît deux caractéristiques remarquables : l'existence d'un véritable comportement de reproduction, et l'existence d'un instinct partiel. De plus, les phéromones apparaissent comme étant le facteur de l'orientation sexuelle.

1.5.1 – Orientation sexuelle et préférences sexuelles

L'*orientation sexuelle* correspond à un mécanisme neurobiologique spécifique qui oriente la motivation et le comportement sexuel vers le partenaire du sexe opposé, afin de réaliser la copulation et la fécondation. L'analyse des facteurs innés à l'origine du comportement de reproduction (Wunsch 2007) met en évidence que le seul facteur inné connu à ce jour et qui permet d'identifier le partenaire de sexe opposé est celui des circuits olfactifs qui traitent les phéromones sexuelles (Stowers & al. 2002 ; Dulac & Torello 2003). Cette importance des phéromones dans la communication sexuelle des mammifères est en cohérence avec l'importance fondamentale des phéromones dans la communication de quasiment tous les organismes vivants (procaryotes,

champignons, algues, végétaux, insectes, poissons, mammifères...) (Descoins 2000).

Les *préférences sexuelles* correspondent au développement, en raison des expériences sexuelles vécues au cours de la vie, de préférences pour certains partenaires. Les préférences sexuelles se forment, par apprentissages et conditionnements, de la même manière que toutes les autres préférences : alimentaires, auditives ou olfactives. Il ne semble pas exister de préférences sexuelles chez les mammifères non-primates. Des préférences, en général pour un ou plusieurs partenaires sexuels avec lesquels se forment des relations privilégiées, n'apparaissent clairement qu'à partir des primates.

1.5.2 – Véritable comportement de reproduction

On remarque qu'il existe des processus neurobiologiques qui sont innés et qui sont spécifiquement désignés pour réaliser un comportement de reproduction.

L'analyse de ces facteurs innés met en évidence plusieurs fonctions complémentaires :

- on remarque qu'il existe un contrôle temporel optimisé, réalisé par les hormones. Ce contrôle est exercé à trois niveaux :
 - un contrôle pubertaire : les activités sexuelles n'ont lieu qu'à la période de maturité de l'appareil reproducteur, après la puberté ;
 - un contrôle saisonnier : les activités sexuelles n'ont lieu qu'à la saison propice, pour la plupart des espèces ;
 - et un contrôle œstral : les activités sexuelles n'ont lieu qu'à la période de maturité des gamètes, surtout chez les femelles ;
- il existe une identification du partenaire de sexe opposé, réalisé grâce aux phéromones ; de plus, les phéromones sont contrôlées par les hormones sexuelles ;
- il existe des activités réflexes innées spécifiques du coït vaginal : lordose, érection, poussées pelviennes, éjaculation, etc. ; et ces réflexes sont également régulés par les hormones sexuelles ;
- et il existe, chez quelques espèces, une ovulation réflexe lors du coït, qui permet une optimisation de la fécondation.

En synthèse, on remarque qu'il existe plusieurs types de processus neurobiologiques innés, plus ou moins indépendants les uns des autres, mais complémentaires, et coordonnés et régulés par les hormones.

Pour donner un exemple particulièrement remarquable, chez la femelle, on observe que la séquence motrice absolument cruciale de la copulation, la lordose (**figure 1.2 & 1.3**), est un réflexe précâblé inné, contrôlé par les hormones sexuelles et facilité par les phéromones sexuelles du mâle. Ce réflexe moteur apparaît comme spécifiquement désigné pour la copulation.

Ce qui est encore plus remarquable, c'est que tous ces facteurs innés tendent à ce que la copulation soit hétérosexuelle, ait lieu à la saison propice et à la période de maturité de l'ovule. Ce qui signifie que dans le plan d'organisation général des mammifères, il existe un véritable comportement de reproduction (Wunsch 2007, 2010).

1.5.3 – L' « instinct » et le concept d' « instinct partiel »

Qu'est-ce que l'instinct ?

En simplifiant, l'instinct correspond à un comportement qui s'exprime en dehors de tout apprentissage. Au début du XX^e siècle, « l'idée initiale du comportement instinctif était que les instructions détaillées liées aux performances du comportement et les stimuli qui provoquent le comportement étaient encodés dans les gènes » (McFarland 2009). Mais « le concept d'instinct a évolué au cours des années lorsqu'on s'est rendu compte que tout comportement est le résultat d'influences génétiques et environnementales » (McFarland 2009).

Les expériences neurobiologiques réalisées ces cinquante dernières années ont permis de préciser concrètement les caractéristiques neurobiologiques de l'instinct et certaines des influences et des interactions entre les facteurs biologiques et environnementaux. En particulier, on peut mettre en évidence le développement des précablages neuraux à l'origine des séquences innées (tels les réflexes – **figure 1.3**), la quasi-impossibilité de précâbler dans le système nerveux des représentations cognitives complexes (**figure 1.8**), ainsi que l'importance des différents types d'apprentissages, dont ceux qui sont contraints par la structure cérébrale ou l'environnement.

L'instinct se matérialise principalement dans le système nerveux sous la forme de connexions neurales spécifiques, guidées par des gradients

de molécules (Koester & O'Leary 1994). L'exemple typique sont les réflexes. La lordose (**figures 1.2 et 1.3**) serait l'exemple paradigmatique d'une activité instinctuelle. Les structures précâblées les plus complexes actuellement étudiées sont les générateurs de pattern, constitués de plusieurs dizaines de neurones interconnectés, qui jouent un rôle important dans de nombreuses fonctions des organismes (rythme cardiaque ou respiratoire, génération des mouvements gastriques, masticatoires ou locomoteurs, poussées pelviennes, etc. – **figure 1.4**). C'est la combinaison des propriétés électrophysiologiques des membranes, de synapses inhibitrices ou activatrices et de connexions hautement spécifiques qui confèrent à ces organisations innées leurs caractéristiques fonctionnelles (Fénelon & al. 2000). Mais au-delà de quelques centaines de neurones, il apparaît actuellement difficile de concevoir comment les gènes pourraient encoder les réseaux neuronaux corticaux ayant des milliers, voire des millions de connexions neurales hautement spécifiques. Au contraire, les données expérimentales montrent que les connexions corticales se forment principalement par stabilisation sélective (Changeux & Danchin 1976), en partie sous l'influence instructive des entrées sensorielles (Sur & Rubenstein 2005 ; Roe & al. 1992). La structure du cortex, plastique, apparaît comme spécifiquement adaptée pour les apprentissages.

Les mammifères sont très bien équipés pour réaliser différents types d'apprentissages (non associatifs, conditionnements, cognitifs, sociaux...). Le neuropsychiatre Eric Kandel, prix Nobel de médecine en 2000, a montré sur l'aplysie que ces apprentissages correspondaient au niveau moléculaire à des modifications stables des propriétés bioélectriques des membranes des neurones et des synapses. Puis il montra que ces mécanismes étaient impliqués dans la mémoire à court terme, tandis que la mémoire à long terme dépendait de la modification du nombre des synapses (Kandel 2000). Ces modifications structurelles et bioélectriques stables des circuits neuraux permettent à l'organisme de mémoriser les interactions avec l'environnement, et ainsi d'apprendre de nouvelles réponses qui ne sont pas précâblées ou encodées dans le génome. Ces apprentissages permettent de modifier les séquences innées ou d'en acquérir de nouvelles.

En particulier, certains de ces apprentissages sont induits, guidés ou contraints par l'organisation fonctionnelle des circuits neuraux, ou par des caractéristiques spécifiques de l'environnement (Pellis 2010). Par exemple, le suivi oculaire d'un objet en mouvement est inné, en raison

de connexions topographiques entre la rétine et les colliculi supérieurs (Udin & Fawcett 1988). Ce précablage provoque chez le jeune mammifère le suivi automatique des objets en mouvement, ce qui induit quasi obligatoirement l'apprentissage de l'anticipation des mouvements (Sparks & Groh 1995). Autre exemple, sauf cas exceptionnel, un mammifère nouveau-né est durant un temps relativement long au contact de sa mère et/ou des membres de son espèce, apprenant ainsi quasi obligatoirement (en particulier au cours des activités ludiques) des signaux sociaux qui lui permettent d'interagir avec ses congénères (Pellis 2010). Ces caractéristiques peuvent apparaître comme instinctuelles si des études appropriées ne sont pas réalisées.

Il apparaît ainsi qu'il n'est pas nécessaire qu'un comportement inné soit entièrement précâblé dans le système nerveux. Une combinaison d'éléments innés simples, induisant des apprentissages contraints mais modulés par les caractéristiques de l'environnement est suffisant, et offre de surcroît une plus grande adaptabilité face à des environnements variés.

Le concept d' « instinct partiel »

Les données présentées dans les chapitres précédents et décrivant les facteurs innés et acquis à l'origine du comportement de reproduction montrent qu'il n'existe pas d'instinct de la reproduction (ou d'instinct sexuel), c'est-à-dire une programmation centrale innée et complète des différentes séquences motrices nécessaires à la réalisation de ce comportement. En effet nous avons vu que le comportement de reproduction est constitué d'éléments innés et instinctuels élémentaires (chapitre 1.2) combinés à des capacités apprises (chapitre 1.3).

On observe ainsi que le comportement de reproduction émerge principalement de la coordination fonctionnelle de différents réflexes et processus sexuels innés, d'interactions avec les congénères et de différents apprentissages qui sont toujours réalisés au cours du développement dans l'environnement écologique normal.

Ces caractéristiques particulières amènent à proposer le concept d'un « instinct partiel », c'est-à-dire un ensemble incomplet d'éléments innés, mais, parce qu'ils sont associés à des circonstances environnementales spécifiques qui existent quasiment toujours au cours du développement (par exemple les interactions mère-enfant, les stimuli sensoriels et les contacts corporels avec les congénères, etc.), les éléments manquants

sont indirectement toujours acquis et le comportement « partiellement instinctuel » s'exécute correctement à sa période de maturité, sans nécessité d'apprentissages spécifiques (Wunsch & Brenot 2004a).

À noter que pour un observateur, le comportement de reproduction peut apparaître comme instinctuel, dans la mesure où les apprentissages, tels ceux induits par le léchage de la région génitale, ne sont pas observables de l'extérieur, ne sont pas directement liés à la reproduction ou ne sont pas considérés comme « sexuels ».

1.5.4 – Variations du comportement de reproduction

Le modèle du comportement de reproduction présenté ci-dessus correspond à un modèle général, prototypique, fondé sur les connaissances en neurosciences disponibles en 2013. Le cadre général de ce modèle est valable pour tous les mammifères non-primates.

Mais, sans doute en raison du « bricolage de l'évolution » (Jacob 1977, 1981 ; Gould 2006 ; et voir également chapitre 11.4.5), d'une part, certains processus biologiques n'existent plus ou ont été modifiés au cours de l'évolution, et, d'autre part, les organismes biologiques ne sont qu'imparfaitement optimisés.

Pour ces raisons, afin de compléter ce modèle, certaines précisions doivent être apportées pour expliciter certains cas particuliers : les variations du comportement suivant les espèces de mammifères, l'existence d'activités non reproductrices, et, plus paradoxal encore, l'existence d'activités sexuelles entre des espèces différentes.

Variations en fonction des espèces

Suivant les espèces de mammifères non-primates (rats, chiens, chèvres, moutons...) certains facteurs innés (réflexes sexuels, phéromones, hormones, récompense...) n'existent pas ou plus, ou sont modifiés (Young & Trask 2007 ; Young & al. 2010). Par exemple, le contrôle saisonnier ou le réflexe neuroendocrinien d'ovulation n'existent pas dans plusieurs espèces (l'ovulation réflexe existe chez le furet, la lapine, ou la chatte, mais pas chez la brebis ou la ratte).

Néanmoins, le modèle général reste toujours valable. Seule la dynamique du comportement est modifiée. Par exemple, s'il n'existe pas de contrôle saisonnier, alors les copulations existent toute l'année, et des naissances peuvent avoir lieu à des saisons moins favorables. Le

comportement de reproduction reste toujours fonctionnel, il est seulement moins optimisé.

Activités sexuelles non reproductrices

Le contrôle exercé par les hormones et les phéromones n'est pas toujours ni parfait, ni total. Et plus on monte dans l'échelle phylogénétique, plus le cerveau est développé, plus le contrôle hormonal s'affaiblit (Thibault & Levasseur 2001). Pour donner un exemple, en particulier chez le mâle, des réflexes sexuels peuvent être exécutés avant la puberté, même si le système reproducteur de l'animal n'est pas mature. Il n'est donc pas « biologiquement anormal » d'observer parfois chez les mammifères non-primates des activités sexuelles sans rapport avec la reproduction.

Activités sexuelles inter-espèces

Le comportement sexuel *a priori* le plus aberrant, le plus « contre-nature », est la copulation entre deux animaux appartenant à des espèces différentes (**figure 1.10**).

Néanmoins, on remarque que ce comportement existe et que ces activités inter-espèces sont d'autant plus fréquentes que la morphologie des organismes est similaire (âne/cheval, tigre/lion, etc.) (Ford & Beach 1952).

Est-ce une anomalie, une pathologie, un dysfonctionnement de l'instinct sexuel ?

Comme indiqué dans les paragraphes précédents, chez les mammifères non-primates (comme les rongeurs ou les capridés), plusieurs caracté-



Figure 1.10 : Activités sexuelles inter-espèces, entre des animaux ayant été élevés ensemble, dans des fermes ou des zoos (voir les explications dans le texte).

ristiques du comportement de reproduction ne sont pas innées. Par exemple, la reconnaissance du congénère est apprise durant les premières années de la vie : comme déjà indiqué (chapitre 1.3.1), des chevreaux adoptés par des brebis et des agneaux adoptés par des chèvres copulent à l'âge adulte avec des partenaires de l'espèce adoptive et pas avec des membres de leur espèce (Kendrick & al. 1998). On remarque ici que les modifications du comportement de reproduction trouvent leur origine dans des apprentissages précoces ⁽³⁾.

De façon plus générale, toutes les capacités apprises qui sont nécessaires à la réalisation du comportement de reproduction (reconnaissance du congénère, socialisation sexuelle, motivation sexuelle, et positionnement génito-génital du corps – chapitre 1.3), sont influencées par les conditions et le contexte des apprentissages. Et ces apprentissages dépendent des caractéristiques de l'environnement et des interactions entre les animaux.

En reprenant l'exemple d'adoption croisée des chevreaux et des agneaux (Kendrick & al. 1998), on remarque que ce qui apparaît *a priori* comme le plus aberrant et contre-nature, est en fait « biologiquement normal » : les nouveau-nés interagissent avec leurs mères adoptives, et durant toutes les années de leur développement, au cours des milliers d'interactions physiques et sociales, les chevreaux apprennent les différentes caractéristiques sensorielles, comportementales et sociales des brebis, et les agneaux apprennent celles des chèvres. Les chevreaux et les agneaux apprennent les caractéristiques de leurs mères adoptives, apprennent les codes de socialisation de leurs « congénères » adoptifs, ont des jeux sociaux et sexuels avec leurs « congénères » adoptifs, et

(3) L'importance du développement et des apprentissages dans les réactions sexuelles inter-espèces était déjà vérifiée expérimentalement dès les années 1950 : « L'expérience et l'apprentissage influencent la tendance des mammifères inférieurs à avoir des réponses sexuelles pour des partenaires d'une autre espèce. » (Ford & Beach 1952)

(4) « Les mammifères mâles qui sont habitués à recevoir des femelles réceptives dans une même cage, souvent deviennent tellement excités par les éléments caractéristiques de cet environnement qu'ils vont tenter de s'accoupler avec un animal d'une autre espèce. Les lapins mâles qui copulent régulièrement dans leur cage vont essayer de copuler avec des rats, des petits chats, et même des objets inanimés s'ils sont présentés de la même manière que la femelle réceptive. Les rats mâles qui ont copulé avec une femelle dans une cage d'observation essayent de copuler avec quasiment tout animal d'une taille appropriée qui est rencontré dans cette cage expérimentale. » (Ford & Beach 1952)

ainsi il est « biologiquement normal » qu'à l'âge adulte ils copulent avec un partenaire de leur espèce adoptive, et non de leur espèce génétique qui leur est complètement étrangère.

De plus, on observe expérimentalement que lorsqu'un animal sexuellement expérimenté est excité, la force de l'excitation sexuelle est telle que la vue ou le contact avec tout animal ou objet de forme similaire suffit à déclencher la copulation ⁽⁴⁾. L'élevage en commun n'est donc parfois même pas nécessaire.

Pour toutes ces raisons, il est « biologiquement normal » que des animaux qui vivent dans certains types d'environnements, par exemple élevés ensemble dans une ferme ou un zoo, puissent avoir des interactions sexuelles (pour exemple, voir **figure 1.10**).

Toujours pour ces raisons, il n'est pas « biologiquement anormal » que des animaux domestiques (surtout les chiens) ou élevés dans des zoos (et tout particulièrement les primates) tentent parfois d'avoir des interactions sexuelles avec des humains (Ford & Beach 1952) (et vice-versa d'ailleurs – Williams & Weinberg 2003 ; Kinsey & al. 1948).

En conclusion, comme il n'existe qu'un instinct partiel du comportement de reproduction, tous les types d'activités sexuelles qui n'ont aucun rapport avec la reproduction s'expliquent par l'existence des apprentissages cruciaux (reconnaissance du congénère, positionnement génito-génital du corps, socialisation et motivation sexuelle). Ces apprentissages cruciaux sont influencés par les caractéristiques de l'environnement, et dans certaines circonstances, des apprentissages précoces peuvent induire des modifications comportementales importantes.



Figure 2.1 : Apparition de nouvelles activités

Chez les hominidés, la lordose de la femelle devient accessoire, et de nouvelles positions ou activités sexuelles apparaissent, comme le baiser ou le coït en face-à-face.
[Photographie par Frans de Waal]

2. L'évolution du comportement de reproduction : des rongeurs aux humains

2.1 – Limites du modèle du « comportement de reproduction »

Dès les origines de la science moderne, à la fin du XIX^e siècle, les principaux chercheurs, médecins ou sexologues ont affirmé l'existence d'un instinct de la reproduction chez l'être humain. Le seul comportement sexuel « naturel » était donc le coït vaginal, qui permet la fécondation, et tous les autres comportements (masturbation, sodomie, homosexualité...) ne pouvaient qu'être une déviation de l'instinct ou une pathologie.

Les recherches menées en neurosciences à la fin du XX^e siècle ont confirmé, chez les mammifères non-primates, l'existence de structures innées qui orientent le comportement vers la copulation hétérosexuelle. Mais ce modèle du « comportement de reproduction », présenté dans les sections précédentes, est-il valable pour les hominidés (Orang-outan, Chimpanzé, Homme...) et en particulier pour l'être humain ?

Car dès le début du XX^e siècle, les études sur la sexualité des primates, en éthologie, ainsi que chez l'être humain en ethnologie, en histoire et plus récemment en neurosciences, ont accumulé des données peu compatibles avec l'existence d'un instinct de la reproduction chez les hominidés.

En effet, s'il existait chez les primates un véritable « comportement de reproduction », similaire à celui des rongeurs (chapitre 1), alors comment peut-on expliquer :

D'une part, toutes les activités sexuelles qui ne permettent pas la reproduction, observées tant chez les hominidés (Bagemihl 2000) que chez l'être humain :

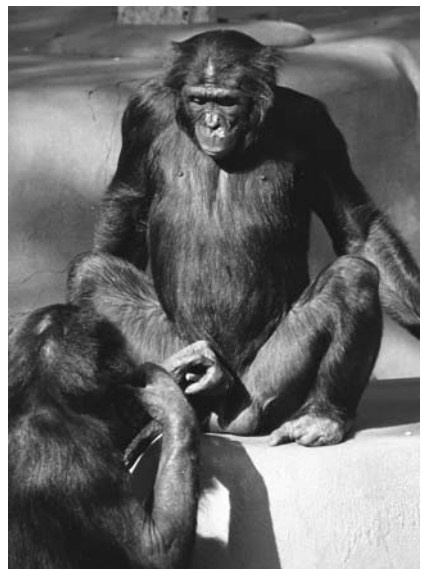
- Les activités homosexuelles (avec quelques cas d'homosexualité presque exclusive chez : Chimpanzés, Gorilles, Langurs, Macaques, Dauphins...).
- La masturbation (Bonobos, Orang Outan, Gibbons, Siamangs, Langurs, Dauphins...).
- La masturbation réciproque (Bonobos, Chimpanzés, Dauphins...)
- Le baiser (qui n'a aucun rapport avec les organes génitaux. Observé chez : Bonobos...).
- La fellation (Bonobos, Chimpanzés, Macaques...).
- Le cunnilingus (Chimpanzés, Gibbons...).
- La sodomie (Orang-outan...).
- Les activités sexuelles prépubères (alors que l'appareil reproducteur est immature. Observées chez : Bonobos, Chimpanzés, Gorilles, Gibbons, Siamangs, Macaques, Dauphins...).
- L'utilisation d'objets (Bonobos).
- Les caresses sensuelles (caresses non « sexuelles »).
- Des activités particulières telles : le frottement vulve contre vulve très fréquent des femelles Bonobos, les diverses activités non reproductives des Dauphins...).
- Et, surtout, le plus inconcevable, les activités sexuelles entre des espèces différentes (occasionnellement observées chez : Bonobos, Chimpanzés, Macaques... mais plus fréquentes en captivité ou chez les animaux domestiques).

Figure 2.2 : Apparition de nouvelles fonctions

Chez les Bonobos, l'activité sexuelle a de nouvelles fonctions sociales, supplémentaires à la reproduction. En particulier, les activités tant hétérosexuelles qu'homosexuelles sont utilisées pour apaiser les conflits (De Waal 1992, 1990).

Après un conflit, un jeune mâle présente son pénis en érection à un autre mâle, qui effectue un massage génital.

[Photographie par Frans de Waal]



Et d'autre part, comment peut-on expliquer toutes les activités sexuelles pouvant aboutir à une fécondation, mais particulières :

- Les préférences pour certains partenaires (Bagemihl 2000) (car cela réduit le nombre de partenaires fécondables).
- Les activités bisexuelles (le même individu a des activités hétérosexuelles *et* homosexuelles ; la bisexualité est fréquente chez les hominidés (Bagemihl 2000) : Bonobos, 50 à 60 % d'activités hétérosexuelles, et donc 50 à 40 % d'homosexuelles ; Chimpanzés, 30 % d'activités homosexuelles ; Gorilles, 20 % d'activités homosexuelles ; Orang-outan, 20 à 80 % d'activités homosexuelles ; Gibbon, 20 à 50 % d'activités homosexuelles ; Langurs, 30 % d'activités homosexuelles ; Macaque, 30 % d'activités homosexuelles ; Dauphins, 30 à 50 % d'activités homosexuelles, Orques...).
- La sexualité de groupe (Bonobos, Chimpanzés...) (Bagemihl 2000).
- Et, surtout, les activités multihédoniques (où le sexe se combine aux aliments, chants, danses, et à l'ivresse), habituelles dans l'Antiquité grecque et romaine (Partridge 2002 ; Salles 2004).

À un niveau plus théorique, et en particulier chez l'être humain, il faudrait pouvoir répondre de manière précise à plusieurs questions pour valider l'hypothèse de l'existence d'un instinct de la reproduction :

- Quel est le rôle et l'importance du système de récompense dans la sexualité ? (Agmo 2007)
- À quoi correspond le plaisir sexuel et quelle est sa fonction ?
- Quelle est la différence entre le plaisir corporel agréable provoqué par une caresse (sur le dos par exemple) et le plaisir érotique provoqué par la stimulation d'une zone érogène ?
- Pour quelles raisons la recherche du plaisir corporel agréable (comme des caresses) n'est pas considérée comme liée à l'orientation sexuelle, alors que la recherche du plaisir érotique est considérée comme indissociable d'une orientation homosexuelle ou hétérosexuelle ?
- S'il existe un instinct de la reproduction, comment expliquer qu'un circuit cérébral, spécialisé pour contrôler la copulation hétérosexuelle, puisse permettre des activités inter-espèces ?

- S’il existe un instinct de la reproduction, qui contrôle les activités sexuelles vers l’hétérosexualité et le coït vaginal, alors pour quelles raisons existe-t-il en Occident une forte valorisation du couple hétérosexuel et une forte homophobie ? Pour quelles raisons est-il nécessaire d’avoir des contraintes culturelles si l’être humain est « naturellement » monogame et hétérosexuel ?
- S’il existe un instinct, où se trouve-t-il dans le cerveau ? Comment est-il organisé dans le système nerveux ?
- Si la testostérone est l’hormone du comportement sexuel, comment agit-elle sur les activités motrices ? Comment la testostérone provoque-t-elle par exemple le baiser, la fellation, ou plus fondamental, le coït vaginal ? Sur quels centres moteurs (médullaires, mésencéphaliques...) agit-elle pour provoquer et contrôler l’anulingus ?
- Au niveau neurobiologique, à quoi correspond l’amour et quelle est sa fonction ?
- Quels sont les mécanismes de l’addiction sexuelle et quelle est sa cause ? (Reynaud 2010)
- Et enfin, question majeure chez l’être humain, quel est le rôle et l’importance des apprentissages ?

Au fur et à mesure qu’apparaissaient ces questions, des chercheurs et des sexologues ont proposé des explications : les apprentissages sont un complément de l’instinct, ils améliorent le comportement sexuel ; la fonction de l’amour est d’unir la femme et l’homme, afin que les deux parents s’occupent des enfants ; le baiser sert à augmenter l’excitation sexuelle pour faciliter le coït vaginal (Zwang 1998) ; les caresses sensuelles sont des préliminaires aux activités érotiques... De plus, comme la fécondation guidée par l’instinct de reproduction était la norme de référence, la pathologie a souvent été invoquée pour expliquer les activités non reproductrices : la masturbation est un vice moral (Bouchut & Després 1877) ; l’homosexualité est, suivant les auteurs, une anomalie génétique (Hamer & al. 1993), un dérèglement hormonal, un trouble du développement (Levy 1991), ou une inversion de l’instinct (Krafft-Ebing 1882) ; la bisexualité est un état d’immaturité temporaire, de transition entre l’hétérosexualité et l’homosexualité ; la sexualité de groupe provient de troubles psychologiques ; la sodomie est une perversion (Lever 1996) ; les activités sexuelles inter-espèces sont une maladie...

Mais la majorité de ces explications sont difficilement vérifiables ou trop vagues, et ne sont pas toutes confirmées par les observations éthologiques ou ethnologiques : par exemple, le couple uni par l'amour n'est pas une stratégie privilégiée des mammifères, puisque moins de 5 % des espèces sont monogames (renard, chacal, castor, gibbon, siamang...) (McFarland & al. 2001). La bisexualité est commune chez tous les hominidés (Bagemihl 2000), il est alors difficile de la considérer comme une maladie ou un trouble psychologique. Dans beaucoup de sociétés, le baiser n'est pas pratiqué (ni d'ailleurs dans la quasi totalité des espèces de mammifères) (Ford & Beach 1952), ce qui montre que sa fonction supposée d'augmenter l'excitation sexuelle n'est pas indispensable. De plus, dans les sociétés où la sexualité est fréquente et valorisée (en particulier en Océanie : Marquisiens, Hawaïens, Tahitiens...), les hommes et surtout les femmes n'ont apparemment pas de problèmes d'excitabilité sexuelle.

« Les femmes marquisiennes n'ont apparemment pas de difficulté à avoir un orgasme ; elles semblent capables d'atteindre cet état orgasmique seulement après un petit nombre d'expériences sexuelles, et elles apprennent rapidement à le contrôler de telle sorte qu'elles atteindront l'orgasme avec le partenaire. » (Suggs 1966)

De plus, l'accumulation de ces explications diverses a produit un modèle explicatif de la sexualité humaine qui est compliqué : une hypothèse de base, fondée sur l'instinct et les hormones (Sisk & Foster 2004), qui n'explique qu'une minorité des faits, et qui doit être complétée par de nombreuses justifications particulières (*ad hoc* ⁽⁵⁾) pour chacun des nombreux faits inexpliqués.

En conclusion, on remarque que le modèle du « comportement de reproduction », chez les primates, ne peut expliquer de manière satisfaisante toutes les nombreuses activités érotiques différentes du coït vaginal (Wunsch 2007).

Nous verrons dans les chapitres suivants que toutes ces observations comportementales peuvent apparemment être expliquées par une évolution du comportement de reproduction.

(5) Une hypothèse *ad hoc* (dans ce but, en latin) est une hypothèse souvent invérifiable (non testable) avancée dans le but d'expliquer une incohérence.

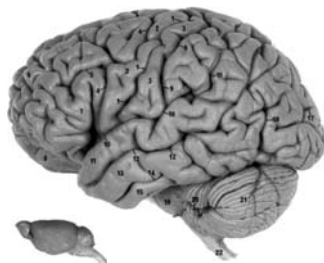
2.2 – Évolution des facteurs neurobiologiques du comportement de reproduction

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 (**figure 2.3**).

Figure 2.3 : Évolution du système nerveux

La modification d'un seul gène suffit à modifier le comportement (Lim & al. 2004). Or il existe de nombreuses différences structurelles et fonctionnelles entre le cerveau des rongeurs et celui des humains. Ces importantes différences produisent d'importantes modifications du comportement de reproduction.

La taille du cerveau humain ($\approx 1.400 \text{ cm}^3$) est environ 3.000 fois supérieure à celui d'une souris ($\approx 0,5 \text{ cm}^3$).



En raison de ces évolutions neurobiologiques, détaillées ci-après, le comportement sexuel des mammifères évolue progressivement : comportement de copulation hétérosexuelle chez les mammifères non-primates (« comportement de reproduction »), puis comportement principalement érotique chez les hominidés (« comportement érotique »), il devient chez l'être humain une diversité d'activités érotiques et de désirs sexuels influencés par les processus cognitifs et le contexte culturel (« sexualité culturelle »).

2.2.1 – 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 œstraux).

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 2.4**). Chez les rongeurs, les hormones contrôlent l'ovulation et la copu-

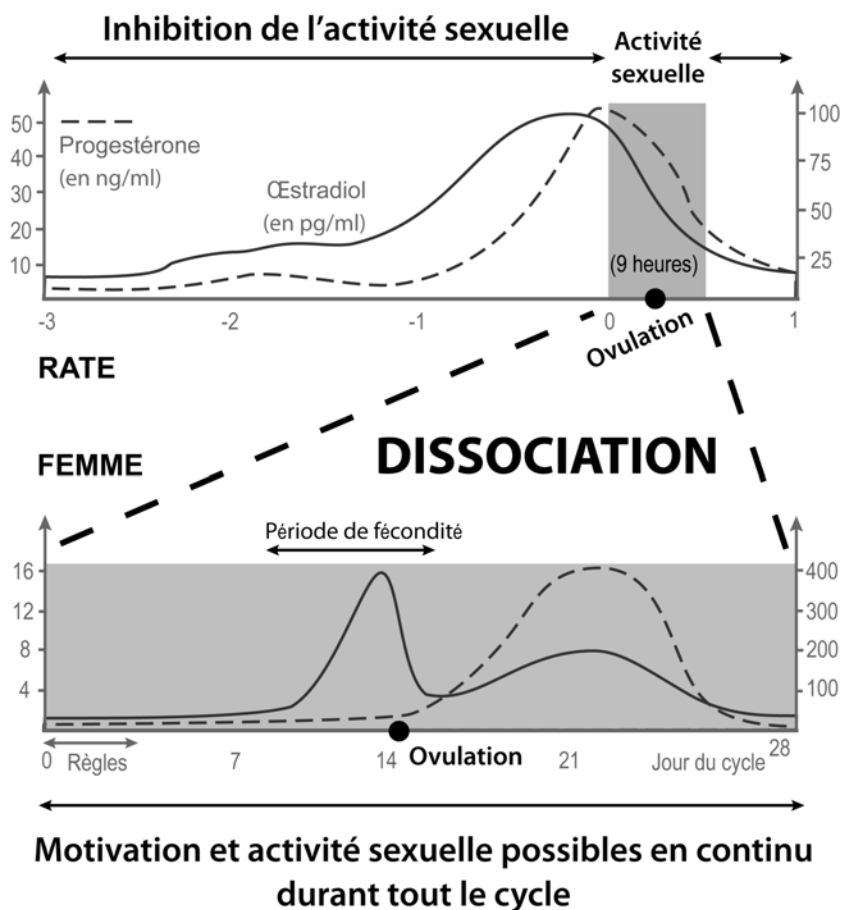


Figure 2.4 : Dissociation des activités sexuelles de la reproduction

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 indépendantes des variations de concentration hormonale. (Courbes hormonales d'après Thibault & Levasseur 2001).

Légende : en grisé, 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).

lation tandis qu'au contraire, chez la femme, les activités sexuelles sont continues et ne dépendent plus du cycle hormonal.

Mais il est très important de noter, tant chez les rongeurs que chez les humains, que les hormones jouent toujours des rôles biologiques majeurs. En particulier au niveau physiologique, les hormones ont

toujours un rôle déterminant dans la différenciation de l'organisme en mâle ou en femelle. Même chez les espèces très corticalisées, un taux hormonal minimal est toujours nécessaire et les variations de ce taux influencent encore, bien que faiblement, les activités sexuelles.

C'est le contrôle temporel (en particulier saisonnier et œstral), qui limite les activités sexuelles aux périodes où l'organisme est physiologiquement fécondable, qui a disparu. La sexualité humaine est devenue continue, et ne dépend plus du contrôle physiologique de la reproduction. Reproduction et sexualité sont dissociées.

La dissociation des activités sexuelles de la reproduction est bien mise en évidence par les comparaisons inter-espèces, à la fois des cycles hormonaux et des périodes d'activités sexuelles (**figure 2.4**).

L'analyse comparative des cycles hormonaux et des activités sexuelles de différentes espèces de mammifères montre que chez les femelles 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. En effet, il ne sert à rien de déposer du sperme dans le vagin s'il n'y a pas d'ovule. Tout particulièrement chez les mammifères non-primates, 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. Mais graduellement, et surtout chez les hominidés, les activités sexuelles deviennent indépendantes de la variation de concentration sanguine des hormones. Cette évolution n'est apparemment pas linéaire : la dissociation devient visible à partir des primates, s'accélère chez les hominidés, avec peut-être une rupture à partir de *pan paniscus* (bonobos) (**figure 2.5** – Furuichi 2011). Elle est quasi complète chez la femme, où les activités sexuelles 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.

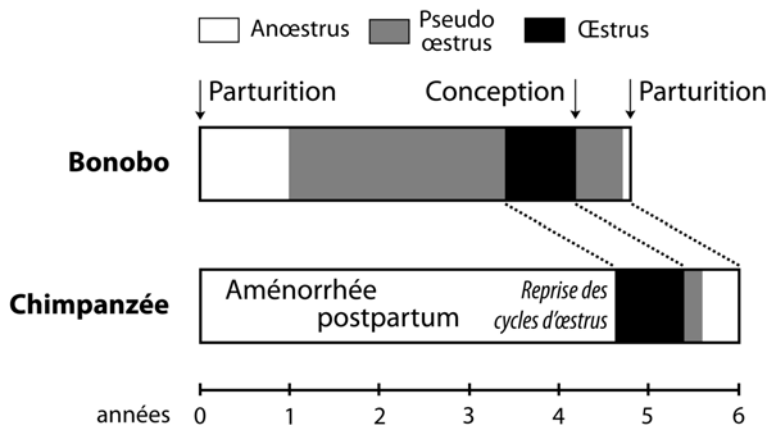


Figure 2.5 : Dissociation des activités sexuelles de la reproduction chez *Pan*

La dissociation des activités sexuelles des cycles hormonaux semble devenir importante à partir de *Pan paniscus* (bonobo). La différence apparemment la plus notable est la longue période d'aménorrhée postpartum 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 postpartum. Au contraire, la réceptivité des Bonobos ne diminue pas avec la lactation (De Waal 1992). 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]

En synthèse, ces données montrent qu'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.

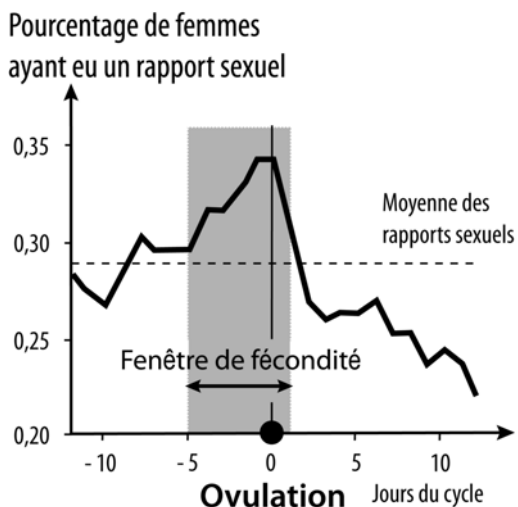
Néanmoins il est très important de noter que les hormones jouent toujours des rôles biologiques majeurs. Seuls certains effets hormonaux ont été modifiés. Chez l'humain, un taux hormonal minimal est toujours nécessaire (environ 2ng/ml de testostérone chez l'homme – Giuliano & al. 2004 ; Bagatell & al. 1994) et les variations de ce taux influencent encore, en particulier chez la femme, les activités sexuelles (Brown & al. 2010 ; Foster & Roenneberg 2008).

Plus précisément, chez la femme, il existe une influence résiduelle de la variation de concentration hormonale, qui est mise en évidence par l'observation des activités sexuelles durant le cycle menstruel (**figure 2.6**).

Figure 2.6 : Hormones et activités sexuelles, chez la femme

La fréquence des activités sexuelles de la femme est plus importante durant la période périovulatoire. Mais il n'existe plus d'inhibition du comportement sexuel en dehors de la période de fécondité. Contrairement aux femelles non-primates, la femme peut avoir des activités sexuelles durant tout le cycle.

[schéma adapté de Wilcox & al. 2004]



Ces données montrent que l'activité sexuelle est moins importante quand la femme n'est pas fécondable. Mais, comparé aux rongeurs femelles où les activités sexuelles sont complètement inhibées en dehors la courte période ovulatoire, c'est un effet résiduel qui est faible. Chez la femme, il n'existe plus d'inhibition des activités sexuelles.

Plus précisément, en particulier pour l'homme, la nécessité d'un taux minimal d'hormones sexuelles est bien mise en évidence par les cas cliniques de castration chimique ou d'hypogonadisme (**figure 2.7**). L'absence d'hormones induit différents troubles, même s'ils ne sont plus aussi rapides et drastiques que chez les mammifères non-primates. La sexualité humaine ne devient pas complètement indépendante des hormones.

La synthèse de toutes ces données montre que chez l'être humain il faut toujours un taux minimal d'hormones. Mais ce taux minimal correspond au niveau de base normal chez les personnes en bonne santé. Donc, sauf cas pathologique, les activités sexuelles humaines ne dépendent quasiment plus des variations cycliques des concentrations d'hormones.

En conclusion, la caractéristique majeure de l'évolution du contrôle hormonal est que les activités sexuelles deviennent continues, et s'expriment quelle que soit la phase physiologique de l'appareil

reproducteur. Chez les mammifères, au cours de l'évolution, les activités sexuelles sont ainsi graduellement dissociées des cycles hormonaux de la reproduction. Et chez l'être humain, la sexualité est quasi totalement dissociée de la reproduction.

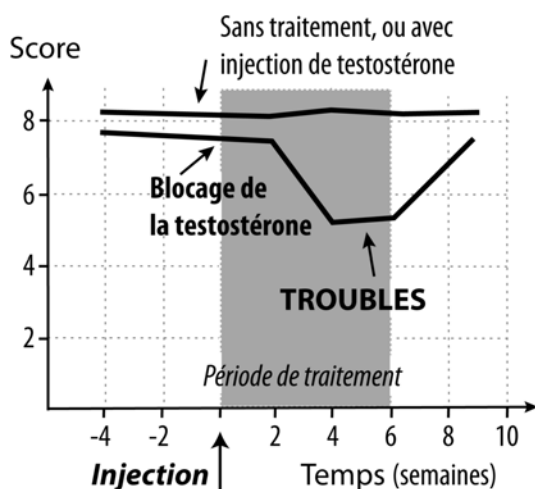


Figure 2.7 : Effets de l'hypogonadisme chez l'homme

La suppression clinique de la testostérone entraîne en quelques semaines des troubles de la sexualité (baisse du désir, des fantasmes, fréquence moindre des érections spontanées, de la masturbation et des rapports sexuels).

« La relation entre sexualité masculine et testostérone circulante n'est probablement pas linéaire mais procède d'un modèle à seuil. Au-dessous d'une certaine valeur sans doute très basse [2 ng/ml], le déficit en testostérone est responsable d'une altération des comportements et réactions sexuelles. Au-dessus de cette valeur seuil [4,5 ng/ml], les comportement et réactions sexuelles ne semblent plus proportionnels à la testostéronémie. » (Giuliano & al. 2004)

[schéma adapté d'après Bagatell & al. 1994, p713]

2.2.2 – Évolution des systèmes olfactifs

La principale évolution relative à l'olfaction (**figure 2.8**) est l'altération chez les hominidés des gènes des systèmes olfactifs. À partir des catarhiniens (les singes de l'Ancien Monde) les gènes de la protéine TRPC2, un canal ionique essentiel à l'activité sensorielle de l'organe voméronasal, sont altérés. De ce fait la transduction du signal olfactif est altérée et l'organe voméronasal n'est plus fonctionnel (**figure 2.9** - Zhang & Webb 2003). De plus, environ 52 % des gènes des récepteurs olfactifs (414 gènes OR sur 802) de la muqueuse olfactive du système olfactif principal deviennent des pseudo-gènes. Et surtout, qu'ils soient localisés dans la muqueuse olfactive ou dans l'organe voméronasal, plus de 90 % des gènes des récepteurs spécifiques à la détection des phéromones (6 gènes TAAR sur 9, 115 gènes VR1 sur 120, 20 gènes VR2 sur 20) deviennent également des pseudo-gènes (Nei & al 2008).

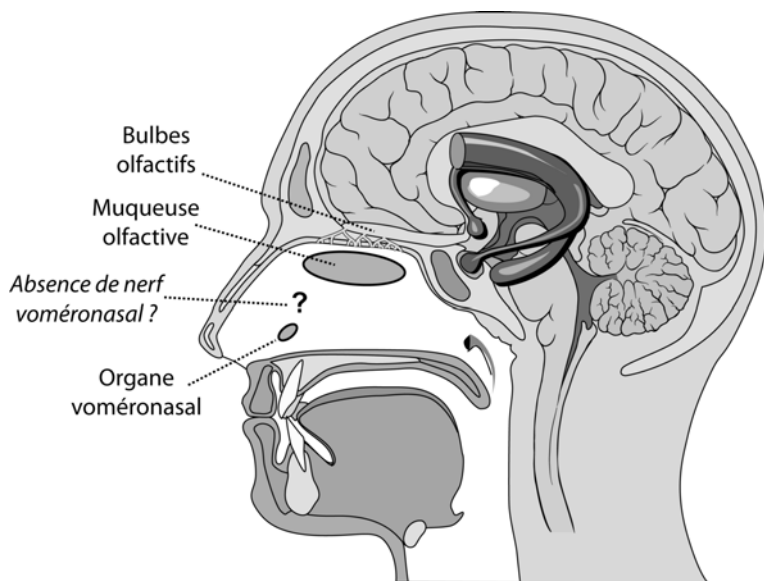


Figure 2.8 : Évolution des systèmes olfactifs, chez l'être humain

L'organe voméronasal, spécialisé dans la détection des phéromones, ne serait quasiment plus fonctionnel chez l'humain. Il est vestigial chez l'adulte et aucun effet comportemental des phéromones n'a été observé expérimentalement.

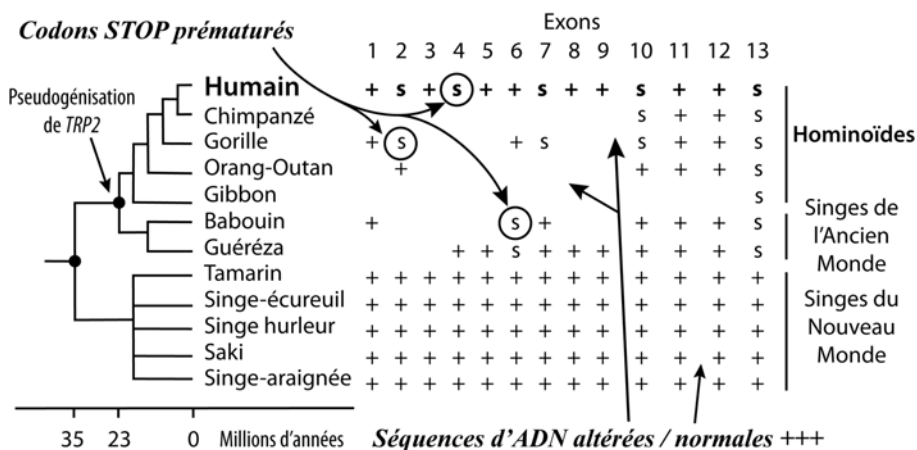


Figure 2.9 : Évolution des gènes voméronasaux, chez l'être humain

Ce sont les gènes d'une protéine clé (TRP2), impliquée dans la transduction du signal neuronal dans l'organe voméronasal, qui sont altérés chez les hominoïdes.

Légende : "+" séquence d'ADN lisible ; "s" codon STOP prématuré
[schéma reproduit d'après Zhang & Webb 2003, avec permission]

En raison de toutes ces altérations, l'olfaction, qui est un facteur majeur chez les mammifères non-primates, devient secondaire chez les hominidés (Swaney & Keverne 2009).

Ce sont apparemment tous les éléments de la communication chimique qui sont altérés chez l'être humain : les gènes, les structures anatomiques, les comportements d'émission et de réception des signaux chimiques, et les effets comportementaux de ces signaux.

L'éléphant, qui est comme l'être humain un mammifère très corticalisé, mais avec des systèmes olfactifs fonctionnels, pourrait être un bon exemple de comportements olfactifs qui auraient dû être conservés si l'olfaction jouait encore un rôle majeur chez l'être humain. L'éléphant possède un organe voméronasal et un bulbe olfactif accessoire développés, il recueille activement (flehmen) les signaux chimiques avec sa trompe (par exemple par inhalation de l'urine), des phéromones sont émises dans l'urine et par différents orifices durant la période de rut, les éléphants femelles dispersent leur urine avec leur queue (surtout avant l'ovulation), les comportements entre les mâles dépendent également des phéromones, etc. (Rasmussen & al. 2003).

Par contre, chez l'être humain, en plus des gènes olfactifs qui sont altérés, l'organe voméronasal et le canal nasopalatin humain apparaissent comme vestigiaux (Zhang & Webb 2003 ; von Arx & Bornstein 2009), et il ne semble pas exister de bulbe olfactif accessoire. L'être humain ne marque pas chimiquement son territoire et n'a pas de comportements de flairage ou de léchage des régions buccale et anogénitale de ses congénères. Néanmoins, on observe encore quelques effets olfactifs (Savick & Berglund 2010), mais qui apparaissent comme résiduels (chapitre 9.3.1). 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 ; Wysocki & Preti 1998).

La synthèse de toutes ces données suggère que chez l'être humain, par rapport au comportement et à la motivation sexuelle, les principaux processus neurobiologiques de la répulsion (agression mâle-mâle chez certaines espèces) et surtout de l'attraction hétérosexuelle sont altérés et n'ont plus que des effets faibles. Néanmoins, même s'il est actuellement certain que les phéromones n'ont plus des effets aussi importants chez l'être humain que chez les rongeurs ou les éléphants, l'importance

relative des effets résiduels sur le comportement sexuel par rapport à l'importance des autres facteurs (récompenses, cognition, culture...) reste encore à évaluer d'une manière plus précise.

En conclusion, l'olfaction, qui est un facteur majeur chez les mammifères non-primates, devient, en raison des altérations des gènes et des modifications des comportements olfactifs, un facteur secondaire chez les hominidés.

2.2.3 – Évolution du système de récompense

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

Chez les mammifères non-primates, des expériences ont montré que le système de récompense est contrôlé par les hormones de la reproduction (Ferris & al. 2005), et que son activité est adaptée aux activités de la reproduction (copulation, allaitement...).

Mais au cours de l'évolution, 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 (Dreher & al. 2007). 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 dans n'importe quelle situation et n'importe quand (par exemple n'importe quand par masturbation).

Le système des « renforcements / récompenses » est similaire chez tous les mammifères, tant au niveau structurel que fonctionnel. Les structures, les connexions entre les structures, les entrées sensorielles et les sorties motrices ont été conservées au cours de l'évolution (voir **figure 2.10**). La principale différence en rapport avec la sexualité, est que ce système devient continuellement actif chez les hominidés, car les récompenses sexuelles ne dépendent quasiment plus du contrôle physiologique de la reproduction (chapitre 2.2.1). D'une manière similaire aux activités sexuelles, les récompenses sexuelles ne dépendent quasiment plus du cycle hormonal : elles sont devenues fonctionnelles à tout moment du cycle et à toutes les saisons de l'année.

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 un facteur majeur de la sexualité humaine (Wunsch 2007).

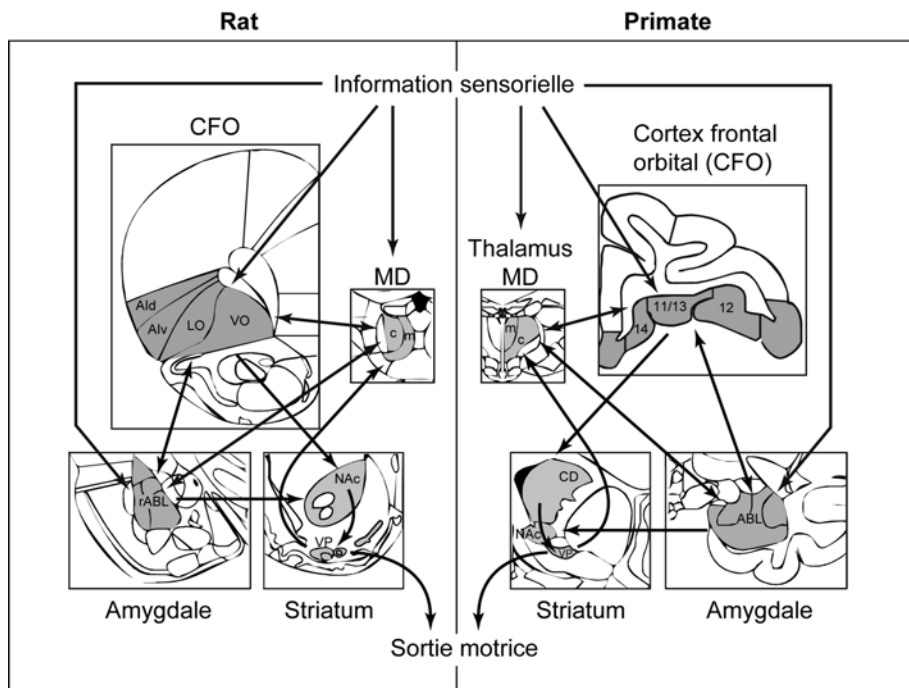


Figure 2.10 : L'évolution du système de récompense

(voir les explications dans le texte).

Légende : Ald = *Insula agranulaire dorsale* ; Alv = *Insula agranulaire ventrale* ; c = *Central* ; CD = *Caudal* ; LO = *Orbital latéral* ; m = *Médial* ; MD = *Thalamus médiadorsal* ; Nac = *Cœur du noyau accumbens* ; rABL = *Amygdale basolatérale rostrale* ; VO = *Orbital ventral* ; VP = *Pallidum ventral*.

[© Reproduit d'après Berridge & Kringelbach 2008, avec permission]

2.2.4 – 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 stimulus sexuel tactile de l'homme. Le comportement sexuel humain ne dépend quasiment plus des cycles hormonaux (**figure 2.4**), des phéromones (**figure 2.9**) et des réflexes sexuels moteurs (**figure 1.3**).

De plus, de nouvelles activités non reproductrices apparaissent : masturbation, activités oro-génitales, 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 conclusion, en raison de l'altération ou de la modification des facteurs neurobiologiques, 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 sont très probablement pour la plupart des activités apprises dans l'objectif d'obtenir des récompenses cérébrales (le plaisir). 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 (baiser, activités oro-génitales...). C'est une transition d'un comportement essentiellement instinctuel à un comportement principalement appris.

2.2.5 – Évolution de la cognition

La principale évolution relative à la cognition est le développement majeur du néocortex et tout particulièrement du cortex préfrontal. Chez les mammifères non-primates, la cognition joue un rôle secondaire dans le comportement de reproduction. Par contre, au cours de l'évolution vers les hominidés, en raison de la corticalisation extrême du cerveau, la cognition devient un facteur majeur.

L'important développement du néocortex chez l'être humain (**figure 2.11**) permet le développement de processus cognitifs complexes : planification, abstraction, symbolisation... Ces capacités intellectuelles sont à l'origine de l'élaboration de valeurs, de croyances et de morales,

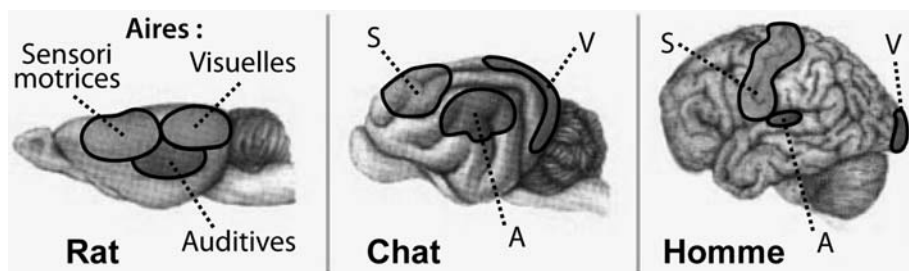
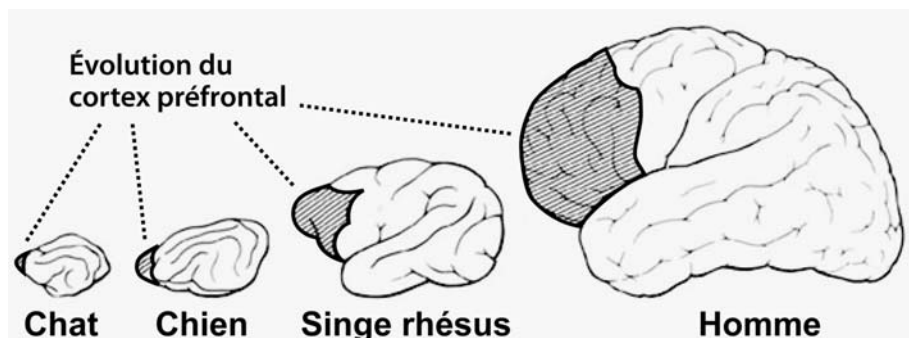


Figure 2.11 : Développement des aires corticales impliquées dans la cognition

Chez les rongeurs, la majorité du cerveau est occupé par les aires sensorielles. Par contre, chez l'humain, les aires associatives et cognitives représentent l'essentiel du cortex cérébral.



Parmi les aires associatives, 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...).

et ces éléments culturels modifient tant le développement que l'expression des comportements humains.

La culture influencerait les comportements 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...).

2.3 – Analyses et synthèses

2.3.1 – Tableau synoptique de l'évolution de la sexualité

Les modifications du comportement sexuel proviennent des modifications, au cours de l'évolution, des principaux facteurs neurobiologiques : les réflexes sexuels, les phéromones, les hormones, le système de récompense et la cognition (**figure 2.12**).

La lordose est cruciale apparemment jusqu'aux macaques, puis il existe peut-être une rupture à partir des hominidés puisqu'on observe que la lordose devient accessoire (chapitre 2.2.4). L'importance des phéromones et de l'olfaction diminue graduellement, avec une rupture nette chez les primates de l'ancien monde (catarrhiniens), à partir desquels l'organe voméronasal n'est plus fonctionnel (chapitre 2.2.2). L'importance des hormones diminue également, avec une possible rupture à partir des bonobos, à partir desquels la sexualité est dissociée de la reproduction (chapitre 2.2.1). L'importance du système de récompense augmente jusqu'à devenir prépondérante à partir des bonobos, en raison de l'altération des autres facteurs (chapitre 2.2.3). L'importance de la cognition augmente régulièrement, en fonction de la corticalisation du cerveau. Et on constate une rupture majeure à partir de l'espèce humaine, avec l'apparition de la culture (chapitre 2.2.5).

En résumant l'essentiel, plus il existe de modifications des principaux facteurs neurobiologiques, plus le comportement sexuel sera modifié. À noter que les différences maximales entre les différents comportements sexuels des mammifères se situent entre les humains et les rongeurs. Et comme les rongeurs représentent environ 50 % des espèces de mammifères et les hominidés seulement 0,1 %, on observe que la sexualité des hominidés, et surtout des humains, n'est donc pas représentative de celle des mammifères.

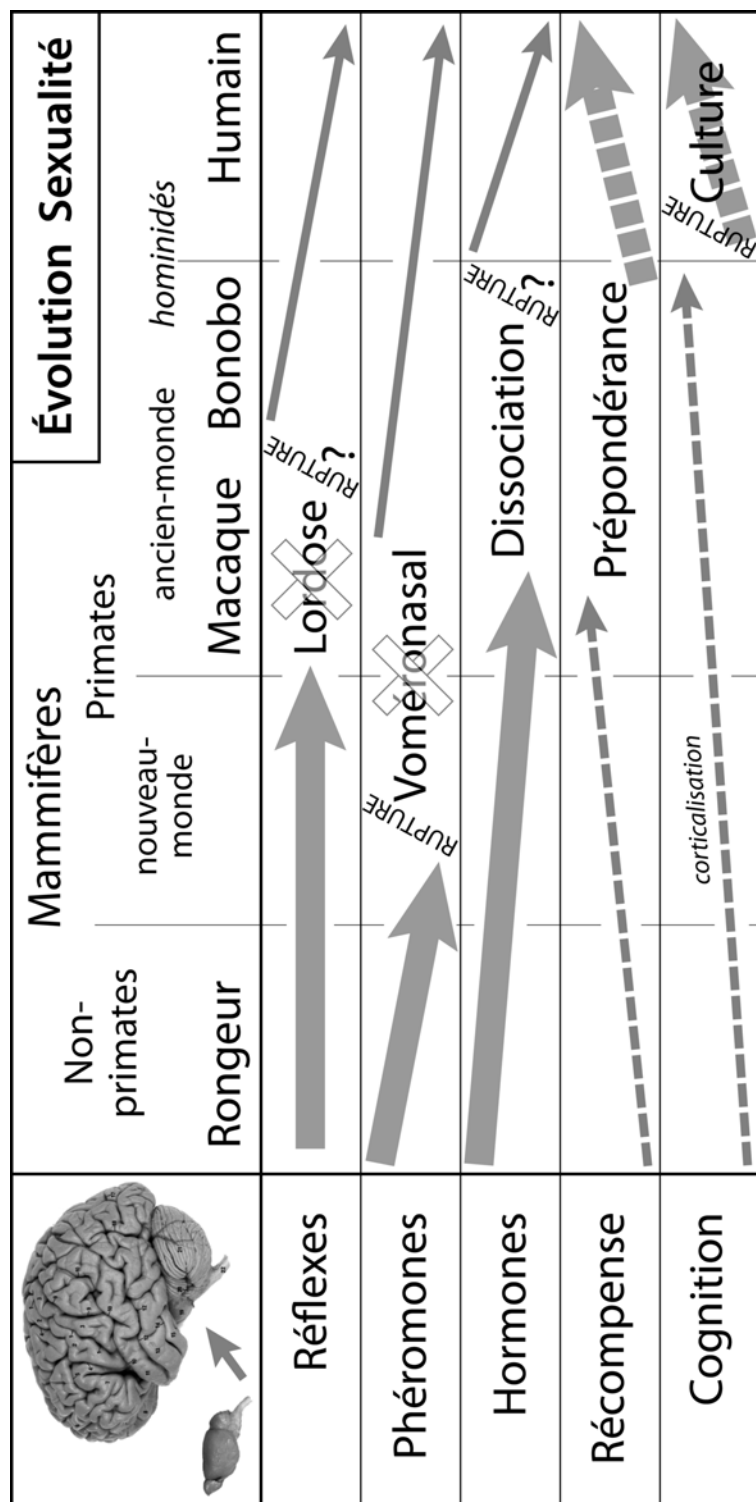


Figure 2.12 : Tableau synoptique de l'évolution des principaux facteurs neurobiologiques de la sexualité des mammifères.

Les modifications du comportement sexuel proviennent des modifications, au cours de l'évolution, des principaux facteurs neurobiologiques : les réflexes sexuels, les phéromones, les hormones, le système de récompense et la cognition.

Légende : *mammifères non-primates (rongeurs, canidés, ovidés...)* ; *primates du nouveau-monde : singes avec un organe voméronasal fonctionnel (ouistitis, tamarins, capucins, hurleurs...)* ; *primates de l'ancien-monde : singes sans organe voméronasal (macaques, babouins, hominidés...)* ; *hominidés (orang-outan, chimpanzé, bonobo, humain...)*.

2.3.2 – Non linéarité de l'évolution du comportement sexuel

Au cours de cette évolution du comportement de reproduction, on observe que des nouveaux comportements érotiques apparaissent progressivement en fonction des facteurs neurobiologiques qui ont été modifiés. Mais comme les modifications des différents facteurs ne sont pas toutes graduelles et n'apparaissent pas toutes aux mêmes périodes phylogéniques, les modifications comportementales sont discontinues. Le cerveau se corticalise progressivement, et les espèces de mammifères les plus corticalisées ont les activités érotiques les moins stéréotypées (éléphants, dauphins, hominidés). Mais les éléphants n'ont qu'un niveau intermédiaire de nouvelles activités sexuelles car les phéromones jouent encore un rôle important (Rasmussen 2003). L'altération des gènes des récepteurs aux phéromones est importante à partir des catarrhiniens (cercopithèques, gibbons, hominidés) et ces espèces ont davantage d'activités bisexuelles. La dissociation des activités sexuelles des cycles hormonaux est majeure à partir de *Pan Paniscus* (bonobo). Au cours de l'évolution, plus une espèce cumule de modifications neurobiologiques, et plus ces modifications sont importantes, plus son comportement sexuel sera labile, varié et bisexuel.

2.3.3 – Exemple fictif

Afin de mieux comprendre la nouvelle dynamique comportementale, on pourrait imaginer que le cerveau n'a pas évolué. Le comportement sexuel humain serait alors identique à celui des mammifères non-primates. Dans cette hypothèse de science-fiction, comment se déroulerait une « copulation » humaine ?

En simplifiant au maximum, si la sexualité humaine était toujours contrôlée par les mêmes facteurs que chez les rongeurs et les mammifères saisonniers, 350 jours par an il n'y aurait pas d'activités, pas de désir, pas de fantasmes. Tout serait inhibé par les hormones. Et uniquement durant la « saison de reproduction », qui dure en moyenne un trimestre, il n'y aurait qu'environ 5 jours d'activités copulatoires par cycle œstral.

Il n'y aurait évidemment pas de baisers, de caresses, de fellations, de cunilingus, ni de caresses sensuelles ou de promenades romantiques... En caricaturant, à la période œstrale, l'homme donnerait un stimulus sur la croupe de la femme, qui se mettrait automatiquement en position

de lordose et resterait immobile. L'homme la pénétrerait, éjaculerait, et en moins d'une ou deux minutes, la copulation serait terminée.

2.4 – 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 fonctionnels 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'être humain, les capacités cognitives complexes telles l'imagination et la symbolisation permettraient l'élaboration et l'apprentissage d'une diversité de désirs.

En raison de ces évolutions particulières, le comportement sexuel n'est plus centré sur l'exécution innée des réflexes copulatoires, mais sur la stimulation apprise des zones érogènes génitales dans le but d'obtenir des récompenses sexuelles. Le comportement de reproduction a évolué vers un comportement érotique.

3. Prépondérance du système de récompense : le « comportement érotique » des hominidés

L'observation des comportements sexuels des hominidés (les « grands singes » : gorille, orang-outan, chimpanzé, humain....) met en évidence le changement du contrôle neurobiologique (chapitre 2). Les activités sexuelles ne sont plus limitées aux périodes de reproduction, la lordose de la femelle devient accessoire et de nouvelles activités non reproductrices apparaissent : masturbation, coït en face-à-face, activités oro-génitales, baiser...

Ces nouvelles activités sexuelles ne peuvent être expliquées par la mise en jeu des réflexes copulateurs 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 à l'activité du système de récompense (**figure 3.1** et chapitre 1.2.3).

L'objectif des différentes sections de ce chapitre est de présenter en détail l'organisation neuroanatomique liée aux récompenses somato-sensorielles (les différents plaisirs corporels), de décrire sa dynamique fonctionnelle, puis de mettre en relation ces caractéristiques neurobiologiques avec les activités érotiques observées chez les hominidés.

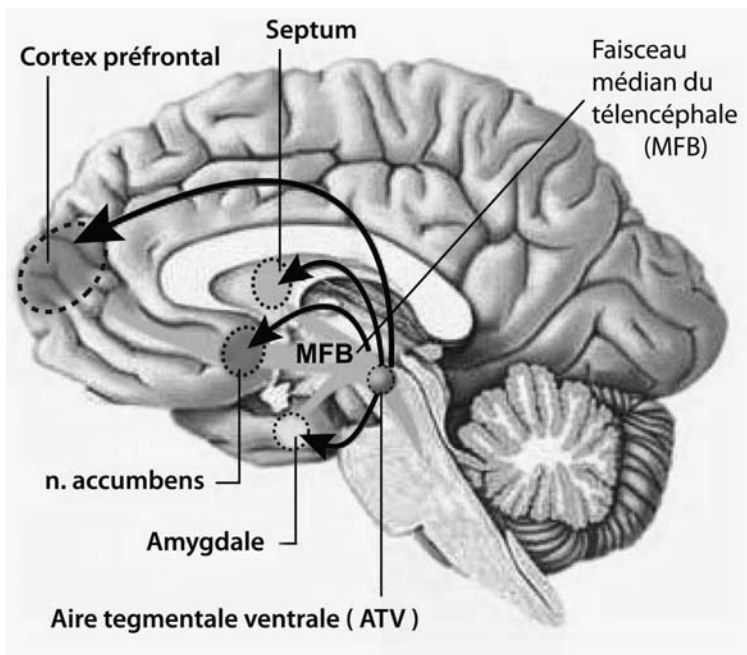


Figure 3.1 : Composante motivationnelle du système de récompense, chez l'être humain

« Le plaisir se retrouve au centre des systèmes d'apprentissage : toute réponse comportementale n'est conservée que si elle est suivie d'une récompense, donc de plaisir. »

[Jean-Didier Vincent, *Biologie des passions*, Éd. Odile Jacob, 2009.]

Le système de récompense est le seul facteur majeur inné du comportement de reproduction qui n'est pas modifié ou altéré au cours de l'évolution. Il devient ainsi le principal facteur à l'origine du comportement sexuel des hominidés.

La stimulation des zones érogènes, qui sont liées au système de récompense, procure des récompenses cérébrales. Au cours de l'évolution, le but principal du comportement sexuel devient chez les hominidés l'obtention de ces récompenses cérébrales érotiques.

3.1 – Importance du système de récompense

Quelle est l'importance du système de récompense chez l'être humain ? Est-il un système mineur ou majeur ?

Il existe dans le système nerveux des mammifères deux systèmes cérébraux complémentaires qui permettent d'adapter les comportements à l'environnement. Le système appétitif, également appelé système de « récompense », facilite l'apprentissage de comportements

favorables au développement et à l'existence de l'organisme. Il est localisé en position latérale dans le cerveau et son activité est perçue au niveau de la conscience comme des sensations de plaisirs. Il existe également un système opposé et complémentaire, le système aversif, également appelé système de « punition », qui facilite l'apprentissage de comportements d'évitement de dangers. Ce système aversif est localisé en position médiane dans le cerveau et il est à l'origine des sensations de souffrances. Ces deux systèmes majeurs permettent de nombreux apprentissages, comme des motivations à rechercher de la nourriture, à copuler, à éviter la douleur et les blessures, etc. Leur finalité est d'optimiser la survie de l'organisme et de l'espèce, en particulier par l'apprentissage de comportements adaptés à l'environnement.

Plusieurs expériences suggèrent que le système de récompense joue un rôle majeur dans la notion de soi (de Greck & al. 2008), le sentiment d'être aimé (Davey & al. 2010), les jeux sociaux (Douglas & al. 2004), la conformité sociale (Klucharev & al. 2009), et l'écoute de musique (Menon & Levitin 2005). De plus, il est impliqué dans de nombreux apprentissages (Adcock & al. 2006) et même dans certains troubles, comme la toxicomanie. En synthèse, le système de récompense est un facteur majeur des comportements humains (chapitre 7).

Mais si le système de récompense est un système cérébral majeur, joue-t-il également un rôle majeur dans la sexualité ? Les récompenses sexuelles, perçues comme des sensations de plaisirs érotiques, sont-elles un facteur important ou, plus encore, le facteur majeur à l'origine des activités sexuelles des hominidés ?

D'où proviennent précisément les activités motrices sexuelles ? Nous avons vu dans le premier chapitre que les activités sexuelles des rongeurs, qui permettent la phase consummatoire de la copulation, étaient précâblées dans le système nerveux. Or, et c'est particulièrement notable chez les femelles hominidés, la lordose ne joue plus de rôle fonctionnel. Et chez l'être humain, la femme ne reste plus immobile et de nouvelles activités érotiques apparaissent, comme les caresses sensuelles ou le baiser. Comme ces nouvelles activités ne sont pas précâblées dans le système nerveux et que le système de récompense est déjà impliqué chez les rongeurs dans les apprentissages sexuels, il est probable que ce système soit chez les hominidés à l'origine de l'apprentissage de ces nouvelles activités érotiques.

Grâce en particulier à l'imagerie cérébrale, des expériences réalisées chez l'être humain ont montré que les différentes structures qui constituent le système de récompense sont activées durant les situations sexuelles. L'aire tegmentale ventrale est activée durant l'éjaculation (Holstege 2003), l'activation expérimentale du septum par injection d'acétylcholine provoque un orgasme (Heath 1972 ; Heath & al. 1974), et les êtres humains qui sont stimulés dans cette même région, au cours d'opérations chirurgicales, disent ressentir des sensations sexuelles agréables (Panksepp 2004). Ces résultats suggèrent l'existence d'un système de « plaisir sexuel » dans le cerveau (Caggiula & Hoebel 1966 ; Caggiula 1970). La vision d'images érotiques active le cortex préfrontal (Sescousse & al. 2013, 2010). D'autres études suggèrent que le système de récompense joue également un rôle majeur dans le désir sexuel, l'attachement et l'amour (Cacioppo & al. 2012 ; Fisher & al. 2010). Ces données confirment l'importance du système de récompense dans la sexualité humaine. Et comme les stimuli des organes génitaux sont le principal facteur d'apprentissages sexuels chez les rongeurs (Georgiadis & al. 2012), et que la sexualité humaine consiste principalement en la stimulation des zones érogènes et du corps, nous allons étudier le système somatosensoriel pour évaluer son rôle dans la sexualité humaine.

3.2 – Importance du système somatosensoriel

Quelle est l'importance du système somatosensoriel dans la sexualité ? Quels sont les processus neurobiologiques à l'origine de la stimulation préférentielle de certaines régions corporelles, comme les zones érogènes ? Et la sexualité se limite-t-elle à la stimulation des zones érogènes ?

Le système somatosensoriel est constitué d'un ensemble de sous-systèmes sensoriels corporels (tact, viscéroception, proprioception, kinesthésie, nociception...), essentiels pour la dynamique fonctionnelle des organismes mammaliens. Leur activation provoque des effets majeurs, tant physiologiques que comportementaux (Montagu 1984, 1979) (**figure 3.2**).

La somesthésie est le premier système à être fonctionnel au cours de la vie embryonnaire. Le développement des différents récepteurs

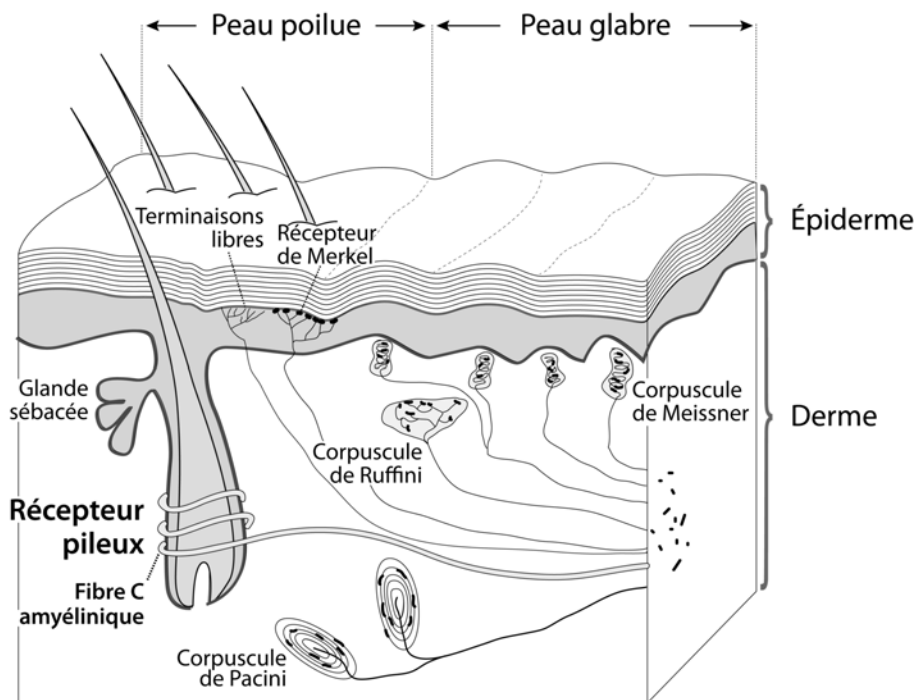


Figure 3.2 : Les différentes composantes du système somatosensoriel

(voir les explications dans le texte.)

Légende : *Corpuscule de Meissner : mécanorécepteurs (pression légère, toucher discriminant, vibrations de basse fréquence) ; Corpuscule de Pacini : mécanorécepteurs (pression intense, étirement, vibrations de haute fréquence), adaptation rapide ; Corpuscule de Ruffini : mécanorécepteurs (pression intense et étirement), adaptation lente. Récepteur de Merkel : mécanorécepteurs (pression légère) ; Récepteur pileux : mécanorécepteurs (mouvement des poils). Terminaisons libres : nocicepteurs (douleurs), thermorécepteurs (chaleur et froid).*

commence dès la 7^e semaine de gestation dans la région péri-buccale, il est achevé pour l'ensemble de la surface cutanée et muqueuse à la 20^e semaine, selon une progression céphalo-caudale (Lecanuet & al. 1993). Les ganglions rachidiens et les faisceaux, gracile et cunéiforme, se développent à partir de la 8^e semaine, le noyau cunéiforme à partir de la 9^e semaine (Willis & Coggeshall 1991). Le système somatosensoriel devient alors progressivement fonctionnel à partir du 3^e mois de gestation.

Ce système est constitué de nombreux récepteurs spécialisés (terminaisons libres, disques de Merkel, corpuscule de Meissner, de Krause,

de Pacini et de Ruffini... **figure 3.2**). Ces récepteurs sont localisés dans le derme, superficiel et profond, dans les muscles, les tendons et les viscères. Ils participent à la genèse des sensations tactiles, thermiques, proprioceptives, kinesthésiques et nociceptives, élaborées à partir d'états spécifiques des tissus de l'organisme (Marieb 1993). Le système somesthésique est le seul système sensoriel ayant des projections, souvent directes, sur l'ensemble du système nerveux : moelle épinière, substance réticulée mésencéphalique et diencephalique, thalamus, hypothalamus, structures limbiques, cervelet et cortex reçoivent des afférences somesthésiques (Willis & Coggeshall 1991). Ces nombreuses projections rendraient compte des effets physiologiques et comportementaux majeurs produits par les stimulations somesthésiques.

Toutes les observations montrent que les stimulations somesthésiques (et particulièrement les stimulations tactiles) semblent être une véritable nécessité développementale et fonctionnelle chez les mammifères. Chez les primates, la déprivation des stimuli somesthésiques, en particulier durant la prime enfance, provoque ainsi de nombreux troubles psychiques et comportementaux (cf. les expériences classiques d'Harry F. Harlow avec des macaques rhésus privés de contacts physiques durant les six premiers mois postnataux – Blum 2002). Chez l'être humain, la déprivation somesthésique, avec déprivation vestibulaire, est vraisemblablement le facteur principal à l'origine du syndrome d'hospitalisme (R. Spitz) et du nanisme psychosocial : croissance retardée, développement psychomoteur et intellectuel perturbé, tristesse, inhibition motrice ou agitation, auto-agressivité et balancement compulsif (Roubergue 2003).

Les résultats d'une étude comparative entre plusieurs sociétés préindustrielles semblent montrer que la déprivation de stimuli somesthésiques à caractère hédonique (privation de plaisir somatosensoriel) provoquerait, directement et indirectement, des effets comportementaux et sociaux négatifs : probabilité de sévices physiques et d'un faible niveau d'affection envers les enfants, probabilité d'un statut inférieur de la femme, probabilité de guerre, de torture et d'esclavage, probabilité d'activité religieuse avec des divinités plutôt cruelles et agressives (Prescott 1975).

À l'opposé, la stimulation régulière du système somatosensoriel produit de nombreux effets positifs, tant physiologiques, psychiques que comportementaux. On observe chez le nourrisson : un gain pondéral de 47%, à quantité calorique ingérée égale ; une augmentation des per-

formances d'orientation et d'activité motrice ; une diminution de la durée d'hospitalisation, dans le cas de pathologies péri-natales. Et chez l'adulte, une meilleure capacité cytotoxique du système immunitaire ; une diminution des hormones du stress (cortisol et noradrénaline) ; une diminution du niveau d'anxiété ; une diminution de l'état dépressif ; une augmentation de la qualité du sommeil ; un meilleur niveau attentionnel et cognitif ; une facilitation de l'attachement interpersonnel... (Montagu 1979 ; Field 1995, 2006 ; Leiderman & al 1973).

Toutes ces données montrent l'importance fonctionnelle majeure du système somatosensoriel. Mais quelle est son importance pour la sexualité ? Quelles seraient les caractéristiques de ce système qui pourraient expliquer certaines des particularités de la sexualité humaine ?

Les études neuroanatomiques et neurophysiologiques montrent que le système de récompense est en relation avec différentes régions corporelles. Il est en relation anatomique avec des zones que l'on pourrait appeler « hédogènes », et qui correspondent aux 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). Ces zones « hédogènes » sont constituées par les récepteurs des follicules pileux et les fibres C amyéliniques qui relient ces zones au système de récompense (**figure 3.2**). La stimulation de ces zones active entre autres le système de récompense (McCabe & al. 2008), induisant ainsi des sensations conscientes de plaisir somatosensoriel (Olausson & al. 2010), ce qui induit des activités corporelles hédoniques (comme le toilettage) qui favorisent les interactions sociales (Morrison & al. 2010).

Il semblerait que plusieurs autres zones ou systèmes corporels, actuellement mal connus, soient également en relation avec le système de récompense. Par exemple la chaleur, perçue par les terminaisons libres, procure des sensations agréables. Les chatouilles procurent des récompenses chez les rongeurs et des sensations hédoniques chez l'être humain (Selden 2004). Les récepteurs qui détectent la pression, en particulier la pression profonde comme les corpuscules de Pacini, pourraient être impliqués dans les effets positifs et hédoniques des massages (Field 2006) et des étreintes affectives. Ainsi, l'organisation particulière de certains récepteurs somatosensoriels avec le système de récompense induirait la recherche de certains types de stimulations et de plaisirs corporels.

Enfin, le système de récompense est également en relation anatomique avec les zones érogènes primaires (génitales – pénis et clitoris) et secondaires (orales, anales...). Ces zones érogènes sont constituées par du tissu muco-cutané, qui est un tissu de transition entre la peau externe et les muqueuses internes. Cette peau particulière est caractérisée par une moindre épaisseur du derme et les structures neurales sensibles sont plus proches de l'épiderme que dans les autres types de peau (glabre ou poilue). Les régions corporelles constituées de tissus muco-cutanés sont le pénis/clitoris, le prépuce, la partie externe de la vulve, la peau périanale, les mamelons, les lèvres et la conjonctive (Winkelmann 1959). Ce tissu, associé aux processus de renforcements, pourrait être un système fonctionnel majeur impliqué dans le contrôle de comportements liés aux entrées/sorties de matière de l'organisme (Wunsch 2007). De plus, les zones les plus érogènes seraient densément innervées et auraient également une forte capacité d'éveil cortical (Schober 2011). 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).

Quant au vagin, les facteurs à l'origine de son intense érogénité ne sont pas connus avec précision. L'érogénité pourrait provenir soit de l'innervation intrinsèque du vagin, soit du clitoris (qui enserre le conduit vaginal), soit d'autres structures connexes, soit d'une combinaison de ces possibilités. Les structures connexes seraient le sphincter urétral (Lenck & al. 1992), les glandes de Skene (Benattar 2005) et le fascia d'Halban. Ces deux dernières structures, et surtout le fascia d'Halban, pourraient éventuellement correspondre au controversé point G (Hines 2001). Mais comme il n'existe pas actuellement d'étude ayant comparé et évalué l'importance relative de ces différentes possibilités de l'érogénité vaginale, il est difficile de conclure. La seule certitude est que le vagin possède des zones, principalement au niveau de la paroi antérieure, dont la stimulation tactile est intensément érogène et peut conduire à l'orgasme (Alzate 1987). Néanmoins, l'hypothèse la plus probable est que la stimulation vaginale provoque une stimulation indirecte des structures internes du clitoris, qui entourent le vagin (O'Connell & al 1998 ; O'Connell & DeLancey 2005). L'érogénité du vagin proviendrait de la stimulation indirecte du clitoris (Buisson & al. 2010 ; Foldes & Buisson 2009). Et les différences de sensations hédoniques entre l'orgasme clitoridien et vaginal proviendraient principalement de la stimulation de la partie externe du clitoris

lors de l'orgasme clitoridien et de la stimulation simultanée de la partie interne du clitoris et de celles des régions sensorielles du vagin pour l'orgasme vaginal.

On observe ainsi que tout le corps peut être à l'origine de différents types de plaisirs somatosensoriels. Pour ces raisons biologiques, les humains recherchent les stimulations corporelles qui procurent des sensations hédoniques de plus en plus intenses : agréables pour les zones pileuses, sensuelles pour les zones érogènes secondaires, et érotiques pour les zones érogènes primaires. Ces facteurs neurobiologiques seraient ainsi à l'origine de l'apprentissage graduel du comportement érotique, centré sur la stimulation du corps et surtout des zones érogènes génitales (Wunsch 2007 ; Agmo 2007).



Figure 3.3 b : Masturbation chez une femelle bonobo.

Comment l' "instinct de la reproduction" peut-il expliquer cette activité sexuelle masturbatoire, qui n'a aucun rapport avec la reproduction ?

Quels circuits neurobiologiques pourraient être à l'origine de toutes ces activités sexuelles de stimulation du corps ?

Quel modèle global permettrait d'expliquer toutes les activités sexuelles corporelles ?

3.3 – Présentation de la dynamique érotique basique

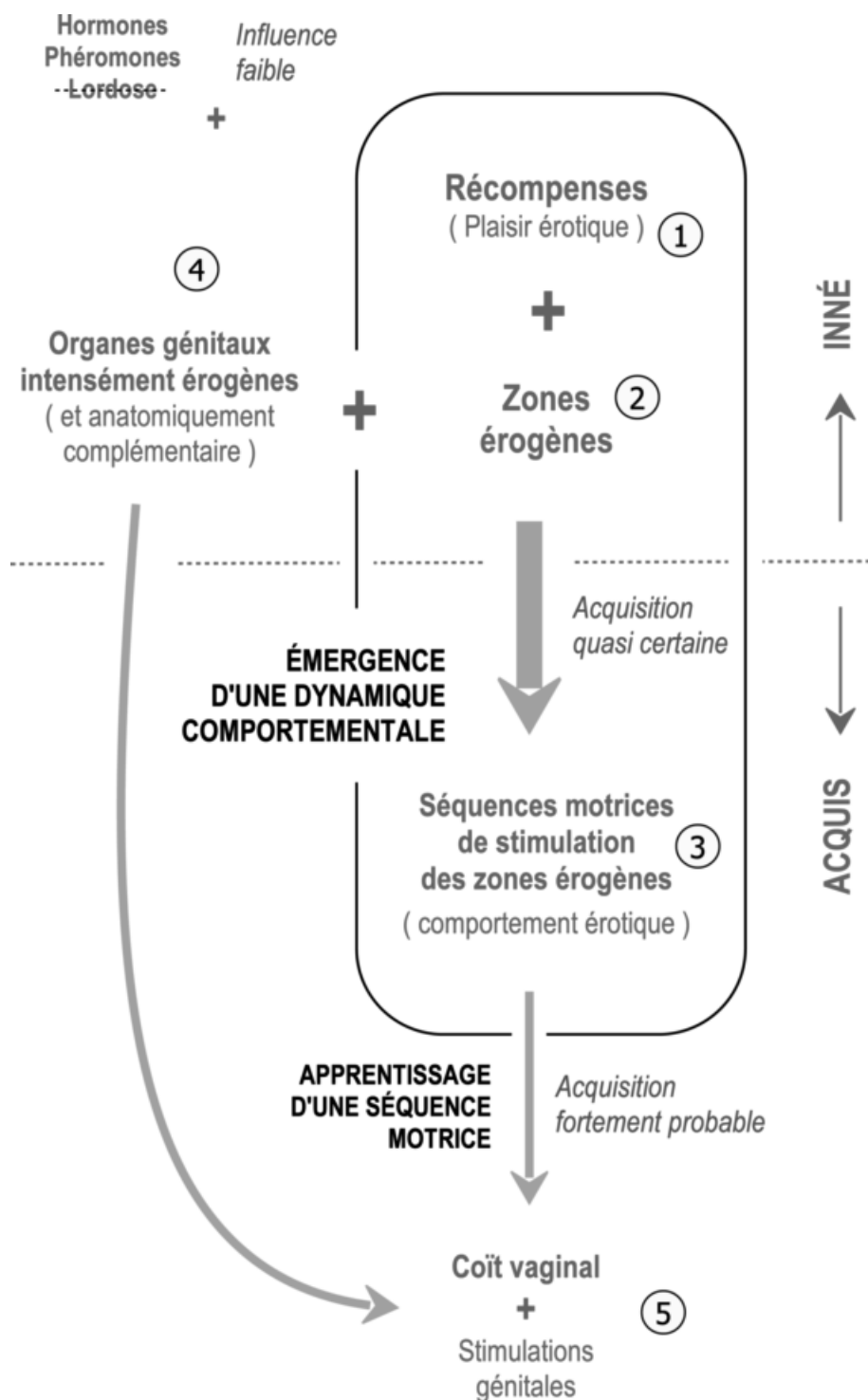
Plus précisément, il est possible d'élaborer, à partir de toutes ces données relatives aux systèmes de récompense et somatosensoriel, une modélisation de la dynamique érotique basique des hominidés (**figure 3.3**).

Nous avons vu que les hormones et les phéromones deviennent secondaires chez les hominidés, et que le réflexe de lordose n'est plus fonctionnel chez la femme (chapitre 2). Le système de récompenses (**figure 3.3, partie 1**) est associé aux zones « hédogènes » et érogènes (**figure 3.3, partie 2**). Ces facteurs sont innés. Les stimulations agréables du corps (non nociceptives) activent le système de récompenses (induisant la perception de sensations de plaisirs) et cette activation induit la répétition des stimulations corporelles. Et la stimulation des zones érogènes active les récompenses érotiques (induisant la perception de sensations de plaisirs encore plus intenses), et cette activation induit la répétition des activités érotiques (**figure 3.3, partie 3**). Les récompenses et les zones érogènes sont ainsi à l'origine de l'apprentissage d'un comportement que l'on pourrait qualifier d'« érotique » (« comportement érotique » car cette dynamique neuro-biologique correspond principalement à la stimulation des zones « érogènes » pour obtenir du plaisir « érotique »). Et comme le pénis et le clitoris sont des organes très érogènes et complémentaires (**figure 3.3, partie 4**), ils induiraient une préférence pour le coït vaginal (**figure 3.3, partie 5** et voir chapitre 3.4).

On observe ainsi que des facteurs innés seraient à l'origine de l'apprentissage du « comportement érotique » et d'une préférence pour l'activité du coït vaginal.

Figure 3.3 : Dynamique érotique basique du comportement sexuel des hominidés

Chez l'être humain, le comportement permettant la reproduction serait acquis, grâce à des facteurs biologiques primordiaux. C'est une organisation anatomique et (neuro)physiologique de l'organisme, innée, simple et spécifique, qui créerait les conditions inductrices à l'origine de l'acquisition de nombreuses activités motrices de stimulation du corps, dont une des séquences, le coït vaginal, permet la reproduction. L'existence de processus de renforcements [1] associés aux zones érogènes [2] induirait chez quasiment tous les sujets l'acquisition et la répétition de nombreuses séquences motrices de stimulations du corps [3]. Toutes ces activités de stimulation, qui de plus procurent des sensations de plaisir intense, pourraient être appelées « comportement érotique ». 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.



Pour illustrer ce modèle, un exemple représentatif de cette dynamique érotique basique serait le frottement génito-génital des bonobos. Le frottement des parties génitales entre deux femelles, lors d'étreintes en face à face, est un bon exemple d'activité purement érotique, sans réflexes moteurs innés et sans rapport avec la reproduction (**figure 3.4**). Cette activité homosexuelle, fréquente (environ une fois toutes les deux heures dans certains groupes), existe chez les femelles de tous âges, et représente entre un quart et un tiers de toutes les activités sexuelles (homo- et hétérosexuelles). Le clitoris du bonobo est proéminent et bien développé ; durant l'excitation sexuelle, il double de taille. La pénétration clitoridienne a parfois été observée entre deux femelles lors des frottements génito-génitaux. Au moment de l'insertion, la femelle souvent modifie le mouvement de frottement latéral, habituel, pour des poussées verticales de pénétration (Bagemihl 2000). Ce qui est remarquable, c'est que le mouvement habituel de frottement latéral n'est pas une activité motrice innée, et surtout que le réflexe crucial de la lordose n'est pratiqué par aucune des femelles. De plus, les expressions faciales, les vocalisations et l'engorgement génital indiquent que les femelles chimpanzés ressentent un plaisir intense – et probablement un orgasme – durant ces interactions homosexuelles (Bagemihl 2000). Il apparaît ainsi qu'obtenir des renforcements sexuels, au moyen de stimulations mécaniques des zones les plus érogènes, semble être le principal but des activités sexuelles des bonobos.

L'importance des relations fonctionnelles entre ces zones et le système de récompense est montrée par des cas cliniques, tel le spina bifida. Dans cette pathologie, la moelle épinière se développe en partie en dehors du corps et se retrouve écrasée par les vertèbres. Ce qui provoque souvent des lésions médullaires et dans ce cas les sensations provenant des organes génitaux ne parviennent plus au cerveau. On remarque alors que le comportement érotique se limite à la partie haute du corps, au-dessus de la lésion médullaire. Ce sont uniquement les zones érogènes préservées qui sont stimulées, c'est-à-dire celles qui sont encore reliées au cerveau (Soulier 2001 ; Labat & Mauduyt 1996). De plus, on remarque que ces activités (baiser, stimulation des seins...) ne permettent pas la reproduction. Cependant le comportement érotique existe toujours, mais il est limité aux régions du corps où il existe encore de la sensibilité tactile. Par contre, comme il n'y a plus d'activités génitales spontanées, le coït vaginal permettant la fécondation n'est



Figure 3.4 : Frottement génito-génital chez les bonobos

La morphologie très développée des parties génitales fait que le frottement de ces organes génitaux entre deux femelles est très simple à réaliser. Cette activité quotidienne fréquente se termine par un orgasme. Comment expliquer cette activité sexuelle homosexuelle, sans rapport avec la reproduction, et qui ne met en jeu aucun réflexe sexuel inné ?

pas pratiqué (sauf si la personne exécute volontairement chaque mouvement permettant le rapport sexuel, dans l'objectif de procréer). La pathologie du spina bifida met ainsi en évidence une dissociation entre le comportement érotique et le comportement de reproduction. Le spina bifida met également en évidence l'importance cruciale pour le comportement érotique : 1) des relations, grâce aux nerfs, entre les zones érogènes et le cerveau, et 2) de l'importance majeure des zones érogènes, car chaque zone peut provoquer l'apparition d'une activité érotique propre à cette zone. En effet, quand les nerfs spinaux sensitifs sont détruits ou sectionnés, les organes génitaux n'ont plus de sensibilité tactile et érogène, ce qui entraîne l'absence des activités érotiques génitales (comme par exemple l'absence de la masturbation). Si l'activité motrice de masturbation était « instinctuelle » ou « programmée » dans le cerveau, la personne pourrait continuer à se masturber ; ce qui n'est

pas le cas. En conclusion, une relation anatomique entre la zone érogène et le cerveau est nécessaire à l'apparition d'une activité érotique. Ensuite, ce qui est très intéressant, c'est que le spina bifida (et également les lésions médullaires accidentelles) entraîne l'apparition de nouvelles zones érogènes (phénomène appelé « transfert érogène », par exemple vers la nuque ou l'épaule). Et on observe alors que les personnes stimulent ces nouvelles régions pour ressentir du plaisir. Ce plaisir provoqué par la stimulation des nouvelles zones érogènes est un peu différent du plaisir érotique ; les personnes ressentent des « frissons ou sensations particulières », une « impression de bouffées de chaleur », ou des para-orgasmes. En conclusion, l'existence d'une zone corporelle érogène induirait le développement d'une activité motrice, répétée, de stimulation de cette zone (Soulier 2001 ; Labat & Mauduyt 1996).

En synthèse, toutes ces données suggèrent que les relations anatomiques entre les zones hédogènes et érogènes, et le système de récompense, seraient à l'origine de la répétition des stimulations du corps. L'association fonctionnelle du corps et des récompenses serait à l'origine de la répétition des activités sexuelles.

Plus précisément, quand on réalise des comparaisons expérimentales entre les différentes activités et les différents plaisirs sexuels, on observe que (Wunsch 2007 ; Turnbull & al. 2013) :

- chez les femmes, ce sont les activités avec le vagin et le clitoris qui procurent une intensité érotique et hédonique significativement supérieure aux autres régions du corps (**figure 3.5, (a)**) ;
- chez les hommes, ce sont les activités avec le pénis qui procurent une intensité significativement supérieure aux autres régions corporelles (**figure 3.5, (b)**).

En synthèse de plusieurs expériences de ce type, on met en évidence que les activités et les plaisirs de la région génitale, avec un partenaire, procurent des intensités hédoniques significativement supérieures à tous les autres plaisirs et activités érotiques. La zone érogène génitale, qui est une structure innée, semble agir comme un « attracteur » : on observe que les activités érotiques se développent principalement autour du pénis et du clitoris.

Mais on observe également qu'en raison de l'organisation anatomique et fonctionnelle du système somatosensoriel, qui est constitué de plusieurs types de récepteurs et de réseaux fonctionnels, il est très

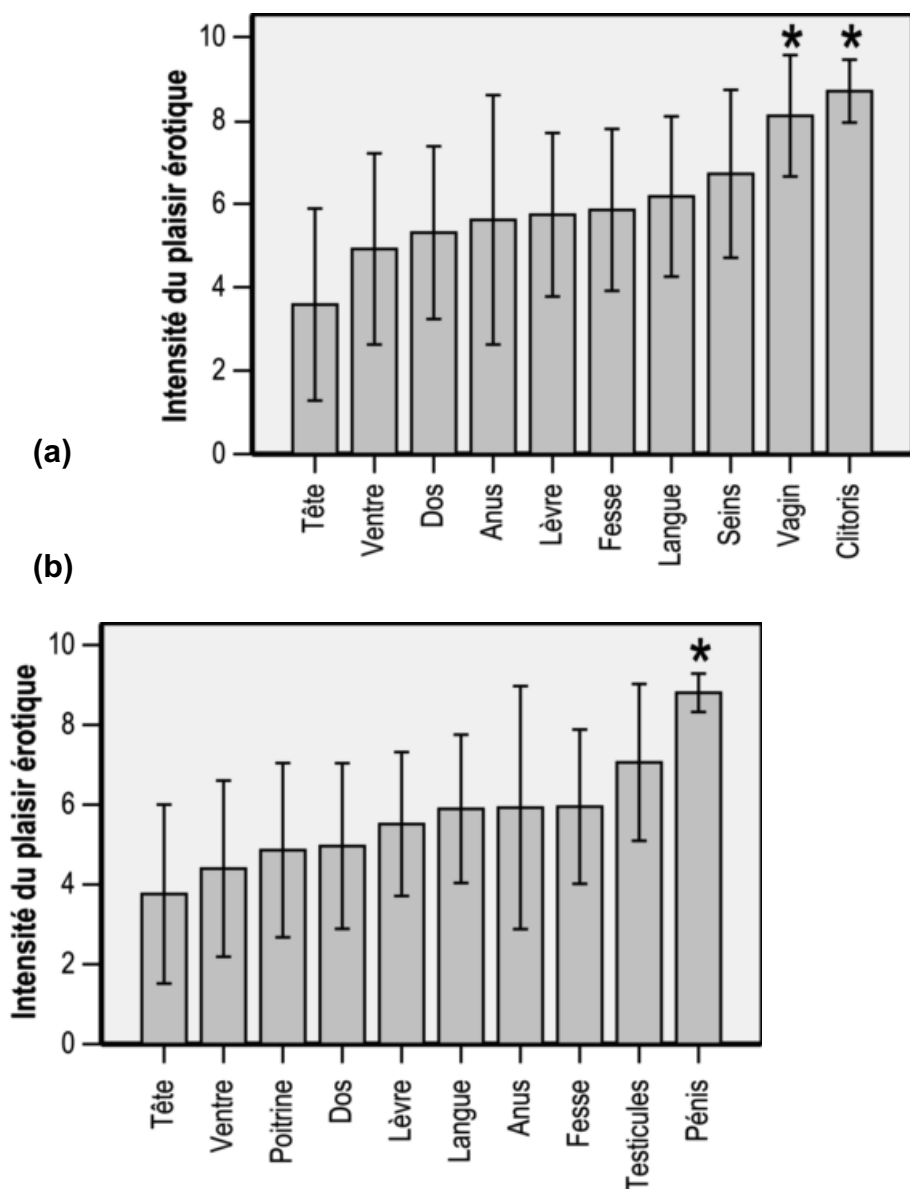


Figure 3.5 : Comparaison de l'érogénalité des zones corporelles

(a) chez les femmes ; (b) chez les hommes.

probable que le développement des activités de stimulation du corps ne se limite pas exclusivement au pénis et au clitoris. C'est la majorité du corps qui est investie, mais avec les régions les plus hédogènes et érogènes qui sont les plus stimulées (Wunsch 2007).

Les régions corporelles et/ou hédogènes régulièrement associées aux activités érotiques deviendraient, vraisemblablement par conditionnement (Georgiadis & al. 2012), également érogènes (phénomène d'érotisation – Yates 2004, 1990 et **figure 3.5**).

On observe un phénomène similaire dans le développement du comportement alimentaire, où le goût correspond en réalité à la flaveur. La flaveur provient, en raison de l'organisation anatomique particulière de la bouche et du nez, de l'association des sensations gustatives provenant des papilles gustatives de la langue, mais associées aux sensations somesthésiques de la cavité buccale et aux sensations olfactives provoquées par les molécules volatiles des aliments qui atteignent l'épithélium olfactif par la voie rétronasale. Ce développement multimodal, induit par la conformation anatomique et fonctionnelle particulière de l'organisme, s'observe également dans le sens de l'équilibre, qui se développe à partir des informations tant vestibulaires que visuelles.

Ainsi, en dehors d'influences culturelles ou éducatives qui orientent le développement dans une direction spécifique, il semblerait que le développement spontané du comportement érotique ne puisse se limiter uniquement aux régions érogènes primaires spécifiquement prévues pour la copulation (pénis et clitoris). La recherche des stimulations corporelles tendra à englober tous les types de stimulations, combinés à toutes les régions corporelles qui peuvent procurer des récompenses somatosensorielles. Et les régions corporelles les plus « hédogènes » et/ou érogènes seront les plus stimulées.

3.4 – Apprentissage de l'activité érotique reproductrice : le coït vaginal

Dans cette dynamique érotique basique, comment est réalisée le coït vaginal, qui est indispensable à la reproduction et à la survie de l'espèce ? Nous avons vu dans le premier chapitre que la monte par le mâle n'était déjà pas innée chez les rongeurs (chapitre 1.3.3). Et la pathologie du spina-bifida suggère que les relations anatomiques et fonctionnelles entre le corps et le système de récompense sont indispensables à l'apprentissage d'un comportement de stimulation du corps, et en particulier de stimulation des zones érogènes génitales.

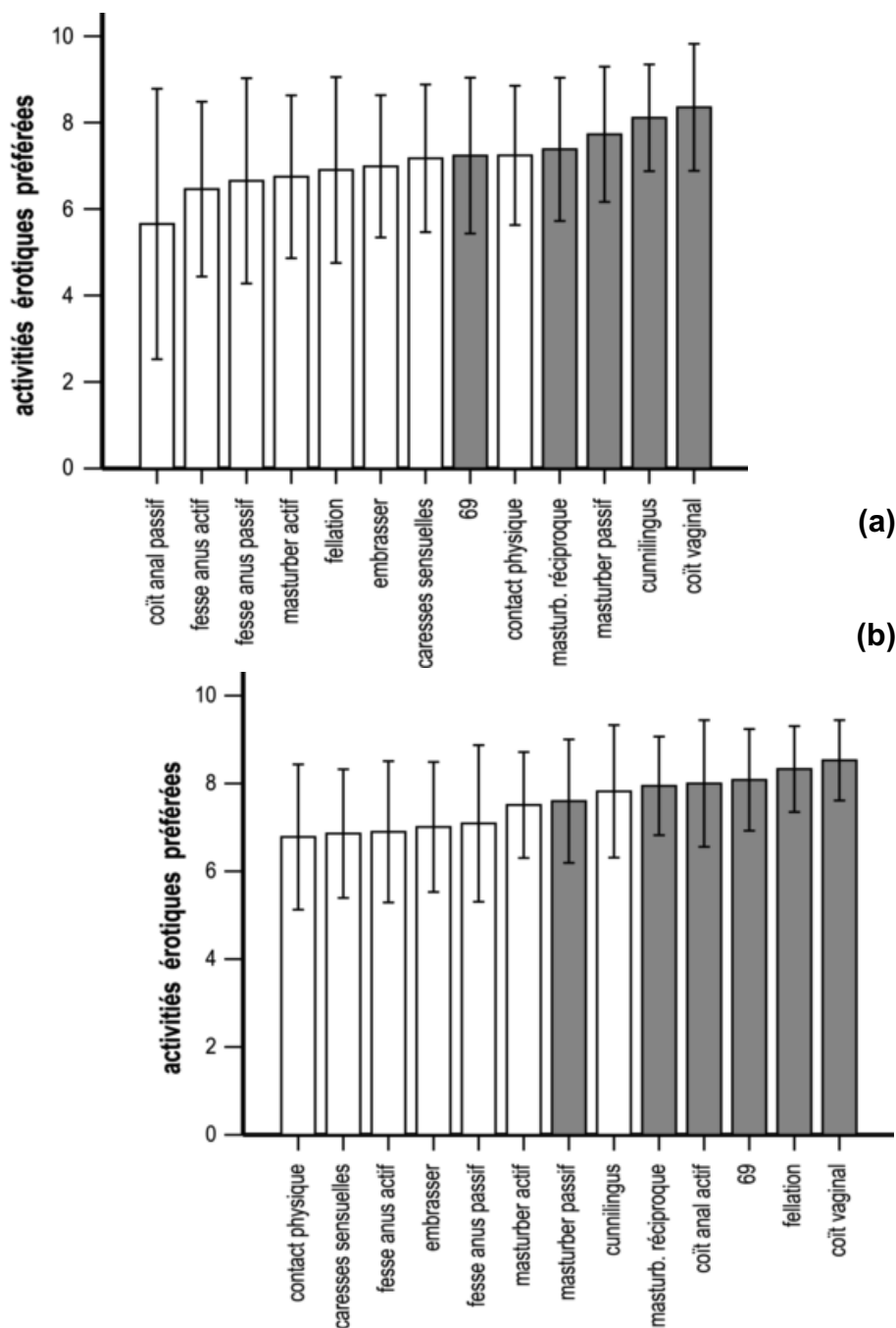


Figure 3.6 : Comparaison des activités érotiques préférées

(a) chez les femmes ; **(b)** chez les hommes. Les barres grises correspondent aux activités qui stimulent le clitoris ou le pénis. Et les activités érotiques où le pénis/clitoris est stimulé sont significativement préférées aux autres activités érotiques.

Le coït vaginal humain apparaît comme le résultat d'un apprentissage orienté par une organisation anatomique et fonctionnelle spécifique, avec comme facteur majeur de cet apprentissage l'intense érogénité du pénis et du clitoris (Masters & Johnson 1980). En effet, le clitoris et le pénis ont la même origine embryologique, et leur zone érogène semble être spécifiquement destinée chez les mammifères non-primates à permettre des apprentissages liés à la copulation (Georgiadis & al. 2012). De plus, le clitoris entoure le vagin (O'Connell & al. 1998 ; O'Connell & DeLancey 2005) ce qui induit sa stimulation lors du coït vaginal (Buisson & al. 2010). On observe ainsi l'existence d'une organisation anatomique et fonctionnelle qui fait que le coït procure une récompense érotique maximale.

Le coït humain serait ainsi réalisé grâce aux éléments innés résiduels de la copulation des rongeurs. La lordose ne joue apparemment plus de rôle chez la femme, mais il reste le réflexe des poussées pelviennes de l'homme, et tous les réflexes autonomes (principalement l'érection et l'éjaculation pour l'homme et la lubrification vaginale pour la femme). Ces éléments innés résiduels seraient progressivement intégrés dans le comportement érotique, grâce principalement aux récompenses intenses produites par la stimulation du clitoris et du pénis (Georgiadis & al. 2012).

L'analyse des activités érotiques suggère que cette organisation anatomique et fonctionnelle résiduelle induit une polarisation des activités érotiques autour des organes génitaux, ce qui entraînerait la préférence pour les activités érotiques génitales et coïtales (**figure 3.6** – Wunsch 2007).

Toutes les données présentées précédemment suggèrent que le coït vaginal des hominidés serait une activité érotique apprise, similaire aux autres activités érotiques, mais préférée, ce qui favorise indirectement la reproduction.

En conclusion, toutes les données présentées dans les paragraphes et dans les chapitres précédents suggèrent que la dynamique érotique basique n'est pas neurobiologiquement organisée pour la reproduction, c'est-à-dire qu'elle ne produit pas des activités destinées au coït vaginal. La dynamique érotique basique produirait plutôt des activités hédoniques de stimulation du corps, et les activités préférées sont celles qui procurent les stimulations les plus intenses aux zones corporelles les

plus érogènes. Le coït vaginal, essentiel à la reproduction, apparaît comme une activité préférée, mais parmi quelques autres (Wunsch 2007).

Les activités sexuelles des chimpanzés *Pan paniscus* (bonobos), qui ont également quelques activités érotiques préférées (coït, frottement GG), suggèrent que cette dynamique érotique n'est pas un obstacle à la reproduction et à la survie de l'espèce.

3.5 – Modulation de la dynamique érotique basique : la hiérarchie des facteurs modulateurs

Quand on observe les activités sexuelles des hominidés, que ce soit celles des orangs-outans, des chimpanzés ou des humains, on remarque que ces activités ne s'expriment pas d'une manière indiscriminée. Il apparaît clairement que des facteurs comme la morphologie, la fatigue, les émotions, l'âge, ou le statut social influencent la sexualité.

Plus précisément, la dynamique érotique basique est influencée, modulée, voire déterminée par toute une hiérarchie de facteurs (**figure 3.7**).

Du plus simple au plus complexe, interviennent des facteurs anatomiques, physiologiques, émotionnels, cognitifs et sociaux.

Au niveau anatomique, la morphologie influence la dynamique érotique basique en raison de contraintes biomécaniques liées à la conformation du squelette et des articulations, ainsi que de la taille et de la forme des zones érogènes. Un exemple significatif de cette influence de la morphologie est la conformation du pied des primates, qui leur permet de « manipuler » leurs organes génitaux ; ou la position du vagin, dont la position plus ventrale chez les bonobos et les humains favorise le rapport sexuel en face-à-face (Dixson 2009 ; Ford & Beach 1952). Un autre exemple serait l'activité de frottement génito-génitale des bonobos (**figure 3.4**), qui serait fréquente en raison, entre autres, de la taille importante des organes génitaux des femelles.

Au niveau physiologique, la dynamique érotique basique peut être modulée en fonction du contexte par la fatigue, la faim, le froid ou la

Sociétal	Éthique, Valeurs, Morales
	Normes, Habitus, Scénarios
Social	Hiérarchie, Pouvoir
	Parenté, Alliances, Phéromones
.....	<i>Instrumentalisation</i>
Cognition	Croyances, Connaissances, VÉCU
	Nouveauté, Curiosité, Habitudes
Conditionnement	Joie, Tendresse, Complicité
Émotions	Attachement, Amour, Haine
	Douleur, Peur, Dégoût, Honte
Motricité	Équilibre, Coordination
	Fatigue, Respiration, Faim
Physiologie	Chaleur, Froid, Énergie
	Lubrification, Hormones
Anatomie	Morphologie, Biomécanique
.....	
Facteurs primordiaux	Dynamique érotique basique (Système de récompense + Zones érogènes & hédogènes)

Figure 3.7 : Hiérarchie de facteurs modulateurs

Principaux facteurs qui influencent la dynamique érotique basique chez les hominidés. Chez l'être humain, les facteurs cognitifs et socioculturels exercent une influence majeure, voire déterminante.

chaleur, l'énergie disponible, la respiration, l'équilibre, les hormones, etc. Avec des variations suivant les espèces, puisqu'il semblerait que les hormones aient encore une influence significative chez les chimpanzés, mais beaucoup moindre chez les bonobos (**figure 2.5** – Furuichi 2011) et résiduelle chez l'humain (**figure 2.4**). Certains facteurs ont une influence liée au contexte (comme la température), d'autres ont une

influence cyclique (comme la faim ou les hormones) et pour d'autres l'influence se fait en temps réel. Par exemple si des personnes ont des activités sexuelles sur un canot ou une barque en mouvement, le système vestibulaire et le cervelet influenceront continuellement les activités érotiques motrices pour maintenir l'équilibre moteur.

Au niveau émotionnel, c'est-à-dire en simplifiant au niveau des activités du système limbique, la dynamique érotique basique peut être modulée par la peur, la honte, la joie, l'attachement, la haine, les conditionnements...

Au niveau cognitif, c'est-à-dire en simplifiant au niveau des activités du néocortex, la dynamique érotique basique peut être modulée par la curiosité, la recherche de nouveautés, les croyances, les connaissances sexuelles, la mémorisation des expériences significatives du vécu individuel... En particulier, l'influence de la cognition sur la dynamique érotique se réalise via le cortex préfrontal, qui module l'activité du système de récompense (Grabenhorst & al. 2008 ; Plassmann & al. 2008 ; McCabe & al. 2008).

Au niveau social, la dynamique érotique basique peut être modulée par la parenté, les phéromones (mais qui deviennent secondaires chez les primates de l'ancien monde – chapitre 2.2.2), la hiérarchie sociale, les relations de pouvoir, les normes sociales dominantes, les scénarios sexuels culturels (Gagnon 2008), les valeurs sociétales...

Et chez l'être humain, en raison des capacités intellectuelles très développées, il apparaît une influence de type socio-cognitive qui est l'instrumentalisation de la sexualité. C'est-à-dire que l'être humain peut en partie contrôler son activité sexuelle pour atteindre des objectifs qui ne sont pas principalement sexuels, comme manipuler psychologiquement des partenaires, obtenir des avantages sociaux, ou la vengeance (Meston & Buss 2007).

Il existe ainsi de nombreux types d'influences, à différents niveaux, qui peuvent moduler la dynamique érotique basique. En raison de ces facteurs, qui peuvent être variables d'une espèce d'hominidés à l'autre, le comportement érotique est différent d'une espèce d'hominidés à l'autre, et également dans chaque espèce d'un individu à l'autre. Et chez l'être humain, les influences des facteurs cognitifs et surtout socio-culturels sont majeurs.

3.6 – Modèles alternatifs de la sexualité humaine

L'analyse des données présentées dans les chapitres précédents suggère un rôle prépondérant du système de récompense dans la sexualité des hominidés et de l'être humain.

Existerait-il des hypothèses alternatives à ce rôle majeur des récompenses, et qui permettraient éventuellement de proposer de meilleures explications de la sexualité humaine ?

Certains chercheurs ont supposé que les phéromones joueraient toujours un rôle majeur, aussi important chez l'humain que chez les rongeurs (voir par exemple Nicoli & Nicoli 1995). Ces effets phéromonaux, bien que majeurs, ne seraient pas facilement identifiables et perceptibles car agissant au niveau des structures olfactives et de l'hypothalamus, ils seraient inconscients. Mais il est difficile de concevoir comment les phéromones pourraient encore avoir un rôle majeur, sachant que l'olfaction est devenue secondaire et qu'environ 90 % des gènes des récepteurs aux phéromones sont devenus des pseudo-gènes (Nei & al. 2008 ; Zhang & Webb 2003). De plus, les comportements spécifiques d'émission et de réception des phéromones (marquage du territoire, flehmen, investigation anogénitale, gustation de l'urine – Rasmussen & al. 2003) ont disparu. Et les expérimentations humaines avec des phéromones ne mettent en évidence que des effets résiduels de type physiologique ou affectif généraux, mais aucun effet comportemental (Havlicek & al. 2010 ; Hays 2003 ; Winman 2004 ; Wysocki & Preti 2004) (chapitre 2.2.2).

Dans le champ psychodynamique, il existe de nombreux modèles qui supposent l'existence d'entités psychiques, comme des « complexes » ou des « archétypes », et qui contrôlèrent ou influenceraient la sexualité de manière inconsciente.

Le modèle le plus connu est celui de Sigmund Freud et de la psychanalyse, avec la « pulsion » sexuelle, la « libido », qui serait à l'origine de la sexualité humaine. Mais, outre les critiques adressées à ce modèle (voir par exemple Grunbaum 1985 ou Meyer 2010), à quoi correspond la « libido » ? Freud supposait que la libido correspondait à l'énergie « de ces pulsions qui ont à faire avec tout ce que l'on peut comprendre sous le nom d'amour », et la « pulsion » correspondait à des « poussées » psychiques d'origine biologique (Freud 1905). Or il est difficile de

trouver dans les données neurobiologiques actuelles une correspondance simple avec des « poussées psychiques d'origine biologique ». La dynamique la plus proche des « poussées », la motivation sexuelle, n'est pas innée mais apprise, même chez les rongeurs (chapitre 1.3.4).

L'hypothèse alternative actuellement la plus crédible est celle de la vision qui aurait remplacé, au cours de l'évolution, l'olfaction et les phéromones (Gilad 2004). Nous allons faire une analyse rapide de cette l'hypothèse.

Exprimé autrement, peut-il exister un signal sexuel qui serait visuel et inné ? Existe-t-il une possibilité innée de reconnaître visuellement le partenaire sexuel de la même espèce et du sexe opposé ? Les seins peuvent-ils être un signal visuel inné (Morris 1977) ?

Figure 3.8 : (page suivante) Circuits cérébraux du traitement de l'information visuelle (voir les explications dans le texte.)

Pour vérifier cette hypothèse, nous allons étudier le traitement neurobiologique de l'information visuelle. Les signaux visuels sont détectés par l'œil, puis ils sont transmis dans le mésencéphale et dans les aires corticales visuelles (**figure 3.8**). Par contre, contrairement aux signaux olfactifs phéromonaux, les signaux visuels ne sont pas transmis au niveau de l'hypothalamus (Yoon & al. 2005), qui régule en particulier les fonctions sexuelles physiologiques. Cette organisation neuroanatomique suggère que les signaux visuels ne sont pas directement « prévus » pour réguler les fonctions sexuelles. Les signaux visuels proviennent de la rétine et sont transmis dans le mésencéphale, qui est constitué de nombreuses structures interconnectées. Ces signaux visuels sont transmis dans les différentes structures mésencéphaliques, qui ont chacune une fonction spécifique, comme le contrôle des saccades oculaires ou le contrôle de l'orientation de la tête. Mais ces traitements neuraux sont élémentaires et ne permettent pas de reconnaître l'image d'une personne. Les signaux visuels sont également transmis dans le cortex occipital, dans les aires visuelles primaires et secondaires. Mais là encore, chaque région est spécialisée dans des processus relativement simples, comme le traitement des informations de mouvements ou de couleurs. Ce n'est qu'à partir des régions corticales associatives polymodales qu'apparaît le traitement des informations de forme. Mais alors comment expliquer le codage spécifique et précis des milliards

de synapses nerveuses vraisemblablement nécessaires à l'interprétation des formes complexes du partenaire dans les aires associatives du cortex temporal inférieur (Gazzaniga & al. 2002) ? Comment expliquer la stabilité de ce codage dans des régions connues pour être le siège de phénomènes de plasticité, de stabilisation sélective et de réorganisation ?

L'analyse détaillée de l'organisation cérébrale (**figure 3.8**) suggère que le néocortex est spécialisé dans le traitement de l'information et la mémorisation, mais ne contiendrait pas d'« instinct » ou de connaissances innées. En synthèse, il est très probable qu'on ne puisse trouver dans le néocortex de reconnaissance visuelle innée du partenaire sexuel, ou de « complexes », de « pulsions » ou d'« instinct » sexuel. L'analyse détaillée du néocortex (voir les analyses détaillées dans Wunsch 2007 p. 13-48) suggère que tous les éléments cognitifs qui sont culturellement considérés comme « sexuels » sont appris : les images, représentations, ou concepts « sexuels », les connaissances, comportements, valeurs, normes, et même un nombre significatif de « troubles » sexuels proviennent très certainement d'apprentissages.

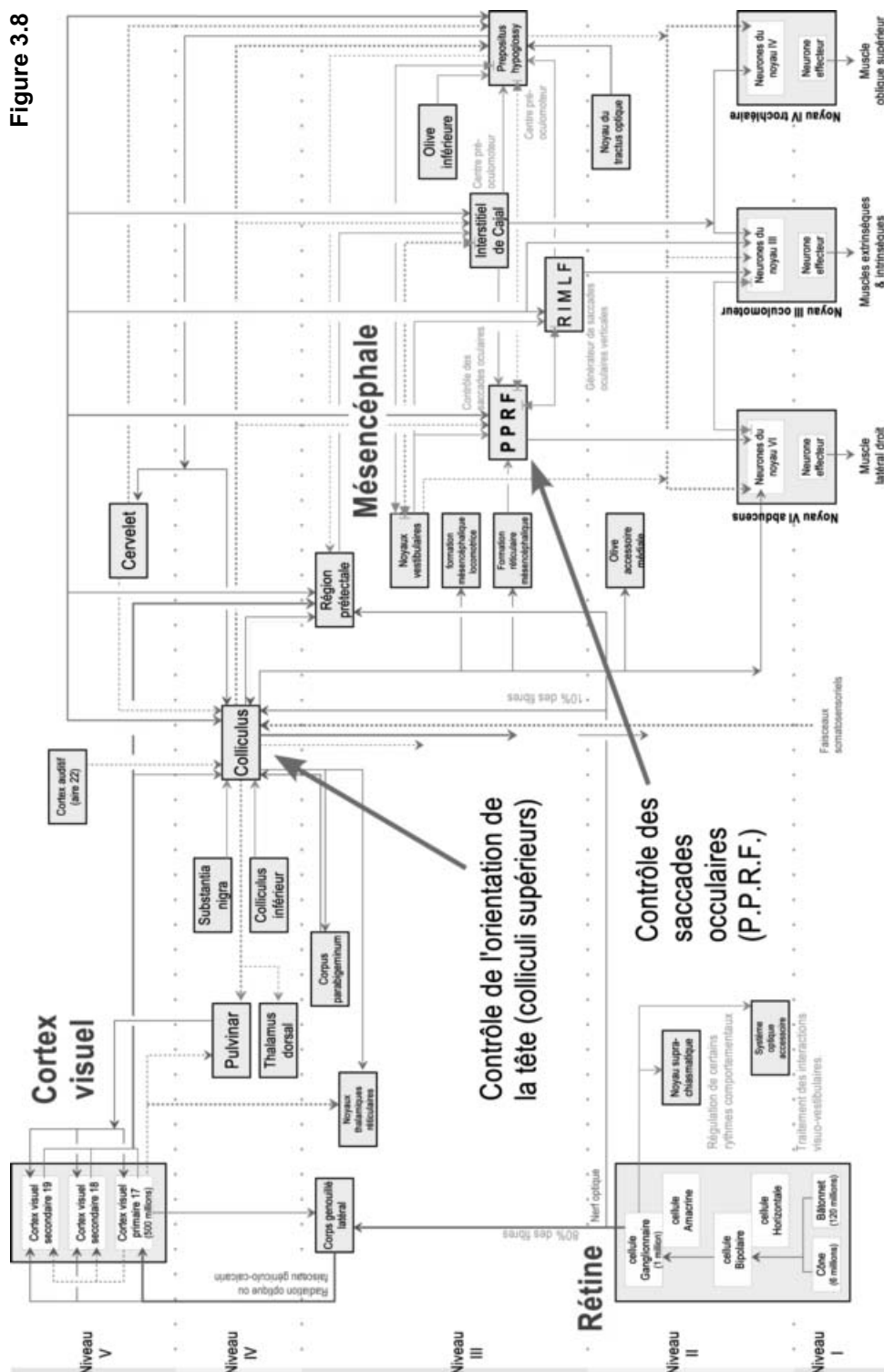
3.7 – Analyses fonctionnelles et phylogénétiques

En récapitulant l'essentiel des données déjà présentées, on peut raisonnablement dire qu'actuellement on connaît l'essentiel des circuits innés de l'instinct de reproduction des mammifères non-primates. Il existe des réflexes sexuels qui permettent la réalisation de la copulation. Les phéromones, qui sont des signaux sexuels innés, permettent entre autres l'hétérosexualité. Le système de récompense/plaisir, associé aux zones érogènes génitales, permet des apprentissages qui optimisent le comportement de reproduction, dont en particulier l'apprentissage de la motivation sexuelle. Et les hormones permettent le développement et le contrôle de tous ces facteurs (chapitre 1).

Ce qui est remarquable, c'est que tous ces facteurs sont à l'origine d'un véritable comportement de reproduction.

En réalisant une analyse plus précise, on remarque des différences importantes entre les facteurs neurobiologiques qui contrôlent le comportement de reproduction des mammifères non-primates et ceux qui contrôlent le comportement sexuel des hominidés.

Figure 3.8



Au cours de l'évolution, et ce sont là les phénomènes cruciaux qui permettraient de comprendre la sexualité des hominidés, on observe une quasi-disparition du contrôle temporel réalisé par les hormones. Chez l'humain, il n'y a quasiment plus d'inhibitions saisonnière ou œstrale. Les activités sexuelles sont dissociées des cycles hormonaux. Pour cette raison, les activités sexuelles humaines deviennent continues, et peuvent s'exprimer n'importe quand, durant toute l'année. Les gènes olfactifs sont altérés. Les phéromones n'ont plus qu'un effet mineur, d'où l'identification du partenaire de sexe opposé est altérée. On observe également la disparition fonctionnelle de la lordose. Ce réflexe complexe, qui est pourtant la séquence motrice cruciale de la copulation, ne joue quasiment plus de rôle chez la femme. Durant les stimuli sexuels, les processus neurobiologiques de la femme ne déclenchent plus ni l'immobilisation du corps, ni la position de lordose. Il ne reste plus chez l'humain que certains réflexes spécifiques du coït vaginal (les poussées pelviennes, l'érection, l'éjaculation, etc.), mais qui maintenant peuvent être déclenchés n'importe quand, dans de nombreuses situations sans aucun rapport avec la reproduction. Les réflexes sexuels sont devenus indépendants du contrôle reproducteur. Et l'ovulation réflexe disparaît. Toutes ces modifications provoquent une altération de ce qui pourrait être qualifié d'« instinct sexuel », et donc une modification du comportement de reproduction (chapitre 2). Enfin, comme tous ces facteurs sont modifiés ou altérés, sauf le système de récompense, ce système hédonique devient par contraste prépondérant. Il devient continuellement actif, et il est à l'origine d'activités de stimulation du corps (avec une préférence pour le pénis/clitoris) (chapitre 3). Et chez l'être humain, le développement majeur de la cognition permet l'apparition de la culture (chapitre 4).

En raison de tous ces changements, la dynamique du comportement sexuel a été modifiée. On remarque ainsi la disparition du véritable « comportement de reproduction », qui est remplacé au cours de l'évolution par un « comportement érotique ».

Exprimé autrement, chez les mammifères non-primates, les hormones, les phéromones et les réflexes sont les principaux facteurs, et les récompenses et la cognition sont des facteurs secondaires. Mais, comme le cerveau de l'homme est très différent du cerveau des rongeurs (**figure 2.3**), les modifications structurelles et fonctionnelles entre ces cerveaux

provoquent une modification des facteurs neurobiologiques qui contrôlent le comportement sexuel.

Dans un objectif pédagogique, ces modifications de l'importance relative de ces facteurs pourraient être schématisées, des rongeurs aux humains, d'une manière graphique sur deux lignes (rongeurs en haut, humains en bas) :

HORMONES	Phéromones	Réflexes sexuels	Récompense	Cognition
Hormones	Phéromones	Réflexes sexuels	RÉCOMPENSE	COGNITION

Chez l'être humain, les récompenses et la cognition deviennent des facteurs prépondérants.

Et il serait inutile de faire appel à de nouveaux facteurs biologiques pour expliquer la sexualité humaine, comme par exemple la vision qui aurait remplacé l'olfaction et les phéromones au cours de l'évolution (chapitre 3.6). Globalement, ce serait toujours les mêmes facteurs qui interviennent. Mais comme leur importance relative est modifiée, la dynamique fonctionnelle est modifiée, et par conséquent le comportement sexuel est modifiée (chapitre 2).

En récapitulant l'essentiel, on remarque qu'il existe un comportement sexuel véritablement organisé pour la reproduction chez les mammifères non-primates, car son organisation neurobiologique est spécifique de la copulation hétérosexuelle (chapitre 1.5.2). Mais au cours des aléas de l'évolution, des processus neurobiologiques ont été modifiés, altérés ou perdus (chapitre 2.2). Pour ces raisons la dynamique comportementale est modifiée, et on observe chez l'être humain un comportement modifié, avec une organisation neurobiologique qui devient spécifique de la stimulation des zones les plus érogènes du corps (chapitres 3 et 4).

On pourrait qualifier ce comportement sexuel d'« érotique », puisque sa dynamique fonctionnelle consiste principalement en la stimulation des zones « érogènes ».

4.

Prépondérance de la cognition : la « sexualité culturelle » des humains

Nous avons vu dans les chapitres précédents que le comportement sexuel avait évolué en raison de la modification de plusieurs facteurs biologiques.

Parmi ces modifications, le développement considérable du néocortex et surtout du cortex préfrontal est une modification majeure et spécifique à l'espèce humaine, et qui peut être considérée comme une véritable rupture par rapport aux autres espèces. En effet, c'est ce développement considérable du néocortex qui permet l'apparition de la culture, qui modifie en profondeur les comportements humains.

Chez l'être humain, le comportement sexuel n'est plus un simple comportement érotique, et l'attachement n'est plus la recherche de la proximité physique, mais de l'amour romantique. Toutes les activités humaines deviennent chargées de significations culturelles.

La culture est une caractéristique majeure de l'espèce humaine. L'étude des phénomènes culturels de la sexualité (modèles normatifs, croyances, valeurs...) est une des clés de la compréhension de la sexualité humaine. Suivant les sociétés, les normes sexuelles se construisent à partir de critères magiques, religieux, moraux, sociaux, affectifs, comportementaux, ou médicaux. Puis, en fonction de ces normes, les activités érotiques sont fréquentes ou rares, certaines activités érotiques seront interdites ou considérées comme inappropriées (sodomie, activités sexuelles avec les divinités, cunnilingus, baiser...) et d'autres pourront être valorisées (masturbation, coït vaginal, ou initiation homosexuelle...). Bien que la sexualité puisse être très différente d'une société à une autre, la sexualité de la quasi-totalité des individus est conforme aux normes de leur groupe social, ce qui montre l'influence majeure et structurante du contexte culturel sur la sexualité humaine (Marshall & Suggs 1971 ; Gregersen 1983 ; Ford & Beach 1952).

La culture est généralement définie comme un ensemble de savoirs et de pratiques (règles sociales, utilisation d'outils, apprentissages

sociaux...) qui, au sein d'un groupe donné, se partagent et se transmettent socialement et non par héritage génétique (Immelmann & Ruwet 1995).

La transmission sociale de pratiques apparaît chez les primates, avec comme exemples connus le lavage de la nourriture, l'utilisation de pierres pour casser des graines ou de baguettes pour récupérer les termites. Un exemple de comportement sexuel de l'ordre du culturel serait chez le bonobo l'utilisation d'objets pour la masturbation (De Waal 1992).

Néanmoins l'influence de la culture sur les comportements est faible chez les primates non-humains. C'est uniquement dans l'espèce humaine que l'influence de la culture devient majeure, voire déterminante.

4.1 – Les fondements neurobiologiques de la culture : la cognition

La culture dépend de la cognition, qui elle-même dépend des caractéristiques spécifiques, quantitatives et qualitatives, du néocortex.

Le néocortex humain est caractérisé par un très grand développement des aires associatives et en particulier du cortex préfrontal (**figure 2.11**). 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). Le cortex préfrontal latéral est impliqué dans la planification et le raisonnement déductif (résolution de problèmes complexes, récupération de souvenirs en mémoire à long terme, stratégies d'organisation et mémoire de travail). Le cortex orbitofrontal est impliqué dans les processus affectifs et motivationnels à savoir le contrôle du système limbique : inhibition, codage de la valeur motivationnelle d'un stimulus, prise de décisions et contrôle de l'action fondée sur la récompense, contrôle de l'humeur et comportement social. Le cortex cingulaire antérieur est impliqué dans l'autogénération des comportements, le contrôle des fonctions autonomes, l'initiation de la récompense, l'intention, l'inhibition, le

traitement du conflit ou de l'erreur (Gazzaniga & al. 2002 ; Miller & al. 2002).

Puis toutes ces capacités cognitives, en particulier la catégorisation, la planification, la généralisation, l'abstraction et la symbolisation, sont à l'origine de l'élaboration de règles, de normes, de croyances, de valeurs, de morales et d'éthiques. Et ces représentations élaborées sont à l'origine de la culture.

Mais ces représentations cognitives élaborées ne se forment pas n'importe comment. Leur formation dépend des caractéristiques fonctionnelles du néocortex. Par exemple, on observe que tous les réseaux de neurones, qu'ils soient de céphalopodes, de poissons, d'oiseaux, de mammifères ou même artificiels, catégorisent l'information. La formation de catégories, femme / homme, bien / mal, grand / petit, est obligatoire. Un réseau de neurones ne peut pas ne pas catégoriser. Ensuite, la formation des représentations cognitive dépend également de l'interaction avec l'environnement. C'est en fonction des particularités significatives des contextes et des situations que la cognition élaborera des représentations spécifiques, comme le concept de « pêcher » qui provient de l'abstraction cognitive des différents moyens de capturer des poissons. Ou pour l'homme le concept de « pénétration », qui provient de la morphologie spécifique du pénis et des récompenses érotiques intenses que la pénétration procure. Ou encore l'élaboration des concepts de « bien » et de « mal », qui est fortement influencée dans l'enfance par les perceptions affectives : l'action de frapper fort, qui procure généralement de la douleur et active le système aversif, est négativement évaluée tandis que l'action douce de caresser, qui active le système de récompense, est considérée comme « bien » (Gazzaniga & al. 2002).

Enfin, après que différentes représentations complexes ont été élaborées, elles vont modifier, directement et indirectement, le développement et l'expression des différents comportements humains.

4.2 – Caractéristiques et conditions de l'influence culturelle

Comment, de manière concrète, la culture influence-t-elle les comportements ?

Les usages culturels créent des contextes particuliers qui induisent des actions sociales et individuelles spécifiques, provoquant ainsi des apprentissages correspondant aux particularités culturelles. Par exemple, contrairement aux pratiques culinaires occidentales, dans beaucoup de sociétés les insectes sont considérés comme des aliments (Defoliart 1992). Pour cette raison, les parents les donnent à manger à leurs enfants dès le plus jeune âge, et ces aliments deviennent ainsi à l'âge adulte complètement « normaux ». Dans les sociétés guerrières, l'instruction militaire est valorisée. Les adultes conçoivent alors des institutions éducatives où les enfants apprennent à combattre et à défendre leur communauté. Des rituels ou des cérémonies publiques peuvent être organisés pour valoriser la mort au combat, la discipline et le courage. À l'âge adulte, il sera devenu « évident » que tuer les ennemis est nécessaire et qu'il est honorable de mourir pour son seigneur, sa divinité ou sa patrie. À l'époque où la masturbation était considérée en Occident comme immorale et pathologique, de nombreux ouvrages détaillaient « les effroyables conséquences » de l'onanisme. Les parents, enseignants, prêtres ou médecins essayaient alors de maintenir les jeunes dans l'ignorance ou dans l'interdiction de cette pratique, et les personnes qui se livraient à cette activité étaient sanctionnées et soignées (chapitre 10.7). Ce contexte culturel particulier était défavorable à l'apprentissage de la masturbation. Comme exemple contraire, le baiser est socialement valorisé en Occident. Il existe de nombreuses représentations publiques de cette activité (films, sculptures – cf. « Le baiser » de Rodin et **figure 8.05**), ainsi que de nombreuses autres caractéristiques sociales et culturelles qui incitent directement et indirectement les personnes à pratiquer cette activité (pratique publique, description dans des magazines, initiation entre adolescents...). C'est un contexte culturel spécifique à l'apprentissage préférentiel de cette activité.

Ainsi, dès le plus jeune âge et durant toute sa vie, l'être humain apprend à agir d'une manière qui est conforme aux normes de sa culture. En fonction de ces normes, croyances et valeurs culturelles, qui sont variables d'une société à l'autre, l'être humain apprend à manger des insectes ou à ne pas consommer d'animaux, à allaiter artificiellement les nourrissons ou à les confier à une nourrice, à porter les types de vêtements qui indiquent son appartenance ethnique et sociale, à devenir un guerrier ou à être pacifiste, à ne pas se masturber ou à avoir des activités bisexuelles, à s'identifier comme « femme », « homme » ou

« calabai / bissu / hijra... », à être polygame ou à rechercher un idéal de chasteté...

4.3 – Interactions cognition / culture

La cognition et la culture interagissent et s'influencent réciproquement.

Nous venons de voir qu'en fonction de ses représentations cognitives (croyances, normes, valeurs...) l'être humain modifie et transforme son environnement culturel. Mais l'influence peut également s'exercer en sens contraire : différents facteurs peuvent modifier l'environnement, induisant ainsi des changements dans les représentations cognitives.

Des facteurs technologiques, comme l'invention de l'ampoule, du téléphone ou du moteur thermique ont modifié l'environnement : les activités sont possibles tant le jour que la nuit, les distances sont raccourcies et la communication devient instantanée. Les représentations cognitives et les valeurs du temps et de l'espace sont alors modifiées. La découverte de la pilule contraceptive a modifié les pratiques sexuelles culturelles, modifiant ainsi certaines représentations cognitives de la sexualité. D'une manière tout à fait différente, l'apparition du SIDA a également modifié les pratiques sexuelles et certaines représentations sexuelles.

En synthèse, on observe que les interactions entre les facteurs biologiques, cognitifs, environnementaux et culturels produisent une très grande diversité de croyances et de valeurs sexuelles, qui modifient directement et indirectement les pratiques sexuelles.

À noter que la culture ne modifie pas les aspects innés du système nerveux et de la sexualité humaine. En raison de l'existence universelle des systèmes neurobiologiques d'apprentissages, d'attachement, de récompense et des zones érogènes génitales, la sexualité humaine se développe toujours et partout autour de l'attachement et de la stimulation de ces zones érogènes primaires. Mais avec des différences comportementales et culturelles. Et ces différences culturelles existent principalement en raison de la plasticité innée du néocortex, ce qui permet des apprentissages différentiels en fonction des contextes sociaux et des environnements naturels.

Les caractéristiques et les conditions de l'influence majeure de la culture sont décrites en détail dans les chapitres décrivant le développement de la sexualité humaine (chapitre 8 et 9). Mais avant d'aborder le développement, il faut étudier les autres facteurs majeurs qui interviennent dans le développement sexuel humain : l'attachement et l'amour (chapitre 5), les sexes naturels et les genres culturels (chapitre 6), et le comportement hédonique (chapitre 7).

Conclusion

Au terme de cette réflexion, nous pouvons résumer notre démarche. Nous avons étudié dans le détail le comportement de reproduction, qui est à la fois le comportement le plus complexe (il nécessite la coordination de deux organismes) mais aussi le plus fondamental, car nécessaire à la survie de l'espèce. De ce fait, il est soumis à une intense pression des mécanismes de la sélection naturelle. Pour ces raisons, l'étude de ce comportement permet de comprendre les principaux moyens biologiques qui ont été sélectionnés par l'évolution pour réaliser et contrôler les comportements fondamentaux des mammifères et de l'être humain.

Chez les mammifères non-primates (rongeurs, canidés, bovidés...), il existe plusieurs processus neurobiologiques innés, principalement des hormones, des réflexes sexuels moteurs comme la lordose, des systèmes olfactifs qui détectent les phéromones sexuelles, ainsi qu'un circuit de la récompense (en simplifiant « le plaisir ») permettant des apprentissages sexuels. Ces différents systèmes sont complémentaires et régulés par des hormones. Leur fonctionnement coordonné est à l'origine d'une copulation hétérosexuelle généralement réalisée de manière saisonnière et à la période de maturité des ovules. Cette dynamique fonctionnelle permet la fécondation et ainsi la reproduction de l'espèce. Il existe donc, chez les mammifères, un véritable comportement de reproduction.

Mais au cours de l'évolution, des rongeurs aux humains, au cours de la corticalisation et de l'encéphalisation, plusieurs facteurs ont été modifiés. Les activités sexuelles se sont dissociées des cycles hormonaux, les gènes des récepteurs aux phéromones sont partiellement altérés, le réflexe de la lordose n'est plus fonctionnel chez la femelle humaine et la cognition s'est développée, permettant l'émergence de la culture. Pour toutes ces raisons, le système de récompense, les émotions et la cognition sont devenus des facteurs prépondérants.

Chez l'être humain les hormones, les phéromones et des réflexes sexuels existent encore, mais leur importance est nettement atténuée. Les processus élémentaires qui sont à l'origine des apprentissages sexuels, c'est-à-dire le système de récompense associé aux zones érogènes (pénis

et clitoris), deviennent alors les principaux facteurs à l'origine du comportement sexuel. Cette organisation fonctionnelle innée, relativement similaire chez les femmes et les hommes, crée les conditions d'un apprentissage hautement probable d'une variété de séquences motrices de stimulations des zones érogènes, dont certaines, tel le coït vaginal fécondant, deviennent préférentielles. Les récompenses érotiques agissent alors comme un principe organisateur structurant : si le contexte le permet, la tendance la plus spontanée est, qu'au fil des expériences sexuelles, les activités érotiques deviennent de plus en plus typiques, élaborées, identifiées, conscientes et délibérées. À la maturité, le but recherché, les schèmes mentaux et les activités motrices sont alors organisés autour d'une motivation spécifique : l'obtention de sensations sexuelles. Les récompenses érotiques peuvent ainsi être considérées comme un facteur organisateur majeur du psychisme et du comportement sexuel humains.

Paradoxalement, chez l'être humain, on observe que l'anatomie et la physiologie de la reproduction sont innées, tandis que le comportement permettant la reproduction est acquis. Ainsi, la reproduction, pourtant fondamentale à la survie de l'espèce, devient chez l'être humain une conséquence indirecte de la recherche des récompenses érotiques.

Cette dynamique élémentaire de stimulation du corps est cependant modulée par les émotions et surtout la cognition, qui exercent une influence majeure. Chez l'être humain, apparaissent des attachements affectifs, d'intensité variable entre les individus, mais aussi des croyances, des règles, des valeurs et des idéalizations qui complexifient le comportement sexuel.

Pour toutes ces raisons, les sexualités humaines sont fondamentalement différentes de la sexualité des autres mammifères, le comportement humain dépendant plutôt de la cognition (expression des sentiments et entraide, échanges intellectuels...) et surtout de la recherche d'émotions positives (plaisir, tendresse, complicité, romantisme, disponibilité, confiance, affection démonstrative, amour inconditionnel...). Contrairement à la sexualité des autres animaux, la sexualité humaine devient chargée d'affects, de valeurs, de symboles et de significations culturelles.

La facilité de l'apprentissage de l'agression, la nature subjective des réactions émotionnelles et des processus cognitifs, ainsi que l'importance cruciale des apprentissages dans le développement, suggèrent la

nécessité de l'éducation afin d'acquérir les compétences et les connaissances nécessaires tant à la sexualité qu'à la vie en société. La violence, tant physique que psychologique, l'ignorance, ainsi que les croyances dysfonctionnelles apparaissent comme les principaux facteurs de troubles de la sexualité. La socialisation, sexuelle mais surtout générale, apparaît comme une nécessité fondamentale de la vie sociale. Comme la socialisation n'est pas innée, elle nécessiterait l'apprentissage de compétences spécifiques : empathie, régulation émotionnelle, contrôle comportemental, gestion des conflits, responsabilisation, actions prosociales et coopération.

Au cours de cette étude, nous avons été confrontés à la relative absence d'organismes de recherches transdisciplinaires spécifiques à l'être humain. Nous ne pouvons que regretter l'absence de priorité sociale donnée à la recherche fondamentale relative à la socialisation et à d'autres aspects majeurs de l'existence humaine. Pourquoi n'existe-t-il pas, avec le meilleur de nos techniques et de nos connaissances, des structures spécialisées qui étudient le comportement parental ou la sexualité, la joie, le bien-être et le bonheur, l'éducation, l'organisation sociale, le travail et l'économie, ou les valeurs sociétales ? C'est la connaissance qui nous a permis un certain confort matériel, la disparition des famines et des grandes épidémies, l'hygiène et la sécurité alimentaire, le recul des superstitions, une plus grande égalité des droits, ainsi que des progrès sociaux et démocratiques.

Nos sociétés modernes n'ont jamais été aussi riches, aussi développées, disposant d'autant de connaissances scientifiques et techniques. Alors pour quelles raisons, au siècle de la connaissance, n'existe-t-il aucune structure scientifique dont l'objectif fondamental est de comprendre et d'améliorer tous les aspects majeurs de l'existence humaine ?

Références

- Abraham G., Pasini W. Introduction à la sexologie médicale. Payot, 1974
- Acton W. The functions and disorders of the reproductive organs in childhood, youth, adult age, and advanced life: considered in their physiological, social, and moral relations. Churchill, 3rd edition, 1862
- Adcock R.A., Thangavel A., Whitfield-Gabrieli S., Knutson B., Gabrieli J.D. Reward-motivated learning: mesolimbic activation precedes memory formation. *Neuron*, 50(3):507-517, 2006
- Adler A. Étude de psychologie individuelle. Payot, 1950
- Agmo A. Sexual motivation - an inquiry into events determining the occurrence of sexual behavior. *Behavioural Brain Research*, 105(1):129-150, 1999
- Agmo A., Ellingsen E. Relevance of non-human animal studies to the understanding of human sexuality. *Scandinavian Journal of Psychology*, 44(3):293-301, 2003
- Agmo A. Functional and dysfunctional sexual behavior. Elsevier, 2007
- Aleandri V., Spina V., Morini A. The pineal gland and reproduction. *Hum. Reprod. Update.*, 2(3):225-235, 1996
- Alexander G.M., Hines M. Sex differences in response to children's toys in nonhuman primates (*Cercopithecus aethiops sabaeus*). *Evolution & Human Behavior*, 23(6):467-479, 2002
- Allard J., Truitt W.A., McKenna K.E., Coolen L.M. Spinal cord control of ejaculation. *World J. Urol.*, 23(2):119-126, 2005
- Allgeier A.R., Allgeier E.R. Sexual interactions. Heath and Company, 2nd edition, 1988
- Alzate H. Érogénité du vagin et orgasme féminin : analyse actuelle de la question. *Contraception-Fertilité-Sexualité*, 15(4):421-430, 1987
- Aries E. L'enfant et la vie familiale sous l'Ancien Régime. Seuil, 1973
- Arnett J.J. The neglected 95%: why American psychology needs to become less American. *The American Psychologist*, 63(7):602-614, 2008
- Aron C. La bisexualité et l'ordre de la nature. Odile Jacob, 1996
- Asselain J.-C. Histoire économique : de la révolution industrielle à la première guerre mondiale. Presses de la fondation nationale des sciences politiques & Dalloz, 1991
- Auyeung B., Baron-Cohen S., Ashwin E., Knickmeyer R., Taylor K., Hackett G., Hines M. Fetal testosterone predicts sexually differentiated childhood behavior in girls and in boys. *Psychol. Sci.*, 20(2):144-148, 2009
- Aymard M., Grignon C., Sabban F. Le temps de manger : alimentation, emploi du temps et rythmes sociaux. Édition de la maison des sciences de l'homme, 1994
- 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. Animal homosexuality and natural diversity. St Martin's Press, 2000
- Bagley C., Tremblay P. Elevated rates of suicidal behavior in gay, lesbian, and bisexual youth. *Crisis*, 21(3):111-117, 2000
- Bailey N.W., Zuk M. Same-sex sexual behavior and evolution. *Trends Ecol. Evol.*, 24(8):439-446, 2009
- Bajos N., Bozon M., Beltzer N., Equipe CSF. Enquête sur la sexualité en France. Pratiques, genre et santé. La Découverte, 2008
- Balthazart J., Fabre-Nys C. Le comportement sexuel. in THIBAUT C., LEVASSEUR M.-C. (Eds). La reproduction chez les mammifères et l'Homme. INRA Ellipse, 2(27):611-637, 2001
- Balthazart J. Biologie de l'homosexualité. On naît homosexuel, on ne choisit pas de l'être. Mardaga, 2010
- Bancroft J. Alfred C. Kinsey and the politics of sex research. *Annu. Rev. Sex Res.*, 15:1-39, 2004
- Bancroft J. Sexual behavior that is "out of control": a theoretical conceptual approach. *Psychiatr. Clin. North Am.*, 31(4):593-601, 2008

- Bartlett N.H., Vasey P.L. A retrospective study of childhood gender-atypical behavior in Samoan fa'afafine. *Archives of Sexual Behavior*, 35(6):659-666, 2006
- Baum M.J., Bressler S.C., Daum M.C., Veiga C.A., McNamee C.S. Ferret mothers provide more anogenital licking to male offspring: possible contribution to psychosexual differentiation. *Physiology & Behavior*, 60(2):353-359, 1996
- 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
- Bearman P.S., Bruckner H. Opposite-sex twins and adolescent same-sex attraction. *American journal of sociology*, 107:1179-1205, 2002
- Beckwith J., Alper J.S. L'apport réel des études sur les jumeaux. *La recherche*, 311:72-76, 1998
- Bell A.P., Weinberg M.S., Hammersmith S.K. Sexual preference. Its development in men and women. Indiana University Press: Bloomington, 1981
- Beltran L. [The role of sex education in the prevention of sexual disorders]. in LOPES P., POUDAT François-Xavier, (Eds). [Manual of sexology]. Masson, 2007
- Bem D.J. Exotic becomes erotic: interpreting the biological correlates of sexual orientation. *Archives of Sexual Behavior*, 29(6):531-548, 2000
- Ben Zion I.Z., Tessler R., Cohen L., Lerer E., Raz Y., Bachner-Melman R., Gritsenko I., Nemanov L., Zohar A.H., Belmaker R.H., Benjamin J., Ebstein R.P. 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
- Benattar M.-C. L'amplification du point G, une nouvelle approche thérapeutique des dysfonctions sexuelles féminines ? *Sexologies*, XIV(51):5-10, 2005
- 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
- Berglund H., Lindstrom P., Savic I. Brain response to putative pheromones in lesbian women. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(21):8269-8274, 2006
- Berlyne D.E. Novelty and curiosity as determinants of exploratory behavior. *British journal of psychology*, 41:68-80, 1950
- Berridge K.C., Kringelbach M.L. Affective neuroscience of pleasure: reward in humans and animals. *Psychopharmacology (Berl)*, 199(3):457-480, 2008
- Berridge K.C., Robinson T.E., Aldridge J.W. Dissecting components of reward: 'liking', 'wanting', and learning. *Curr. Opin. Pharmacol.*, 9(1):65-73, 2009
- Blackless M., Charuvastra A., Derryck A., Fausto-Sterling A., Lauzanne K., Lee E. How sexually dimorphic are we? Review and synthesis. *Am. J. Hum. Biol.*, 12(2):151-166, 2000
- Blakemore S.J., Wolpert D.M., Frith C.D. Central cancellation of self-produced tickle sensation. *Nature Neuroscience*, 1(7):635-640, 1998
- Blakemore S.J., Wolpert D., Frith C. Why can't you tickle yourself? *Neuroreport*, 11(11):R11-R16, 2000
- Blakemore S.J., Sirigu A. Action prediction in the cerebellum and in the parietal lobe. *Exp. Brain Res.*, 153(2):239-245, 2003
- Blaye A., Lemaire P. Psychologie du développement cognitif de l'enfant. De Boeck, 2007
- Bloch E. L'esprit de l'utopie. Gallimard, 1977
- Blum D. Love at Goon park. Harry Harlow and the science of affection. Perseus Publishing, 2002
- Bogaert A.F. Asexuality: prevalence and associated factors in a national probability sample. *The Journal of Sex Research*, 41(3):279-287, 2004
- Bonierbale M., Waynberg J. 70 ans sexologie française. *Sexologies*, 16:238-258, 2007
- Bouchut E., Després A. Dictionnaire de médecine et de thérapeutique médicale et chirurgicale. Librairie Germer Baillière, 1877
- Bourguignon E., Greenbaum L.S. Diversity and Homogeneity in World Societies. New Haven: HRAF Press, 1973
- Breedlove S.M., Watson N.V. Biological Psychology. An introduction to behavioral, cognitive, and clinical neuroscience. Sinauer Associates, Seven edition, 2013

- Brennan P.A., Zufall F. Pheromonal communication in vertebrates. *Nature*, 444(7117):308-315, 2006
- Brenot P. *Eloge de la masturbation* (1997). Zulma, 2002
- Brenot P. (Ed). *Dictionnaire de la sexualité humaine*. L'Esprit du Temps, 2004
- Brenot P. *L'éducation à la sexualité*. PUF Que sais-je ?, 2007
- Brenot P. *Les femmes, le sexe et l'amour*. Les Arènes, 2012
- Broude G.J. Norms of premarital sexual behavior. *Ethos*, 3:381-402, 1975
- Broude G.J. Cross-cultural patterning of some sexual attitudes and practices. *Behavior Science Research*, 4:227-262, 1976
- Broude G.J. Extramarital sex norms in cross-cultural perspective. *Behavior Science Research*, 15(3):181-218, 1980
- Broussin B., Brenot P. [Does fetal sexuality exist?]. *Contracept. Fertil. Sex*, 23(11):696-698, 1995
- Broussin B., Brenot P. Orgasme in utero ? *Sexologies*, 21(5):15-16, 1996
- Brown S.G., Calibuso M.J., Roedl 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
- Brundage J.A. *Law, Sex, and Christian Society in Medieval Europe*. University of Chicago, 1987
- Buckner P.A. *Rediscovering the British World*. University of Calgary Press, 2005
- Buisson O., Foldes P., Jannini E., Mimoun S. Coitus as revealed by ultrasound in one volunteer couple. *J. Sex Med.*, 2010
- Bullough V.L. Children and adolescents as sexual beings : a historical overview. *Child and Adolescent Psychiatric Clinics of North America*, 13(3):447-59, 2004
- Bussey K., Bandura A. Social cognitive theory of gender development and differentiation. *Psychological Review*, 106(4):676-713, 1999
- 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
- Caggiula A.R., Hoebel B.G. "Copulation-reward site" in the posterior hypothalamus. *Science*, 153(741):1284-1285, 1966
- Caggiula A.R. Analysis of the copulation-reward properties of posterior hypothalamic stimulation in male rats. *J. Comp Physiol Psychol.*, 70(3):399-412, 1970
- Cantarella E. *Bisexuality in the ancient world*. Yale University Press, 2nd edition, 2002
- Chalmers A.F. *Qu'est-ce que la science ? La Découverte*, 1982
- Chamero P., Marton T.F., Logan D.W., Flanagan K., Cruz J.R., Saghatelian A., Cravatt B.F., Stowers L. Identification of protein pheromones that promote aggressive behaviour. *Nature*, 450(7171):899-902, 2007
- Champagne P. La vision médiatique. in BOURDIEU P. (Ed). *La misère du monde*. Seuil, 1993
- Changeux J.P., Danchin A. Selective stabilisation of developing synapses as a mechanism for the specification of neuronal networks. *Nature*, 264(5588):705-712, 1976
- Chatton D. Homme, femme : identité ou perceptions modifiables ? *Santé sexuelle*, 2:9-14, 2007
- Chung W.C., De Vries G.J., Swaab D.F. Sexual differentiation of the bed nucleus of the stria terminalis in humans may extend into adulthood. *The Journal of Neuroscience*, 22(3):1027-1033, 2002
- 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
- Ciomas C., Linden H.A., Savic I. High fetal testosterone and sexually dimorphic cerebral networks in females. *Cerebral Cortex*, 19(5):1167-1174, 2009
- Comarr A.E., Gunderson B.B. Sexual function in traumatic paraplegia and quadriplegia. *Am. J. Nurs.*, 75:250-255, 1975
- Condemi S., Mounier A., Giunti P., Lari M., Caramelli D., Longo L. Possible interbreeding in late Italian Neanderthals? New data from the Mezzena jaw (Monti Lessini, Verona, Italy). *PLoS. One.*, 8(3):e59781, 2013

- Conley T.D., Moors A.C., Matsick J.L., Ziegler A., Valentine B. Women, men, and the bedroom: Methodological and conceptual insights that narrow, reframe, and eliminate gender differences in sexuality. *Current Directions in Psychological Science*, 20(5):296-300, 2011
- Connell R.W. Masculinities in recent world history. *Theory and society*, 22:597-623, 1993
- Constantine L.L., Martinson F.M. Children and sex: new findings, new perspectives. Little, Brown and Co, 1981
- Contreras J.L., Agmo A. Sensory control of the male rat's copulatory thrusting patterns. *Behav. Neural Biol.*, 60(3):234-240, 1993
- Cooke B.M., Chowanadisai W., Breedlove S.M. Post-weaning social isolation of male rats reduces the volume of the medial amygdala and leads to deficits in adult sexual behavior. *Behavioural Brain Research*, 117(1-2):107-113, 2000
- Coolen L.M., Allard J., Truitt W.A., McKenna K.E. Central regulation of ejaculation. *Physiology & Behavior*, 83(2):203-215, 2004
- Coolidge F., Thede L.L., Young S.E. The heritability of gender identity disorder in a child and adolescent twin sample. *Behavior Genetics*, 32:251-257, 2002
- Cosnier J. Les Névroses expérimentales. De la psychologie animale à la pathologie humaine. Seuil, 1966
- Crawford L.L., Holloway K.S., Domjan M. The nature of sexual reinforcement. *J. Exp. Anal. Behav.*, 60(1):55-66, 1993
- Csikszentmihalyi M. Flow. Harper Perennial, 1991
- Custers R., Aarts H. The unconscious will: how the pursuit of goals operates outside of conscious awareness. *Science*, 329(5987):47-50, 2010
- Cutler W.B., Friedmann E., McCoy N.L. Pheromonal influences on sociosexual behavior in men. *Archives of Sexual Behavior*, 27(1):1-13, 1998
- Darbellay F., Paulsen T. Le défi de l'inter- et transdisciplinarité - Concepts, méthodes et pratiques innovantes dans l'enseignement et la recherche. Presses polytechniques et universitaires romandes, 2008
- Darby R. A surgical temptation: The demonization of the foreskin and the rise of circumcision in Britain. University of Chicago Press, 2005
- Davey C.G., Allen N.B., Harrison B.J., Dwyer D.B., Yucel M. Being liked activates primary reward and midline self-related brain regions. *Human Brain Mapping*, 31(4):660-668, 2010
- Davies S.G. Challenging gender norms: Five genders among Bugis in Indonesia. Thomson Wadsworth, 2007
- Davis D.L., Whitten R.G. The cross-cultural study of human sexuality. *Annual Review of Anthropology*, 16:69-98, 1987
- de Greck M., Rotte M., Paus R., Moritz D., Thiemann R., Proesch U., Bruer U., Moerth S., Tempelmann C., Bogerts B., Northoff G. Is our self based on reward? Self-relatedness recruits neural activity in the reward system. *Neuroimage.*, 39(4):2066-2075, 2008
- de Queiroz K. Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102 Suppl 1:6600-6607, 2005
- De Vries G.J., Sodersten P. Sex differences in the brain: the relation between structure and function. *Hormones and Behavior*, 55(5):589-596, 2009
- De Waal F.B.M. Sociosexual behavior used for tension regulation in all age and sex combinations among Bonobos. Springer-Ferlag, 1990
- De Waal F.B.M. De la réconciliation chez les primates. Flammarion, 1992
- DeFoliart G. Insects as human food. *Crop Protection*, 11(5):395-399, 1992
- Dehaene S. Le Cerveau en action: l'imagerie cérébrale en psychologie cognitive. Presses Universitaires de France, 1997
- Demoule J.-P. La révolution néolithique en France. Éditions La Découverte, coll. « L'archéologie de la France », 2007
- Denton M. Evolution: A Theory in crisis. Burnett Books, 1988
- Descoins C. Phéromones. Encyclopaedia Universalis, 2000

- Diamond M. Sexual behavior in pre contact Hawai'i : a sexological ethnography. *Re vista Española del Pacífico*, 16:37-58, 2004
- Dias B.G., Ressler K.J. Parental olfactory experience influences behavior and neural structure in subsequent generations. *Nature Neuroscience*, 2013
- Dixson A.F. Primate sexuality: Comparative studies of the Prosimians, Monkeys, Apes, and Human Beings. Oxford University Press, 2009
- Doucet S., Soussignan R., Sagot P., Schaaf B. The secretion of areolar (Montgomery's) glands from lactating women elicits selective, unconditional responses in neonates. *PLoS. One.*, 4(10):e7579, 2009
- Douglas L.A., Varlinskaya E.I., Spear L.P. Rewarding properties of social interactions in adolescent and adult male and female rats: impact of social versus isolate housing of subjects and partners. *Dev. Psychobiol.*, 45(3):153-162, 2004
- Drake E. What a young wife ought to know. Vir Publishing Company, 1902
- Dreher J.C., Schmidt P.J., Kohn P., Furman D., Rubinow D., Berman K.F. Menstrual cycle phase modulates reward-related neural function in women. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(7):2465-2470, 2007
- Ducret E. Rôle de la modulation des couplages électriques dans la reconfiguration des réseaux [stomatogastriques] adultes et au cours de l'ontogenèse. Thèse. Université de Bordeaux I, 2006
- Dulac C., Torello A.T. Molecular detection of pheromone signals in mammals: from genes to behaviour. *Nat. Rev. Neurosci.*, 4(7):551-562, 2003
- Dunbar R.I. Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution*, 20:469-493, 1992
- Dutoit-Membrini. L'Onanisme ou Discours philosophique et moral sur la luxure artificielle et sur tous les crimes relatifs. François Grasset, Lausanne, 1760
- Edgerton R.B. Sick societies. Challenging the myth of primitive harmony. Macmillan, 1992
- Ellis L., Hershberger S., Field E. Sex differences: summarizing more than a century of scientific research. Psychology Press, 2008
- Elwin V. Maison des jeunes chez les muria. Gallimard, 1978
- 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
- Ferveur J.-F., Savarit F., O'Kane C., Sureau G., Greenspan R., Jallon J.-M. Genetic feminization of pheromones and its behavioral consequences in *Drosophila* males. *Science*, 276(5318):1555-1558, 1997
- Fénelon V., Le Feuvre Y., Meyrand P. Neuromodulation et ontogenèse des réseaux de neurones moteurs. *Médecine sciences*, 16:839-844, 2000
- Field T. Massage therapy for infants and children. *Journal of developmental and behavioral pediatrics*, 16(2):105-111, 1995
- Field T. Les bienfaits du toucher. Petite Bibliothèque Payot, 2006
- Finkelstein J.W., Susman E.J., Chinchilli V.M., D'Arcangelo M.R., Kunselman S.J., Schwab J., Demers L.M., Liben L.S., Kulin H.E. Effects of estrogen or testosterone on self-reported sexual responses and behaviors in hypogonadal adolescents. *J. Clin. Endocrinol. Metab.*, 83(7):2281-2285, 1998
- Fisher H.E., Brown L.L., Aron A., Strong G., Mashek D. Reward, addiction, and emotion regulation systems associated with rejection in love. *Journal of Neurophysiology*, 104(1):51-60, 2010
- 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. Eyre & Spottiswoode, London, 1952
- Foster R.G., Roenneberg T. Human responses to the geophysical daily, annual and lunar cycles. *Curr. Biol.*, 18(17):R784-R794, 2008
- Frankl V. Découvrir un sens à sa vie avec la logothérapie. Actualisation, 1988
- Frayser S.G. Defining normal childhood sexuality : an anthropological approach. *Annual Review of Sex Research*, 5:173-217, 1994

- Freinet C. L'école moderne française. Editions Ophrys, 1946
- Freud S. Trois essais sur la théorie sexuelle (1905). Folio-Gallimard, 1989
- Frohman K.S., Pitchers K.K., Balfour M.E., Coolen L.M. Mixing pleasures: review of the effects of drugs on sex behavior in humans and animal models. *Hormones and Behavior*, 58(1):149-162, 2010
- Fukuyama F. La fin de l'histoire et le dernier homme. Flammarion, 1992
- 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
- Gavron D. The Kibbutz. Awakening from utopia. Rowman & Littlefield Publishers, 2000
- Gazzaniga M.S., Ivry R.B., Mangun G.R. Cognitive neuroscience. The biology of the mind. W.W. Norton & Company, 2e édition, 2002
- Georgiadis J.R., Kringelbach M.L., Pfau J.G. Sex for fun: a synthesis of human and animal neurobiology. *Nat. Rev. Urol.*, 9(9):486-498, 2012
- Georgiadis J.R., Kringelbach M.L. The human sexual response cycle: brain imaging evidence linking sex to other pleasures. *Progress in Neurobiology*, 98(1):49-81, 2012
- Gerrig R., Zimbardo P. Psychologie. Pearson education, 18e édition, 2008
- Giami A. Développer la recherche sur la sexualité en France : quelles orientations ? *Sexologies*, 14(51):1-5, 2005
- Gilad Y., Przeworski M., Lancet D. Loss of olfactory receptor genes coincides with the acquisition of full trichromatic vision in primates. *PLoS. Biol.*, 2(1):E5, 2004
- Gilbert S.F. Biologie du développement. De Boeck Université, 1996
- Gillison G. Between culture and fantasy. A New-Guinea highlands mythology. University of Chicago Press, 1993
- Ginger S. Sandor Ferenczi, le «grand-père de la Gestalt». *Revue Gestalt*, 24:113-124, 2003
- Giorgi G., Siccardi M. Ultrasonographic observation of a female fetus' sexual behavior in utero. *Am. J. Obstet. Gynecol.*, 175(3 Pt 1):753, 1996
- Giuliano F., Rampin O. Neural control of erection. *Physiology & Behavior*, 83(2):189-201, 2004
- Giuliano F., Tostain J., Rossi D. Testosterone and male sexuality: basic research and clinical data. *Prog. Urol.*, 14(5):783-790, 2004
- Godefrid J. Psychologie. Science humaine et science cognitive. De Boeck, 2e édition, 2008
- Goldfoot D.A. Rearing conditions which support or inhibit later sexual potential of laboratory-born rhesus monkeys: hypothesis and diagnostic behaviors. *Lab Anim Sci.*, 27(4):548-556, 1977
- Gonzalez-Flores O., Beyer C., Lima-Hernandez F.J., Gomora-Arrati P., Gomez-Camarillo M.A., Hoffman K., Etgen A.M. Facilitation of estrous behavior by vaginal cervical stimulation in female rats involves alpha1-adrenergic receptor activation of the nitric oxide pathway. *Behavioural Brain Research*, 176(2):237-243, 2007
- Gorer G. Himalayan village. An account of the Lepchas of Sikkim. Nelson & Sons LTD, 2nd edition, 1967
- Gorz A. Capitalisme, Socialisme, Ecologie. Galilée, 1991
- Gould S.J. The structure of evolutionary theory. Belknap Press of Harvard University Press, 2002
- Grabenhorst F., Rolls E.T., Bilderbeck A. How cognition modulates affective responses to taste and flavor: top-down influences on the orbitofrontal and pregenual cingulate cortices. *Cerebral Cortex*, 18(7):1549-1559, 2008
- Green R.E., Krause J., Briggs A.W., & al. A draft sequence of the Neandertal genome. *Science*, 328(5979):710-722, 2010
- Gregersen E. Sexual practices. The story of human sexuality. Franklin Watts, 1983
- Gruendel A.D., Arnold W.J. Effects of early social deprivation on reproductive behavior of male rats. *J. Comp Physiol Psychol.*, 67(1):123-128, 1969

- Grunbaum A. The foundations of psychoanalysis: A philosophical critique. University of California Press, 1985
- Guiso L., Monte F., Sapienza P., Zingales L. Diversity. Culture, gender, and math. *Science*, 320(5880):1164-1165, 2008
- Gullone E., King N.J. The fears of youth in the 1990s: contemporary normative data. *J Genet Psychol*, 154(2):137-153, 1993
- Haga S., Hattori T., Sato T., Sato K., Matsuda S., Kobayakawa R., Sakano H., Yoshihara Y., Kikusui T., Touhara K. The male mouse pheromone ESP1 enhances female sexual receptive behaviour through a specific vomeronasal receptor. *Nature*, 466(7302):118-122, 2010
- Halpern C.T., Udry J.R., Suchindran C. Monthly measures of salivary testosterone predict sexual activity in adolescent males. *Archives of Sexual Behavior*, 27(5):445-465, 1998
- Hamer D.H., Hu S., Magnuson V.L., Hu N., Pattatucci A.M. A linkage between DNA markers on the X chromosome and male sexual orientation. *Science*, 261(5119):321-327, 1993
- Hard E., Larsson K. Climbing behavior patterns in prepubertal rats. Effects of hormones, rearing conditions, and sensory cues. *Brain, Behavior and Evolution*, 4(2):151-161, 1971
- Hardy K.R. An appetitional theory of sexual motivation. *Psychological Review*, 71:1-18, 1964
- Hart B.L. Alteration of quantitative aspects of sexual reflexes in spinal male dogs by testosterone. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 66:726-730, 1968
- Hashimoto C. Context and development of sexual behavior of wild bonobos (*pan paniscus*) at Wamba, Zaire. *International Journal of Primatology*, 18(1):1-21, 1997
- Hassett J.M., Siebert E.R., Wallen K. Sex differences in rhesus monkey toy preferences parallel those of children. *Hormones and Behavior*, 54(3):359-364, 2008
- 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
- Hays W.S.T. Human pheromones: have they been demonstrated? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54:89-97, 2003
- Heath R.G. Pleasure and brain activity in man. *The journal of nervous and mental disease*, 154(1):3-18, 1972
- Heath R.G., Cox A.W., Lustick L.S. Brain activity during emotional states. *American journal of psychiatry*, 131(8):858-862, 1974
- Henrich J., Heine S.J., Norenzayan A. The weirdest people in the world? *Behav. Brain Sci.*, 33(2-3):61-83, 2010
- Henry J. The social function of child sexuality in Pilaga indian culture. in HOCH P. H. , ZUBIN J. (Eds). *Psychosexual development in health and disease*. Grune & Stratton, 91-101, 1949
- Henry J. Jungle people. A Kaingang tribe of the highlands of Brazil. *Vintage Books*, 1964
- Henry J., Henry Z. Doll play of Pilaga indian children. *First Vintage Books Edition*, 1974
- Herd G., Stoller R.J. *Intimate communications: erotics and the study of culture*. Columbia University Press, NY, 1990
- Herd G. *Guardians of the flutes*. University of Chicago Press, 1994
- Herd G. (Ed). *Third Sex. Third Gender. Beyond sexual dimorphism in culture and history*. Zone Books, 1996
- 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
- Héritier F., Perrot M., Bacharan N. *La plus belle histoire des femmes*. Seuil, 2011
- Hines M., Brook C., Conway G.S. Androgen and psychosexual development: core gender identity, sexual orientation and recalled childhood gender role behavior in women and men with congenital adrenal hyperplasia (CAH). *The Journal of Sex Research*, 41(1):75-81, 2004
- Hines M. Prenatal testosterone and gender-related behaviour. *Eur. J. Endocrinol.*, 155 Suppl 1:S115-S121, 2006
- Hines M. Gender development and the human brain. *Annu. Rev. Neurosci.*, 34:69-88, 2011
- Hines T.M. The G-spot: a modern gynecologic myth. *Am. J. Obstet. Gynecol.*, 185(2):359-362, 2001

- Holstege G., Bandler R., Saper C.B. The emotional motor system. Elsevier, 1996
- Holstege G., Georgiadis J.R., Paans A.M., Meiners L.C., van der Graaf F.H., Reinders A.A. Brain activation during human male ejaculation. *The Journal of Neuroscience*, 23(27):9185-9193, 2003
- Hull E.M., Dominguez J.M. Getting his act together: roles of glutamate, nitric oxide, and dopamine in the medial preoptic area. *Brain Research*, 1126(1):66-75, 2006
- Hyde J.S. The gender similarities hypothesis. *The American Psychologist*, 60(6):581-592, 2005
- Immelmann K., Ruwet A. Dictionnaire de l'éthologie. Mardaga, 1995
- Insel T.R., Young L.J., Wang Z. Molecular aspects of monogamy. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 807:302-316, 1997
- 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
- Jacob F. Evolution and tinkering. *Science*, 196:1161-1166, 1977
- Jacob F. Le jeu des possibles. Fayard, 1981
- Joel D. Male or Female? Brains are Intersex. *Front Integr. Neurosci.*, 5:57, 2011
- Joel D. Genetic-gonadal-genitals sex (3G-sex) and the misconception of brain and gender, or, why 3G-males and 3G-females have intersex brain and intersex gender. *Biol. Sex Differ.*, 3(1):27, 2012
- 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
- Kahn P.H., Jr., Kanda T., Ishiguro H., Freier N.G., Severson R.L., Gill B.T., Ruckert J.H., Shen S. "Robovie, you'll have to go into the closet now": children's social and moral relationships with a humanoid robot. *Dev. Psychol.*, 48(2):303-314, 2012
- Kalichman S.C., Rompa D. Sexual sensation seeking and Sexual Compulsivity Scales: reliability, validity, and predicting HIV risk behavior. *J. Pers. Assess.*, 65(3):586-601, 1995
- Kandel E. Cellular Mechanisms of Learning. in KANDEL Eric, SCHWARTZ James, (Eds). *Principles of neural science*. McGraw-Hill, 4(63):1247-1279, 2000
- Kang N., McCarthy E.A., Cherry J.A., Baum M.J. A sex comparison of the anatomy and function of the main olfactory bulb-medial amygdala projection in mice. *Neuroscience*, 172:196-204, 2011
- Karli P. L'homme agressif. Odile Jacob, 1987
- Katz J.N. The invention of heterosexuality. Dutton book, 1995
- Keller M., Bakker J. Special issue (12 articles) : Pheromonal communication in higher vertebrates and its implication on reproductive function. Editorial. *Behavioural Brain Research*, 200(2):237-238, 2009
- Keller M., Baum M.J., Brock O., Brennan P.A., Bakker J. The main and the accessory olfactory systems interact in the control of mate recognition and sexual behavior. *Behavioural Brain Research*, 200(2):268-276, 2009
- Kendrick K.M., Hinton M.R., Atkins K., Haupt M.A., Skinner J.D. Mothers determine sexual preferences. *Nature*, 395(6699):229-230, 1998
- Kinsey A.C., Pomeroy W.B., Martin C.E. Sexual behavior in the human male. W.B. Saunders, 1948
- Klein F., Wolf T.J. (Eds). *Bisexualities: Theory and research*. Haworth Press, 1985
- Klein F. The bisexual option. Harrington park press, 2e edition, 1993
- Klein M. America's war on sex: the continuing attack on law, lust and liberty. Praeger, 2012
- Klucharev V., Hytonen K., Rijpkema M., Smidts A., Fernandez G. Reinforcement learning signal predicts social conformity. *Neuron*, 61(1):140-151, 2009
- Knobil E., Neill J.D. (Eds). *The physiology of reproduction*. Raven Press, 2nd edition, 1994
- 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
- Koester S.E., O'Leary D.D.M. Development of projection neurons of the mammalian cerebral cortex. in VAN PELT J., CORNER M.A. (Eds). *The self-organizing brain : from growth cones to functional networks*. Elsevier, 1994
- Kolb B., Whishaw I.Q. Cerveau et comportement. De Boeck Université, 2e édition, 2008

- Komisaruk B.R., Wise N., Frangos E., Liu W.C., Allen K., Brody S. Women's clitoris, vagina, and cervix mapped on the sensory cortex: fMRI evidence. *J. Sex Med.*, 8(10):2822-2830, 2011
- Kow L.M., Pfaff D.W. Mapping of neural and signal transduction pathways for lordosis in the search for estrogen actions on the central nervous system. *Behavioural Brain Research*, 92(2):169-180, 1998
- Kow L.M., Florea C., Schwanzel-Fukuda M., Devidze N., Kami K.H., Lee A., Zhou J., Maclaughlin D., Donahoe P., Pfaff D. Development of a sexually differentiated behavior [lordosis] and its underlying CNS arousal functions. *Curr. Top. Dev. Biol.*, 79:37-59, 2007
- Koyanagi T., Horimoto N., Nakano H. REM sleep determined using in utero penile tumescence in the human fetus at term. *Biology of the Neonate*, 60 Suppl 1:30-35, 1991
- Krafft-Ebing R. *Psychopathia sexualis*. Agora, reedition 1999, 1882
- Kringelbach M.L., Berridge K.C. *Pleasures of the brain*. Oxford University Press, 2010
- Kuhn S., Gallinat J. Does taste matter? How anticipation of cola brands influences gustatory processing in the brain. *PLoS. One.*, 8(4):e61569, 2013
- Kupiec J.-J., Sonigo P. Ni Dieu, ni gène : Pour une autre théorie de l'hérédité. Seuil, 2000
- Labat J.J., Mauduyt de la Grève I. Les troubles génito-sexuels du spina-bifida paralytique. in COSTA Pierre, LOPEZ S., PÉLISSIER J. (Eds). *Sexualité, fertilité et handicap*. 161-169, 1996
- Lamminmaki A., Hines M., Kuiri-Hanninen T., Kilpelainen L., Dunkel L., Sankilampi U. Testosterone measured in infancy predicts subsequent sex-typed behavior in boys and in girls. *Hormones and Behavior*, 61(4):611-616, 2012
- Langaney A., Nadot R. Génétique, parenté et prohibition de l'inceste. in DUCROSA A., PANOFF M. (Eds). *La frontière des sexes*. PUF, (4):105-126, 1995
- 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., Agustin-Pavon C., Martinez-Garcia F. Sexual pheromones and the evolution of the reward system of the brain: the chemosensory function of the amygdala. *Brain Research Bulletin*, 75(2-4):460-466, 2008
- Lawrence A.A. Parallels between gender identity disorder and body integrity identity disorder: a review and update. in STIRN A., THIELA., ODDO S. (Eds). *Body integrity identity disorder: Psychological, neurobiological, ethical, and legal aspects*. Lengerich, Germ.: Pabst, 154-172, 2009
- LeBlanc S.A. Constant battles. The myth of the peaceful, noble savage. St Martin's Press, 2003
- 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
- Lecanuet J.-P., Granier-Deferre C., Schaal B. Continuité sensorielle transnatale. in POUTHAS V., JOUEN F. (Eds). *Les comportements du bébé : expression de son savoir ?* Mardaga, 1993
- Leiderman H.P., Babu B., Kagia J., Kraemer H.C., Leiderman G. African infant precocity and some social influences during the first year. *Nature*, 242:247-249, 1973
- Lenck L.C., Vanneuville G., Monnet J.P., Harmand Y. [Urethral sphincter (G point). Anatomico-clinical correlations]. *Rev. Fr. Gynecol. Obstet.*, 87(2):65-69, 1992
- Lenz K.M., Sengelaub D.R. Maternal licking influences dendritic development of motoneurons in a sexually dimorphic neuromuscular system. *Brain Research*, 1092(1):87-99, 2006
- Lenz K.M., Sengelaub D.R. Maternal care effects on the development of a sexually dimorphic motor system: the role of spinal oxytocin. *Hormones and Behavior*, 58(4):575-581, 2010
- LeVay S. A difference in hypothalamic structure between heterosexual and homosexual men. *Science*, 253(5023):1034-1037, 1991
- LeVay S., Baldwin J. *Human Sexuality*. Sinauer Associates, 3e edition, 2009
- Lever M. *Les bûchers de Sodome*. Fayard 10/18, 1996
- Levin R., Meston C. Nipple/Breast stimulation and sexual arousal in young men and women. *J. Sex Med.*, 3(3):450-454, 2006
- Levy D. *Love and sex with robots*. Duckworth Overlook, 2008

- Lévi-Strauss C. Les Structures élémentaires de la parenté. Mouton de Gruyter, réédition 2002, 1947
- Lévi-Strauss C. Trisques tropiques. Plon, 1955
- Lévi-Strauss C. Le triangle culinaire. *l'Arc*, 26, 1965
- Liberles S.D., Buck L.B. A second class of chemosensory receptors in the olfactory epithelium. *Nature*, 442(7103):645-650, 2006
- Libin A., Libin E. Person–robot interactions from the robopsychologists' point of view: the robotic psychology and robototherapy approach. *Proceedings of the IEEE*, 92(11):1789-1803, 2004
- Lim M.M., Wang Z., Olazabal D.E., Ren X., Terwilliger E.F., Young L.J. Enhanced partner preference in a promiscuous species by manipulating the expression of a single gene. *Nature*, 429(6993):754-757, 2004
- 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
- Mahler S.V., Smith K.S., Berridge K.C. Endocannabinoid Hedonic Hotspot for Sensory Pleasure: Anandamide in Nucleus Accumbens Shell Enhances 'Liking' of a Sweet Reward. *Neuropsychopharmacology*, 2007
- Malinowski B. The sexual life of savages in north-western Melanesia. Halcyon house, 1929
- Malpau B. Environnement et rythmes de reproduction. in THIBAUT C., LEVASSEUR M.-C. (Eds). La reproduction chez les mammifères et l'Homme. INRA Ellipse, 2(31):699-724, 2001
- Mannheim K. Ideology and Utopia. An Introduction to the sociology of knowledge. Mariner Books, 1936
- Marazziti D., Cassano G.B. The neurobiology of attraction. *Journal of Endocrinological Investigation*, 26(3 Suppl):58-60, 2003
- Marieb E.N. Anatomie et physiologie humaine. De Boeck Université, De Boeck Université, 2e édition, 1993
- Marshall D.S., Suggs R.C. Human sexual behavior: Variations in the ethnographic spectrum. Basic Books, 1971
- Marten J. Onania; or, the heinous sin of self-pollution, and all its frightful consequences in both sexes. 1712
- Martinez-Garcia F., Martinez-Ricos J., Agustin-Pavon C., Martinez-Hernandez J., Novejarque A., Lanuza E. Refining the dual olfactory hypothesis: pheromone reward and odour experience. *Behavioural Brain Research*, 200(2):277-286, 2009
- Martinez-Ricos J., Agustin-Pavon C., Lanuza E., Martinez-Garcia F. Role of the vomeronasal system in intersexual attraction in female mice. *Neuroscience*, 153(2):383-395, 2008
- Martinson F.M. The sexual life of children. Bergin & Garvey, 1994
- Mascia-Lees F. Why women have breasts. *Anthropology Now*, 1(1):4-11, 2009
- Masters W.H., Johnson V.E. Human sexual response. Bantam Books, 1980
- Masters W.H., Johnson V.E., Kolodny R. Amour et sexualité : mieux vivre sa vie sexuelle dans le monde d'aujourd'hui. Interéditions, 1987
- 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
- Mauss M. Les techniques du corps. *Journal de Psychologie*, 32(3-4), 1936
- 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
- McClintock M.K. Menstrual synchrony and suppression. *Nature*, 229(5282):244-245, 1971
- McFarland D. Le comportement animal. Psychobiologie, éthologie et évolution. De Boeck, 2009
- Meisel R.L., Sachs B.D. The physiology of male sexual behavior. in KNOBIL E., NEILL J. D. (Eds). The physiology of reproduction. Raven Press, 2nd edition, 1994

- Meizner I. Sonographic observation of in utero fetal "masturbation". *Journal of Ultrasound in Medicine*, 6(2):111, 1987
- Mendès-Leite R. Bisexualité, le dernier tabou. Calmann-Lévy, 1996
- Menon V., Levitin D.J. The rewards of music listening: response and physiological connectivity of the mesolimbic system. *Neuroimage*, 28(1):175-184, 2005
- Meredith M. Sensory processing in the main and accessory olfactory systems: comparisons and contrasts. *J. Steroid Biochem. Mol. Biol.*, 39(4B):601-614, 1991
- 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
- Meyer C. Le livre noir de la psychanalyse. Les Arènes, 2010
- Meyer M., Kircher M., Gansauge M.T., & al. A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. *Science*, 338(6104):222-226, 2012
- Miletsky H. Understanding bestiality and zoophilia. East-West Publishing, 2002
- Miller E.K., Freedman D.J., Wallis J.D. The prefrontal cortex: categories, concepts and cognition. *Philos. Trans. R. Soc. Lond B Biol. Sci.*, 357(1424):1123-1136, 2002
- Missakian E.A. Reproductive behavior of socially deprived male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *J. Comp Physiol Psychol.*, 69(3):403-407, 1969
- Moncho-Bogani J., 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
- Moncho-Bogani J., Martinez-Garcia F., Novejarque A., Lanuza E. Attraction to sexual pheromones and associated odorants in female mice involves activation of the reward system and basolateral amygdala. *Eur. J. Neurosci.*, 21(8):2186-2198, 2005
- Montagu A. La peau et le toucher. Un premier langage. Seuil, 1979
- Montagu A. The skin, touch, and human development. *Clinics in Dermatology*, 2(4):17-26, 1984
- Montessori M. The Montessori method: scientific pedagogy as applied to child education in the children's houses. Frederick A. Stokes, 1912
- Montessori M. Education pour un monde nouveau. Série de conférences données en Inde en 1943. Desclée de Brouwer, 2010
- Moore C.L. Maternal contributions to the development of masculine sexual behavior in laboratory rats. *Dev. Psychobiol.*, 17(4):347-356, 1984
- Moore C.L., Dou H., Juraska J.M. Maternal stimulation affects the number of motor neurons in a sexually dimorphic nucleus of the lumbar spinal cord. *Brain Research*, 572(1-2):52-56, 1992
- Morali G., Asuncion Pia S.M., Luis C.J., Arteaga M., Gonzalez-Vidal M.D., Beyer C. Detailed analysis of the male copulatory motor pattern in mammals: hormonal bases. *Scandinavian Journal of Psychology*, 44(3):279-288, 2003
- Morris D. Manwatching. A Field Guide to Human Behavior. Harry N. Abrams, 1977
- Morrison I., Loken L.S., Olsson H. The skin as a social organ. *Exp. Brain Res.*, 204(3):305-314, 2010
- Muchembled R. La violence au village (XVe-XVIIe siècle). Brepols, 1989
- Murdock G.P. *Ethnographic Atlas*. The University of Pittsburgh Press, 1967
- 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
- Neill J. The origins and role of same-sex relations in human societies. McFarland & Company, 2009
- Neumann I.D. The advantage of social living: brain neuropeptides mediate the beneficial consequences of sex and motherhood. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 30(4):483-496, 2009
- Nicoli R.M., Nicoli J.M. [Biochemistry of eros]. *Contracept. Fertil. Sex.*, 23(2):137-144, 1995
- Nielsen B.L., Jerome N., Saint-Albin A., Thonat C., Briant C., Boue F., Rampin O., Maurin Y. A mixture of odorant molecules potentially indicating oestrus in mammals elicits penile erections in male rats. *Behavioural Brain Research*, 225(2):584-589, 2011

- Nielsen B.L., Jerome N., Saint-Albin A., Rampin O., Maurin Y. Behavioural response of sexually naive and experienced male rats to the smell of 6-methyl-5-hepten-2-one and female rat faeces. *Physiology & Behavior*, 120C:150-155, 2013
- 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
- O'Connell H.E., Hutson J.M., Anderson C.R., Plenter R.J. Anatomical relationship between urethra and clitoris. *The Journal of Urology*, 159(6):1892-1897, 1998
- O'Connell H.E., DeLancey J.O. Clitoral anatomy in nulliparous, healthy, premenopausal volunteers using unenhanced magnetic resonance imaging. *The Journal of Urology*, 173(6):2060-2063, 2005
- Ogien R. *Penser la pornographie*. PUF, 2003
- Olausson H., Lamarre Y., Backlund H., Morin C., Wallin B.G., Starck G., Ekholm S., Strigo I., Worsley K., Vallbo A.B., Bushnell M.C. Unmyelinated tactile afferents signal touch and project to insular cortex. *Nature Neuroscience*, 5(9):900-904, 2002
- Olausson H., Wessberg J., Morrison I., McGlone F., Vallbo A. The neurophysiology of unmyelinated tactile afferents. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 34(2):185-191, 2010
- Olds J., Milner P. Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of rat brain. *J. Comp Physiol Psychol.*, 47(6):419-427, 1954
- OMS. Standards for Sexuality Education in Europe. OMS-WHO, 2010
- Palmarini M.P. *La réforme du jugement ou comment ne plus se tromper*. Odile Jacob, 1995
- Panksepp J. *Affective Neuroscience: The Foundations of Human and Animal Emotions*. Oxford University Press, 2004
- Paredes R.G. Evaluating the neurobiology of sexual reward. *ILAR. J.*, 50(1):15-27, 2009
- Partridge B. *A history of orgies*. Prion, 2002
- 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
- Pellis S.M. Behavioral development and socialisation. in KOOB G. F., LE MOAL M., THOMPSON R. F. (Eds). *Encyclopedia of behavioral neuroscience*. Elsevier, 133-138, 2010
- Petersen J.L., Hyde J.S. A meta-analytic review of research on gender differences in sexuality, 1993-2007. *Psychological Bulletin*, 136(1):21-38, 2010
- Peterson R.E., Imperato-McGinley J., Gautier T., Sturla E. Male pseudohermaphroditism due to steroid 5-alpha-reductase deficiency. *Am. J. Med.*, 62(2):170-191, 1977
- Pfaff D.W., Schwartz-Giblin S., MacCarthy M.M., Kow L.M. Cellular and molecular mechanisms of female reproductive behaviors. in KNOBIL E., NEILL J. D. (Eds). *The physiology of reproduction*. Raven Press, 2nd edition, 1994
- Pfaus J.G., Kippin T.E., Centeno S. Conditioning and sexual behavior: a review. *Hormones and Behavior*, 40(2):291-321, 2001
- 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
- Picq P., Brenot P. *Le sexe, l'homme et l'évolution*. Odile Jacob, 2009
- Pitchers K.K., Frohmader K.S., Vialou V., Mouzon E., Nestler E.J., Lehman M.N., Coolen L.M. DeltaFosB in the nucleus accumbens is critical for reinforcing effects of sexual reward. *Genes Brain Behav.*, 2010
- Plassmann H., O'Doherty J., Shiv B., Rangel A. Marketing actions can modulate neural representations of experienced pleasantness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(3):1050-1054, 2008
- Plato. *The Banquet*. Pagan Press, 2001
- Plutarch. *On love, the family, and the good life: Selected essays of Plutarch*. New American Library, 1957
- Porquet D. Biochimie endocrinienne de la puberté. *Annales de Biologie Clinique*, 55(5):425-433, 1997
- Prescott J.W. Body pleasure and the origins of violence. *Futurist*, april:64-74, 1975

- Provine R.R. *Laughter*. Penguin Book, 2001
- Rampin O., Jerome N., Briant C., Boue F., Maurin Y. Are oestrus odours species specific? *Behavioural Brain Research*, 172(1):169-172, 2006
- Rasmussen L.E., Lazar J., Greenwood D.R. Olfactory adventures of elephantine pheromones. *Biochem. Soc. Trans.*, 31(Pt 1):137-141, 2003
- Reich W. *La fonction de l'orgasme*. Editions de l'Arche, 1997
- Reiss I.L. *Journey into sexuality: an exploratory voyage*. Prentice Hall College, 1986
- Reynaud M., Karila L., Blecha L., Benyamina A. Is love passion an addictive disorder? *Am. J. Drug Alcohol Abuse*, 36(5):261-267, 2010
- Ringrose K. Living in the shadows: Eunuchs and gender in Byzantium. in HERDT Gilbert, (Ed). *Third Sex. Third Gender. Beyond sexual dimorphism in culture and history*. Zone Books, 85-109, 1996
- Ringrose K. The perfect servant. Eunuchs and the social construction of gender in Byzantium. University Of Chicago Press, 2003
- Robert J.-N. *Les plaisirs à Rome*. Realia, les Belles Lettres, 2005
- Roberts S.A., Simpson D.M., Armstrong S.D., Davidson A.J., Robertson D.H., McLean L., Beynon R.J., Hurst J.L. Darcin: a male pheromone that stimulates female memory and sexual attraction to an individual male's odour. *BMC. Biol.*, 8(1):75, 2010
- Robinson T.N., Borzekowski D.L., Matheson D.M., Kraemer H.C. Effects of fast food branding on young children's taste preferences. *Arch. Pediatr. Adolesc. Med.*, 161(8):792-797, 2007
- Rocke M. *Forbidden Friendships: Homosexuality and Male Culture in Renaissance Florence*. Oxford University Press, 1998
- Rodgers J.L., Rowe D.C. Social contagion and adolescent sexual behavior: a developmental EMOSA model. *Psychological Review*, 100(3):479-510, 1993
- Rodriguez-Rust P.C. Bisexuality : the state of the union. *Annual Review of Sex Research*, 13:180-240, 2002
- Roe A.W., Pallas S.L., Kwon Y.H., Sur M. Visual projections routed to the auditory pathway in ferrets: receptive fields of visual neurons in primary auditory cortex. *The Journal of Neuroscience*, 12(9):3651-3664, 1992
- Rogers C. *La relation d'aide et la psychothérapie*. ESF, 1970
- ROGERS C.R., SKINNER B.F. Some issues concerning the control of human behavior; a symposium. *Science*, 124(3231):1057-1066, 1956
- Rosenberg R., Kosslyn S. *Abnormal psychology*. Worth Publishers, 2011
- Roubergue A. Pour éviter le nanisme psychosocial. *Cerveau et Psycho*, 3:56-59, 2003
- Rowe T.B., Macrini T.E., Luo Z.X. Fossil evidence on origin of the mammalian brain. *Science*, 332(6032):955-957, 2011
- 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
- Salles C. *Les bas-fonds de l'Antiquité*. Petite Bibliothèque Payot, 2004
- Salomon L., Lanteri C., Glowinski J., Tassin J.P. Behavioral sensitization to amphetamine results from an uncoupling between noradrenergic and serotonergic neurons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(19):7476-7481, 2006
- Saper C.B., Chou T.C., Elmquist J.K. The need to feed : homeostatic and hedonic control of eating. *Neuron*, 36(2):199-211, 2002
- Savic I., Berglund H., Lindstrom P. Brain response to putative pheromones in homosexual men. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(20):7356-7361, 2005
- Savic I., Lindstrom P. PET and MRI show differences in cerebral asymmetry and functional connectivity between homo- and heterosexual subjects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(27):9403-9408, 2008

- Savic I., Berglund H. Androstenol--a steroid derived odor activates the hypothalamus in women. *PLoS. One.*, 5(2):e8651, 2010
- Savin-Williams R.C., Cohen K.M. Development of same-sex attracted youth. in MEYER Ilan , NOR-THRIDGE Mar , (Eds). *The health of sexual minorities. Public health perspectives on lesbian, gay, bisexual and transgender populations.* Springer, (2):27-47, 2010
- Scheele D., Wille A., Kendrick K.M., Stoffel-Wagner B., Becker B., Gunturkun O., Maier W., Hurlemann R. Oxytocin enhances brain reward system responses in men viewing the face of their female partner. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013
- Schober J., Weil Z., Pfaff D. How generalized CNS arousal strengthens sexual arousal (and vice versa). *Hormones and Behavior*, 59(5):689-695, 2011
- Schober J.M., Pfaff D. The neurophysiology of sexual arousal. *Best. Pract. Res. Clin. Endocrinol. Metab*, 21(3):445-461, 2007
- Schonfeld W.A. Primary and secondary sexual characteristics: study of their development in males from birth through maturity, with biometric study of penis and testes. *Am. J. Dis. Child.*, 65(4):535-549, 1943
- Selden S.T. Tickle. *Journal of the American Academy of Dermatology*, 50(1):93-97, 2004
- Seligman M.E.P., Csikszentmihalyi M. Positive psychology. *American Psychologist*, 55(1), 2000
- Sergent B. L'homosexualité initiatique dans l'europe ancienne. Payot, 1986
- Sescousse G., Redoute J., Dreher J.C. The architecture of reward value coding in the human orbitofrontal cortex. *The Journal of Neuroscience*, 30(39):13095-13104, 2010
- Sescousse G., Caldu X., Segura B., Dreher J.C. Processing of primary and secondary rewards: a quantitative meta-analysis and review of human functional neuroimaging studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37(4):681-696, 2013
- Shannon T.W. Self-knowledge and guide to sex instruction: Vital facts of life for all ages. Marietta, SA Mullikin, 1913
- 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
- Sigusch V., Schmidt G. Teenage boys and girls in West Germany. *The Journal of Sex Research*, 9(2):107-123, 1973
- Sigusch V. On cultural transformations of sexuality and gender in recent decades. *Ger Med. Sci.*, 2:Doc07, 2004
- Silverstein C. The implications of removing homosexuality from the DSM as a mental disorder. *Archives of Sexual Behavior*, 38(2):161-163, 2009
- Simerly R.B. Wired for reproduction: organization and development of sexually dimorphic circuits in the mammalian forebrain. *Annu. Rev. Neurosci.*, 25:507-536, 2002
- Sisk C.L., Foster D.L. The neural basis of puberty and adolescence. *Nature Neuroscience*, 7(10):1040-1047, 2004
- Solms M. Freud returns. *Scientific American*, 290(5):83-89, 2004
- Soulier B. Un amour comme tant d'autres ? Handicaps moteurs et sexualité. Association des paralysés de France, 2001
- Sparks D.L., Groh J.M. The superior colliculus : a window for viewing issues in integrative neuroscience. in GAZZANIGA Michael S. (Ed) *The cognitive neurosciences.* Bradford book, 1995
- Spevak A.M., Quadagno D.M., Knoepfel D. The effects of isolation on sexual and social behavior in the rat. *Behav. Biol.*, 8(1):63-73, 1973
- Spies H.G., Pau K.Y., Yang S.P. Coital and estrogen signals: a contrast in the preovulatory neuroendocrine networks of rabbits and rhesus monkeys. *Biol. Reprod.*, 56(2):310-319, 1997
- Spiro M.E. Kibbutz. *Venture in utopia.* Harvard University Press, 1981
- Spiro M.E. *Children of the Kibbutz. A study in child training and personality.* Harvard University Press, Revised edition, 1999

- Spiteri T., Musatov S., Ogawa S., Ribeiro A., Pfaff D.W., Agmo A. Estrogen-induced sexual incentive motivation, proceptivity and receptivity depend on a functional estrogen receptor alpha in the ventromedial nucleus of the hypothalamus but not in the amygdala. *Neuroendocrinology*, 91(2):142-154, 2010
- Stephens W.N. A cross-cultural study of modesty. *Cross-Cultural Research*, 7(1):1-28, 1972
- Stern J.M., Dix L., Bellomo C., Thramann C. Ventral trunk somatosensory determinants of nursing behavior in Norway rats: 2. Role of nipple and surrounding sensations. *Psychobiology*, 20(1):71-80, 1992
- Stern J.M. Offspring-induced nurturance: animal-human parallels. *Dev. Psychobiol.*, 31(1):19-37, 1997
- Stoller R.J. L'identité sexuelle. in CRÉPAULT C., LÉVY J.-J., GRATTON H. (Eds). *Sexologie contemporaine*. Presses de l'Université du Québec, (8):177-202, 1981
- Stowers L., Holy T.E., Meister M., Dulac C., Koentges G. Loss of sex discrimination and male-male aggression in mice deficient for TRP2. *Science*, 295(5559):1493-1500, 2002
- Stowers L., Logan D.W. Sexual dimorphism in olfactory signaling. *Current Opinion in Neurobiology*, 20(6):770-775, 2010
- Stowers L., Logan D.W. Olfactory mechanisms of stereotyped behavior: on the scent of specialized circuits. *Current Opinion in Neurobiology*, 20(3):274-280, 2010
- Suggs R.C. Marquesan sexual behavior. An anthropological study of Polynesian practices. Harcourt, Brace & World, 1966
- Sur M., Rubenstein J.L. Patterning and plasticity of the cerebral cortex. *Science*, 310(5749):805-810, 2005
- Swaney W.T., Keverne E.B. The evolution of pheromonal communication. *Behavioural Brain Research*, 200(2):239-247, 2009
- Talwar S.K., Xu S., Hawley E.S., Weiss S.A., Moxon K.A., Chapin J.K. Rat navigation guided by remote control. (voir également des photographies et des informations complémentaires sur : <http://www.nature.com/news/1998/020429/full/news020429-9.html>). *Nature*, 417(6884):37-38, 2002
- Thibault C., Levasseur M.-C. La reproduction chez les mammifères et l'Homme. INRA Ellipse, 2001
- Tirindelli R., Dibattista M., Pifferi S., Menini A. From pheromones to behavior. *Physiol Rev.*, 89(3):921-956, 2009
- Tissot S.-A. L'onanisme. Dissertation sur les maladies produites par la masturbation. Le Sycamore, réédition 1980, 1775
- Todorov Z. La conquête de l'Amérique. Seuil, 1982
- 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
- Trezza V., Damsteegt R., Achterberg E.J., Vanderschuren L.J. Nucleus accumbens mu-opioid receptors mediate social reward. *The Journal of Neuroscience*, 31(17):6362-6370, 2011
- Turnbull O.H., Lovett V.E., Chaldecott J., Lucas M.D. Reports of intimate touch: Erogenous zones and somatosensory cortical organization. *Cortex*, 2013
- Turner C.H., Davenport R.K., Rogers C.M. The effect of early deprivation on the social behavior of adolescent chimpanzees. *The American journal of psychiatry*, 125(11):1531-1536, 1969
- Ubeda-Banon I., Novejarque A., Mohedano-Moriano A., Pro-Sistiaga P., Rosa-Prieto C., Insausti R., Martinez-Garcia F., Lanuza E., Martinez-Marcos A. Projections from the posterolateral olfactory amygdala to the ventral striatum: neural basis for reinforcing properties of chemical stimuli. *BMC Neurosci.*, 8:103, 2007
- Ubeda-Banon I., Novejarque A., Mohedano-Moriano A., Pro-Sistiaga P., Insausti R., Martinez-Garcia F., Lanuza E., Martinez-Marcos A. Vomeronasal inputs to the rodent ventral striatum. *Brain Research Bulletin*, 75(2-4):467-473, 2008
- Udin S.B., Fawcett J.W. Formation of topographic maps. *Annu. Rev. Neurosci.*, 11:289-327, 1988
- Van Wyk P.H., Geist C.S. Psychosocial development of heterosexual, bisexual, and homosexual behavior. *Archives of Sexual Behavior*, 13(6):505-544, 1984

- Van d.H., V. Holstege G. Sensory and motor components of reproductive behavior: pathways and plasticity. *Behavioural Brain Research*, 92(2):157-167, 1998
- Vanderschuren L.J., Niesink R.J., van Ree J.M. The neurobiology of social play behavior in rats. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 21(3):309-326, 1997
- Vasey P.L., Duckworth N. Sexual reward via vulvar, perineal, and anal stimulation: a proximate mechanism for female homosexual mounting in Japanese macaques. *Archives of Sexual Behavior*, 35(5):523-532, 2006
- Vasey P.L., Bartlett N.H. What can the Samoan "Fa'afafine" teach us about the Western concept of gender identity disorder in childhood? *Perspect. Biol. Med.*, 50(4):481-490, 2007
- Vermeil J. *L'autre histoire de France*. Edition du Félin, 2001
- Veyne P. *Sexe et pouvoir à Rome*. Tallandier, 2005
- von Arx T., Bornstein M.M. Canal nasopalatin perméable. Une anomalie développementale rare et un piège diagnostique. *Rev Mens Suisse Odontostomatol*, 119(4):385-389, 2009
- Wagley C. *Welcome of tears. The Tapirape indians of central Brazil*. Waveland Press, 1977
- Wallen K., Parsons W.A. Sexual behavior in same-sexed nonhuman primates: is it relevant to understanding human homosexuality? *Annu. Rev. Sex Res.*, 8:195-223, 1997
- Ward 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
- Watanabe S. *Knowing and guessing. A quantitative study of inference and information*. Wiley, 1969
- Wenkstern D., Pfau 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
- Werner D. *Human sexuality around the world*. Unpublished manuscript, University of Santa Caterina, Florianopolis, Brazil, 1986
- Wessberg J., Olausson H., Fernstrom K.W., Vallbo A.B. Receptive field properties of unmyelinated tactile afferents in the human skin. *Journal of Neurophysiology*, 89(3):1567-1575, 2003
- Westheimer R.K., Lopater S. *Human sexuality. A psychosocial perspective*. Lippincott Williams & Wilkins, 2e edition, 2005
- Wilcox A.J., Baird D.D., Dunson D.B., McConaughey D.R., Kesner J.S., Weinberg C.R. On the frequency of intercourse around ovulation: evidence for biological influences. *Hum. Reprod.*, 19(7):1539-1543, 2004
- Williams C.J., Weinberg M.S. Zoophilia in men: a study of sexual interest in animals. *Archives of Sexual Behavior*, 32(6):523-535, 2003
- Willis W.D., Coggeshall R.E. *Sensory mechanisms of the spinal cord*. Plenum Press, 2nd edition, 1991
- 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
- Winnicott D.W. Objets transitionnels et phénomènes transitionnels. in *De la pédiatrie à la psychanalyse*. 109-125, 1969
- Wolpe P.R. Ethics and social policy in research on the neuroscience of human sexuality. *Nature Neuroscience*, 7(10):1031-1033, 2004
- Wood W., Eagly A.H. A cross-cultural analysis of the behavior of women and men: implications for the origins of sex differences. *Psychological Bulletin*, 128(5):699-727, 2002
- Woodson J.C. Including 'learned sexuality' in the organization of sexual behavior. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 26(1):69-80, 2002
- Wunsch S., Brenot P. Does a sexual instinct exist ? *Sexologies*, 13(48):30-36, 2004
- Wunsch S., Brenot P. Neurobiology of pleasure. *Sexologies*, 13(50):17-27, 2004
- Wunsch S., Brenot P. Analyse des rapports entre structure biologique et sexualité. *NeuroPsy News*, 4(4):133-136, 2005

- Wunsch S., Brenot P. Un modèle synthétique des dysfonctions et pathologies sexuelles. *NeuroPsy News*, 4(5):162-165, 2005
- Wunsch S. Rôle et importance des processus de renforcement dans l'apprentissage du comportement de reproduction, chez l'homme (Thèse de doctorat). EPHE-Sorbonne, 2007.
Téléchargeable sur le serveur des thèses du CNRS :
<http://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00447422>
- Wunsch S. Evolution from mammal's heterosexual reproductive behavior to human erotic bisexuality. *Journal of bisexuality*, 10(3):268-293, 2010
- Wunsch S. TOUT peut-il provoquer des troubles sexuels ? L'importance des croyances dans la genèse des troubles. *Sexualités Humaines*, 13:30-43, 2012
- Wunsch S. Neurobiologie du désir et du plaisir. in LOPÈS Patrice , POUDAT François-Xavier , (Eds). *Manuel de sexologie*. Elsevier Masson, (3):37-50, 2013
- Wysocki C.J., Preti G. Pheromonal influences . *Archives of Sexual Behavior*, 27(6):627-634, 1998
- Wysocki C.J., Preti G. Facts, fallacies, fears, and frustrations with human pheromones. *Anat. Rec. A Discov. Mol. Cell Evol. Biol.*, 281(1):1201-1211, 2004
- Yang Z., Schank J.C. Women do not synchronize their menstrual cycles. *Human Nature*, 17(4):433-447, 2006
- Yates A. Sex without shame. Encouraging the child's healthy sexual development. William Morrow & Co., 1978
- Yates A. Eroticized children. in PERRY M. E. (Ed). *Handbook of sexology (vol 7) : Childhood and adolescent sexology*. Elsevier Science, (18):325-334, 1990
- Yates A. Biologic perspective on early erotic development. *Child and Adolescent Psychiatric Clinics of North America*, 13(3):479-496, 2004
- Yoon H., Enquist L.W., Dulac C. Olfactory inputs to hypothalamic neurons controlling reproduction and fertility. *Cell*, 123(4):669-682, 2005
- Young J.M., Trask B.J. V2R gene families degenerated in primates, dog and cow, but expanded in opossum. *Trends Genet.*, 23(5):212-215, 2007
- Young J.M., Massa H.F., Hsu L., Trask B.J. Extreme variability among mammalian V1R gene families. *Genome Res.*, 20(1):10-18, 2010
- Young L.J., Wang Z. The neurobiology of pair bonding. *Nature Neuroscience*, 7(10):1048-1054, 2004
- Young L.J., Murphy Young A.Z., Hammock E.A. Anatomy and neurochemistry of the pair bond. *J. Comp Neurol.*, 493(1):51-57, 2005
- Zambaco D. Onanisme avec troubles nerveux chez deux petites filles. Solin, 1978
- Zeki S., Romaya J.P. The brain reaction to viewing faces of opposite- and same-sex romantic partners. *PLoS. One.*, 5(12):e15802, 2010
- Zhang J., Webb D.M. Evolutionary deterioration of the vomeronasal pheromone transduction pathway in catarrhine primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(14):8337-8341, 2003
- Zhou J.-N., Hofman M.A., Gooren L.J., Swaab D.F. A sex difference in the human brain and its relation to transsexuality. *Nature*, 378(6552):68-70, 1995
- Zucker K.J., Bradley S.J. Gender identity disorder and psychosexual problems in children and adolescents. Guilford Press, 1995
- Zuckerman M. Behavioral expressions and biosocial bases of sensation seeking. Cambridge University Press, 1994
- Zwang G. [Manual of sexology]. Masson, 5th edition, 1998
- Zwang G. Zone érogène. in BRENOT P. (Ed). *Dictionnaire de la sexualité humaine*. L'Esprit du Temps, 2004

Table des matières

Préface	7
1. L'« instinct sexuel » : le comportement de reproduction des mammifères	11
1.1 – Description du comportement de reproduction	12
1.2 – Facteurs innés à l'origine du comportement de reproduction	14
1.3 – Capacités acquises à l'origine du comportement de reproduction	30
1.4 – Modélisation du comportement de reproduction	39
1.5 – Analyses phylogénétiques et fonctionnelles	41
2. L'évolution du comportement de reproduction : des rongeurs aux humains ...	51
2.1 – Limites du modèle du « comportement de reproduction »	51
2.2 – Évolution des facteurs neurobiologiques du comportement de reproduction	56
2.3 – Analyses et synthèses	68
2.4 – Conclusion	71
3. Prépondérance du système de récompense : Le « comportement érotique » des hominidés	73
3.1 – Importance du système de récompense	74
3.2 – Importance du système somatosensoriel	76
3.3 – Présentation de la dynamique érotique basique	82
3.4 – Apprentissage de l'activité érotique reproductrice : le coït vaginal	88
3.5 – Modulation de la dynamique érotique basique : la hiérarchie des facteurs modulateurs	91
3.6 – Modèles alternatifs de la sexualité humaine	94
3.7 – Analyses fonctionnelles et phylogénétiques	96
4. Prépondérance de la cognition : la « sexualité culturelle » des humains	101
4.1 – Les fondements neurobiologiques de la culture : la cognition	102
4.2 – Caractéristiques et conditions de l'influence culturelle	103
4.3 – Interactions cognition / culture	105
5. L'attachement et l'amour	107
5.1 – L'attachement chez les mammifères non-primates	107
5.2 – L'attachement inter-espèces et pour des objets	110
5.3 – L'attachement chez les hominidés	111
6. Sexes naturels et Genres culturels	115
6.1 – Le sexe biologique / La différenciation sexuelle chez les mammifères ..	115
6.2 – Sexes naturels et genres culturels	119
6.3 – Le sexe psychologique / Développement des représentations identitaires ..	124
6.4 – Les troubles de l'identité sexuelle	128

7. Le comportement hédonique.....	137
7.1 – Origine du comportement hédonique.....	137
7.2 – Les différentes composantes biologiques et culturelles du comportement hédonique.....	138
7.3 – Place particulière du plaisir somatosensoriel (sexuel).....	141
7.4 – Conclusion	142
8. Les facteurs biologiques et culturels de la sexualité	145
8.1 – Principes généraux du développement des comportements	145
8.2 – Développement théorique de la dynamique érotique basique	147
8.3 – Influences des facteurs cognitifs et culturels	150
8.4 – Développement des activités érotiques	174
8.5 – Développement concomitant avec d’autres comportements et émotions	181
9. Le développement de la sexualité humaine	189
9.1 – Développement de la motivation sexuelle	189
9.2 – Chronologie du développement : de la naissance au vieillissement	220
9.3 – Analyses phylogénétiques et fonctionnelles	237
10. Les modèles de la normalité et des troubles	243
10.1 – L’importance du modèle de référence	243
10.2 – Psychologie biologique et modèles de références	244
10.3 – Enjeux et dysfonctions de la sexualité	246
10.4 – L’importance des croyances dans la genèse des pathologies : TOUT peut- il provoquer des troubles de la sexualité ?	252
10.5 – Les effets sur la sexualité des attitudes sociales	258
10.6 – Modèle référent : quelle est la pertinence du modèle psychobiologique ?	260
10.7 – Pratiques sociales et médicales et modèles de références	265
10.8 – Conclusion	272
11. Éthique et méthodologie.....	277
11.1 – Développement de la sexologie.....	277
11.2 – La sexologie, une science sous influences ?	279
11.3 – Enjeux et perspectives.....	286
11.4 – Évaluation du modèle psychobiologique	290
11.5 – Éthique, valeurs et sexualité.....	302
Conclusion.....	309
Documents complémentaires et crédits	312
Références	317
Table des matières	334