

"Vivre sa sexualité" • Programme SVT première S ES L

Les bases neurobiologiques du comportement sexuel

Présentation

Données scientifiques

Le comportement de reproduction des mammifères non primates
L'évolution du comportement de reproduction
Le comportement érotique des hominidés
La sexualité humaine

Annexes

Bibliographie (Ouvrages & Périodiques)
Glossaire
Webographie

Activités Élèves

Première S :	Fiche professeur	Documents élèves
Première ES & L :	Fiche professeur	Documents élèves

Présentation

Dans l'Antiquité gréco-romaine, l'union sexuelle avec les divinités était considérée comme un acte "contre-nature". Les personnes de certaines sociétés traditionnelles expliquent que la bouche, avec les dents, la mastication et la déglutition, est spécifiquement conçue pour l'alimentation. Pour cette raison, le baiser est considéré comme une activité sexuelle "anormale" et il est socialement réprouvé. Au XIX^e siècle, les savants occidentaux pensaient que la masturbation pouvait entraîner la mort par consommation tuberculeuse. Aujourd'hui, la sexualité se construit principalement autour de l'hétérosexualité et du couple fondé sur l'amour romantique mutuel. Ces quelques exemples historiques et ethnologiques montrent la diversité culturelle de la sexualité humaine.

L'étude scientifique de la sexualité est récente. Grâce en particulier aux techniques d'investigations du système nerveux (traçage neuronal, imagerie cérébrale ...), les principales bases neurobiologiques du comportement sexuel ont été identifiées.

L'objectif de ce dossier est de présenter une synthèse des connaissances actuelles, afin de permettre une compréhension globale de la sexualité des mammifères.

En particulier, sont détaillées les principales spécificités de la sexualité des hominidés :

- La dissociation des activités sexuelles de la reproduction.
- L'importance prépondérante du système de récompense (plaisir)
- Et, chez l'être humain, le développement majeur de la cognition et de la culture.

Ces connaissances, présentées dans la section "Données scientifiques", ne sont pas toutes au programme. Le contrôle hormonal, le système de récompense et l'évolution du cortex sont au programme officiel, tandis que le système olfactif, les phéromones et les réflexes sexuels ne le sont pas. Néanmoins, toutes ces données sont présentées car elles sont nécessaires à la compréhension globale de la sexualité.

Dans la section "Activités élèves" sont présentés :

- Une séquence pour les premières S.
- Des séquences modulaires pour les premières L et ES.

L'étude de la sexualité met en évidence que l'essentiel de la sexualité humaine est appris. Cette caractéristique implique l'importance majeure de l'éducation à la sexualité.

Pour ces raisons, il faudrait lors des séquences concernant la cognition et les apprentissages, en plus de rappeler la normalité de la sexualité et du plaisir, amener les élèves à réfléchir comment l'intelligence propre à l'espèce humaine pourrait être utilisée de manière constructive. Par rapport à la sexualité, elle permet par exemple d'apprendre à être responsable, à être attentif et à l'écoute du partenaire, à respecter les autres et les différences, à ne pas user de violences physiques ou psychologiques, à favoriser les émotions positives et les relations affectives, c'est-à-dire à concevoir et à mettre en œuvre tout ce qui permet d'avoir des relations affectives chaleureuses et constructives avec les personnes aimées.

Données scientifiques

Le développement récent des neurosciences a permis de préciser le contrôle neurobiologique de la sexualité des mammifères. Le phénomène le plus notable est qu'au cours de l'évolution, des rongeurs aux hominidés, les principaux facteurs contrôlant le comportement sexuel ont été modifiés.

En raison de ces modifications neurobiologiques, le comportement sexuel des mammifères évolue progressivement : "comportement de reproduction" chez les mammifères non primates, puis "comportement érotique" chez les hominidés, il devient chez l'être humain un comportement culturel : la "sexualité".

Cette évolution du comportement sexuel des mammifères est résumée dans les sections ci-dessous. L'objectif est de présenter aux enseignants une synthèse des connaissances actuelles. Seuls les principaux facteurs biologiques, environnementaux et culturels sont explicités. Les caractéristiques secondaires, comme certaines différences mineures entre les espèces, ne sont pas abordées. Les données qui ne sont pas au programme, comme les phéromones, ne sont présentées que lorsqu'elles sont indispensables à la compréhension des processus majeurs de la sexualité.

Le comportement de reproduction des mammifères non primates

Chez les mammifères non primates (rongeurs, canidés, félidés ...) le comportement sexuel est spécifiquement organisé pour la fécondation : c'est un comportement de reproduction, où la copulation permet le dépôt du sperme dans le vagin.

Cette copulation hétérosexuelle est contrôlée par plusieurs facteurs biologiques et environnementaux.

Figure 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 rongeurs, des loups et des kangourous)



Vidéo : La copulation chez les rongeurs

La vidéo suivante 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>

Le contrôle du comportement de reproduction

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

Les hormones

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

Les hormones contrôlent les aspects généraux de la reproduction : la différenciation de l'organisme en mâle et en femelle, le développement des appareils reproducteurs, puis à l'âge adulte, la coordination entre l'état physiologique et les comportements, et la réalisation de la copulation.

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

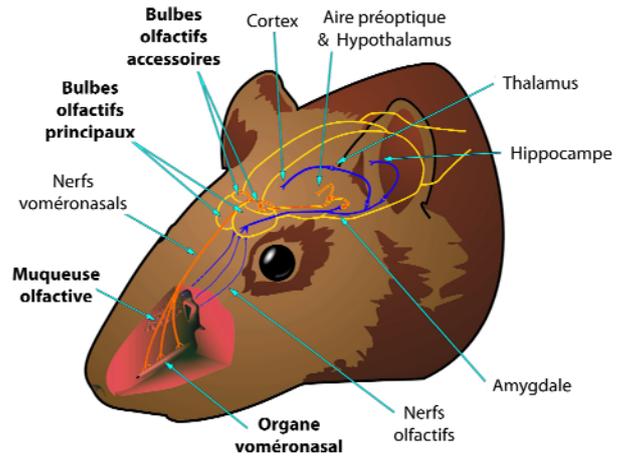
Les phéromones sexuelles

Les phéromones et les systèmes olfactifs, innés, permettent la réalisation sans apprentissages de la partie initiale du comportement de reproduction (phase motivationnelle ou appétitive).

Concrètement, les signaux olfactifs contrôlent la reconnaissance du partenaire du sexe opposé (hétérosexualité), puis le rapprochement physique des partenaires (motivation sexuelle) ¹.

Figure 4 : 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 les structures hypothalamiques qui contrôlent la reproduction.



Les réflexes sexuels

Les réflexes sexuels, innés, permettent la réalisation sans apprentissages de la partie finale du comportement de reproduction (phase consommatoire), qui correspond à la copulation.

Concrètement, les séquences motrices de la copulation correspondent à une succession de réflexes sexuels qui sont déclenchés par le contact physique.

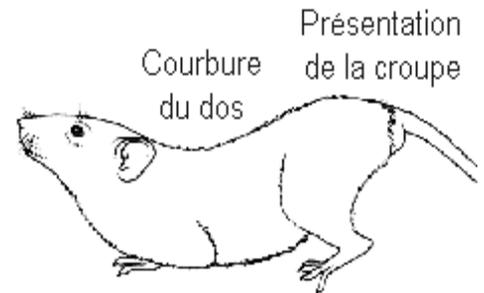
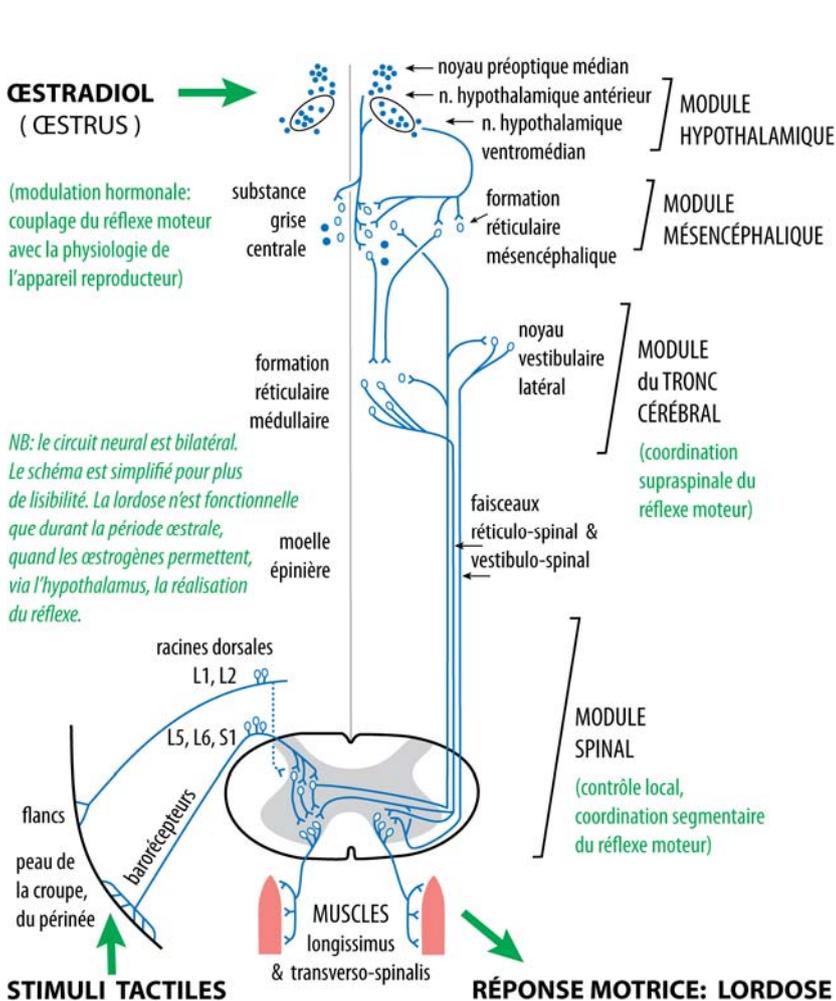


Figure 5 : La lordose de la femelle

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.

Le réflexe sexuel actuellement le mieux connu est la lordose de la femelle. 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 ².

Figure 6 : 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 Pfaff & al. 1994]

¹ Voir une synthèse complète des données actuelles dans Keller & Bakker 2009

² Voir Pfaff & al. 1994

La figure 6 montre l'organisation neuroanatomique de ce réflexe. Le module spinal correspond aux connexions nerveuses entre les influx sensoriels provenant des flancs de la femelle et les influx moteurs qui contractent les muscles de la colonne vertébrale. Mais le déclenchement du réflexe de lordose n'est pas automatique. En effet, les autres modules (hypothalamiques et mésencéphaliques) correspondent à des structures cérébrales qui contrôlent le réflexe en fonction des informations qui proviennent de l'organisme et de l'environnement. Par exemple, 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, les phéromones du mâle sont perçues par le système olfactif et produisent un signal neural qui, via l'hypothalamus, augmente la réaction de lordose³.

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

À noter que la notion d'instinct n'est pas toujours facile à expliquer aux élèves de manière concrète. La définition la plus simple de l'instinct est un comportement qui s'exprime sans aucun apprentissage. Et c'est la lordose décrite ci-dessus, position cruciale et nécessaire pour réaliser la copulation, qui est l'exemple le mieux connu d'un comportement instinctuel.

Le 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 motivation⁴ sexuelle et l'attachement au partenaire.

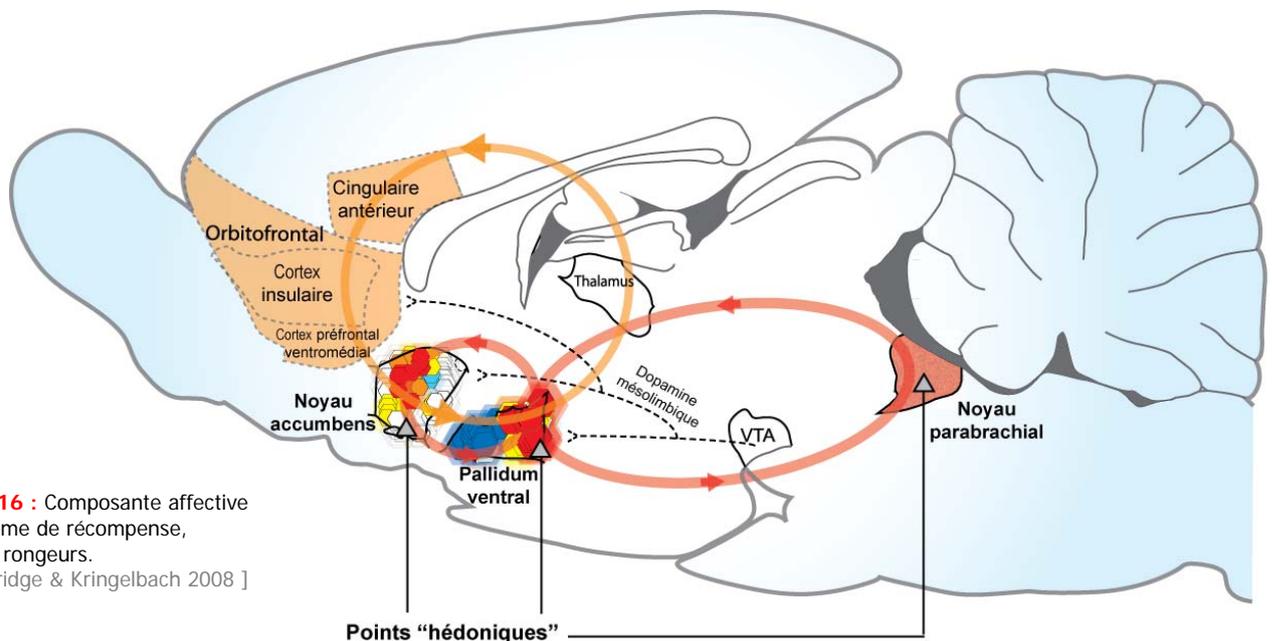


Figure 16 : Composante affective du système de récompense, chez les rongeurs.
[© Berridge & Kringelbach 2008]

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.

³ Voir Haga & al. 2010
⁴ Voir Cibrian & al. 2010

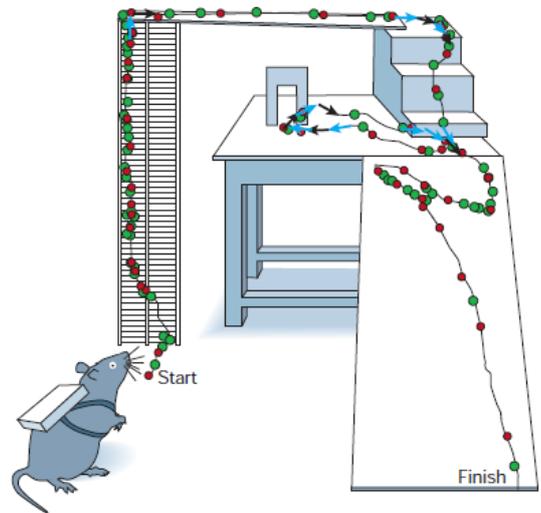
En fonction des connaissances actuelles, ce système de "récompense" a été subdivisé en trois composantes : affective, motivationnelle et cognitive⁵. En simplifiant :

- La composante affective correspond aux renforcements (le "plaisir") provoqués par les "récompenses". Cette composante affective dépend d'un nombre limité de petites structures, appelées "hotspots" ou "points hédoniques", d'un volume d'environ 1 cm³, et localisées dans le noyau parabrachial, le noyau accumbens et le pallidum ventral (voir figure 16). Les opioïdes endogènes et les cannabinoïdes endogènes sont les principaux neurotransmetteurs.
- La composante motivationnelle correspond à la motivation à obtenir la "récompense". Cette motivation dépend principalement du système dopaminergique de l'aire tegmentale ventrale.
- 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 pour les élèves, 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".

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 évités⁶ (voir figure 25).

Figure 25 : Contrôle du comportement par le système de récompense
Un dispositif télécommandé, qui délivre des stimulations intracérébrales, est fixé sur l'animal. L'expérimentateur contrôle précisément le déplacement du rongeur (tracé indiqué par les cercles verts et rouges) grâce à l'activation électrique du système de récompense.



Parallèlement à ce système de "récompense", il existe un système complémentaire de "punition". Ces systèmes de "récompenses / punitions" (ou appétitifs / aversifs) sont des systèmes fonctionnels majeurs qui permettent d'optimiser la réalisation des comportements vitaux. Ces systèmes sont indispensables à la survie, car ils motivent des actions ou des comportements adaptés, qui permettent de préserver l'individu et l'espèce (recherche de nourriture, reproduction, évitement des dangers ...).

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) ressenti 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). 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.

⁵ Voir Berridge & al. 2009

⁶ Voir Talwar & al. 2002 ; Voir également des photographies et des informations complémentaires : <http://www.nature.com/news/1998/020429/full/news020429-9.html> & <http://www.wfs.org/roborat.htm>

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

La cognition

Quant aux processus cognitifs, ils n'ont qu'un rôle secondaire chez les mammifères non primates. Ils servent à adapter le comportement sexuel à l'environnement, et à l'améliorer par la mémorisation et l'évaluation des expériences sexuelles antérieures.

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.

Durant les périodes fœtale et post-natale, les hormones sexuelles induisent le développement de l'anatomie et de la physiologie sexuelle, et en particulier le développement des réflexes copulatoires et des structures olfactives spécialisées dans le traitement des phéromones sexuelles.

En plus du développement de tous les facteurs innés de la reproduction, plusieurs capacités indispensables à la réalisation de la copulation sont apprises : en particulier la reconnaissance du partenaire de la même espèce, la socialisation sexuelle, et, pour le mâle, l'intromission du pénis.

Des expérimentations ont mis en évidence que la reconnaissance du congénère et la socialisation sexuelle n'étaient pas innées, mais que les signaux sociaux et les principales caractéristiques de l'espèce étaient appris au cours des multiples interactions sociales durant toute la période du développement⁷. De même, le positionnement du corps qui permet au mâle l'intromission du pénis dans le vagin est appris au cours des premiers jeux sexuels⁸.

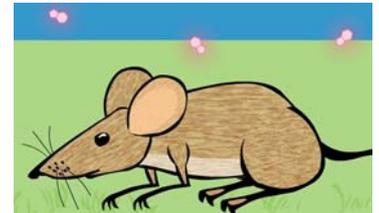
Ainsi, avec le développement des facteurs innés et l'apprentissage des compétences complémentaires indispensables, le comportement de reproduction devient progressivement fonctionnel.

Le comportement de reproduction à la maturité

Animation : "Le comportement de reproduction chez les rongeurs"

L'animation suivante explicite les principaux facteurs du contrôle biologique de la copulation chez les mammifères non primates. Les rongeurs servent d'exemple paradigmatique.

NB : *Les processus réels sont plus complexes. L'animation est simplifiée pour mettre en exergue les principes généraux.*



À la maturité, le comportement de reproduction est sous le contrôle des hormones, et la réalisation de la copulation dépend des phéromones et des réflexes sexuels (cf. Animation PowerPoint).

Les hormones, en particulier sexuelles, provoquent à la puberté l'activation du comportement de reproduction, la succession des activations et des inhibitions saisonnières, et l'activation œstrale chez la femelle (les "chaleurs").

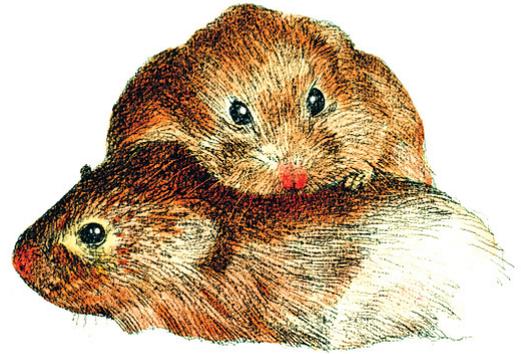
À la période de reproduction, lorsque des mâles et des femelles sont en présence, les phéromones provoquent, en simplifiant, le déclenchement de la motivation sexuelle, la reconnaissance du partenaire de sexe opposé (l'hétérosexualité), et la facilitation de la lordose chez la femelle.

Puis, lorsque les partenaires sont en contact physique, les stimuli de chaque action déclenchent l'action réflexe suivante : la monte du mâle déclenche la lordose de la femelle, ce qui déclenche les poussées pelviennes du mâle, ce qui déclenche l'intromission, qui déclenche l'éjaculation, etc.

Enfin, après plusieurs copulations, on observe des apprentissages : la réalisation motrice de la copulation est améliorée, et, surtout, des signaux visuels ou auditifs deviennent par conditionnement des signaux sexuels. En raison de ces apprentissages, les phéromones deviennent secondaires et ne sont plus indispensables à la réalisation de la copulation. Enfin, chez les mammifères sociaux, la copulation induit généralement l'attachement au partenaire sexuel.

⁷ Voir Kendrick & al 1998

⁸ Voir Gruendel & Arnold 1969 ; et Ward 1992



L'attachement sexuel

L'attachement sexuel au partenaire fait également intervenir le système de récompense. Les études sur les campagnols ont montré, en simplifiant, que lors de la copulation les phéromones sexuelles provoquent la mémorisation des odeurs du partenaire sexuels. L'activation concomitante du système de récompense rend ces odeurs "agréables" (Figure 7)⁹. Les animaux sont alors "attachés", c'est-à-dire qu'ils recherchent et maintiennent la proximité physique pour sentir leurs odeurs "agréables", car la perception de leurs odeurs induit la remémoration des récompenses antérieures.

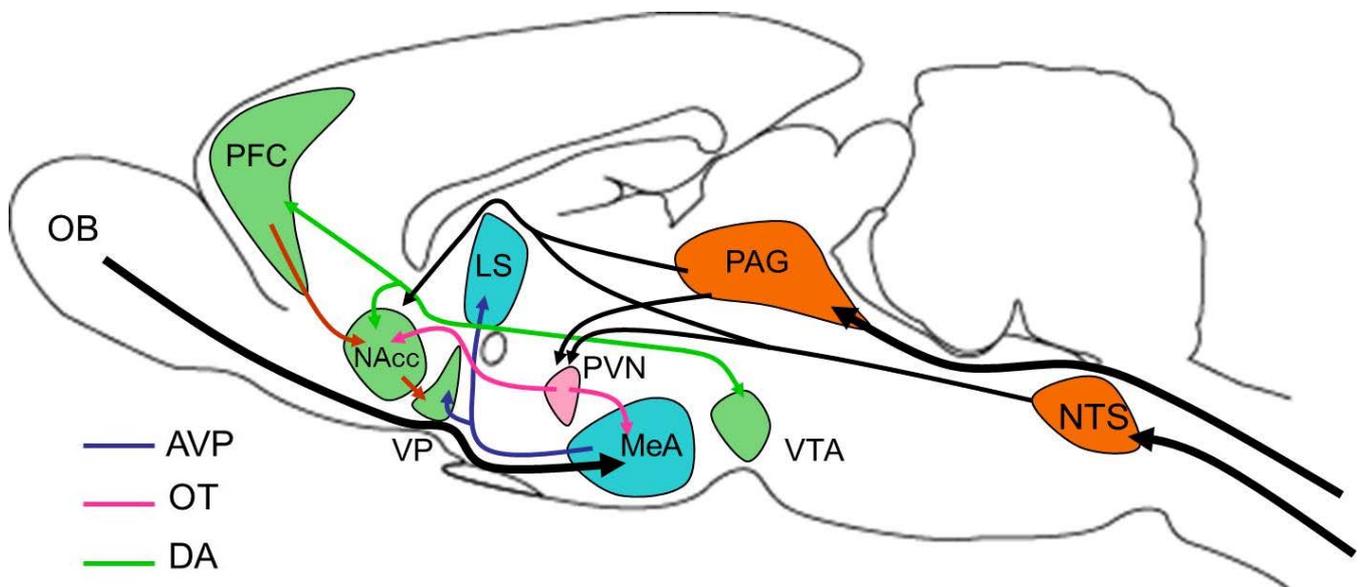


Figure 7 : L'attachement sexuel au partenaire, chez les rongeurs

En simplifiant, les sensations de la copulation remontent au cerveau (via NTS et PAG – flèches noires), activent le système de récompense (NAcc) et libèrent de l'ocytocine (PVN et flèches magentas). Les odeurs et les phéromones sexuelles perçues par le système olfactif (OB) activent l'amygdale (MeA), puis le système de récompense (VP et LS) par l'intermédiaire de la vasopressine (flèches bleues). L'activation simultanée de ces systèmes fait que les odeurs du partenaire deviennent "agréables" et sont mémorisées. Les animaux restent ensuite à proximité physique l'un de l'autre, pour sentir leurs odeurs devenues "agréables".

Légende : (LS) Septum latéral ; (MeA) Amygdale médiale ; (NAcc) Noyau accumbens ; (NTS) Noyau du tractus solitaire ; (OB) Bulbe olfactif ; (PAG) Aire périaqueducule ; (PFC) Cortex préfrontal ; (PVN) Noyau paraventriculaire ; (VP) Pallidum ventral ; (VTA) Aire tegmentale ventrale.

[© Young & al. 2005]

À noter que l'attachement exclusif au partenaire sexuel (monogamie) n'existe que chez les mammifères sociaux, qui ne représentent qu'environ 5 % des espèces mammaliennes. L'attachement n'est donc pas nécessaire à la réalisation du comportement de reproduction. De plus certains processus, comme la mémorisation des odeurs du partenaire, n'interviennent qu'à la fin de la copulation. Même chez les mammifères sociaux, les processus de l'attachement ne jouent donc pas de rôle majeur dans le contrôle neurobiologique du comportement sexuel.

⁹ Voir Young & Wang 2004

L'évolution du comportement de reproduction

Au cours de l'évolution, des rongeurs jusqu'aux hominidés, on observe plusieurs modifications structurelles et fonctionnelles du système nerveux. Ces modifications physiologiques et cérébrales entraînent une modification des comportements.

Évolution du contrôle hormonal

La principale évolution des effets des hormones concerne le contrôle des activités sexuelles : on observe que plus le cerveau d'une espèce est corticalisé, plus le contrôle hormonal du comportement devient faible.

Cet effet est particulièrement visible chez les femelles (Figure 8). Chez les rongeurs, les hormones contrôlent l'ovulation et la copulation tandis que 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 oestral), 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.

Figure 8 : Dissociation des activités sexuelles de la reproduction

On observe que chez les rongeurs femelles, les activités sexuelles sont limitées à la période d'ovulation et de concentration maximale des hormones, 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.

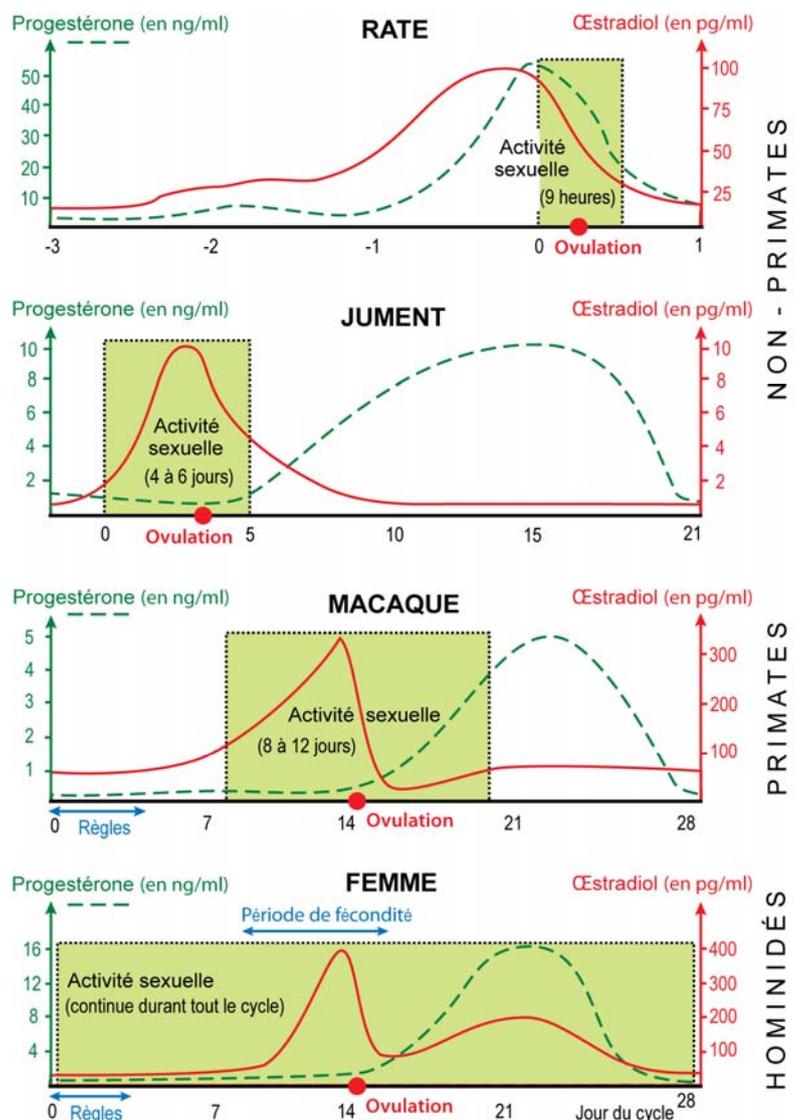
[© Wunsch. Adapté d'après Levasseur 2001]

Pour bien mettre en évidence auprès des élèves l'évolution des effets comportementaux des hormones, certaines données scientifiques sont très appropriées.

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 8 ci-contre).

Dans ce type de document, on voit bien que chez les femelles des mammifères non hominidés les activités sexuelles dépendent de la concentration maximale des œstrogènes (œstradiol). Les pics de concentrations d'œstrogènes déclenchent simultanément l'ovulation et le comportement de reproduction, 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. Par contre, chez la femme, les activités peuvent avoir lieu durant tout le cycle.

Ces données montrent qu'au cours de l'évolution et de la corticalisation, les activités sexuelles deviennent graduellement¹⁰ indépendantes des cycles hormonaux qui contrôlent la reproduction.



¹⁰ A noter que la figure est simplifiée pour les élèves. En réalité, l'évolution n'est pas aussi linéaire. C'est surtout à partir des hominidés (plus précisément des catarhiniens, les primates de l'ancien monde) que le découplage hormones/activités devient significatif.

Néanmoins, il existe une influence résiduelle de la variation de concentration hormonale, qui est mise en évidence par l'observation des activités sexuelles de la femme durant le cycle menstruel.

Figure 14 : 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.

[© Wilcox & al. 2004, p1540]

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, cet effet résiduel est faible. Chez la femme, il n'existe plus d'inhibition des activités sexuelles.

Mais la sexualité humaine ne devient pas complètement indépendante des hormones. La nécessité d'un taux minimal d'hormones sexuelles est bien mis en évidence par les cas cliniques de castration (Figure 15).

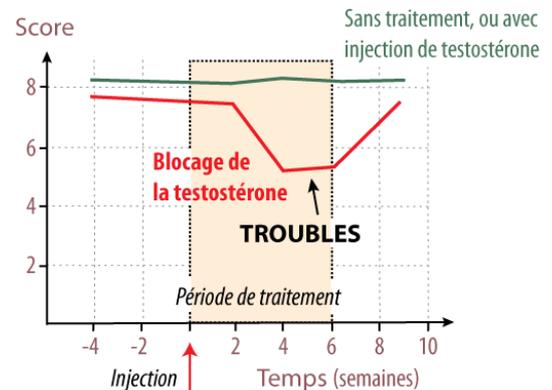
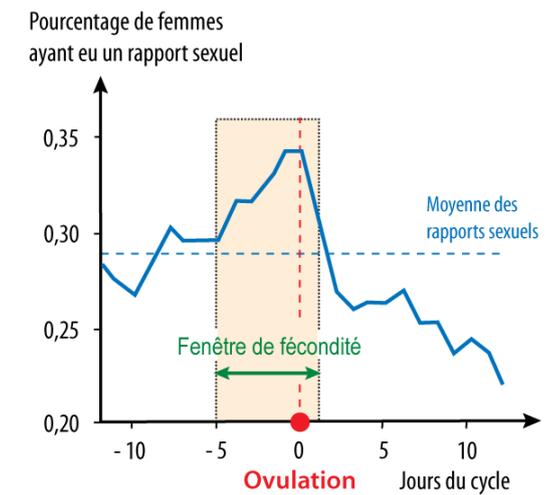
Ce type de document met bien en évidence que l'absence d'hormones induit différents troubles, même s'ils ne sont plus aussi rapides et drastiques que chez les mammifères non primates.

Figure 15 : Effets de la castration 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).

Un seuil minimum d'hormones sexuelles est toujours nécessaire chez l'être humain.

[© Wunsch. Adapté de Bagatell & al. 1994, p713]



À noter que la suppression expérimentale ou clinique des hormones chez l'humain est très adaptée pour montrer la nécessité d'un seuil minimal d'hormones, mais n'est pas appropriée pour mettre en évidence auprès des élèves la principale évolution des effets hormonaux. Car le changement majeur observé au cours de l'évolution est la dissociation des activités sexuelles de la reproduction (Figure 8). Quant aux expériences de castration ou d'ovariectomie par exemple chez les rongeurs (Figures 2 & 3), elles sont particulièrement appropriées pour montrer le caractère indispensable des hormones chez les mammifères non primates.



Figure 2 : Importance des hormones chez le rongeur mâle

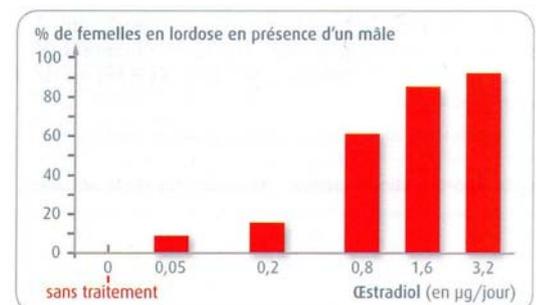
La suppression expérimentale de testostérone, par castration, supprime rapidement les activités sexuelles. L'injection de testostérone rétablit l'activité copulatoire. Cette expérience montre que la testostérone est indispensable à l'expression des activités sexuelles.

[© SVT 1^{ère} L-ES, Belin 2011, p134, adapté de Grunt & Young 1952]

Figure 3 : Importance des hormones chez le rongeur femelle

La suppression expérimentale des oestrogènes, par ablation chirurgicale des ovaires, supprime l'activité sexuelle de la femelle (la lordose). L'injection d'œstrogène rétablit cette activité sexuelle. Cette expérience montre que les œstrogènes sont indispensables à la réalisation des activités sexuelles.

[© SVT 1^{ère} L-ES, Belin 2011, p134, adapté de Davidson & al. 1968]



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. 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 de la reproduction.

Évolution des systèmes olfactifs

La principale évolution de l'olfaction est l'altération des gènes olfactifs chez les hominidés : 60 % des gènes du système olfactif principal deviennent des pseudo-gènes. De plus, les gènes de l'organe voméronasal sont altérés¹¹, et cet organe ne détecte quasiment plus les phéromones.

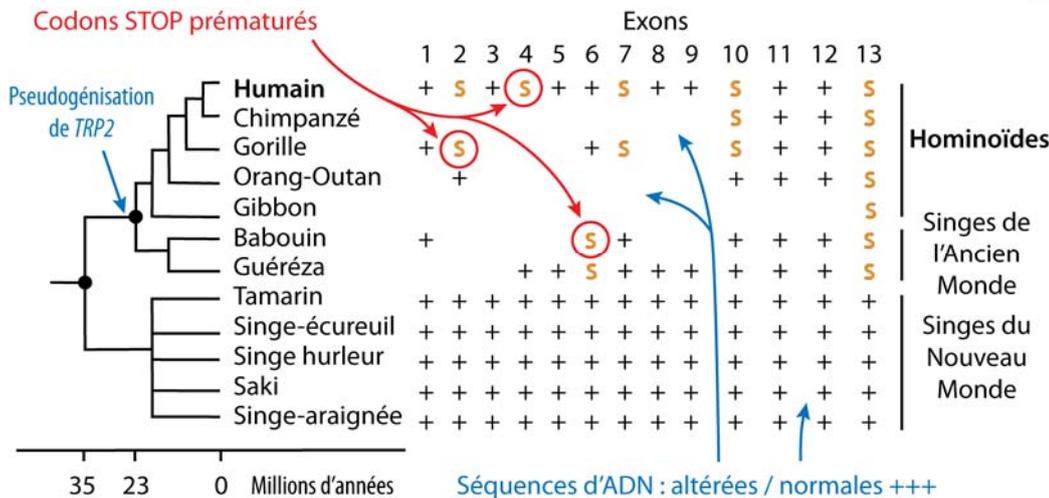
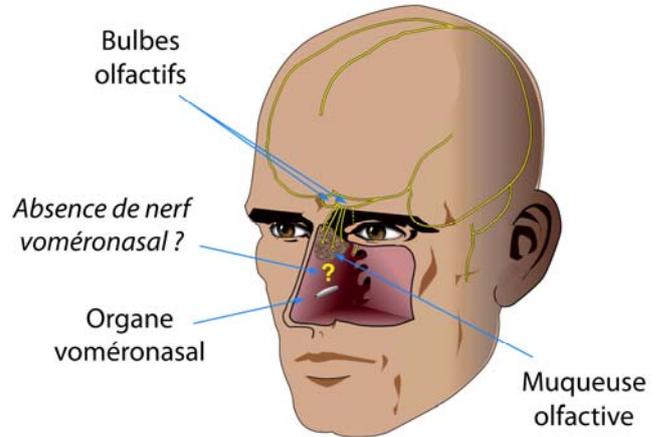
Figure 9 : Évolution des systèmes olfactifs, chez l'être humain

(ci-contre) 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.

(ci-dessous) Ce sont les gènes d'une protéine clé (TRP2) de l'organe voméronasal qui sont altérés chez les hominidés.

Légende : "+" séquence d'ADN lisible ; "s" codon STOP prématuré

[© Figure ci-dessous adaptée d'après Zhang & Webb 2003]



En raison de ces altérations, l'olfaction, qui est un facteur majeur chez les mammifères non primates, devient secondaire chez les hominidés.

Chez l'être humain, ces altérations structurelles se répercutent au niveau fonctionnel. Les expérimentations scientifiques avec des phéromones ne mettent en évidence que des effets faibles, essentiellement physiologiques (comme la synchronisation du cycle menstruel), mais aucun effet comportemental¹².

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 reproduction¹³, et n'est réellement actif que lors des activités de la reproduction (copulation, allaitement ...).

Mais au cours de l'évolution, en raison de l'affaiblissement du contrôle hormonal, les récompenses sexuelles ne dépendent plus du contrôle physiologique de la reproduction. Chez les hominidés, et surtout chez l'humain, le système de récompense associé aux zones érogènes devient continuellement actif et les récompenses sexuelles peuvent être obtenues n'importe quand (par exemple n'importe quand par masturbation).

¹¹ Voir Zhang & Webb 2003

¹² Voir Hays 2003 ; Winman 2004 ; et Wysocki & Preti 2004

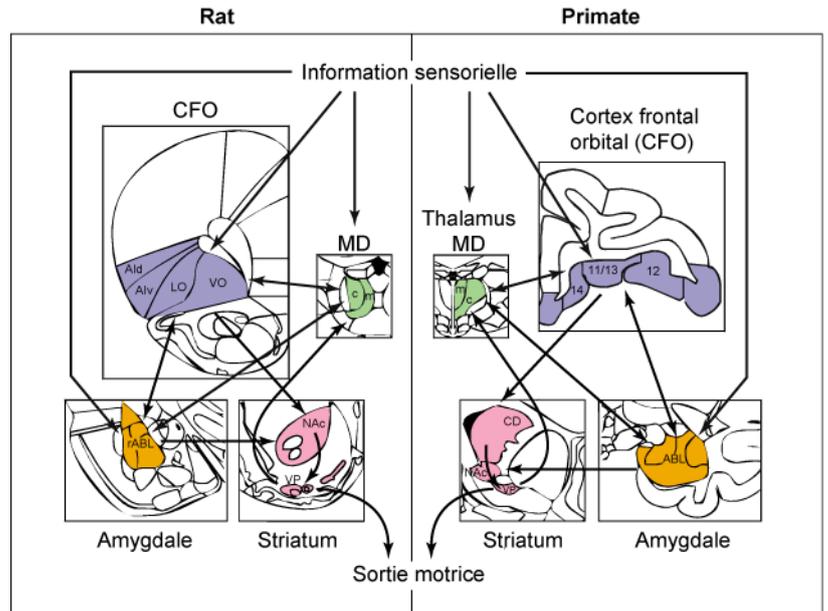
¹³ Voir Ferris & al 2005

Figure 17 : L'évolution du système de récompense

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

[© Berridge & Kringelbach 2008]

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 17 ci-contre). La principale différence en rapport avec la sexualité, est que ce système devient continuellement actif chez les hominidés, car les récompenses sexuelles ne dépendent plus du contrôle physiologique de la reproduction (voir la section "Évolution du contrôle hormonal").



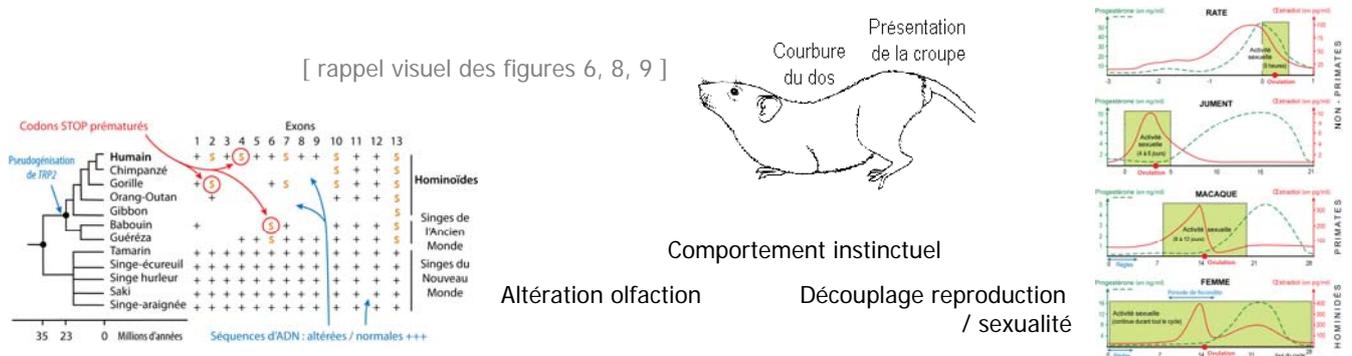
Pour cette raison principale, à laquelle s'ajoute la modification et l'altération des autres facteurs innés, le système de récompense devient un facteur majeur de la sexualité humaine.

À noter que l'étude détaillée du système de récompense n'est pas au programme, mais cette notion majeure est à faire comprendre aux élèves. On pourra utiliser la figure 8 comme support. Tout comme les 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.

Évolution des réflexes sexuels

La principale évolution des réflexes sexuels provient, indirectement, de l'évolution des facteurs qui contrôlaient ces réflexes. L'affaiblissement du contrôle hormonal 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.

La notion fondamentale à faire comprendre aux élèves¹⁴, est que le comportement sexuel des humains n'est quasiment plus instinctuel : par exemple, chez la femme, l'activité sexuelle motrice n'est plus la position réflexe de lordose, déclenchée automatiquement par un stimuli sexuel tactile de l'homme. Le comportement sexuel humain ne dépend quasiment plus des cycles hormonaux (Figure 8), des phéromones (Figure 9) et des réflexes sexuels moteurs (Figure 6). En raison de l'altération ou de la modification de ces facteurs, les activités sexuelles humaines dépendent principalement du système de récompense. Ce sont pour la plupart des activités apprises dans l'objectif d'obtenir des récompenses cérébrales (le plaisir). C'est une transition d'un comportement essentiellement instinctuel à un comportement principalement appris.



À noter que l'instinct sexuel n'est pas au programme, mais ces données peuvent être indiquées oralement en réponse à des questions des élèves. Elles peuvent également être utilisées si l'enseignant souhaite approfondir l'étude du contrôle du comportement sexuel ou mettre en évidence les différences fondamentales qui existent entre les comportements des mammifères non primates et ceux des humains.

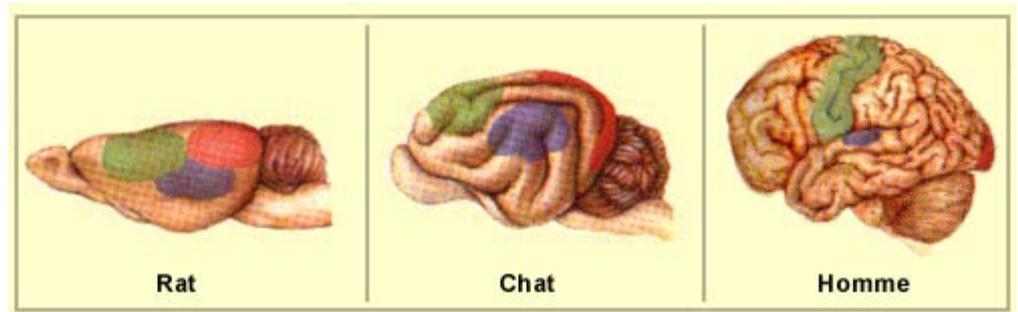
¹⁴ En particulier pour les sections ES & L. Pour les sections S, le programme est centré sur les relations entre la sexualité et le système de récompense.

Évolution de la cognition

La principale évolution de la cognition est le développement majeur du néocortex et surtout du cortex préfrontal.

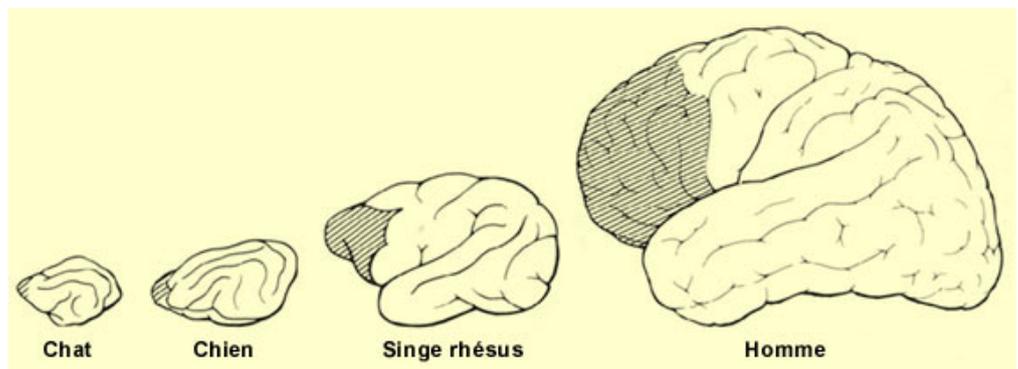
L'important développement néocortical (Figure ci-dessous) permet le développement de processus cognitifs complexes : planification, abstraction, symbolisation ... Ces capacités intellectuelles sont à l'origine de l'élaboration de valeurs, de croyances et de morales, et ces éléments culturels modifient tant le développement que l'expression des comportements humains.

Figure 10 : 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'Homme, les aires associatives représentent l'essentiel du cortex cérébral.

Légende : Aire sensorimotrice en vert; aire visuelle en rouge, aire auditive en bleu.



Parmi les aires associatives, le cortex préfrontal (en grisé) 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...).

[© COPYLEFT <http://lecerveau.mcgill.ca>]

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. L'affaiblissement du contrôle hormonal, l'altération de l'olfaction et la disparition fonctionnelle du réflexe de lordose rendent peu fonctionnel la majorité des processus innés de ce comportement de reproduction. Comme le système de récompense et les zones érogènes sont les seuls facteurs innés à ne pas être altérés au cours de l'évolution, ils deviennent chez les hominidés le principal facteur neurobiologique du comportement sexuel.

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.

Le comportement érotique des hominidés

L'observation des comportements sexuels des hominidés (gorille, orang-outan, chimpanzé, homme ...) met en évidence le changement du contrôle neurobiologique. Les activités sexuelles ne sont plus limitées aux périodes de reproduction, et de nouvelles activités non reproductrices apparaissent : masturbation, activités oro-génitales, baiser ...

Figure 11 : Les activités érotiques

Comment expliquer l'existence du baiser, activité qui n'a aucun rapport avec la reproduction, qui n'est même pas une activité génitale, et qui surtout ne met en jeu aucun réflexe sexuel inné ?
"Le baiser", Auguste Rodin, 1889.



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 (Figure 11 "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 12 "Système de récompense").

Figure 12 : Le système de récompense, chez l'être humain

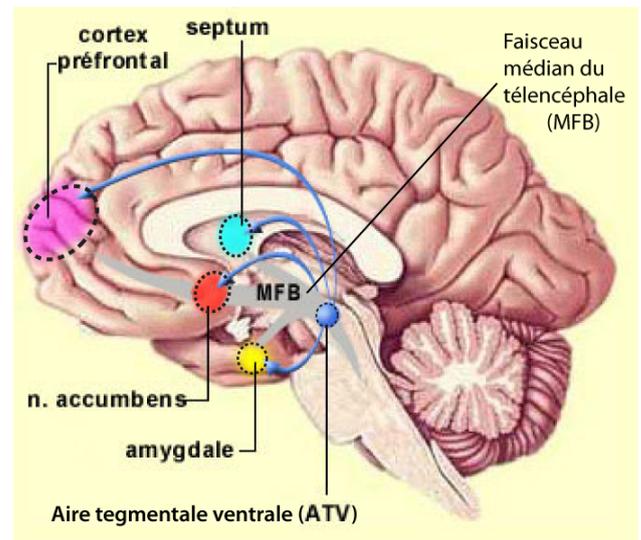
« Le plaisir se retrouve au centre des systèmes d'apprentissage : toute réponse comportementale n'est conservée que si elle est suivie d'une récompense, donc de plaisir. »

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.

[© COPYLEFT <http://lecerveau.mcgill.ca>]



Par ailleurs, en plus des zones érogènes, la stimulation des autres régions du corps procure également du plaisir. Les zones pileuses du corps (c'est-à-dire quasiment toute la surface corporelle, à l'exclusion des zones glabres de la paume des mains et des pieds) sont équipées de fibres nerveuses amyéliniques reliées au système de récompense¹⁵. Il existe ainsi plusieurs systèmes neurobiologiques qui induisent la stimulation du corps. 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 sont ainsi à l'origine de l'apprentissage graduel du comportement érotique, centré sur la stimulation des zones érogènes génitales¹⁶.

Des données cliniques étayaient l'importance de la stimulation érogène du corps. Le spina-bifida se caractérise en particulier par l'écrasement de la moelle épinière entre les vertèbres. Parfois l'atteinte neurologique provoque une absence de la sensibilité génitale et dans ce cas les patients ne se masturbent pas et l'orgasme génital est absent. On observe donc que l'activité érotique est absente des zones érogènes qui ne transmettent pas de signal somatosensoriel au cerveau. Par contre, les patients perçoivent et recherchent des sensations de type érotique (para-orgasme) provoquées par la stimulation mécanique de la partie haute du corps. On observe ainsi que l'activité sexuelle s'organise autour des zones érogènes préservées ou nouvelles, qui transmettent des signaux somatosensoriels au cerveau. Ce qui est remarquable c'est qu'on observe une dissociation entre le comportement de reproduction et le comportement érotique. L'activité érotique s'acquiert et se développe à partir des zones érogènes nouvelles ou préservées (caresses érotiques du cou, baiser ...) et n'a plus aucun rapport avec la reproduction (pas d'activités génitales), tandis que les réflexes sexuels qui permettent la réalisation innée des séquences finales de la copulation (érection, éjaculation ...) peuvent être déclenchés artificiellement (électroéjaculation ...) mais ne sont plus intégrés dans le comportement érotique. Ces données cliniques corroborent que ce sont les stimulations du corps procurant des récompenses érotiques qui sont préférentiellement répétées.

¹⁵ Voir Olausson & al 2008

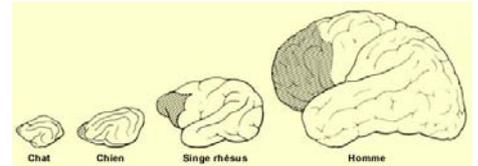
¹⁶ Voir Wunsch 2007 ; et Agmo 2007

Enfin, il est important de noter que le comportement sexuel des hominidés, centré sur la stimulation des zones érogènes, provient uniquement de l'évolution des facteurs innés hormonaux, olfactifs et moteurs de la copulation des mammifères non primates. Il n'est pas nécessaire de faire appel à des processus nouveaux (comme l'hypothèse de l'apparition au cours de l'évolution de signaux visuels innés qui auraient remplacé les signaux olfactifs innés) ou peu probables (comme l'hypothèse d'un effet toujours majeur et déterminant des phéromones, malgré l'absence de preuves expérimentales et l'altération des systèmes olfactifs).

La sexualité humaine

Chez l'être humain, le comportement sexuel n'est pas un simple comportement érotique, et l'attachement devient plus que la recherche de la proximité physique. En raison de l'important développement du néocortex, et surtout du développement majeur du cortex préfrontal (Revoir Figure 10 "Développement de la cognition"), le facteur cognitif devient déterminant.

[rappel visuel de la figure 10]



Les capacités cognitives, telles la catégorisation, la planification, la généralisation, l'abstraction ou la symbolisation sont à l'origine de l'élaboration de règles, de normes, de croyances, de valeurs, de morales et d'éthiques qui modifient le développement et l'expression des différents comportements humains.

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 ...

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, 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 de maintenir les jeunes dans l'ignorance ou dans l'interdiction de cette pratique (cf. vidéo ¹⁷), et les personnes qui se livraient à cette activité étaient sanctionnées et soignées. 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 [revoir Figure 11](#) ...), 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.

[rappel visuel de la figure 11]



Par ailleurs, l'attachement, ainsi que les émotions positives (complicité, tendresse ...), la qualité de la relation avec le partenaire et le besoin d'être aimé sont également des facteurs très importants de la sexualité humaine. Mais en fonction des cultures, l'attachement peut devenir un amour soit courtois, comme au Moyen-Âge, soit un amour platonique ou romantique ... Ces différents types d'amour sont des formes culturellement idéalisées des effets affectifs de l'attachement neurobiologique.

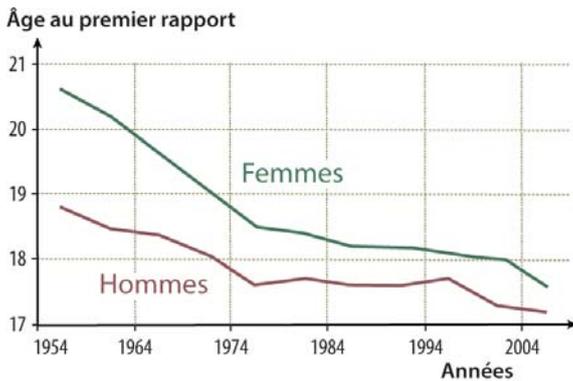
Les études ethnologiques ont mis en évidence une grande diversité des pratiques et des croyances sexuelles ¹⁸ (Figure 13 "L'influence de la culture"). Dans toutes les sociétés humaines, la sexualité est régulée par des normes culturelles qui indiquent ce qui est obligatoire, valorisé, anormal ou interdit : c'est-à-dire quels sont les contextes sociaux dans lesquels certaines activités érotiques sont culturellement acceptées et comment elles devront être réalisées pour être conformes aux normes en usages. De plus, on observe que la sexualité humaine est caractérisée par une évolution et un changement permanent, en fonction des régions du monde, des cultures, et des périodes de l'Histoire.

¹⁷ Voir l'extrait suivant du film "Le Ruban Blanc", Palme d'Or en 2009, qui reconstitue le contexte de répression de la masturbation au XIXe siècle. Notez l'intensité des émotions négatives vécues par l'adolescent. C'est un exemple de conditionnement culturel, qui modifie la sexualité humaine : <http://www.youtube.com/watch?v=e4yvSyw3pDk>

¹⁸ Voir Ford & Beach 1965 ; Messenger, Marshall & Suggs 1971

Figure 13 : L'influence de la culture

La culture peut modifier de manière importante les apprentissages sexuels.



a) *Évolution de l'âge des premières relations sexuelles en France.*

Les phénomènes sociaux de la "révolution sexuelle" des années 1960-1970 ont favorisé l'abaissement de l'âge du premier rapport sexuel.

[© INED]

Les valeurs, les normes et les pratiques sexuelles peuvent être très différents d'une société à l'autre. Toutes ces caractéristiques culturelles, particulières à chaque société, sont apprises au cours du développement et elles influencent la sexualité.



c) *Sexualité et espace public.*
"Le triomphe de Pan", Nicolas Poussin, huile sur toile, 1636.

Dans les fêtes mythologiques de l'Antiquité, des formes de sexualité publique étaient pratiquées pour stimuler symboliquement la fécondité des animaux domestiques et des productions agricoles.



b) *Les relations maritales chez les Eskimos. Village Inuit, gravure du XIXe siècle.*

« Une femme Aléoute peut outre son mari, avoir plusieurs époux additionnels, sans compter les relations sexuelles acceptées avec des hommes de passage. »
Mœurs et coutumes des Eskimos, K. Birket Smith, Payot, 1955

Ainsi, à l'âge adulte, la sexualité humaine est le résultat d'interactions entre des facteurs biologiques, développementaux et culturels. Même si le système de récompense est le principal facteur biologique, le contexte culturel peut modifier l'importance relative de ces différents facteurs. Par exemple, l'importance fonctionnelle et développementale du système de récompense est majorée dans les sociétés sexuellement libérales (Trobriandais, Marquisiens¹⁹ ...) et minimisée dans les groupes sociaux où la sexualité est considérée comme secondaire (Inis Beag²⁰ ; valorisation de la chasteté ...). En Occident, l'importance des processus émotionnels et de l'attachement est majorée en raison de l'importance culturelle donnée à l'amour romantique. De surcroît, la cognition humaine permet l'élaboration de stratégies sociales sophistiquées où la sexualité est instrumentalisée. Dans ce cas, la motivation de l'activité érotique ne dépend quasiment plus de facteurs sexuels et peut alors devenir très diverse : gains matériels, garder son partenaire, voire la vengeance²¹ ...

À noter enfin 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. Les 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.

¹⁹ Voir Suggs 1966

²⁰ Voir Messenger 1971

²¹ Voir Meston & Buss 2007

Point doc

Bibliographie

OUVRAGES

Les ouvrages ci-dessous rassemblent les principales données relatives à la diversité de la sexualité humaine et à son contrôle neurobiologique.

ETHNOLOGIE : La diversité de la sexualité humaine

Une synthèse de la diversité des comportements sexuels observés chez l'être humain et les mammifères. (domaine : éthologie & ethnologie)

²² FORD Clellan S. & BEACH Frank A.

[version en français] Le comportement sexuel chez l'homme et l'animal. Laffont 1970.

[version en anglais] Patterns of sexual behavior. Methuen & Co 1965.

Une étude concernant la sexualité dans une société qui peut être considérée comme sexuellement répressive.

MESSENGER John C. Sex and Repression in an Irish Folk Community. in Marshall DS and Suggs RC, eds., Human Sexual Behavior: Variations in the Ethnographic Spectrum. Basic Books, New York, 1971

Une étude concernant la sexualité dans une société qui peut être considérée comme sexuellement libérale.

SUGGS Robert C : Marquesan sexual behavior : an anthropological study of polynesian practices. Harcourt, Brace & World, 1966

NEUROSCIENCES : Les bases neurobiologiques de la sexualité humaine

Une synthèse des principales données neurobiologiques, montrant l'importance du système de récompense et des apprentissages.

AGMO Anders. Functional and dysfunctional sexual behavior. Elsevier, 2007

Une étude sur l'importance du système de récompense et du plaisir dans l'apprentissage de la sexualité humaine.

WUNSCH Serge. Rôle et importance des processus de renforcement dans l'apprentissage du comportement de reproduction, chez l'homme. Thèse EPHE-Sorbonne, 2007

Téléchargeable sur le serveur des thèses du CNRS : <http://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00447422/fr/>

NEUROSCIENCES : Les bases neurobiologiques du plaisir

Une synthèse récente des principales données neurobiologiques relatives au plaisir

KRINGELBACH M. L. & BERRIDGE K. C. (Eds). Pleasure of the brain. Oxford University Press, 2010

ÉDUCATION SEXUELLE : Le développement de la sexualité

Comme l'essentiel de la sexualité humaine est apprise, l'éducation à la sexualité est une nécessité majeure.

BRENOT Philippe. L'éducation à la sexualité. Que sais-je ? Presse Universitaire de France, 2^e édition, 2007

TREMBLAY Réjean. Guide d'éducation sexuelle à l'usage des professionnels. Toulouse, Eres. Tome 1, 1998 ; Tome 2, 2001

²² Cet ouvrage remarquable n'est plus en vente actuellement. A emprunter (<http://corail.sudoc.abes.fr>) ou à acheter d'occasion (<http://www.abebooks.fr>)

PÉRIODIQUES

[Une synthèse récente des données concernant le système de récompense.](#)

BERRIDGE K.C., ROBINSON T.E., ALRIDGE J.W. Dissecting components of reward: 'liking', 'wanting', and learning. *Curr. Opin. Pharmacol.*, 9(1):65-73, 2009

[Une expérience montrant, déjà chez les rongeurs, que les stimulations du clitoris induisent l'apprentissage de la motivation sexuelle.](#)

CIBRIAN-LLANDERAL 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. *Physiol Behav.*, 100(2):148-153, 2010

[Une expérience démontrant le contrôle du système de récompense par les hormones durant l'allaitement.](#)

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

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

[Une expérience montrant l'effet instinctuel d'une phéromone sexuelle et l'exécution d'une activité sexuelle innée.](#)

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.

[Un article de synthèse montrant l'absence actuelle d'effet comportemental des phéromones chez l'humain.](#)

HAYS W.S.T. Human pheromones: have they been demonstrated? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54:89-97, 2003

[Un document historique : les premières explorations du système de récompense chez l'être humain.](#)

HEATH Robert G. : Pleasure and brain activity in man. *The journal of nervous and mental disease*, 154/1:3-18, 1972

[Une étude par imagerie cérébrale montrant les zones cérébrales participant à l'éjaculation et à l'orgasme.](#)

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

[Une expérience démontrant que la reconnaissance du congénère sexuel est apprise au cours du développement.](#)

KENDRICK K. M. , HINTON M. R. , ATKINS K. , HAUPT M. A. , SKINNER J. D. Mothers determine sexual preferences. *Nature*, 395(6699):229-230, 1998

[Un dossier complet et récent sur les phéromones](#)

KELLER M. , BAKKER J. Special issue (12 articles) : Pheromonal communication in higher vertebrates and its implication for reproductive function. *Behavioural Brain Research*, 200(2):237-358, 2009

[Une étude décrivant les nombreuses raisons à avoir des activités sexuelles.](#)

MESTON CM., BUSS DM. Why humans have sex. *Archives of Sexual Behavior*, 36(4):477-507, 2007

[Une synthèse décrivant le système neurobiologique à l'origine du plaisir corporel.](#)

OLAUSSON H. , WESSBERG J. , MORRISON I. , MCGLONE F. , VALLBO A. The neurophysiology of unmyelinated tactile afferents. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 2008

[Un document historique : la découverte du système de récompense chez les rongeurs.](#)

OLDS, J. & MILNER, P. (1954). Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of rat brain. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 47: 419-427.

[Une synthèse sur l'anatomie fonctionnelle de la lordose.](#)

PFAFF Donald W. , SCHWARTZ-GIBLIN Susan , MACCARTHY Margareth M. , KOW Lee-Ming : Cellular and molecular mechanisms of female reproductive behaviors. In KNOBIL Ernest , NEILL Jimmy D. : The physiology of reproduction. Raven Press, 2nd edition, 1994

[Une expérience montrant le rôle majeur du système de récompense dans le contrôle du comportement.](#)

TALWAR S.K., XU S., HAWLEY E.S., WEISS S.A., MOXON K.A., CHAPIN J.K. Rat navigation guided by remote control. Nature, 417(6884):37-38, 2002

[Une synthèse d'expériences démontrant que le coït vaginal n'est pas inné chez les rongeurs, mais appris au cours du développement.](#)

WARD Ingeborg L. : Sexual behavior : the product of perinatal hormonal and prepubertal social factors • in GERAL Arnold A. , MOLTZ Howard , WARD Ingeborg L. (Ed) : Sexual differentiation, vol 11, Handbook of behavioral neurobiology. Plenum Press, NY, 1992

WINMAN A. Do perfume additives termed human pheromones warrant being termed pheromones? Physiol Behav., 82(4):697-701, 2004

WYSOCKI C. J. , PRETI G. Pheromonal influences. Archives of Sexual Behavior, 27(6):627-634, 1998

[Une synthèse concernant les processus neurobiologiques impliqués dans l'attachement sexuel.](#)

YOUNG L. J. , WANG Z. The neurobiology of pair bonding. Nature Neuroscience, 7(10):1048-1054, 2004

[Une étude moléculaire montrant l'altération des gènes du système olfactif voméronasal.](#)

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

Glossaire

Attachement : L'attachement est un lien affectif qui correspond concrètement à la recherche de la proximité physique (réelle ou imaginée) avec l'objet d'attachement (parent, partenaire sexuel ...). Cette proximité est recherchée car elle provoque la remémoration des caractéristiques appétitives (agréables, plaisantes) qui ont été vécues avec l'objet d'attachement.

Comportement sexuel : C'est l'ensemble des actes qui permettent le rapprochement des partenaires et la réalisation d'activités spécifiques liées à la région génitale.

Comportement de reproduction : C'est le comportement sexuel de la majorité des espèces animales. Ce comportement est biologiquement organisé pour réaliser la copulation hétérosexuelle, ce qui permet la fécondation et la reproduction de l'espèce.

Comportement érotique : C'est le comportement sexuel spécifique des hominidés. Ce comportement est biologiquement organisé autour de la stimulation des zones érogènes pour obtenir des récompenses cérébrales (plaisir). La reproduction est une conséquence des activités érotiques.

Sexualité humaine : La sexualité humaine correspond à l'ensemble des manifestations de l'attachement et du comportement érotique, associées à des normes, croyances et valeurs culturelles.

Phéromone : Les phéromones sont des substances sécrétées par des organismes et qui, reçues par d'autres organismes de la même espèce, provoquent une réaction spécifique, un comportement ou une modification biologique (P. Karlson & M. Lüscher).

Instinct : Acte moteur ou comportement, contrôlé par une organisation neurobiologique innée et spécifique, et qui s'exprime sans apprentissage.

Libido, pulsion sexuelle : Ces concepts psychodynamiques proviennent des théories psychanalytiques. Ils correspondent à ce qui était conçu à une époque comme l'énergie ou la force fondamentale de la sexualité, liées à l'instinct sexuel.

Inné : caractéristique d'un organisme qui existe dès la naissance. Il existe un continuum entre l'inné et l'acquis : certaines caractéristiques sont entièrement innées, la majorité proviennent d'une interaction entre l'organisme et l'environnement, et d'autres caractéristiques sont entièrement apprises.

Système de récompense : Le "système de récompense" correspond au regroupement fonctionnel de toutes les structures cérébrales qui participent aux renforcements appétitifs (aire tegmentale ventrale, noyau accumbens, pallidum ventral, septum latéral, cortex préfrontal ...).

Renforcement : Le terme "renforcement" correspond à l'augmentation ou la diminution de la réaction qui a été renforcée.

Renforçateur : Un renforçateur est le stimulus (récompense ou punition) qui provoque le renforcement. Dans le conditionnement pavlovien (ou classique), le renforçateur est le stimulus inconditionnel (par exemple la nourriture). Dans le conditionnement skinnérien (ou opérant / instrumental), le renforçateur est un stimulus (par exemple une médaille) qui suit le comportement et produit une modification de celui-ci.

Webographie

Un site grand public avec de nombreuses explications biologiques et psychologiques sur le fonctionnement du cerveau humain.

Le cerveau à tous les niveaux <http://lecerveau.mcgill.ca>

[Le site de l'éducation à la sexualité de l'Éducation Nationale.](#)

EduScol <http://eduscol.education.fr/D0060/>

[Le guide d'éducation sexuelle du site Doctissimo.](#)

Doctissimo <http://www.doctissimo.fr>