

Évolution du comportement de reproduction hétérosexuel des mammifères vers la bisexualité érotique humaine

Version française de l'article :

Serge Wunsch, *Evolution from mammals heterosexual reproductive behavior to human erotic bisexuality*, Journal of Bisexuality, Vol 10 Issue 2, 2010.

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 les processus de renforcement (ou systèmes de récompense) 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 des zones corporelles les plus érogènes par un partenaire – *peu importe son sexe ou son genre*.

Mots clés

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

1. Introduction

Fondamentalement, la sexualité humaine est-elle hétérosexuelle ou plutôt bisexuelle ? 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 hominoïdes se 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 plus simples (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 remettent en cause les théories 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*. Elles permettraient surtout le déclenchement de la motivation sexuelle (via le système olfactif principal et voméronasal ; Moncho-Bogani & al., 2004; Yoon & al., 2005) et la discrimination d'un partenaire reproducteur du sexe opposé (via le système voméronasal ; Stowers & al., 2002; Dulac & Torello, 2003).
- Les *réflexes sexuels* (moteurs, autonomes et neuroendocriniens).
Les réflexes sexuels moteurs permettent la réalisation de la dernière phase de la copulation (i.e. l'intromission). Ces réflexes sont :
 - La lordose (Pfaff & al., 1994) et/ou l'immobilisation.
 - L'intromission (Meisel & Sachs, 1994).
 - Les poussées pelviennes.
 Les réflexes sexuels autonomes et neuroendocriniens facilitent la copulation et permettent la fécondation. Ces réflexes sont :
 - L'érection et la lubrification (Giuliano & Rampin, 2004).
 - L'éjaculation (Allard & al., 2005; Coolen, 2005).
 - L'ovulation réflexe, provoquée par le coït (Spies & al., 1997).
- Les *processus de renforcement* (au niveau neurobiologique) ou système de récompense (au niveau psychologique). Ces processus, associés à la peau poilue du corps (Olausson & al., 2002), aux zones érogènes, à la copulation (Caggiula & 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; Missiakan, 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 excitateur postérieur spécifique, les fesses, en un signal antérieur similaire, les seins. Les seins seraient ainsi des « fesses par devant », signal adaptatif excitateur 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 Rosenzweig & al., 2002, p. 281-321), 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, p. 195-204), 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*.

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 (cheveau 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, 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 (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'attirance 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 permettraient la reconnaissance du partenaire de sexe opposé (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. 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).

La capacité au positionnement génito-génital approprié des corps (la séquence de la monte chez les mammifères inférieurs) 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 apprendre aucun élément du comportement de reproduction, de manière systématique le mâle est incapable de coïter (Gruendel & Arnold, 1969; Missakian, 1969; Turner & al., 1969; Ward, 1992). Cette incapacité du mâle à pratiquer le coït en dehors de toute expérience préalable a été vérifiée dans plusieurs espèces (cochon d'Inde, rat, chat, chien, macaque rhésus, chimpanzé), et elle est systématique chez tous les primates. En variant les conditions expérimentales, il est apparu que c'est vraisemblablement la privation du contact physique, et non de la vue, des sons ou des odeurs des congénères, qui est le facteur critique à l'origine du déficit coïtal (Ward, 1992; Gruendel & 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 (Douglas & al., 2004). Les premiers contacts corporels postnatals et plus particulièrement tous les types de contacts et d'explorations corporelles effectués au cours des jeux sociaux 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 schèmes 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 hormonale "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 (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 naïf 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 (Pfaus & al., 2001), et le comportement de reproduction pourra être effectué malgré l'absence de certains signaux cruciaux pour l'animal sexuellement naïf (Meredith, 1991; Signoret, 1996).

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 diminution importante de l'influence des hormones et des phéromones.
- Une détérioration fonctionnelle du système voméronasal.

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.

Quant aux facteurs hormonaux, qui jouent un rôle majeur dans le contrôle du comportement de reproduction, on remarque que leur influence décroît graduellement jusqu'à devenir mineure chez l'être humain. 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 (Wilcox & al., 2004). 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 (Suggs, 1966; Malinowski, 1929; Martinson, 1994), si le contexte le permet, les activités sexuelles débutent 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.

L'altération du système voméronasal chez les primates de l'Ancien Monde (ZHANG & WEBB 2003) provoque la dysfonction ou la disparition des fonctions assurées par cet organe, en particulier la *discrimination hétérosexuelle* du partenaire reproducteur de sexe opposé (Stowers & al., 2002; Dulac & Torello, 2003). En effet, quand l'organe voméronasal n'est pas fonctionnel, le comportement sexuel devient bisexuel (Stowers & al., 2002; Kimchi & al., 2007). De plus, bien que des phéromones puissent encore être perçues au niveau du système olfactif principal (Liberles & Buck, 2006), on observe que leurs effets, en particulier comportementaux, sont faibles chez l'être humain (Foidart & al., 1994).

Il ne reste donc, 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 réitération des activités de stimulation du corps et surtout des zones génitales (AGMO 2007).

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 deviendraient secondaires, la séquence copulatoire serait conservée, et ce serait des facteurs cognitifs et de renforcement qui seraient à l'origine de la partie initiale (motivation, orientation) du comportement de reproduction.

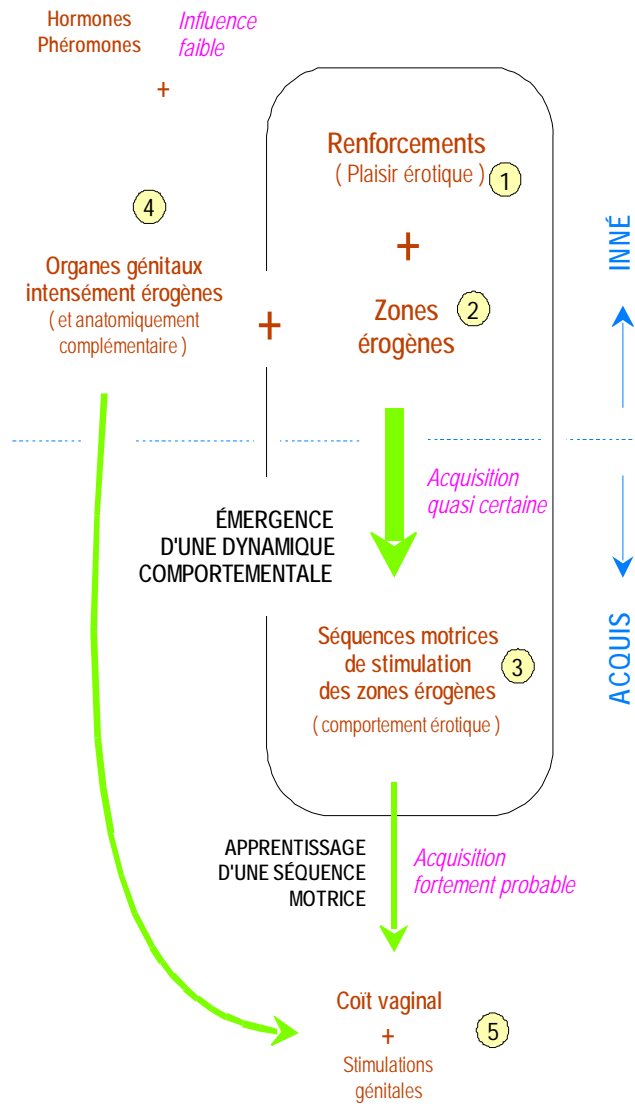
Ces évolutions importantes des principaux facteurs comportementaux devraient avoir un impact majeur sur le comportement de reproduction humain. D'où, en tenant compte de toutes ces analyses, et à partir de ces facteurs modifiés par l'évolution, quels seraient alors le développement et la dynamique du 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, ce qui l'impliquerait fonctionnellement dans les réponses émotionnelles provoquées par les contacts physiques agréables (Olausson & al., 2002; Wessberg & al., 2003; Olausson & al., 2008). Il serait responsable de la recherche du contact physique et expliquerait peut-être la raison pour laquelle les primates sont des animaux de contact. 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 périanale, les mamelons et les lèvres (Winkelman, 1959). Par ailleurs, l'importante érogénité 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.

Figure 1 : Acquisition d'un comportement permettant la reproduction



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, toilette, 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 acquiert 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 moduleraient 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 1**).

Figure 1 : 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 [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].

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 préférentielles [5] (**Figure 1**, 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 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.

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 1/3 d'activités homosexuelles et 2/3 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, 1993, 1990).

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 (Allgeier & Allgeier, 1992; Brenot, 2004), dans des manuels de sexualité (Comfort, 1992; Remes, 2004) ou dans les grands classiques de la littérature érotique (par exemple le Kāma sūtra de Vatsayana). 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'acquière 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 présentées 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 orgastique.

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 1**), 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 qu'une partie des activités sexuelles devraient être bisexuelles. Or, on observe dans les sociétés occidentales actuelles une sexualité quasi hétérosexuelle, ce qui, *a priori*, réfute le modèle. Néanmoins, on observe que quasiment tous les primates ont des activités bisexuelles (Wallen & Parsons, 1997), en particulier les chimpanzés *pan paniscus* (Bonobo) (De Waal, 1993), que dans les sociétés sexuellement libérales les enfants et les adolescents ont des activités bisexuelles (Ford & Beach, 1965; 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 (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. 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. 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" (Levy, 1991; Savic & al., 2005; Berglund & al., 2006). Néanmoins, même si ces résultats – bien qu'ils ne permettent pas actuellement de savoir si 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 suppose uniquement la prépondérance des processus de renforcement érotique. Les effets des hormones et des phéromones peuvent exister, *mais seraient plus faibles*.

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, 1993, 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 sexuation 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. Conclusion générale

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 les processus de renforcement 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 raisons 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), il semble que la tendance innée à rechercher des stimulations des zones érogènes par des partenaires, comme observé chez les bonobos, induirait l'apprentissage d'une sexualité qui serait dans la plupart des cas bisexuelle.

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
- ALLGEIER Albert Richard , ALLGEIER Elisabeth Rice : Sexualité humaine • De Boeck Université 1992
- BADINTER Elisabeth : XY, de l'identité masculine • Odile Jacob, Poche, 1992
- BAGLEY C. , TREMBLAY P. Elevated rates of suicidal behavior in gay, lesbian, and bisexual youth • Crisis, 21(3):111-117, 2000
- BALTHAZART J. , FABRE-NYS C. Le comportement sexuel • in THIBAUT C. , LEVASSEUR M.-C. (Eds). La reproduction chez les mammifères et l'Homme • INRA Ellipse, 2(27):611-637, 2001
- 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
- BRENOT Philippe (Ed) – Dictionnaire de la sexualité humaine. L'Esprit du Temps, Bordeaux, 2004.
- BROUSSIN Bernard , BRENOT Philippe. Orgasme in utero ? • Sexologies, 21(5):15-16, 1996
- BROUSSIN Bernard , BRENOT Philippe. Existe-t-il une sexualité du fœtus ? Fertilité, contraception, sexualité, Nov, 23/11:696-698, 1995
- BUVAT J. : Hormones et comportement sexuel de l'Homme : données physiologiques et physiopathologiques • Contracept. Fertil. Sex., 24/10:767-778, 1996
- CAGGIULA A. R. , HOEBEL B. G. "Copulation-reward site" in the posterior hypothalamus • Science, 153(741):1284-1285, 1966
- CASS A. S. , BLOOM Beth Ann , LUXENBERG M. Sexual function in adults with myelomeningocele • The Journal of Urology, 136:425-426, 1986
- CHANGEUX J. P. , DANCHIN A. Selective stabilisation of developing synapses as a mechanism for the specification of neuronal networks • Nature, 264(5588):705-712, 1976
- CHILTON J. K. Molecular mechanisms of axon guidance • Dev. Biol., 292(1):13-24, 2006
- COMFORT Alex : Les joies du sexe • Arthaud 1992
- CONSTANTINE Larry L. , MARTINSON Floyd M. , (Ed) : Children and sex : new findings, new perspectives • Little, Brown and Co, Boston, 1981
- COOKE B. M. , CHOWANADISAI W. , BREEDLOVE S. M. Post-weaning social isolation of male rats reduces the volume of the medial amygdala and leads to deficits in adult sexual behavior • Behavioural Brain Research, 117(1-2):107-113, 2000
- COOLEN L. M. Neural control of ejaculation • J. Comp Neurol., 493(1):39-45, 2005
- DE WAAL Frans : De la réconciliation chez les primates • Flammarion 1992
- DE WAAL Frans B. M. Sociosexual behavior used for tension regulation in all age and sex combinations among Bonobos • Springer-Ferlag, 1990
- DEFOLIART Gene. Insects as human food • Crop Protection, 11(5):395-399, 1992
- DESMOND Morris : Intimate behavior • Londres, 1971 et Paris, Grasset, 1972
- DIAMOND M. Sexual behavior in pre contact Hawai'i : 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 Terry. Bisexuality : negotiating lives between two cultures • Journal of bisexuality, 3(2):91-108, 2003

- FOIDART A. , LEGROS J.J. , BALTHAZART J. : Les phéromones humaines : vestige animal ou réalité non reconnue • Revue médicale de Liège, 49/12:662-680, 1994
- FORD Clellan S. , BEACH Frank A. : Patterns of sexual behavior • Methuen & Co, London, 1965
- GANDELMAN R. : Gonadal hormone and sensory function • Neuroscience and biobehavioral reviews, 7:1-18, 1983
- GAZZANIGA Michael S. , IVRY Richard B. , MANGUN George R. : Cognitive neuroscience : the biology of the mind • Norton & Company, 2nd 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. , RAMPIN O. Neural control of erection • Physiology & Behavior, 83(2):189-201, 2004
- 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
- HASHIMOTO Chie. Context and development of sexual behavior of wild bonobos (pan paniscus) at Wamba, Zaire • International Journal of Primatology, 18(1):1-21, 1997
- 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
- KENDRICK K. M. , HINTON M. R. , ATKINS K. , HAUPT M. A. , SKINNER J. D. Mothers determine sexual preferences • Nature, 395(6699):229-230, 1998
- KINSEY Alfred C., POMEROY Wardell B., MARTIN Clyde E. Le comportement sexuel de l'homme. Rayonnement de la pensée, 1948
- 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
- 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
- MALINOWSKI Bronislaw : la vie sexuelle des sauvages du nord-ouest de la mélanésie • Petite bibliothèque Payot 1970
- MARTINSON Floyd M. : The sexual life of children • Bergin & Garvey, 1994
- MASTERS William H. , JOHNSON Virginia E. : Human sexual response • Bantam Books 1980 (première publication 1966)
- MEISEL Robert L. , SACHS Benjamin D. : The physiology of male sexual behavior • in KNOBIL Ernest , NEILL Jimmy D. : 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 Michael : 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
- 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
- OLAUSSON H. , LAMARRE Y. , BACKLUND H. , MORIN C. , WALLIN B. G. , STARCK G. , EKHOLM S. , STRIGO I. , WORSLEY K. , VALLBO A. B. , BUSHNELL M. C. Unmyelinated tactile afferents signal touch and project to insular cortex • Nature Neuroscience, 5(9):900-904, 2002
- OLAUSSON H. , 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. , PÖEGGELER B. , HARDELAND R. Melatonin: Nature's most versatile biological signal? • FEBS J., 273(13):2813-2838, 2006
- 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
- RÉMÈS Érik : Sexe guide • Éditions blanche 2004
- RODRIGUEZ-RUST Paula C. Bisexuality : the state of the union • Annual Review of Sex Research, 13:180-240, 2002
- ROSENZWEIG Mark R. , BREEDLOVE S. Marc , LEIMAN Arnold L. : Biological psychology : an introduction to behavioral, cognitive, and clinical neuroscience • Sinauer Associates, 3rd edition, 2002

- SAVIC I. , BERGLUND H. , LINDSTROM P. Brain response to putative pheromones in homosexual men • Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102(20):7356-7361, 2005
- SERGEANT Bernard : 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
- SIGNORET Jean-Pierre , BALTHAZART Jacques : Le comportement sexuel • in THIBAUT Charles ; LEVASSEUR Marie-claire : La reproduction chez les mammifères et l'homme • INRA Ellipse 1991
- SIGNORET Jean-Pierre : Olfaction et sexualité des mammifères • Revue internationale de psychopathologie, 22:423-443, 1996
- SISK C. L. , FOSTER D. L. The neural basis of puberty and adolescence • Nature Neuroscience, 7(10):1040-1047, 2004
- SOULIER Bernadette. Un amour comme tant d'autres ? Handicaps moteurs et sexualité • Association des paralysés de France, 2001
- SPEVAK A. M. , QUADAGNO D. M. , KNOEPEL 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 Robert C : Marquesan sexual behavior : an anthropological study of polynesian practices • Harcourt, Brace & World, 1966
- 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
- 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 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
- 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
- WILCOX A. J. , BAIRD D. D. , DUNSON D. B. , MCCONNAUGHEY D. R. , KESNER J. S. , WEINBERG C. R. On the frequency of intercourse around ovulation: evidence for biological influences • Hum. Reprod., 19(7):1539-1543, 2004
- WINKELMANN R. K. The erogenous zones: their nerve supply and its significance • Mayo Clin. Proc., 34(2):39-47, 1959
- WOODSON James C. Including 'learned sexuality' in the organization of sexual behavior • Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 26(1):69-80, 2002
- WUNSCH Serge , BRENOT Philippe. 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
- 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
- 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
- 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