

Évolution du comportement sexuel des mammifères

Dr Serge Wunsch
Neurosciences comportementales
EPHE-Sorbonne
PARIS / FRANCE

Version française et actualisée (02/2013) de l'article : *Evolution from mammals' heterosexual reproductive behavior to human erotic bisexuality*, Journal of Bisexuality, 10(3):268-293, 2010.



Les hominidés pratiquent souvent des activités érotiques bisexuelles qui n'ont aucun rapport avec la reproduction.

Baiser buccal, avec interactions linguales, entre deux mâles juvéniles (3,5 et 4 ans).

Le modèle sexuel actuel, basé sur la reproduction, peut-il expliquer cette activité *non génitale et homosexuelle* entre deux primates *immatures* ?

(Bonobos, photo Franz De Waal)

Résumé

Quelle est la dynamique neurobiologique de la sexualité des mammifères et des humains ?

Chez les rongeurs, principalement les hormones et les phéromones, et secondairement les réflexes sexuels et les processus de renforcement, seraient les principaux facteurs innés à l'origine d'un véritable comportement de reproduction hétérosexuel, dont le but est la réalisation à la saison propice de la copulation permettant la fécondation.

Il semble qu'au cours de l'évolution, en raison des modifications du cerveau des rongeurs à celui de l'Homme, les facteurs hormonaux et phéromonaux seraient devenus secondaires, tandis que les facteurs cognitifs et le système de récompense (ou processus de renforcement) seraient devenus prépondérants.

Pour ces raisons, chez l'Homme, le comportement qui permet la reproduction ne serait plus un "comportement de reproduction" inné, mais un "comportement érotique" acquis, composé de séquences comportementales de stimulation par un partenaire des zones corporelles les plus érogènes.

Mots clés

Comportement de reproduction, comportement sexuel, comportement érotique, bisexualité, hétérosexualité, renforcement, récompense, zones érogènes, sexualité, Homme.

1. Introduction

Quels sont les facteurs à l'origine de la sexualité humaine et du comportement de reproduction ? Quels sont les processus neurobiologiques les plus primordiaux qui sous-tendent le développement et la dynamique de ces comportements ? Comment ces comportements émergent-ils de l'interaction entre les différents facteurs biologiques et environnementaux ?

Nous avons choisi d'étudier le comportement de reproduction, car il est le comportement fondamental, absolument nécessaire à la survie de l'espèce, et, de ce fait, vraisemblablement soumis à une intense pression des mécanismes de la sélection naturelle. Pour cette raison, l'étude de ce comportement devrait permettre de mettre en évidence les principaux moyens biologiques qui ont été sélectionnés par l'évolution pour réaliser et contrôler les différents comportements fondamentaux de l'être humain. De plus, la compréhension du comportement de reproduction est un enjeu important, tant pour la recherche fondamentale que pour l'éducation sexuelle, la vie affective quotidienne ou la sexologie.

Actuellement, on considère généralement que les hormones sexuelles sont le principal facteur à l'origine du comportement de reproduction hétérosexuel, en contrôlant le développement d'un circuit neural spécifique au comportement sexuel et en activant ce circuit à la puberté (pour exemple, voir [Fiske, 2004](#)). Cependant, il semble que ce modèle mis en évidence chez les mammifères non-primates, n'est plus valide chez les espèces les plus corticalisées.

Des données récentes suggèrent que probablement durant l'évolution, l'influence des hormones et des phéromones a diminué, tandis que chez les primates hominoides ce sont les processus de renforcement (ou système de récompense) qui sont devenus les principaux facteurs à l'origine de l'apprentissage d'un comportement qui permet la reproduction ([Agmo 2007](#)).

Cet article présente une synthèse de la littérature. Toutes ces données permettent de proposer un modèle archétypique du comportement de reproduction chez les mammifères, et son évolution des rongeurs à l'Homme.

2. Archétype du comportement de reproduction mammalien

Chez les mammifères les moins corticalisés (non-primates), les recherches actuelles ont permis d'identifier de nombreux éléments innés, tant instinctuels que physiologiques ou autonomes, qui peuvent participer directement et indirectement à la réalisation appropriée du coït vaginal fécondant : les hormones peuvent contrôler une inhibition saisonnière (la copulation n'a lieu qu'à la saison propice), une inhibition pubertaire (la copulation n'a lieu qu'à la période de maturité des organes reproducteurs), ou une inhibition œstrale (la copulation n'a lieu qu'à la période périovulatoire) ; les phéromones permettent la reconnaissance du partenaire de sexe opposé, tandis que les réflexes sexuels (lordose, érection, poussées pelviennes, éjaculation, ovulation réflexe lors du coït ...) permettent l'exécution motrice innée du coït vaginal et optimisent la fécondation.

Ces différents éléments, qui sont complémentaires, n'existent pas tous simultanément dans les espèces actuelles de mammifères. Mais en essayant de reconstituer le premier organisme mammalien, en particulier en regroupant ces différents éléments complémentaires, il apparaît de manière remarquable dans le plan d'organisation originel des mammifères un véritable comportement de reproduction, dont le seul but et les seules séquences comportementales sont la réalisation d'une copulation hétérosexuelle fécondante, effectuée à la saison propice.

Ainsi, en réalisant une synthèse des connaissances actuelles, complétée par les dernières données qui questionnent certaines théories actuellement admises ([Kimchi & al., 2007](#); [Agmo, 2007](#)), il semble possible de modéliser les facteurs et la dynamique de l'archétype du comportement de reproduction des mammifères.

2.1. Facteurs primordiaux innés du comportement de reproduction

Quels seraient les facteurs primordiaux à l'origine du comportement de reproduction et quelles seraient leurs fonctions respectives ?

Les recherches effectuées depuis plusieurs décennies chez les mammifères ont mis en évidence l'existence de quatre principaux facteurs primordiaux innés : les hormones, les phéromones, les réflexes sexuels et les processus de renforcement.

- Les **hormones**. Elles régulent et coordonnent la plupart des autres facteurs du comportement de reproduction ([Balthazart & Fabre-Nys 2001](#)). Initialement, durant le développement de l'organisme (phase d'organisation) elles contrôlent la différenciation sexuelle de certaines structures neurales (noyau préoptique, hypothalamus ...) impliquées dans le comportement de reproduction ([Simerly 2002](#)). Puis, à l'âge adulte (phase d'activation), elles sont impliquées dans :
 - L'activation du comportement sexuel durant : a) la saison propice à la reproduction ([Aleandri & al 1996](#)), et b) La période favorable du cycle physiologique de l'appareil reproducteur femelle (période œstrale).
 - Une motivation sexuelle générale.
 - La facilitation des réflexes sexuels.
 - L'émission des phéromones sexuelles.
- Les **phéromones**. Ces molécules olfactives spécialisées sont le principal mode de communication des organismes vivants ([Descoins 2010](#)). Elles permettraient surtout :
 - Le déclenchement de la motivation sexuelle (via le système olfactif principal et voméronasal ; [Keller & al 2009](#) ; [Moncho-Bogani & al 2004](#) ; [Yoon & al 2005](#)).
 - La discrimination d'un partenaire reproducteur du sexe opposé (peut-être via le système voméronasal ; [Roberts & al 2010](#) ; [Stowers & al 2002](#) ; [Dulac & Torello 2003](#)).

- Les **réflexes sexuels** (moteurs, autonomes et neuroendocriniens). Les réflexes sexuels moteurs permettent la réalisation de la copulation. Ces réflexes sont :
 - La lordose (Kow & al 2007 ; Pfaff & al 1994) et/ou l'immobilisation.
 - L'intromission (Meisel & Sachs 1994).
 - Les poussées pelviennes (Hart 1968 ; Comarr & Gunderson 1975).
 Les réflexes sexuels autonomes et neuroendocriniens facilitent la copulation et permettent la fécondation. Ces réflexes sont :
 - L'érection et la lubrification (Giuliano 2011).
 - L'éjaculation (Allard & al 2005 ; Coolen 2005).
 - L'ovulation réflexe, provoquée par le coït (Spies & al 1997) et les phéromones (More 2006).
- Les **processus de renforcement** (au niveau neurobiologique) ou le **système de récompense** (au niveau psychologique). Ces processus, associés à la peau poilue du corps (Olausson & al 2002), aux zones érogènes, à la copulation (Caggiola & Hoebel 1966) ainsi qu'à l'éjaculation et à l'orgasme (Holstege & al 2003), seraient à l'origine de la répétition de toutes les activités de stimulation du corps et surtout des zones génitales. Ces processus seraient également, mais indirectement, à l'origine de l'apprentissage de la plupart des séquences non innées du comportement de reproduction (Agmo 2007).

2.2. Facteurs primordiaux acquis du comportement de reproduction

En plus de ces facteurs innés, un certain nombre de recherches ont mis en évidence des éléments cruciaux, absolument nécessaires à la réalisation du comportement de reproduction, mais qui eux ne seraient pas innés. Ces éléments, qui seraient acquis au cours de la période du développement de l'organisme, seraient :

- La reconnaissance des congénères, c'est-à-dire des partenaires de la même espèce (Kendrick & al 1998).
- La motivation sexuelle à rechercher le contact physique génital.
- La socialisation sexuelle (Spevak & al 1973).
- La capacité au positionnement génito-génital approprié des corps (Gruendel & Arnold 1969 ; Missiakian 1969 ; Turner & al 1969).

En fonction des connaissances et de la compréhension actuelle du fonctionnement du système nerveux, il est probable et cohérent que ces capacités doivent être acquises. En effet, on remarque que ces capacités sont en fait celles qui seraient les plus difficiles à précabler ou à coder génétiquement. Ces capacités 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, l'implémentation innée de telles capacités cognitives est difficilement explicable (Wunsch 2007).

Pour donner un exemple précis de la difficulté à "précabler" ou à "programmer" des caractéristiques cognitives innées, on peut étudier en détail l'hypothèse de Desmond Morris (1970), qui suppose que les fesses et les seins pourraient être des signaux visuels innés. D'après cette hypothèse, la similitude entre la forme des seins et des fesses s'explique par la nécessité, dans l'espèce humaine, et du fait du coït en face à face, de transposer un signal exciteur postérieur spécifique, les fesses, en un signal antérieur similaire, les seins. Les seins seraient ainsi des « fesses par devant », signal adaptatif exciteur spécifique à l'espèce humaine. Diverses enquêtes déclaratives et comportementales ont montré que les fesses et les seins étaient bien les deux signaux sexuels les plus attractifs pour les mâles de l'espèce humaine. Cependant, si ces signaux visuels sont bien innés – et non acquis par des processus d'associations ou de conditionnements au cours des expériences sexuelles antérieures – alors il doit être possible de mettre en évidence des caractéristiques innées spécifiques à ces signaux dans les régions visuelles du système nerveux.

Les études génétiques, développementales, anatomiques et fonctionnelles du système visuel (résumées dans Breedlove & al 2007), montre que le système visuel est composé d'un grand nombre de petites structures (modules fonctionnels) qui ont chacune un rôle limité dans le traitement de l'information visuelle. Par exemple, le traitement de la luminosité du signal est effectué par la rétine, la génération des saccades oculaires par le noyau interstitiel rostral du faisceau longitudinal médian, le traitement des couleurs par l'aire visuelle 4, et certaines caractéristiques dynamiques (mouvement, direction, ...) par l'aire visuelle 5, etc. C'est la coordination de tous ces traitements élémentaires qui est à l'origine de la vision. En fonction de toutes ces connaissances actuelles, l'hypothèse de l'innéité d'une information visuelle ne semble guère plausible car il semble impossible d'expliquer le codage génétique (ou éventuellement

épigénétique) et la localisation de l'image prototypique préformée des fesses et des seins à laquelle les informations visuelles complexes de la morphologie des congénères doivent être comparées. En effet, la reconnaissance des formes complexes est située dans les aires corticales associatives (Gazzaniga & al 2002), qui sont les régions les plus complexes du cerveau. Or, par rapport au développement du système nerveux, seules les grandes voies de connexion du système visuel semblent être codées génétiquement, et de nombreuses capacités du système visuel se développent en interaction avec l'environnement. De plus, un gène code une protéine, qui, dans le meilleur des cas, ne peut servir que de molécule de guidage global aux connexions synaptiques (Chilton 2006). Comment alors expliquer le codage spécifique et précis des milliards de synapses nerveuses vraisemblablement nécessaires à l'interprétation des formes complexes des fesses et des seins dans les aires associatives du cortex temporal inférieur ? 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 ? Comment enfin ce signal participerait-il à l'exécution du coït vaginal fécondant ?

Par ailleurs, chez les mammifères sub-primates, ce sont principalement des signaux chimiques qui contrôlent la reproduction, au sein de structures neurales phylogénétiquement anciennes. Ce canal de communication semble le mieux adapté aux réalités biologiques des organismes mammaliens : il suffit de quelques molécules, de quelques récepteurs et d'un simple réseau neural pour distinguer les partenaires, activer des voies sensorielles, motrices, et déclencher des séquences comportementales. Pour quelles raisons évolutives ce système simple et efficace aurait-il été remplacé par un système complexe de traitement de l'information visuelle au sein des régions néocorticales les plus phylogénétiquement récentes ?

De plus – et surtout – sachant que les fesses et les seins n'ont pas la même apparence chez les femmes et les femelles des singes, et sachant que l'espèce humaine n'a que quelques pour cent de différence génétique avec les autres primates, il est quasiment impossible, en fonction des connaissances actuelles, de concevoir comment des mutations ou des modifications génétiques aléatoires dans un organisme protohumain et sur un nombre restreint de gènes peuvent avoir codé par anticipation une image prototypique de la nouvelle morphologie finale des fesses et des seins d'homo sapiens. Ce phénomène est, en fonction des connaissances actuelles, rigoureusement impossible.

À noter également que chez les oiseaux, où les informations visuelles contrôlant les comportements sont d'ailleurs plus importantes que chez les mammifères, ces informations ne sont là encore pas innées, mais acquises¹.

En conclusion, le codage de caractéristiques cognitives innées spécifiques du comportement de reproduction est peu probable. Par contre, en étudiant l'environnement dans lequel se développent les jeunes mammifères, on remarque que toutes les capacités non innées (reconnaissance des congénères, motivation sexuelle à rechercher le contact physique génital, socialisation sexuelle et capacité au positionnement génito-génital approprié des corps) peuvent être apprises au cours des nombreuses interactions physiques et sociales avec la mère et les pairs (Ward 1992 ; Gruendel & Arnold 1969). Nous allons présenter dans les paragraphes suivants les données qui suggèrent que ces capacités ne sont pas innées et les arguments expérimentaux qui donnent des indications sur les conditions probables de leur apprentissage.

La reconnaissance des congénères ne serait pas innée. En effet, 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 données suggèrent qu'il n'existe apparemment pas d'informations innées relatives aux caractéristiques spécifiques des congénères chez les ovidés, et, vraisemblablement, chez les autres mammifères. 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 seraient 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.

La 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 actuelles, de quelle manière toutes les capacités sensorielles,

¹ Ces acquisitions, par phénomène d'*empreinte* (Lorenz 1935 ; Heinroth 1911), n'existent pas chez l'être humain, car l'empreinte dépend principalement de l'activité de l'hypers-triatum (Bateson 1975), une structure inexistante dans le cerveau des mammifères.

émotionnelles et cognitives nécessaires aux interactions sociales et sexuelles appropriées peuvent être programmées dans le système nerveux (cf. l'exemple similaire des fesses et des seins, détaillé dans les paragraphes précédents). La socialisation sexuelle serait apprise au cours des nombreux et fréquents jeux sociaux qui sont pratiqués par les jeunes mammifères tout au long de leur développement (Vanderschuren & al 1997). Ces activités ludiques sont fréquemment répétées car elles sont renforçantes, en particulier durant la période du développement (Trezza & al 2011 ; Douglas & al 2004).

La motivation sexuelle à rechercher le contact physique génital ne serait pas innée. En effet, quels seraient les processus neurobiologiques qui peuvent permettre l'attraction réciproque d'un mâle et d'une femelle puis provoquer la copulation ? En fonction des connaissances actuelles, on peut expliquer la reconnaissance du partenaire et l'état d'excitation sexuelle par les phéromones et les hormones. Apparemment, en schématisant, les phéromones sexuelles mettraient la reconnaissance du partenaire de sexe opposé (Roberts & al 2010 ; Stowers & al 2002 ; Dulac & Torello 2003) et l'induction d'un état d'excitation sexuelle (Moncho-Bogani & al 2004, 2005, 2002), par des connexions entre les récepteurs olfactifs et les neurones à GnRH (Yoon & al 2005 ; Boehm & al 2005), qui contrôlent les hormones sexuelles. Mais, une fois que le mâle et la femelle sont dans un état d'excitation – état neural favorable au déclenchement de différentes actions physiologiques ou motrices – quels sont les processus qui vont les amener à la copulation ? On peut envisager qu'il existerait des connaissances, des représentations ou des séquences motrices innées, spécifiques du coït vaginal. Mais aucune donnée actuelle ne permet de prouver ni même d'expliquer comment des phénomènes cognitifs aussi complexes que des connaissances ou des représentations spécifiques à la copulation peuvent être codés dans les cortex associatifs. Quant aux séquences motrices innées, les seules actuellement connues sont la lordose et l'intromission, qui permettent la réalisation de la partie finale de la copulation. En récapitulant, les processus innés connus expliquent l'excitation sexuelle des animaux, et, seulement si les animaux parviennent en contact génito-génital, les réflexes innés permettront le coït vaginal. Mais il manque la motivation spécifique à entrer en contact physique approprié au niveau des zones génitales. Néanmoins, il semblerait possible que cette motivation particulière soit acquise durant le développement, grâce en particulier aux processus de renforcement (Figure 1). En effet, la stimulation corporelle, en particulier au niveau des zones génitales, serait particulièrement renforçante. Les contacts corporels postnatals avec la mère et avec les autres nouveau-nés, et en particulier le léchage ano-génital (Moore 1992 ; Baum & al 1996 ; Ward 1992) ainsi que les jeux sexuels avec les autres congénères, et surtout l'investigation régulière phéromone-dépendante de la région anogénitale des pairs (Spevak & al 1973), pourraient développer graduellement une motivation sexuelle à rechercher des stimulations génitales. Cette motivation sexuelle acquise pourrait ensuite être fortement potentialisée à la puberté sous l'effet des hormones sexuelles, vraisemblablement par une action modulatrice de la testostérone sur les enzymes contrôlant la synthèse des neuromédiateurs impliqués dans les processus sexuels (Du & Hull 1999).

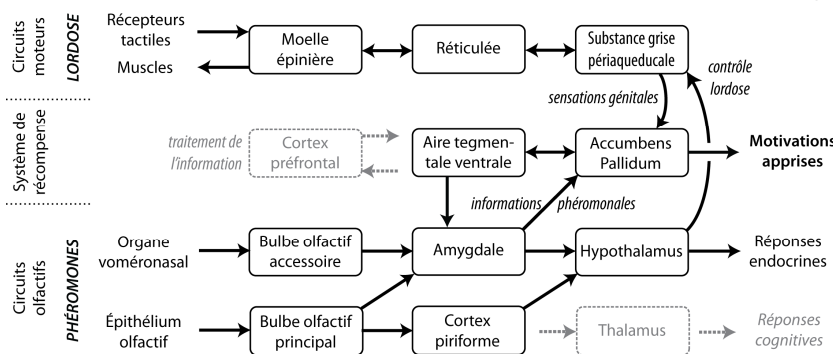


Figure 1 : Circuits permettant l'apprentissage de la motivation sexuelle.

Schéma simplifié des circuits cérébraux innés du comportement de reproduction, chez les rongeurs femelles (d'après Brennan & Zufall 2006 ; Pfaff & al 1994 ; Kringsbach & Berridge 2010). Les facteurs neurobiologiques les plus basiques à l'origine de l'apprentissage de la motivation sexuelle sont les circuits "précablés" qui transmettent les informations phéromonales sexuelles (Novejarque & al 2011 ; Wenkstern & al 1993 ; Lanuza & al 2008) et les sensations génitales (Cibrian-Llenderal & al 2010 ; Matsu-moto & al 2012) dans le système de récompense.

La capacité au positionnement génito-génital approprié des corps (la séquence de la monte chez les mammifères non-primates) ne serait 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 appren-

dre aucun élément du comportement de reproduction, de manière systématique le mâle est incapable de coïter (Gründel & 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 (Ward 1992 ; Gründel & Arnold 1969). 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 actuelles, c'est apparemment inexplicable. Par contre, cette capacité pourrait être apprise au cours des interactions corporelles et des jeux sexuels avec les congénères. Ces activités seraient fréquemment répétées en raison de leur caractère renforçant (Trezza & al 2011 ; Douglas 2004). Les premiers contacts corporels postnatals et plus particulièrement tous les types de contacts et d'explorations corporelles effectués au cours des jeux sociaux pourraient être à l'origine de la construction d'un "schéma corporel" de l'individu et des congénères. L'apprentissage d'un schéma corporel permettrait à l'animal de pouvoir réaliser des ajustements posturaux adaptés – dont le positionnement génito-génital – lors d'interactions corporelles spécifiques avec ses congénères (toiletage, agression, copulation ...).

De plus, au cours de toutes ces interactions corporelles, toutes celles en relation avec les régions génitales ou qui déclencheraient des réflexes sexuels pourraient ainsi amorcer des séquences sexuelles partielles (jeux sexuels), qui seraient progressivement intégrées dans des schémas moteurs plus globaux (Hard & Larsson 1971), initiant ainsi progressivement l'apprentissage d'un comportement de reproduction plus complet. Tous les apprentissages réalisés grâce à ces activités et ces stimulations corporelles se traduiraient concrètement par le développement des structures neurales impliquées dans le contrôle du comportement sexuel (amygdale médiale, noyau préoptique médian, noyaux moteurs médullaires ... ; Moore & al 1992 ; Baum & al 1995 ; Cooke & al 2000). Le contrôle que ces structures exercent sur le comportement de reproduction ne serait donc pas un contrôle inné, dépendant d'une organisation génétiquement ou hormonalement "programmée" de ces structures, mais un contrôle en grande partie acquis. De cette manière, l'interaction entre les facteurs environnementaux et les facteurs innés permet le développement structurel et fonctionnel du système nerveux, et le développement du circuit neural spécifique au comportement sexuel.

Ces données et ces analyses montrent clairement que même chez les mammifères les plus simples, le comportement de reproduction ne serait pas complètement inné (Wunsch & Brenot, 2004), et que tous les mammifères doivent au minimum, au cours de leur développement, apprendre la reconnaissance des congénères, la motivation à rechercher le contact physique génital, la socialisation sexuelle et la capacité au positionnement génito-génital approprié des corps, afin de pouvoir se reproduire.

En conclusion de toutes ces analyses, même si les données présentées ci-dessus ne permettent pas d'expliquer avec précision tous les détails de tous les apprentissages nécessaires à la réalisation du comportement de reproduction, il apparaît comme très probable que les capacités les plus cognitives nécessaires à la réalisation de ce comportement ne seraient pas innées, mais qu'elles seraient apprises grâce aux nombreuses interactions physiques et sociales ayant lieu au cours de la période du développement. De cette manière, à la puberté, tous les facteurs et processus nécessaires à la réalisation du comportement de reproduction seraient fonctionnels.

2.3. Émergence et dynamique du comportement de reproduction

En fonction de toutes les données présentées dans les sections précédentes, à partir d'une analyse des différents processus biologiques identifiés chez les mammifères inférieurs, quelle serait schématiquement la dynamique du comportement de reproduction chez un mammifère prototypique ?

Les hormones seraient un facteur majeur. Par rapport au comportement, elles auraient 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 GnRH, activerait le comportement sexuel durant la saison favorable à la reproduction (Aleandri & al 1996). Les hormones sexuelles initieraient le comportement de reproduction à la puberté (Sisk & Foster 2004), lèveraient les inhibitions toniques sur les réflexes sexuels, abaisseraient les seuils sensoriels (Gandelman 1983), déclencheraient la synthèse et la libération des phéromones sexuelles et potentialiseraient la motivation sexuelle. L'organisme est ainsi prêt pour effectuer les séquences comportementales aboutissant à la fécondation.

Puis, lors de ce qui est généralement appelé la phase motivationnelle, lorsque les animaux sexuellement naïfs seraient en présence, les phéromones qui sont spécifiques au sexe, c'est-à-dire libérées uniquement par le partenaire du sexe opposé, seraient les principaux signaux primaires qui permettraient le déclenchement de la motivation sexuelle hétérosexuelle (Moncho-Bogani 2005) et la discrimination hétérosexuelle du partenaire sexuel de sexe opposé (Roberts & al 2010 ; Stowers & al 2002 ; Dulac & Torello 2003).

La socialisation sexuelle, la motivation sexuelle à rechercher le contact physique génital et la capacité au positionnement génito-génital approprié des corps, capacités vraisemblablement apprises au cours du développement, permettraient aux animaux d'interagir de manière adaptée, d'entrer en contact physique, et de positionner correctement leur corps.

Enfin, lors de la phase consommatoire, lorsque les animaux sont en contact physique, les stimuli corporels provoqués par chaque action constitueraient les stimuli déclencheurs de l'action réflexe suivante (Balthazar & Fabre-Nys 2001) : monte, lordose (Pfaff & al 1994), intromission et poussées pelviennes (Meisel & Sachs 1994), éjaculation (Allard & al 2005) et libération de l'ovule (Spies & al 1997).

Une fois que l'animal naît a réalisé un premier comportement sexuel, et au fur et à mesure de l'accroissement de son expérience sexuelle et des apprentissages concomitants (Woodson 2002), les différentes séquences motrices seront exécutées plus efficacement, d'autres signaux (visuels, auditifs, gustatifs, etc.) pourront devenir sexuels par conditionnement (Pfau & al 2012 & 2001), et le comportement de reproduction pourra être effectué malgré l'absence de certains signaux cruciaux pour l'animal sexuellement naïf (Meredith 1991 ; Balthazar & Fabre-Nys, 2001).

On observe ainsi que le comportement de reproduction émergerait 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.

À noter que pour un observateur extérieur, le comportement de reproduction peut apparaître comme instinctuel, dans la mesure où les apprentissages, tels ceux induits par le léchage ano-génital, ne sont pas apparents, ne sont pas directement liés à la reproduction ou ne sont pas considérés comme "sexuels".

À noter également que le modèle ci-dessus est un modèle prototypique et général, qui met en évidence surtout les principaux facteurs. Mais des variations mineures existent d'une espèce à l'autre : l'inhibition saisonnière peut ne pas exister, certains processus (réflexes, renforcement, potentialisation des neurotransmetteurs ...) ne sont pas sous contrôle hormonal (Park & Rissman 2007), la masculinisation ou la féminisation peut se produire (Aron 1996), la distribution dans le cerveau des récepteurs ocytocinergiques peut varier (Insel & Shapiro 1992), etc. Ces variations neurobiologiques du modèle général expliquent les variations comportementales observées chez les mammifères inférieurs : parfois un comportement sexuel continu durant toute l'année, quelques activités homosexuelles, ou bien une sexualité monogame ou polygame, etc.

2.4. Concept d' "Instinct partiel"

L'étude ci-dessus des facteurs innés et acquis à l'origine du comportement de reproduction suggère qu'il n'existerait pas d'instinct, c'est-à-dire une programmation centrale innée des différentes séquences motrices nécessaires à la réalisation de ce comportement. Il existerait plutôt une possibilité de coordination de différents modules fonctionnels, innés mais élémentaires. Cette coordination permet, après quelques apprentissages indispensables, l'émergence d'un comportement de reproduction.

Ces caractéristiques particulières nous 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

contacts corporels, les stimuli sensoriels, les interactions mère-enfant ...), 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.

Ce modèle archétypique du comportement de reproduction, présenté dans les sections précédentes, avec ses facteurs primordiaux innés et ses apprentissages développementaux, existe-t-il chez tous les mammifères et en particulier chez l'Homme ?

3. Évolution du comportement de reproduction

En étudiant les modifications de l'organisation du système nerveux des différentes espèces de mammifères au cours de l'évolution, on remarque d'importants changements structurels et fonctionnels qui influencent directement les facteurs primordiaux innés du comportement de reproduction.

Les principales modifications, des rongeurs à l'Homme, sont les suivantes :

- Un important développement du prosencéphale.
- Une détérioration fonctionnelle des systèmes olfactifs.
- Les activités sexuelles sont dissociées des cycles hormonaux.

L'important développement du néocortex, siège des fonctions cognitives, induit une augmentation de l'importance des facteurs cognitifs dans le comportement de reproduction. Apparemment, plus le néocortex est développé dans une espèce donnée, plus on observe de variations et d'adaptations comportementales dues aux capacités d'analyse du contexte et de prise en compte de l'expérience individuelle. Chez l'Homme, le cortex, qui s'est développé jusqu'à constituer les trois quarts du cerveau, serait le support ayant permis l'émergence de la culture et de son influence déterminante sur la sexualité humaine.

L'altération du système voméronasal chez les primates de l'Ancien Monde (Zhang & Webb 2003) et l'altération d'environ 90 % des gènes des récepteurs aux phéromones (Nei & al 2008) provoquent la dysfonction ou la disparition des fonctions assurées par les phéromones (Swaney & Keverne 2009). On observe en particulier l'altération de la capacité de reconnaissance du partenaire reproducteur du sexe opposé. En effet, quand l'organe voméronasal n'est pas fonctionnel, le comportement sexuel devient bisexuel (Stowers & al 2002 ; Dulac & Torello 2003 ; mais voir Pankevich & al 2004 ; puis voir Kimchi & al 2007). De plus, bien que des phéromones puissent encore être perçues au niveau du système olfactif principal (Liberles & Buck 2006 ; Savic & Berglund 2010 ; Savic & al 2009), on observe que leurs effets résiduels, en particulier comportementaux, sont faibles chez l'être humain (Havlicek & al 2010 ; Winman 2004 ; Foidart & al 1994).

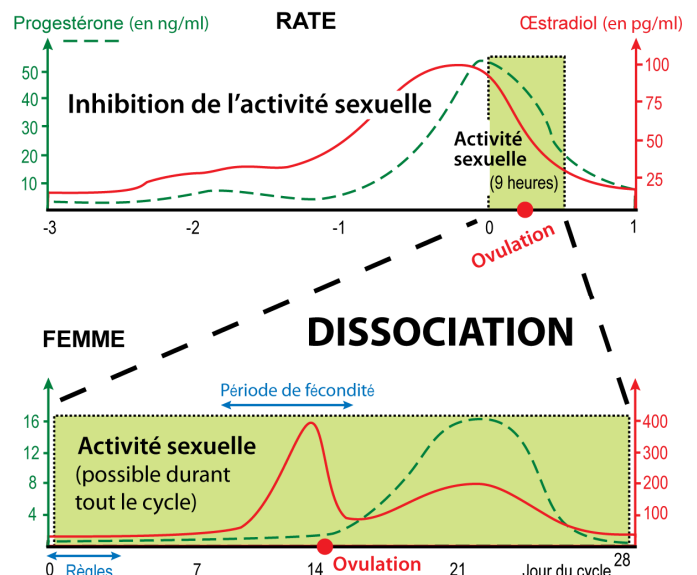


Figure 2 : Les activités sexuelles humaines sont dissociées des cycles hormonaux

Quant aux facteurs hormonaux, qui jouent un rôle majeur dans le contrôle du comportement de reproduction, on remarque que les activités sexuelles humaines deviennent dissociées des cycles hormonaux (Figure 2). Le contrôle saisonnier a quasiment disparu : l'activité sexuelle perdure tout au long de l'année et on n'observe, seulement dans les pays nordiques, qu'un effet mineur des saisons sur le comportement de reproduction (Aleandri & al 1996 ; Pandi-Perumal & al 2006). Le contrôle œstral est affaibli : la femme peut avoir

des activités sexuelles tout au long de son cycle, même si on observe encore un effet hormonal dans la période de fécondité (Brown & al 2010 ; Foster & Roenneberg 2008). Les hormones pubertaires ne sont plus déterminantes dans l'initiation du comportement sexuel : tant chez les chimpanzés (Hashimoto 1997 ; De Waal 1990) que chez l'Homme (Malinowski 1930 ; Suggs 1966 ; Ford & Beach 1965 ; Marshall & Suggs 1971 ; Henry & Henry 1974 ; Diamond 2004 ; Martinson 1994), si le contexte le permet, les activités sexuelles débloquent dès les premières années de la vie. Enfin, le réflexe neuroendocrinien d'ovulation provoqué par le coït n'est plus fonctionnel chez de nombreuses espèces de mammifères, dont les primates.

Il ne reste donc, chez les hominidés et chez l'Homme, que les facteurs primordiaux innés à l'origine de la dernière partie du comportement de reproduction : les réflexes sexuels (érection, lubrification, intromission, poussées pelviennes, éjaculation), qui permettent la réalisation de la copulation. Et il reste également les processus de renforcement, associés à la peau poilue et aux zones érogènes, qui sont à l'origine de la répétition des activités de stimulation du corps et surtout des zones génitales (Agmo 2007). Mais surtout, chez l'être humain, les renforcements sexuels et les réflexes sexuels sont actifs durant toute l'année et peuvent avoir lieu dans de nombreuses situations sans rapport avec la reproduction (masturbation par exemple).

Ce qui est remarquable, c'est qu'en raison de tous ces changements, la dynamique du comportement sexuel a été modifiée. L'exemple le plus notable est celui de la femelle : la séquence motrice réflexe et innée des mammifères inférieurs, la lordose, absolument cruciale à la réalisation de la copulation, contrôlée par les hormones sexuelles et régulée par les phéromones du mâle, n'a plus aucune influence sur les activités sexuelles humaines. Lors des stimuli sexuels, les processus neurobiologiques de la femme ne déclenchent pas l'immobilisation du corps et la position de lordose, mais la recherche des renforcements érotiques, au moyen de la stimulation des zones érogènes. L'activité sexuelle n'est plus centrée sur la copulation mais sur la recherche des plaisirs érotiques (Wunsch 2007, 2010)

Quelles règles générales concernant l'évolution du comportement de reproduction des mammifères peut-on déduire de toutes ces observations ?

Il apparaît que les différents facteurs primordiaux sont relativement indépendants les uns des autres et peuvent être modifiés ou disparaître, sans obligatoirement compromettre la reproduction. Dans ces cas, on observe que le comportement de reproduction se développe en fonction des caractéristiques des facteurs qui sont encore existants. Si le contrôle saisonnier s'affaiblit, le comportement s'exprime en continu mais avec des variations saisonnières de fréquence ; si la discrimination hétérosexuelle du partenaire approprié disparaît, le comportement devient bisexuel (Dulac & Torello 2003) ; etc. Apparemment, quelles que soient les modifications provoquées par l'évolution dans une espèce, tant qu'un comportement aboutissant au coït vaginal fécondant peut se développer à partir des caractéristiques modifiées des facteurs primordiaux, cette espèce peut survivre et se reproduire.

En conclusion, l'évolution du comportement de reproduction mammalien dépendrait des modifications ou des altérations que l'évolution de la structure du système nerveux provoque sur les différents facteurs primordiaux. Pour chaque espèce, les caractéristiques basiques du comportement de reproduction dépendraient des caractéristiques des facteurs primordiaux qui existent encore dans cette espèce.

Quelles caractéristiques du comportement de reproduction des primates peut-on déduire de ces tendances de l'évolution ?

En synthèse, chez les primates et surtout chez l'Homme, les facteurs primordiaux hormonaux et phéromonaux deviennent secondaires, la plupart des réflexes copulatoires sont conservés, et ce serait des facteurs cognitifs et de récompenses érotiques qui seraient à l'origine de la partie initiale (motivation, orientation) du comportement de reproduction.

Par exemple, les chimpanzés *pan paniscus* (Bonobos) ont de nombreuses activités sexuelles non reproductives et bisexuelles. Le frottement genito-génital entre deux femelles, lors d'étreintes en face à face, est un bon exemple de répétition des activités de stimulation du corps. Cette activité homosexuelle, fréquente (plusieurs fois par jour), existe chez les femelles de tous âges, et représente environ un tiers de toutes les activités sexuelles (homo- et hétérosexuelles). Le clitoris du bonobo est proéminent et bien développé ; durant l'excitation sexuelle, il double de taille. De manière remarquable, la pénétration clitoridienne a parfois été observée entre deux femelles lors des frottements genito-génitaux. Au moment de l'insertion, la femelle souvent modifie le mouvement de frottement latéral, habituel, pour des poussées verticales de pénétration. Contrairement aux poussées verticales, le mouvement habituel de frottement latéral n'est pas une activité motrice innée. De plus, les expressions faciales, les vocalisations et l'engorgement génital indiquent que les femelles ressentent un plaisir intense – et probablement un orgasme – durant ces interactions homosexuelles (Bagemihl 2000).

Il apparaît ainsi qu'obtenir des récompenses érotiques semble être un facteur important des activités sexuelles des Bonobos.

Ces évolutions importantes des principaux facteurs comportementaux devraient avoir un impact majeur sur le comportement de reproduction humain. D'où, en tenant compte de toutes ces analyses, et à partir de ces facteurs modifiés par l'évolution, quels seraient alors le développement et la dynamique du comportement de reproduction de l'Homme ?

4. Modèle comportemental chez les primates et l'Homme

En particulier, est-il possible chez les primates que les processus de renforcement à eux seuls soient suffisants pour initier le développement d'un comportement permettant la reproduction ? Et dans l'affirmative, quelle serait alors la dynamique de ce comportement ?

Actuellement, on connaît au moins deux systèmes somatosensoriels associés aux processus de renforcement. Le premier, apparemment le plus général, est un système localisé dans la peau poilue du corps et vraisemblablement constitué par des fibres à conduction lente et non myélinisées provenant du plexus de la racine des poils. Il répond au tact léger et se projette dans les régions limbiques et le système de récompense (McCabe & al 2008 ; Olausson & al 2002), ce qui l'impliquerait fonctionnellement dans les réponses émotionnelles provoquées par les contacts physiques agréables (Olausson & al 2010 ; Wessberg & al 2003). Il serait responsable de la recherche du contact physique et expliquerait peut-être la raison pour laquelle les primates sont des animaux de contact (Morrison & al 2010). Le second système, plus spécifique, est les zones érogènes. Ces zones sont constituées par du tissu muco-cutané, qui est un tissu de transition entre la peau externe et les muqueuses internes. Cette peau particulière est caractérisée par une moindre épaisseur du derme et les structures neurales sensibles sont plus proches de l'épiderme que dans les autres types de peau (glabre ou poilue). Les zones érogènes constituées de tissu muco-cutané sont le pénis/clitoris, le prépuce, la partie externe de la vulve, la peau périnéale, les mamelons et les lèvres (Winkelman 1959). Les zones les plus érogènes seraient également densément innervées et auraient une forte capacité à stimuler l'excitation et l'éveil cortical (Schobert & al 2011). Par ailleurs, l'importante érogénéité des zones érogènes génitales a été mise en évidence par les travaux de Masters & Johnson (1980) : à partir de l'observation et de la mesure de différents paramètres anatomiques et physiologiques, au cours de plus de 10.000 cycles de réponse sexuelle auprès de 694 hommes et femmes, ils ont montré que le pénis et le clitoris étaient les principales régions sources du plaisir sexuel.

Théoriquement, après la survenue de premières stimulations initiatrices, ces deux systèmes somatosensoriels devraient induire la recherche et la répétition de contacts physiques hédoniques et érotiques. On observe que ces premières stimulations initiatrices peuvent être très diverses, et qu'elles peuvent provenir, dans un premier temps, des soins parentaux (tétée, toiletteage, affection physique...), puis, dans un second temps, des jeux physiques ou sexuels avec les pairs, d'une initiation par un partenaire plus expérimenté, ou de la masturbation (Constantine & Martinson 1981 ; Martinson 1994). Tout particulièrement, l'auto-stimulation des organes génitaux, surtout manuelle du fait de la disposition anatomique des membres antérieurs qui est particulièrement propice à cette activité, pourrait être dès la période fœtale à l'origine des premières stimulations érotiques : en effet, avant la naissance on observe grâce à l'échographie de l'érection (Shirozu & al 1995), des stimulations de type masturbatoire (Meizner 1987 ; Broussin & Brenot 1995) et peut-être de l'orgasme (Giorgi & Siccardi 1996 ; Broussin & Brenot 1996). En conclusion, il est tout à fait plausible qu'au cours de toutes ces expériences fœtales et infantiles, le sujet acquière et développe une motivation à rechercher des contacts physiques hédoniques, et apprend des séquences motrices permettant d'en obtenir.

Ainsi, grâce en partie à l'association fonctionnelle entre des systèmes somatosensoriels et les processus de renforcement, qui induisent la recherche et la répétition du contact physique, l'être humain peut apprendre au cours de son développement et des interactions avec ses congénères, la socialisation sexuelle, la motivation sexuelle à rechercher le contact physique génital, et la capacité au positionnement génito-génital approprié des corps.

Ce modèle n'est pas incompatible avec un effet concomitant, mais plus faible, des hormones ou éventuellement des phéromones. Par exemple, les hormones pubertaires devraient, entre autres, augmenter à l'adolescence la fréquence des activités sexuelles et les phéromones pourraient augmenter la part hétérosexuelle de ces activités. Quant aux facteurs cognitifs, ils moduleaient le développement du comportement sexuel en fonction des expériences vécues, et surtout par l'intermédiaire de systèmes de valeurs, de croyances, d'interdits ou d'obligations (interdits de la masturbation ou de l'homosexualité, valorisation de la virginité, obligation de la chasteté, etc.).

L'ensemble de ces données nous a amené à élaborer un modèle de l'apprentissage d'un comportement sexuel particulier, spécifique aux primates hominoïdes, qui ne serait plus un "comportement de reproduction", mais qui néanmoins permettrait indirectement la reproduction nécessaire à la survie de l'espèce. L'hypothèse cruciale est que l'acquisition du comportement permettant la reproduction dépendrait – principalement mais indirectement – de l'activation des processus de renforcement, provoquée par la stimulation des zones érogènes génitales. Exprimé autrement, c'est principalement l'existence de zones érogènes et surtout l'intense érogénéité du pénis, du clitoris et du vagin qui provoquerait la découverte puis la répétition de différentes séquences motrices de stimulation du corps et des organes génitaux, dont la séquence du coït vaginal.

Les processus de renforcements, les zones érogènes ainsi que l'intense érogénéité et la complémentarité anatomique du pénis et du vagin, semblent être à l'origine de deux phénomènes singuliers : 1) l'émergence d'une dynamique comportementale particulière : le comportement érotique, et 2) l'apprentissage d'une séquence motrice spécifique : le coït vaginal (Figure 3).

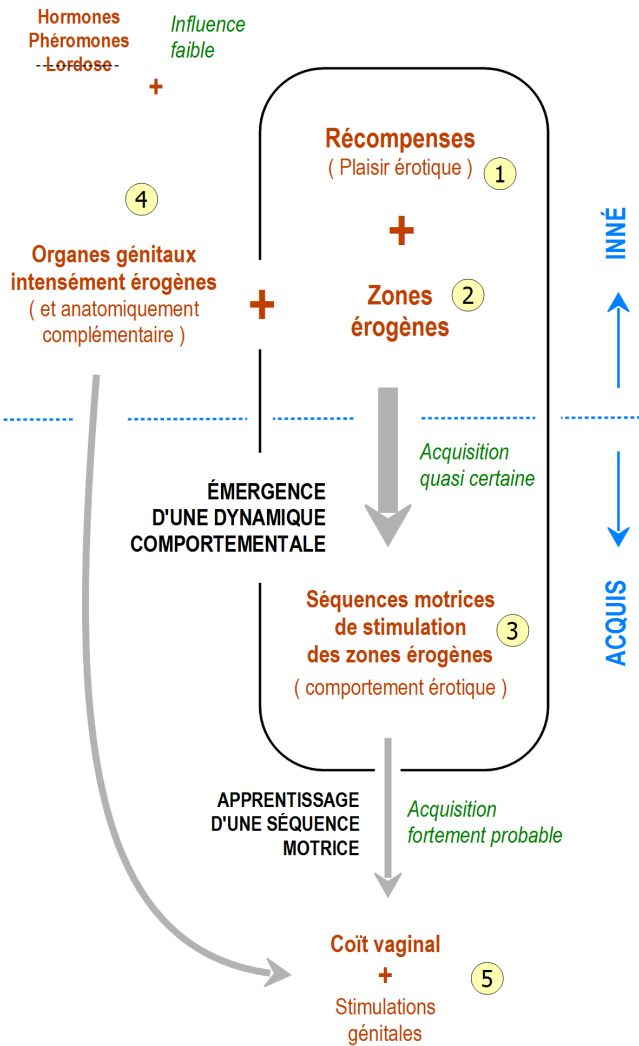


Figure 3 : Acquisition d'un comportement permettant la reproduction

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

L'existence de ces zones érogènes et des processus de renforcement implique une très forte probabilité que chaque sujet, au cours de son développement et de l'interaction avec les autres – peut importe leur genre – découvrirait les zones érogènes, et, par l'intermédiaire des processus de renforcements, apprendrait à répéter la stimulation de ces zones érogènes. Les activités érotiques seraient ainsi graduellement acquises au cours du développement, en quelques mois ou en plusieurs années, en fonction des apprentissages, de la quantité et de la qualité des expériences érotiques.

Apprentissage d'une séquence motrice spécifique : le coït vaginal. Durant le comportement érotique, au cours de la recherche de plaisirs physiques, l'existence d'organes génitaux complémentaires (pénis et vagin) ayant des zones hautement érogènes [4] serait une particularité qui induirait une forte probabilité que le coït vaginal devienne une des pratiques érotiques préférées [5] (voir Figure 3, parties [4] et [5]).

Le fait que la stimulation des organes génitaux est généralement susceptible de provoquer un plaisir érotique très intense, dont l'orgasme, serait un des principaux facteurs facilitant l'acquisition et la répétition du coït vaginal. Cette caractéristique ferait que les activités érotiques seraient principalement centrées sur les organes génitaux, augmentant ainsi la probabilité de découverte de différentes activités génitales, dont le coït vaginal. De plus, la curiosité, la recherche de la nouveauté et les capacités cognitives seraient également des facteurs augmentant la probabilité de découverte de cette séquence. La séquence du coït vaginal serait ainsi acquise au cours du développement et de la diversification des activités de stimulations des zones érogènes.

À noter que dans ce modèle, si le coït vaginal fécondant est pratiqué, ce n'est pas parce que cette activité est "prévue" par une organisation structurelle et fonctionnelle spécifique, mais parce que, malgré les aléas de l'évolution et des modifications des facteurs primordiaux, cette activité est (heureusement) une des activités érotiques qui procurent le plus de plaisir.

Nous allons présenter dans la section suivante des données éthologiques, cliniques et expérimentales qui apparemment corroborent ce modèle comportemental.

5. Éléments de corroboration

La vérification expérimentale exhaustive et pluridisciplinaire de ce modèle comportemental dépasse largement le cadre de cet article. Pour cette raison, nous n'allons présenter que les principales données animales et humaines qui permettent d'évaluer ce modèle.

Principalement, l'ouvrage récent d'Anders Agmo : *Functional and Dysfunctional Sexual Behavior* (2007), présente des analyses d'un très grand nombre de données expérimentales qui démontrent l'importance majeure des renforcements dans l'apprentissage des activités sexuelles humaines. Les analyses d'Agmo corroborent ainsi, dans notre modèle comportemental, l'importance des renforcements.

Pour tester notre modèle comportemental, nous avons dans un premier temps recherché dans les connaissances éthologiques, ethnologiques et cliniques des données déjà existantes qui corroborent ou qui réfutent le modèle. Notre hypothèse neurobiologique de la prépondérance fonctionnelle du système "renforcement / zones érogènes" devrait induire un comportement de stimulation du corps, et non un comportement de reproduction centré sur le coït vaginal. Les observations écologiques ou médicales corroborent-elles cette prévision comportementale ?

5.1. Données animales

Pour les données éthologiques, nous nous limiterons au chimpanzé *pan paniscus* (Bonobos), qui est l'espèce animale la plus proche de l'Homme tant au niveau génétique et hormonal (Figure 4 – Furuichi, 2011) que cognitif et comportemental. C'est l'espèce animale la plus corticalisée, donc la plus adaptée pour tester l'hypothèse, mais, au contraire de l'Homme, on peut difficilement invalider les observations comportementales au motif que sa sexualité pourrait être "dénaturée" par l'influence culturelle.

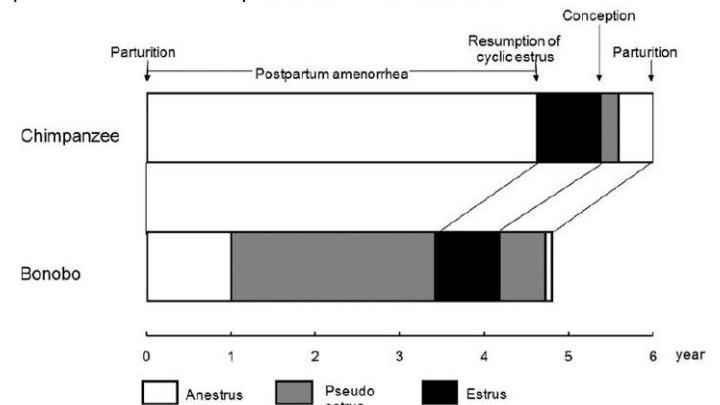


Figure 4 : Œstrus et pseudo-œstrus chez les femelles chimpanzés et bonobos. Contrairement aux chimpanzés, les femelles bonobos sont réceptives durant presque tout le cycle ovarien et durant les années de maternage.

En résumant l'essentiel, la sexualité des Bonobos captifs ou sauvages est continue tout au long de l'année et débute vers l'âge d'un an, soit bien avant la puberté. Ces activités prépubères représentent presque 1/4 de la totalité des activités sexuelles, les activités des adolescents représentent environ la moitié, et celle des adultes un peu plus du quart. Les activités sexuelles sont bisexuelles (environ 40-50% d'activités homosexuelles et 50-60% hétérosexuelles, mais jamais d'homosexualité ou d'hétérosexualité exclusive), et on observe beaucoup d'activités non reproductives : masturbation, utilisation d'objets, masturbation réciproque, frottement génito-génital, baiser, activités oro-génitales, en groupe, etc. On remarque que ces activités non reproductives représentent environ les 3/4 de toutes les activités sexuelles (Hashimoto 1997 ; De Waal 1992, 1990 ; Bagemihl 2000).

En conclusion, on observe que la sexualité des Bonobos consiste en diverses activités de stimulation du corps et des zones érogènes, et non en un comportement de reproduction centré sur le coït vaginal. Ces observations corroborent donc l'hypothèse de la prépondérance fonctionnelle du système "renforcement / zones érogènes" dans la sexualité des primates hominoïdes.

De plus, la sexualité des Bonobos démontre que l'évolution du comportement de reproduction prototypique en un comportement de stimulation du corps n'empêche nullement la reproduction et la survie de l'espèce.

5.2. Données humaines

Cette dynamique comportementale de stimulation du corps par des partenaires – quel que soit leur genre –, prévue par le modèle comportemental, est fort différente d'un comportement de reproduction uniquement focalisé sur le coït vaginal, et est conforme aux observations de l'activité sexuelle humaine. Ces descriptions peuvent être trouvées dans la littérature sexologique (Langis & Germain 2010 ; LeVay & Baldwin 2009), dans des manuels de sexualité (Comfort 1992 ; Remes 2004) ou dans les grands classiques de la littérature érotique (par exemple le *Kāma sūtra* de Vatsyana). Ces données suggèrent, tant autrefois qu'aujourd'hui, que les activités sexuelles humaines consistent essentiellement en la stimulation érotique des corps.

De plus, les données cliniques provenant de la pathologie du spina bifida sont très intéressantes pour corroborer, voire valider le modèle comportemental. Le spina-bifida se caractérise principalement par une malformation vertébrale, entraînant l'écrasement de la moelle épinière entre des vertèbres ou par le liquide céphalo-rachidien. Dans certains cas l'atteinte neurologique provoque une absence de la sensibilité de la région génitale. À la différence des sections médullaires accidentelles, ces personnes atteintes n'ont jamais, au cours de leur vie, éprouvé de sensations génitales. On observe alors que les patients ne se masturbent pas et ne sont pas intéressés par ce type d'activité. De plus, l'orgasme génital est absent. Le coït vaginal, lorsque la pathologie n'a pas altéré les réflexes sexuels, n'est réalisé que de manière volontaire dans l'intention de procréer. On observe donc que l'activité érotique est absente des zones érogènes insensibles. Par contre, les patients perçoivent et recherchent des sensations de type érotique ('frissons ou sensations particulières' ; 'impression de bouffées de chaleur' ; para-orgasme) provoquées par la stimulation de la partie haute du corps (Soulier 2001 ; Labat & Mauduyt De La Grève 1996 ; Cass & al 1986). On observe donc que l'activité sexuelle s'organise autour des zones érogènes préservées ou nouvelles.

Ce qui est remarquable c'est qu'on observe une dissociation totale entre le comportement de reproduction inné (ou plutôt ce qu'il en reste chez l'Homme) et le comportement érotique acquis. L'activité érotique s'acquiert et se développe à partir des zones érogènes nouvelles ou préservées et n'a plus aucun rapport avec la reproduction, tandis que les réflexes sexuels qui permettent la réalisation innée des séquences finales de la copulation (érection, éjaculation...) existent toujours mais ne sont plus intégrés dans le comportement érotique.

6. Discussion

Que peut-on conclure de l'ensemble des données et des analyses présentes dans les paragraphes précédents ?

L'interprétation la plus plausible de toutes ces données est qu'en raison des transformations du système nerveux au cours de l'évolution, chez l'Homme, le comportement de reproduction prototypique des premiers mammifères n'existerait plus, mais serait remplacé par un comportement modifié dont le but est la stimulation du corps et des zones érogènes. La reproduction est néanmoins préservée, en raison de l'intense érogénéité du pénis/clitoris qui favorise les activités génitales, dont le coït vaginal indispensable à la fécondation.

Il serait même possible de parler de "comportement érotique", dans la mesure où les renforcements (perçus consciemment comme sensation de

plaisir érotique) agiraient comme un principe organisateur et structurant : au cours du temps et des expériences, on observe que les activités érotiques deviennent de plus en plus typiques, élaborées, identifiées, conscientes et délibérées. À la maturité, les schèmes mentaux et les activités motrices seraient organisés autour d'une finalité spécifique : l'obtention des sensations érotiques, dont, surtout, la jouissance orgasmique.

Par ailleurs, par rapport aux principales zones érogènes (génitale, anale, orale et pectorale chez la femme), une caractéristique remarquable est qu'elles sont constituées par du tissu muco-cutané et qu'elles correspondent aux orifices de l'organisme qui sont impliqués dans les entrées et les sorties de matières. Ces données suggéreraient l'existence d'un système somatosensoriel particulier et fondamental, à l'interface entre l'intérieur et l'extérieur de l'organisme. Ce système pourrait participer à l'émergence et à l'acquisition des comportements impliqués dans le contrôle des flux d'énergie et de matières (gamètes, nourriture, déchets), nécessaires au fonctionnement de l'organisme. Ces comportements cruciaux (excrétion, alimentation, allaitement, coït...) sont absolument nécessaires à la survie de l'individu et de l'espèce. Si des études complémentaires confirment l'existence de ce système fonctionnel (i.e. tissu muco-cutané associé aux processus de renforcement), la présence des zones érogènes primaires au niveau des principaux orifices de l'organisme aurait ainsi une signification fonctionnelle adaptative. Quant au comportement érotique, sa dynamique fonctionnelle serait précisée : ce comportement apparaîtrait, se développerait et s'organiserait en fonction de la recherche de stimulations optimales du tissu muco-cutané. La mise en évidence de cette dynamique permettrait de comprendre la raison pour laquelle les activités érotiques humaines se développent essentiellement autour des principaux orifices de l'organisme et n'ont pas de lien direct avec la reproduction.

Ce qui est également remarquable, c'est que ce comportement érotique ne semble pas être le résultat d'une optimisation progressive au cours de l'évolution. En effet, l'altération fonctionnelle du système voméronasal et l'affaiblissement des effets hormonaux et phéromonaux peuvent difficilement être interprétés comme étant des caractéristiques fonctionnelles qui optimisent le comportement de reproduction. Au contraire, il semblerait exister un véritable comportement de reproduction chez les rongeurs, relativement optimisé, mais dont certains facteurs d'optimisation (contrôle saisonnier, oestrus, reconnaissance du partenaire...) auraient été perdus ou affaiblis aux hasards de l'évolution des mammifères. Ce qui est également remarquable, c'est que chez l'Homme la fonction de reproduction ne semble pas être réalisée par une organisation biologique dont le but est la fécondation, mais la stimulation des zones érogènes. Ce qui signifie qu'une fonction fondamentale, absolument nécessaire à la survie de l'espèce, pourrait être réalisée indirectement par une organisation neurobiologique dont le but est différent.

Quelles principales objections peut-on opposer à ce modèle comportemental (Figure 3), basé sur l'hypothèse de la prépondérance fonctionnelle du système "renforcement / zones érogènes" ?

L'objection la plus intuitive est l'absence de bisexualité. En effet, le modèle comportemental implique l'existence d'une proportion importante d'activités bisexuelles. Or, on observe dans les sociétés occidentales actuelles une sexualité quasi hétérosexuelle, ce qui, *a priori*, réfute le modèle. Mais les données provenant des sociétés occidentales ne seraient pas représentatives de l'ensemble des caractéristiques et des comportements des êtres humains (Arnett 2008 ; Henrich & al 2010). Par contre, quand on prend en compte l'ensemble des données ethnologiques et ethnologiques, on observe que quasiment tous les primates ont des activités bisexuelles (Wallen & Parsons 1997 ; Bagemihl 2000), en particulier les chimpanzés *pan paniscus* (Bonobos – De Waal, 1992), que dans les sociétés sexuellement libérales les enfants et les adolescents ont des activités bisexuelles (Ford & Beach 1965 ; Henry & Henry 1974 ; Malinowski 1929 ; Diamond 2004), et qu'apparemment il existait dans toutes les sociétés anciennes de guerriers, avant l'avènement des religions actuelles qui sont peu favorables à la sexualité, des pratiques bisexuelles généralisées (Neill 2009 ; Sergent 1986). Toutes ces données suggèrent qu'il existe une tendance significative à la bisexualité chez l'être humain. De plus, il faut prendre en compte en Occident la grande valorisation culturelle du couple hétérosexuel, une très forte homophobie (Bagley & Tremblay 2000), le fait que les bisexuels sont souvent également rejetés par les homosexuels, que la bisexualité n'existe pas au niveau des pratiques et des valeurs culturelles (Rodriguez-Rust 2002), et qu'il est donc extrêmement difficile de vivre de manière bisexuelle (Evans 2003). Afin de comprendre l'effet majeur de la pression de conformité et du contexte culturel, on peut donner comme exemple les normes sociales vestimentaires. Bien qu'il n'existe pas de lois ou d'interdits formels et que les personnes sont *a priori* "libres", on observe que la quasi totalité des hommes ne portent jamais d'habits de femmes. Tous les hommes se conforment aux codes implicites de la masculinité (Connell 1993). Cet exemple, relativement

proche du domaine de la sexualité tout en ne dépendant d'aucun facteur biologique, permet de comprendre l'effet vraisemblablement déterminant de l'homophobie et de l'hétérocentrisme sur le comportement et les affects sexuels. Malgré tout cela, on observe quand même qu'entre un tiers et la moitié des personnes occidentales ont eu au moins une expérience bisexuelle (Kinsey 1948), mais que vraisemblablement la plupart des personnes, en raison de toutes les difficultés et pressions psychologiques exposées précédemment, se conforment aux pratiques et aux valeurs dominantes.

Une autre réfutation possible serait apparemment l'existence d'une orientation sexuelle innée, qui est suggérée surtout par des études d'imagerie cérébrale. L'androsténol active chez la femme hétérosexuelle la région du cerveau impliquée dans le traitement des phéromones (Savic & Berglund 2010). Quand il est exposé à des phéromones, le cerveau d'un homme homosexuel et le cerveau d'une femme hétérosexuelle montrent la même structure d'activation. Cette structure d'activation est différente de celle d'un homme hétérosexuel, suggérant que les hommes homosexuels ont anatomiquement et fonctionnellement une région d'encéphale "féminine" (LeVay 1991 ; Savic & al 2005 ; Berglund & al 2006, mais voir aussi Ciumas & al. 2009). Néanmoins, même si ces résultats – bien qu'ils ne permettent pas actuellement de savoir si chez les homosexuels ces caractéristiques fonctionnelles sont innées ou acquises – correspondent effectivement à une orientation sexuelle innée, cela ne réfute pas le modèle comportemental. En effet, ce modèle multifactoriel (Figure 3 & Figure 5) suppose uniquement la prépondérance des processus de renforcement érotique. Les effets résiduels des hormones et des phéromones existent, mais seraient plus faibles que les effets des récompenses érotiques.

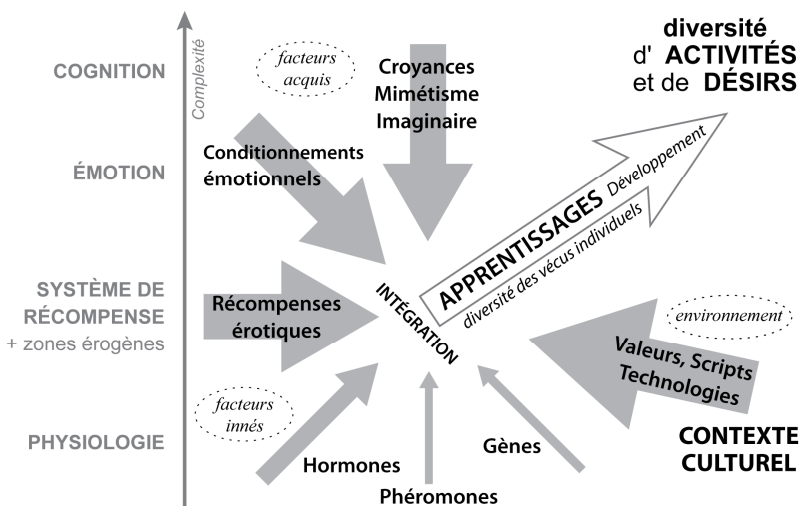


Figure 5 : Modélisation de la dynamique multifactorielle de la sexualité humaine

Enfin, la dernière principale objection serait qu'un tel comportement, dont la plupart des activités ne permettent pas la reproduction, ne serait pas adaptatif, et serait vraisemblablement éliminé au cours de l'évolution par les mécanismes de la sélection naturelle. Cependant, en fonction de l'existence de bizarreries et d'imperfections de structure et de fonction dans le monde vivant, il semblerait que l'effet majeur de la sélection naturelle ne serait pas l'optimisation mais plutôt l'élimination des organismes non viables. C'est-à-dire qu'il faudrait passer de l'idée que tout ce qui n'est pas optimisé est évolutivement impossible, à l'idée que tout ce qui survit – peu importe la manière – est possible (Jacob 1977). Les macaques (*macaca fuscata*) et surtout les chimpanzés bonobos (*pan paniscus*), dont la sexualité se caractérise également par un comportement bisexuel de stimulation des zones érogènes (De Waal 1992, 1990 ; Hashimoto 1997 ; Vasey & Duckworth 2006), semblent être de bons exemples qui montrent qu'un comportement érotique bisexuel, bien que non optimisé pour la fécondation, n'est nullement un obstacle à la reproduction et à la survie de l'espèce.

Bien évidemment, la validation scientifique d'un tel modèle comportemental ne peut se limiter à une analyse de la littérature. Des études complémentaires pluridisciplinaires sont nécessaires afin de confirmer ce modèle, et de préciser l'importance et le rôle respectif des trois facteurs qui semblent être déterminants dans le développement de la sexualité et de la sexualité humaine : les hormones sexuelles, les processus de renforcements et les processus cognitifs. Cette première étude permet de montrer que cette hypothèse de la prépondérance du système "processus de renforcement / zones érogènes" est plausible, et que l'étude des systèmes de récompense et du système somatosensoriel dans l'émergence et la dynamique des comportements humains est un axe de recherche à développer.

7. Conclusions

À l'issue de l'analyse des données phylogénétiques disponibles, il semblerait que les principaux facteurs biologiques innés (inhibition saisonnière du comportement sexuel, hormones sexuelles, phéromones sexuelles, renforcements, lordose, érection, poussées pelviennes, réflexe éjaculatoire, libération de l'ovule lors du coït...), à l'origine du comportement de reproduction des mammifères inférieurs, ont été modifiés au cours de l'évolution. Chez les mammifères les plus corticalisés, les facteurs hormonaux et phéromonaux seraient devenus secondaires tandis que le système de récompense et les facteurs émotionnels et cognitifs seraient devenus prépondérants. Apparemment, chez tous les mammifères, ce sont toujours les mêmes facteurs qui sont à l'origine du comportement de reproduction, mais, comme les caractéristiques et l'importance relative de ces facteurs ont été modifiées au cours de l'évolution, la dynamique comportementale serait différente.

Schématiquement, les résultats de cette étude suggèrent qu'il n'existerait pas d'"instincts" ou de "programmations" innés du comportement de reproduction, mais plutôt (et peut être pour tous les comportements) tout un ensemble de processus neurobiologiques, innés mais élémentaires, à l'origine uniquement de tendances globales et approximatives. Ces tendances, au cours du développement et de l'interaction avec l'environnement, permettraient l'apprentissage par essais et erreurs de comportements, non optimisés, mais relativement adaptés et appropriés à la survie de l'individu et de l'espèce.

Il semble, chez l'Homme, qu'il n'existe plus de comportement de reproduction inné, mais, en raison de relations spécifiques entre les processus de renforcement et les zones érogènes, il apparaîtrait un nouveau comportement dont le but semble être la stimulation du corps. Ce comportement, que nous qualifions de comportement érotique, induirait l'acquisition de différentes activités auto- hétéro- homo- et bisexuelles, dont, indirectement, la séquence cruciale du coït vaginal. Ainsi, la reproduction, pourtant fondamentale à la survie de l'espèce, ne serait paradoxalement chez l'Homme qu'une conséquence presque fortuite de la recherche des plaisirs physiques.

En conclusion, en l'absence de valeurs culturelles stigmatisant des activités sexuelles particulières (comme par exemple l'homophobie ou l'abstinence pré-nuptiale), il semble que la tendance innée à rechercher des stimulations des zones érogènes par des partenaires, comme observé chez les bonobos, serait le facteur primordial à l'origine de l'apprentissage d'une sexualité diversifiée.

Même si actuellement certains facteurs sont encore mal connus, il est probable que les désirs et les activités sexuelles, propres à chaque personne, résultent de l'interaction et de l'intégration du vécu individuel singulier avec les différents facteurs biologiques, développementaux et culturels (Figure 5).

Références

- Agmo Anders : Functional and dysfunctional sexual behavior : a synthesis of neuroscience and comparative psychology • Elsevier 2007
- Aleandri V., Spina V., Morini A. The pineal gland and reproduction. Hum. Reprod. Update., 2(3):225-235, 1996
- Allard J., Truitt W.A., McKenna K.E., Coolen L.M. Spinal cord control of ejaculation. World J. Urol., 23(2):119-126, 2005
- 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
- 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
- Balthazard 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
- Bateson P.P. , Rose S.P. , Horn G. Imprinting: lasting effects on uracil incorporation into chick brain • Science, 181(99):576-578, 1973
- 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
- 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
- Boehm U., Zou Z., Buck L.B. Feedback loops link odor and pheromone signaling with reproduction. Cell, 123(4):683-695, 2005

- Breedlove S.M., Rosenzweig M.R., Watson N.V. *Biological Psychology*. An introduction to behavioral, cognitive, and clinical neuroscience. Sinauer Associates, Fifth edition, 2007
- Brennan P.A., Zufall F. Pheromonal communication in vertebrates. *Nature*, 444(7117):308-315, 2006
- Broussin B., Brenot P. Orgasme in utero ? *Sexologies*, 21(5):15-16, 1996
- Broussin B., Brenot P. Existe-t-il une sexualité du fœtus ? Fertilité, contraception, sexualité, Nov, 23/11:696-698, 1995
- Brown S.G., Calibuso M.J., 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
- Caggiula A.R., Hoebel B.G. "Copulation-reward site" in the posterior hypothalamus. *Science*, 153(741):1284-1285, 1966
- Cass A.S., Bloom B.A., Luxenberg M. Sexual function in adults with myelomeningocele. *The Journal of Urology*, 136:425-426, 1986
- Chilton J. K. Molecular mechanisms of axon guidance. *Dev. Biol.*, 292(1):13-24, 2006
- Cibrian-Llenderal T., Tecamachaltzi-Silvaran M., Pfaus J.G. & al. 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
- Comfort A. *Les joies du sexe*. Arthaud, 1992
- 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
- Cooke B.M., Chohanadisai W., Breedlove S.M. Post-weaning social isolation of male rats reduces the volume of the medial amygdala and leads to deficits in adult sexual behavior. *Behavioural Brain Research*, 117(1-2):107-113, 2000
- Coolen L.M. Neural control of ejaculation. *J. Comp Neurol.*, 493(1):39-45, 2005
- De Waal F. *De la réconciliation chez les primates* • Flammarion 1992
- De Waal F. *Sociosexual behavior used for tension regulation in all age and sex combinations among Bonobos* • Springer-Ferlag, 1990
- Descoins C. *Phéromones*. Encyclopaedia Universalis, DVD-ROM 15.0, 2010
- Diamond M. Sexual behavior in pre contact Hawaii : a sexological ethnography. *Re vista Española del Pacífico*, 16:37-58, 2004
- 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
- Du J., Hull E.M. Effects of testosterone on neuronal nitric oxide synthase and tyrosine hydroxylase. *Brain Research*, 836(1-2):90-98, 1999
- Dulac C., Torello A.T. Molecular detection of pheromone signals in mammals: from genes to behaviour. *Nat. Rev. Neurosci.*, 4(7):551-562, 2003
- Evans T. Bisexuality : negotiating lives between two cultures. *Journal of bisexuality*, 3(2):91-108, 2003
- Fiske B. The sexual brain. *Nature Neuroscience*, 7(10):1029-1054, 2004
- Foidart A., Legros J.J., Balthazard J. Les phéromones humaines : vestige animal ou réalité non reconnue. *Revue médicale de Liège*, 49(12):662-680, 1994
- Ford C.S., Beach F.A. *Patterns of sexual behavior*. Methuen & Co, London, 1965
- Foster R.G., Roenneberg T. Human responses to the geophysical daily, annual and lunar cycles. *Curr. Biol.*, 18(17):R784-R794, 2008
- Furuichi T. Female contributions to the peaceful nature of bonobo society. *Evolutionary Anthropology*, 20(4):131-142, 2011
- Gandelman R. Gonadal hormone and sensory function. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 7:1-18, 1983
- Gazzaniga M.S., Ivry R.B., Mangun G.R. *Cognitive neuroscience. The biology of the mind*. W.W. Norton & Company, 2e edition, 2002
- 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. Neurophysiology of erection and ejaculation. *J. Sex Med.*, 8 Suppl 4:310-315, 2011
- 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
- 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
- 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
- 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
- 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
- Heinroth O. *Beitrag zur Biologie, insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden*. Verhandlungen des internationale Ornithologenkongresses, Berlin, 1911
- Henrich J., Heine S.J., Norenzayan A. The weirdest people in the world? *Behav. Brain Sci.*, 33(2-3):61-83, 2010
- Henry J., Henry Z. *Doll play of Pilaga indian children*. First Vintage Books Edition, 1974
- 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
- Insel T.R., Shapiro L.E. Oxytocin receptor distribution reflects social organization in monogamous and polygamous voles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89(13):5981-5985, 1992
- Jacob F. *Evolution and tinkering*. *Science*, 196:1161-1166, 1977
- 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
- Kimchi T., Xu J., Dulac C. A functional circuit underlying male sexual behaviour in the female mouse brain. *Nature*, 448(7157):1009-1014, 2007
- Kinsey A.C., Pomeroy W.B., Martin C.E. *Sexual behavior in the human male*. W.B. Saunders, 1948
- 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
- Kringelbach M.L., Berridge K.C. *Pleasures of the brain*. Oxford University Press, 2010
- 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
- Langis P., Germain B. *La sexualité humaine*. De Boeck, 2010
- Lanuza E., Novejarque A., Martinez-Ricos J., Martinez-Hernandez J., & al. Sexual pheromones and the evolution of the reward system of the brain: the chemosensory function of the amygdala. *Brain Research Bulletin*, 75(2-4):460-466, 2008
- LeVay S., Baldwin J. *Human Sexuality*. Sinauer Associates, 3e edition, 2009
- LeVay S. A difference in hypothalamic structure between heterosexual and homosexual men. *Science*, 253(5023):1034-1037, 1991
- Liberles S.D., Buck L.B. A second class of chemosensory receptors in the olfactory epithelium. *Nature*, 442(7103):645-650, 2006
- Lorenz K. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Ornithol.*, 83:137-213, 1935
- 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
- Malinowski B. *La vie sexuelle des sauvages du nord-ouest de la mélanésie*. Petite bibliothèque Payot, 1930, réédition, 1970
- Marshall D.S., Suggs R.C. *Human sexual behavior: Variations in the ethnographic spectrum*. Basic Books, 1971
- Martinson F.M. *The sexual life of children*. Bergin & Garvey, 1994
- Masters W.H., Johnson V.E. *Human sexual response*. Bantam Books, 1980
- Matsumoto J., Urakawa S., Hori E., de Araujo M.F., Sakuma Y., Ono T., Nishijo H. Neuronal responses in the nucleus accumbens shell during sexual behavior in male rats. *The Journal of Neuroscience*, 32(5):1672-1686, 2012
- 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

- Meredith M. Sensory processing in the main and accessory olfactory systems : comparisons and contrasts. *Journal of steroid biochemistry and molecular biology*, 39/4B:601-614, 1991
- 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., Lanuza E., Lorente M.J., Martinez-Garcia F. Attraction to male pheromones and sexual behaviour show different regulatory mechanisms in female mice. *Physiology & Behavior*, 81(3):427-434, 2004
- 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
- Moore C.L. The role of maternal stimulation in the development of sexual behavior and its neural basis. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 662:160-177, 1992
- More L. Mouse major urinary proteins trigger ovulation via the vomeronasal organ. *Chem. Senses*, 31(5):393-401, 2006
- Morris D. Intimate behavior. Londres, 1971 et Paris, Grasset, 1972
- Morrison I., Loken L.S., Olausson H. The skin as a social organ. *Exp. Brain Res.*, 204(3):305-314, 2010
- Nei M., Niimura Y., Nozawa M. The evolution of animal chemosensory receptor gene repertoires: roles of chance and necessity. *Nat. Rev. Genet.*, 9(12):951-963, 2008
- Neill J. The origins and role of same-sex relations in human societies. McFarland & Company, 2009
- 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
- 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
- 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
- Pandi-Perumal S.R., Srinivasan V., Maestroni G.J., Cardinali D.P., Poeggeler B., Hardeland R. Melatonin: Nature's most versatile biological signal? *FEBS J.*, 273(13):2813-2838, 2006
- Pankevich D.E., Baum M.J., Cherry J.A. Olfactory sex discrimination persists, whereas the preference for urinary odorants from estrous females disappears in male mice after vomeronasal organ removal. *The Journal of Neuroscience*, 24(42):9451-9457, 2004
- Park J.H., Rissman E. The male sexual revolution: Independence from testosterone. *Annual Review of Sex Research*, 18:23-59, 2007
- 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. The physiology of reproduction*. Raven Press, 2nd edition, 1994
- Pfau 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
- Pfau J.G., Kippin T.E., Centeno S. Conditioning and sexual behavior: a review. *Hormones and Behavior*, 40(2):291-321, 2001
- Rémès É. Sexe guide. Éditions blanche 2004
- 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
- Rodriguez-Rust P.C. Bisexuality : the state of the union. *Annual Review of Sex Research*, 13:180-240, 2002
- Savic I., Berglund H. Androstenediol—a steroid derived odor activates the hypothalamus in women. *PLoS. One.*, 5(2):e8651, 2010
- Savic I., Berglund H., Lindstrom P. Brain response to putative pheromones in homosexual men. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(20):7356-7361, 2005
- Savic I., Heden-Blomqvist E., Berglund H. Pheromone signal transduction in humans: what can be learned from olfactory loss. *Human Brain Mapping*, 30(9):3057-3065, 2009
- Schober J., Weil Z., Pfaff D. How generalized CNS arousal strengthens sexual arousal (and vice versa). *Hormones and Behavior*, 59(5):689-695, 2011
- Sergent B. L'homosexualité initiatique dans l'europe ancienne. Payot 1986
- 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
- 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
- Soulier B. Un amour comme tant d'autres ? Handicaps moteurs et sexualité. Association des paralysés de France, 2001
- Spevak A.M., Quadagno D.M., Knoeppel 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
- Stowers L., Holy T.E., Meister M., Dulac C., Koentges G. Loss of sex discrimination and male-male aggression in mice deficient for TRP2. *Science*, 295(5559):1493-1500, 2002
- Suggs R.C. Marquesan sexual behavior : an anthropological study of polynesian practices. Harcourt, Brace & World, 1966
- Swaney W.T., Keverne E.B. The evolution of pheromonal communication. *Behavioural Brain Research*, 200(2):239-247, 2009
- Trezza V., Campolongo P., Vanderschuren L.J. Evaluating the rewarding nature of social interactions in laboratory animals. *Dev. Cogn Neurosci.*, 1(4):444-458, 2011
- 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
- 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
- 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
- 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
- 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
- Winkelmann R.K. The erogenous zones: their nerve supply and its significance. *Mayo Clin. Proc.*, 34(2):39-47, 1959
- Woodson J.C. Including 'learned sexuality' in the organization of sexual behavior. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 26(1):69-80, 2002
- Winman A. Do perfume additives termed human pheromones warrant being termed pheromones? *Physiology & Behavior*, 82(4):697-701, 2004
- Wunsch S. [Doctoral thesis: Role and importance of reinforcement processes in the learning of the reproductive behavior in humans]. EPHE-Sorbonne, Paris, 2007
- Wunsch S. Sexualité humaine. L'importance cruciale du plaisir. Editions Universitaires Européennes, 2010
- Wunsch S., Brenot P. Does a sexual instinct exist ? *Sexologies*, 13(48):30-36, 2004
- Yoon H., Enquist L.W., Dulac C. Olfactory inputs to hypothalamic neurons controlling reproduction and fertility. *Cell*, 123(4):669-682, 2005
- 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