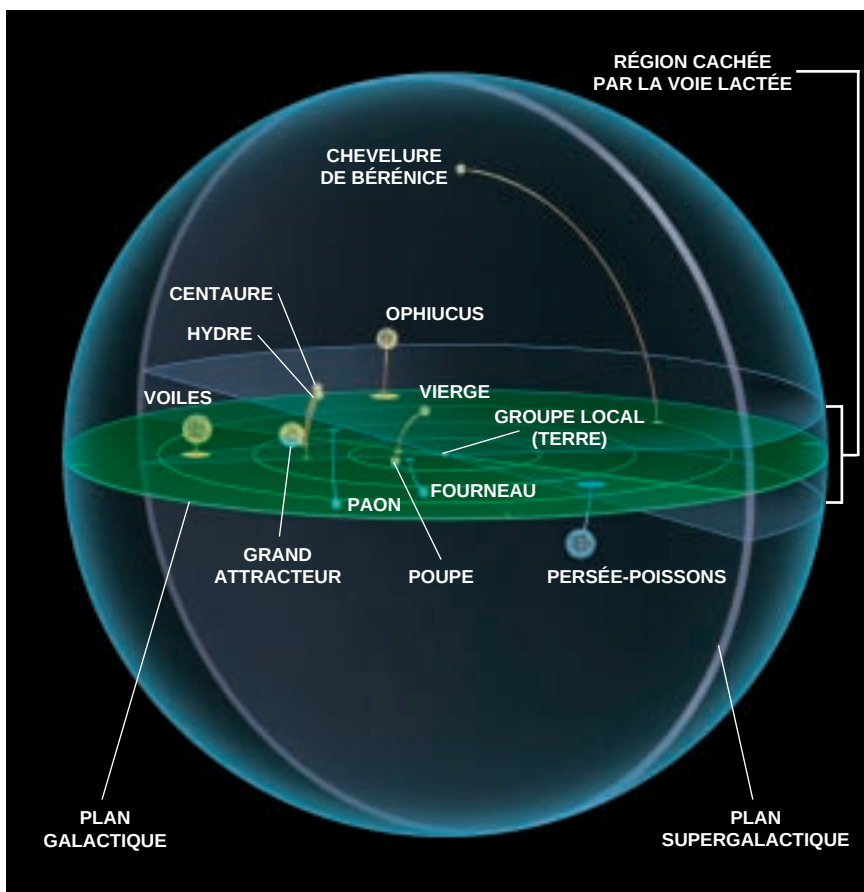




7. CETTE REPRÉSENTATION TRIDIMENSIONNELLE de l'Univers local montre la distribution irrégulière des amas de galaxies. Le rayon de la sphère bleue représente 400 millions d'années-lumière ; le plan vert est celui de notre Galaxie, étendu à l'espace intergalactique ; les petits groupes de points sont les amas de galaxies, et les cercles sont leurs projections sur le plan galactique. De nombreux amas de galaxies se trouvent dans le plan supergalactique ou près de lui (en violet). Certains sont dissimulés dans la zone d'exclusion (secteur de part et d'autre du plan galactique).

de l'amas de la Poupe permet un meilleur accord entre le mouvement attendu du Groupe local et le mouvement théorique déduit par le rayonnement du fond cosmologique.

Ces observations pourraient-elles préciser la nature du Grand Attracteur ? Bien que la densité de galaxies visibles augmente dans la direction présumée de cette structure, son cœur a échappé aux recherches. Dans les années 1980, George Abell, alors à l'Université de Californie, a identifié un amas de galaxies situées à peu près à la bonne position ; c'était à l'époque le seul amas connu dans la zone d'exclusion. Toutefois, comme il ne comprenait que 50 galaxies, il ne pouvait s'agir d'un attracteur, encore moins d'un grand attracteur.

Cet amas était pourtant plus massif qu'on ne le pensait : avec Patrick Woudt, de l'Observatoire européen austral à Garching, en Allemagne, nous y avons découvert 600 autres galaxies. Avec des collègues en France

et en Afrique du Sud (voir l'encadré page 81), nous avons obtenu des spectres de ces objets au moyen de divers télescopes situés dans l'hémisphère Sud. Les vitesses mesurées des galaxies suggèrent que l'amas est très massif – équivalant à l'amas de la Chevelure de Bérénice (Coma), un regroupement 10 000 fois plus massif que notre Galaxie. Ainsi les astronomes ont enfin vu le centre du Grand Attracteur. Avec d'autres amas

voisins, cette découverte pourrait expliquer complètement les mouvements galactiques observés dans l'Univers proche.

La hiérarchie des structures cosmiques ne s'arrête pas là. Les recherches dans la zone d'exclusion ont identifié des regroupements encore plus grands. Kenichi Wakamatsu, de l'Université de Gifu, au Japon, a identifié un superamas à 370 millions d'années-lumière, dans la constellation d'Ophiucus. Bien que cet amas se trouve derrière le centre galactique, une région extrêmement dense en étoiles, K. Wakamatsu a identifié, sur des relevés photographiques du ciel, des milliers de galaxies qui font partie de cet amas. Le superamas d'Ophiucus pourrait être relié à un autre superamas, situé dans la constellation d'Hercule, ce qui suggère l'existence de structures cohérentes sur des échelles défiant l'imagination, même celle des astronomes.

La zone d'exclusion a gêné des générations d'astronomes. Elle bloquait l'étude de la formation de la Voie lactée, de l'origine du mouvement du Groupe local, de la connexion de chaînes de galaxies, et du nombre réel de galaxies de l'Univers. Les efforts des dix dernières années ont transformé la zone d'exclusion en l'une des régions les plus intéressantes du ciel extragalactique : le mystérieux Grand Attracteur est aujourd'hui bien cartographié, la découverte de la galaxie naine du Sagittaire a montré comment la Voie lactée s'est formée, et les vastes filaments cosmiques posent des questions sur les théories de la matière sombre et de la formation des grandes structures. Derrière ce voile, d'autres surprises attendent peut-être les astronomes, mais les pièces manquantes du ciel extragalactique se mettent en place.

Renée KRAAN-KORTEWEG enseigne au département d'astronomie de Guanajuato, au Mexique. Ofer LAHAV travaille à l'Institut d'astronomie de l'Université de Cambridge, en Angleterre.

Unveiling Large-Scale Structures behind the Milky Way, sous la direction de Chantal Balkowski et R.C. Kraan-Korteweg, Astronomical Society of the Pacific Conference Series, vol. 67, janvier 1994.

R.A. IBATA, G. GILMORE et M.J. IRWIN, *A Dwarf Satellite Galaxy in Sagittarius*, in

Nature, vol. 370, pp. 194-196, 21 juillet 1994.

Avishai DEKEL, *Dynamics of Cosmic Flows*, in *Annual Review of Astronomy and Astrophysics*, vol. 32, pp. 371-418, 1994.

R.C. KRAAN-KORTEWEG et al., *A Nearby Massive Cluster behind the Milky Way*, in *Nature*, vol. 379, pp. 519-521, 8 février 1996.

D. ALLOIN, *Les galaxies*, Flammarion, 1998.

Les choix alimentaires des primates

BRUNO SIMMEN • CLAUDE-MARCEL HLADIK

La comparaison des populations de primates et des populations humaines révèle le fondement biologique des comportements alimentaires de notre espèce.

Pourquoi les divers peuples mangent-ils si différemment ? Parce que leurs comportements alimentaires sont forgés par la culture, l'environnement et les adaptations physiologiques. Afin de cerner l'origine des différences, nous rapprocherons des analyses biologiques des systèmes de perception, des explorations cognitives, des études sociologiques et des études ethnologiques. Nous explorerons notamment les bases biologiques du comportement alimentaire humain en nous fondant sur celles des animaux les plus proches de l'homme : les primates. Pour toutes nos analyses, nous tenons compte du contexte dans lequel notre espèce et les autres espèces de primates ont évolué. En effet, à la diversification des espèces qui accompagne celle des habitats correspond une adaptation des systèmes sensoriels aux milieux colonisés.

Dans quelle mesure la perception gustative des populations humaines actuelles reflète-t-elle alors notre héritage de primates ? Cette question générale renvoie à une foule de questions particulières : pourquoi aimons-nous généralement les aliments sucrés ? Pourquoi l'amer a-t-il une connotation déplaisante ? Pourquoi certains d'entre nous sont-ils plus sensibles que d'autres à des molécules sapides ?

Les mécanismes adaptatifs ne pouvant être étudiés en action, les comportements alimentaires des primates actuels sont une source d'information irremplaçable. La sélection naturelle ne conserve que les primates qui optimisent leur approvisionnement énergétique, en même temps qu'ils évitent les produits toxiques. Ces comportements

ont été renforcés par l'ajustement de la perception gustative à des environnements qui ont varié au cours des temps géologiques. En retour, les espèces végétales se sont adaptées, par des variations de leur composition en matières nutritives ou en produits toxiques, aux possibilités de discrimination gustative des animaux qui les consommaient et, qui agissaient ainsi comme des disséminateurs de semence et comme des agents déprédateurs.

Les composés végétaux sont bénéfiques ou dangereux, selon les doses consommées, et c'est le rapport coût/bénéfice de ces produits qui doit être pris en compte dans les comparaisons des choix alimentaires des primates non humains, des premiers hominidés ou des populations humaines qui vivent aujourd'hui en économie de subsistance.

Perception et comportement

Plusieurs types de capteurs sensoriels participent à la perception des aliments, mais les voies nerveuses de la gustation, de l'olfaction et de la vision convergent vers certaines zones du cerveau, dites « intégratives ». Nous nous limiterons ici à la présentation de certaines caractéristiques de la perception gustative, notamment des seuils de perception et des réactions comportementales aux stimuli plus forts.

Lors de notre examen des diverses perceptions gustatives, nous n'oublierons pas que les avancées les plus récentes de la physiologie du goût, notamment les travaux d'Annick Faurion, de l'ENSIA, à Massy, ont démontré l'obsolescence de la théorie des

quatre saveurs de base (salé, sucré, acide, amer), qui a prévalu pendant plus d'un demi-siècle : la réglisse n'est ni amère, ni acide, ni sucrée, ni salée ; le monoglutamate de sodium a également un goût original ; et les divers sucres n'ont pas tous la même saveur, par exemple. Les cellules sensorielles des bourgeons du goût réagissent généralement à des molécules de plusieurs types, mais elles se distinguent par une plus ou moins grande affinité pour certaines d'entre elles. Le nerf gustatif périmphérique, groupe de fibres nerveuses issues de ces cellules, transmet au cerveau les signaux détectés par toutes les cellules réceptrices, donnant une sorte de signature complexe, qui diffère selon les substances.

Il existe néanmoins des molécules qui engendrent des signaux gustatifs voisins (pour certains sucres, par exemple, ou pour les acides), ce qui rend difficile la discrimination entre les substances, même à forte concentration, aussi bien pour l'espèce humaine que pour les primates non humains.

L'une des réactions gustatives les plus constantes chez les primates est le réflexe gusto-facial, étudié par Jacob Steiner, de l'Université hébraïque d'Hadassa (Israël), en 1984 : chez tous les primates nouveau-nés, les bébés humains compris, une solution amère est toujours rejetée, avec une mimique stéréotypée de la bouche, tandis qu'une solution sucrée est acceptée avec un réflexe de succion et une expression faciale relaxée.

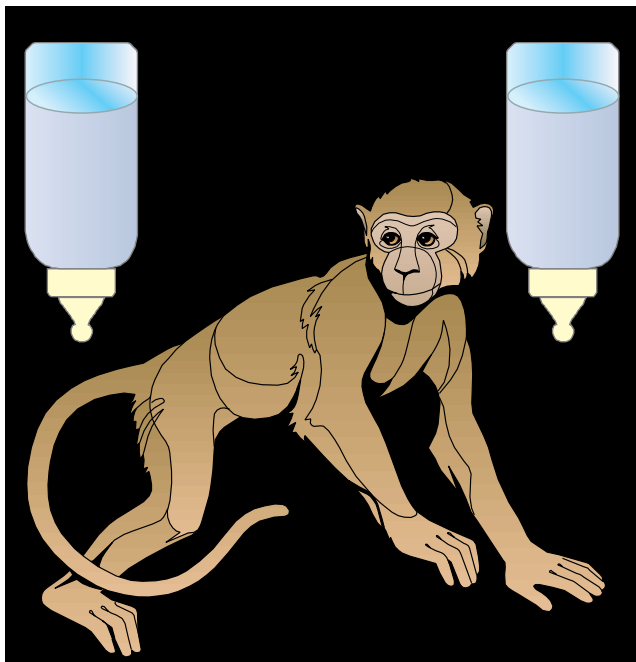
L'apprentissage ou la familiarisation à des stimuli perçus commencent *in utero*. Bien que les recherches dans ce domaine soient encore peu avancées, on observe, par exemple, l'activité du



C.-M. Hladik/Museum

1. CE CHIMPANZÉ *Pan troglodytes troglodytes* vit dans la forêt du Gabon. Ce jeune animal, dont la mère mâche des pulpes de fruits, a un oisillon dans la main. Il se prépare à le consommer lentement, avec

des morceaux d'écorce d'arbre. La mère tend à obtenir une quantité d'énergie suffisante, tandis que le choix du jeune, dans ce cas, se fonde davantage sur la récompense associée au plaisir gustatif.



2. ON TESTE LA SENSIBILITÉ gustative des primates non humains en leur présentant simultanément deux biberons, l'un rempli d'eau et l'autre rempli d'une solution contenant la molécule sapide étudiée. Jour après jour, on change la concentration en molécule sapide (on la met, aléatoirement, dans le biberon de gauche ou dans le biberon de droite), et l'on mesure la plus petite concentration à partir de laquelle le



singe ne manifeste plus de préférence. Pour obtenir une mesure de la sensibilité humaine, on fait goûter en aveugle des rangées de solutions. Dans chaque rangée, les diverses solutions contiennent des molécules différentes ; la concentration augmente régulièrement de la première à la dernière rangée. On demande aux sujets d'indiquer quand ils reconnaissent la molécule sapide.

fœtus quand on injecte des composés *in utero*. Les mimiques faciales du nouveau-né correspondent à un véritable réflexe, puisqu'elles existent même chez des nourrissons «anencéphales», c'est-à-dire dont le cerveau est dépourvu d'aires associatives.

Le caractère hédonique (plaisir ou déplaisir) associé au goût d'un aliment est présent dès la naissance et, probablement, *in utero* ; après plusieurs expériences alimentaires, les animaux apprennent à discriminer les aliments qui suscitent des réactions positives de leur organisme de ceux qui leur nuisent.

Les préférences et les aversions pour un goût ne sont pas fixées une fois pour toutes. Plusieurs mécanismes physiologiques viennent en moduler l'intensité à des phases distinctes après l'ingestion d'un aliment. Les neurophysiologistes ont ainsi beaucoup étudié le phénomène de satiété orale, qui est une altération rapide de la nature plaisante du goût d'un aliment avant même que des capteurs de l'estomac donnent le signal du rassasiement ; autrement dit, la perception d'un goût peut déjà constituer une première forme de rassasiement. D'autre part, dans les minutes ou dans les heures qui suivent, la stimulation des récepteurs du

duodénum par l'aliment ingéré modifie l'appréciation de cet aliment : une préférence peut même se transformer en aversion ; c'est le phénomène d'alliesthésie. Les variations de glycémie (la concentration en glucose dans le sang), associées aux états de faim ou de satiété, modulent également l'appréciation des aliments.

À ces mécanismes génétiquement programmés s'ajoutent toujours des réactions conditionnées, c'est-à-dire résultant d'un apprentissage, qui modifient considérablement la nature de la perception gustative. Le plus extraordinaire de ces mécanismes est celui de l'aversion gustative conditionnée, découvert en 1966 par John Garcia et Robert Koelling : une aversion pour n'importe quel goût particulier survient parfois, naturellement, après une expérience alimentaire désagréable (nausée) ; et l'on peut provoquer une aversion gustative chez le singe si l'on déclenche artificiellement une nausée après la consommation d'un aliment. De tels processus étant communs à tous les mammifères, ce ne sont pas eux qui expliquent les différences de niches alimentaires. Aussi avons-nous recherché chez les primates des mécanismes adaptatifs qui ont conduit à la différenciation de la perception gustative.

Les fruits et les sucres

La plupart des primates non humains se nourrissent de fruits. Leur appareil digestif est adapté, d'un point de vue morphologique et fonctionnel, à l'utilisation des pulpes des fruits des phanérogames (les plantes à fleurs), qui ont évolué parallèlement aux primates depuis la fin de l'ère secondaire. Les pulpes des fruits, malgré leurs compositions variables selon les espèces végétales et selon le degré de maturité, contiennent des sucres solubles, principalement du fructose, du glucose et du saccharose. Les travaux que nous avons effectués sur les seuils de perception du saccharose pour 33 espèces de primates non humains ont été initialement entrepris avec Dieter Glaser, de l'Université de Zurich. Ces seuils, mesurés par des «tests de préférence» sont les concentrations minimales des produits en solution qui restent attractantes pour les animaux (elles sont comprises entre 6 et 330 millimoles par litre pour les primates testés). Dans notre laboratoire, Göran Hellekant, de l'Université de Madison, a ensuite confirmé que les seuils mis en évidence par ces tests de préférence diffèrent peu des concentrations les plus faibles qui déclenchent une activité électrique d'un des nerfs de la gustation.

Sil la plupart des fruits pulpeux sont appréciés par la grande majorité des primates, nous avons découvert que l'attrance sensorielle pour les sucres diffère selon les espèces : l'acuité gustative augmente avec la masse corporelle des différentes espèces, celles de grand format ayant les seuils de perception les plus faibles. Cette relation allométrique, c'est-à-dire entre la taille et un trait particulier, a été observée pour le saccharose, mais nous l'avons retrouvée pour le fructose, bien que nous ayons testé moins d'espèces dans ce cas.

Les pressions de sélection expliquent probablement cette tendance. Contrairement aux primates de petite taille, dont les besoins énergétiques sont assurés par la consommation d'un petit volume d'aliments, la plupart des grandes espèces doivent compléter leur régime avec des fruits contenant peu de sucres. Chez ces espèces, une bonne perception des sucres solubles favorise la diversification du régime alimentaire.

Certaines espèces ont un comportement que la relation allométrique n'explique pas seule, parce qu'elles ont une stratégie alimentaire particulière. Par exemple, chez les macaques ou chez les singes capucins, la recherche des ressources disséminées sur de vastes territoires nécessite un important investissement énergétique, mais ces animaux ne consomment que des aliments à densité énergétique élevée.

Au contraire, des primates tels que les langurs et les hurleurs consomment des feuillages et des fruits verts, abondants et peu dispersés, dont l'énergie n'est récupérée qu'après fermentation dans le tractus digestif ; ces aliments sont peu énergétiques, mais les animaux dépensent peu d'énergie pour les trouver.

Pour expliquer la persistance de ces deux stratégies ainsi que des stratégies intermédiaires, l'un d'entre nous (C.-M. Hladik) a proposé une théorie qui fait intervenir l'intensité, variable selon les espèces, de la perception des sucres et d'autres nutriments solubles : une grande acuité gustative induit une forte récompense sensorielle, renforçant la motivation et l'efficacité de la quête alimentaires chez les primates à forte dépense énergétique (cas du singe capucin). Inversement une réaction de faible intensité aux stimuli gustatifs suffit aux animaux à faible investissement énergétique (cas des langurs), pour lesquels la réaction à long terme de l'organisme,

après saturation, jouerait un rôle plus important dans la régulation de la prise alimentaire à faible densité calorique.

La coévolution des primates et des plantes

Comment ces stratégies se sont-elles établies ? Cette question s'apparente à la suivante : comment la discrimination des produits de l'environnement détermine-t-elle la coévolution des végétaux et des primates qui les consomment ? D. Glaser et ses collègues ont trouvé un élément de réponse en observant une dichotomie remarquable entre les primates du Nouveau Monde (Platyrrhiniens) et les primates de l'Ancien Monde (Catarrhiniens). Certaines substances qui ont un goût sucré (par exemple, la thaumatococcine, une protéine perçue par l'homme comme très sucrée) et qui sont présentes dans la pulpe des fruits de quelques espèces végétales d'Afrique tropicale ne sont perçues que par les Catarrhiniens. C'est la preuve que les plantes qui synthétisent ces substances ont coévolué avec les Catarrhiniens, et non avec les Platyrrhiniens, depuis la séparation des plaques continentales du Nouveau Monde et de l'Ancien Monde, il y a 30 millions d'années.

Dans des environnements forestiers qui ont évolué séparément, les phanérogames à fruits pulpeux ont été sélectionnés par les consommateurs, qui sont également les disséminateurs des graines, pour aboutir à des formes de plus en plus riches en sucres. Dès lors, des végétaux sont avantagés s'ils ont des gènes qui codent une protéine dont

le goût est perçu par les primates comme proche de celui du sucre, surtout si des quantités infimes de produits provoquent une sensation très sucrée. Ce processus ne fonctionne que si le modèle, en l'occurrence des végétaux contenant véritablement des sucres, est plus abondant que l'espèce mimétique. Certes les primates obtiennent une récompense sensorielle, mais ils sont trompés par la forme chimique qui reproduit le goût du sucre, et ils contribuent à la dissémination des semences sans obtenir d'apport énergétique.

Quels primates sommes-nous, du point de vue de la détection des sucres ? Chez l'homme, on mesure les seuils de perception par un protocole différent de celui qui est appliqué aux animaux : au cours des tests, on propose aux sujets humains testés jusqu'à dix substances couvrant un large spectre de qualités gustatives connues. Ceux-ci doivent reconnaître le goût des substances dans des solutions dont on augmente progressivement la concentration en commençant toujours par les solutions les plus diluées.

Le seuil de reconnaissance mesuré par ce test diffère du seuil de détection qui indique la capacité des individus à distinguer, mais sans connaître le goût, une solution sapide par rapport à de l'eau. La valeur obtenue dépend de la répétition des tests (les individus parviennent à reconnaître des saveurs de moins en moins concentrées). Cependant les seuils mesurés dans le système de présentation, aléatoire et en aveugle, correspondent probablement aux concentrations minimales



3. CE SAJOU CAPUCIN observé dans la forêt de Barro Colorado, à Panama, a une stratégie de forte dépense énergétique qu'il équilibre par l'ingestion de nombreux fruits sucrés. Par exemple, il consomme les gousses de cet *inga*, à l'intérieur desquelles il trouve une pulpe sucrée enrobant les graines. Celles-ci traversent son tube digestif sans dommage et sont ensuite disséminées avec les fèces.



C.-M. Hladik/Muséum



4. LE BAPHIA (à gauche) est l'une des nourritures végétales les plus riches consommées par le chimpanzé. Ces jeunes pousses contiennent 55 pour cent de protéines. À l'opposé, les feuilles des deux espèces du genre *Alluaudia*, du Sud de Madagascar (à droite), sont

les aliments les plus pauvres qui sont consommés par un primate (le lépilémur). Dans ce cas, un mécanisme de réingestion des fèces (caecotrophie) est une adaptation physiologique à la consommation d'aliments à faible contenu nutritif.

reconnues : un produit amer, telle la quinine, déclenche un rejet immédiat quand il est en concentrations perceptibles, alors qu'il a des qualités gustatives différentes de l'amertume quand il est en concentration tout juste inférieure à celle du seuil.

Pour les populations humaines dont on a déterminé le seuil de gustation des sucres en solution, on retrouve des valeurs qui correspondent généralement à la relation allométrique établie pour les autres primates. Des différences ont cependant été observées. Par exemple, certaines populations des forêts tropicales ont une moins bonne acuité gustative que les populations des milieux plus ouverts, vivant en économie de subsistance. Ces différences pourraient s'expliquer, au moins en partie, par les pressions de sélection qu'exercent les divers environnements : dans les forêts tropicales, l'abondance des fruits contenant beaucoup de sucres provoque une pression de sélection moins forte que dans les savanes, où les concentrations inférieures en sucres dans les fruits résultent d'une moindre diversité d'espèces végétales.

Énergie sans goût

Si la perception des sucres solubles contribue à l'optimisation des apports énergétiques, on ne peut pas généraliser ce mécanisme aux autres nutriments à densité énergétique élevée : de nombreuses substances n'ont pas de

goût caractéristique (pour l'homme et, probablement aussi, pour les autres primates) et présentent plutôt une caractéristique tactile. C'est le cas des graisses présentes dans certains fruits, des amidons qui abondent dans les tubercules et dans les graines (dont celles des graminées, qui constituent aujourd'hui la plus grande partie de l'alimentation du genre humain) et des gommes végétales exsudées le long des troncs d'arbres.

L'apparente imperfection de la réaction gustative à des produits naturels si importants pour l'espèce aurait une explication d'ordre évolutif : alors que les sucres, toujours présents dans les cycles métaboliques des plantes, ont pu se concentrer assez tôt dans la pulpe des fruits des premiers angiospermes, les fruits à pulpe grasse consommés par de nombreux primates seraient issus d'un processus d'évolution plus récent ; l'évolution n'aurait pas encore engendré des mécanismes de reconnaissance gustative de ces molécules. En revanche, cette forme d'énergie condensée apporte un bénéfice nutritionnel à plus long terme que dans le cas des sucres simples : elle engendre, lors de la digestion, une sensation de bien-être qui serait progressivement associée, par conditionnement, aux caractéristiques gustatives de l'aliment.

Ce conditionnement a peut-être lieu pour d'autres nutriments primordiaux, tels les protéines et les acides aminés : il n'existe pas de relation entre le

rôle des acides aminés essentiels et leur appréciation sensorielle, qui, en solution aqueuse, est positive ou négative selon les primates considérés (certains acides aminés sont amers pour l'homme). Les primates couvrent leurs besoins en protéines soit en consommant des feuillages ou des graines, soit en mangeant de la matière animale. Là encore, il est vraisemblable que, lorsqu'un singe capucin ou un chimpanzé casse des graines dures pour en extraire les amandes, ce qui nécessite à la fois une dépense d'énergie et une bonne coordination motrice, l'effet immédiat d'une récompense sensorielle entre en jeu : l'effet bénéfique des nutriments, décelé par les récepteurs du tractus digestif, est associé au goût de l'aliment, ce qui conditionne une attraction gustative et renforce le comportement des primates.

Chez des chimpanzés qui partagent les proies animales en les consommant par petites bouchées, le plaisir des contacts sociaux s'ajoute à celui de la dégustation ; soulignons que l'appartenance ou l'exclusion d'un groupe social représentant parfois des situations de récompense ou de punition parallèles à celles qui prévalent lors des mécanismes purement psychophysiologiques de conditionnement. Dans la plupart des sociétés humaines, ces contacts sociaux au cours des repas sont très importants : des enfants peuvent même transformer en préférence leur dégoût

pour un plat cuisiné lorsqu'ils observent un aîné respecté qui en consomme.

En ce qui concerne les apports minéraux, on considère que la capacité à percevoir le goût du chlorure de sodium et l'attraction gustative que ce sel exerce chez certaines espèces sont une forme d'adaptation. Cependant il ne semble pas exister de risque de carence en sodium dans le régime des primates, notamment dans les forêts tropicales, où les produits consommés apportent des quantités supérieures aux besoins de l'organisme : le chlorure de sodium est présent à faible concentration dans la plupart des végétaux (moins de 0,5 pour cent du poids sec, soit 20 millimoles dans les extraits aqueux). Sauf cas particulier, par exemple les pétioles à concentration élevée en chlorure de sodium de certaines espèces végétales sélectionnées par les chimpanzés au Gabon, les concentrations correspondent à des intensités imperceptibles pour la plupart des primates, dont les seuils gustatifs se situent entre 5 et 500 millimoles par litre.

Le rapport coût/bénéfice des aliments

Dans ces conditions où le risque de carence est improbable, en quoi la consommation de terre, ou géophagie, observée chez plusieurs espèces de primates, contribuerait-elle à équilibrer les apports en éléments minéraux ? En fait,

les minéraux consommés par les primates, principalement les argiles, joueraient un rôle important comme adsorbant des tanins, des molécules abondantes dans les végétaux et qui présentent une toxicité. Cet effet bénéfique des argiles explique vraisemblablement la plupart des observations de géophagie, d'autant que l'analyse des échantillons de sol ne révèle pas de concentrations en tanins supérieures à celles qui sont trouvées dans les végétaux, et que ce comportement intervient au cours des périodes où les primates consomment de grandes quantités de feuillages riches en tanins.

En formant des liaisons stables avec les protéines des feuillages et des fruits, dont les cellules sont broyées en cours de mastication, les tanins réduisent la digestibilité des aliments. Ils ne protègent toutefois les espèces végétales contre les consommateurs que lorsqu'ils sont présents à fortes doses, et les diverses espèces de primates les tolèrent à des degrés différents. Les études de l'un des plus petits primates, le microcèbe, ont montré que les concentrations voisines de 0,4 gramme par litre, qui correspondent approximativement au seuil gustatif, sont partiellement rejetées. En revanche, des concentrations en tanins bien supérieures, dans les fruits immatures, sont acceptées par les chimpanzés.

Toutefois les tanins sont généralement consommés en association avec

des sucres. Au cours de la maturation des fruits, la concentration en tanins diminue en même temps que se concentrent les sucres ; de plus, les tanins peuvent être tolérés si les concentrations en sucres sont assez fortes.

Ainsi nous avons observé que le ouistiti *Callithrix jacchus* et le singe de Goeldi *Callimico goeldii*, deux espèces d'Amérique du Sud, présentant un même seuil de perception du fructose, acceptent des concentrations en tanins de 0,4 gramme par litre quand ces tanins sont dans une solution peu sucrée, mais supportent des concentrations en tanins qui atteignent 2 grammes par litre quand la solution est très sucrée.

Cette variabilité de réactions face à des solutions qui incluent à la fois des substances bénéfiques et des composés relativement toxiques pour l'organisme est certainement un phénomène courant dans la nature, où les aliments ont des compositions variables selon la localisation, le climat, la période de l'année, etc.

On doit tenir compte de ce phénomène pour interpréter le comportement de néophobie (de néo-, «nouveau», et phobie, «qui a peur»), qui limite les animaux – et l'homme – à des aliments familiers. En évitant la consommation d'aliments étrangers, la néophobie est une adaptation utile : elle protège contre des substances très toxiques mais insipides ; cependant, c'est par un système d'essais répétés et de conditionnements



5. LES MACAQUES À TOQUES du Sri Lanka complètent leur alimentation avec les pétioles des feuilles d'un *Strychnos* contenant des alcaloïdes. Or ces primates très sensibles aux alcaloïdes amers ne disposent



pas de mécanisme de détoxication assez efficace pour tolérer des produits comme la strychnine ou la brucine. En fait, la plante consommée, *Strychnos potatorum*, ne renferme pas d'alcaloïdes de ce type.

que des préférences stables pour des aliments nouveaux s'élaborent.

On voit ainsi que c'est le rapport coût/bénéfice qui importe dans la décision d'ingestion. Le cerveau intègre, dans son évaluation des aliments, des particularités génétiques, des conditionnements et des influences de l'environnement socio-culturel.

L'analyse effectuée pour les substances astringentes s'applique également aux substances amères (principalement les alcaloïdes), aux terpènes (aromatiques), aux saponines (basiques), aux acides forts. Toutes ces molécules déclenchent un réflexe gusto-facial de rejet dont la valeur adaptative est bien compréhensible en regard de la nocivité de ces produits. Toutefois les primates les consomment parfois lorsqu'ils sont associés à des nutriments utiles. Ces molécules servent ainsi de critère de reconnaissance pour des aliments dont la qualité nutritive ne peut être corrélée à une perception plaisante immédiate.

Les primates choisissent souvent de ne consommer que les parties végétales à faible teneur en alcaloïdes ou en tanins, mais on connaît quelques exceptions intéressantes : dans la forêt dense du Gabon, 14 pour cent des végétaux (sur 382 espèces testées) ont une réaction positive aux tests de détection des alcaloïdes ; or Annette Hladik et l'un d'entre nous (C.-M. Hladik) ont trouvé une proportion quasi identique (15 pour cent) d'espèces susceptibles de renfermer des alcaloïdes, parmi celles que le chimpanzé consomme.

Cette absence apparente de sélectivité du chimpanzé indique que, dans cet environnement forestier, de tels produits ne présentent généralement pas plus de toxicité que la caféine d'une tasse de café. Les observations faites par Michael Huffman, de l'Université de Kyoto, sur les chimpanzés de montagne consommant le jus très amer des tiges de *Vernonia amygdalina*, normalement non consommées par des animaux en bonne santé, montrent même que l'aversion pour ces produits peut être inversée.

Les seuils de réaction gustative des primates à la quinine, très amère, varient considérablement selon les espèces : de 0,8 à 800 micromoles par litre. Ces grandes différences de sensibilité ne dépendent pas de la taille corporelle, comme dans le cas des sucres, mais plutôt des habitats. Par exemple, deux ouistitis consomment les gommex exsudées d'une écorce qu'ils perforent à l'aide de leurs incisives, ce qui les place en contact



6. LES PROPITHÈQUES de la forêt galerie du Sud de Madagascar se nourrissent des feuilles d'un *Vernonia*, riches en tanins. Ces feuilles ne sont pas consommées par les autres espèces de primates qui occupent le même habitat et qui perçoivent davantage l'astringence de ces tanins.

avec les substances de défense, comme la quinine, présente dans l'écorce du quinquina. Cependant une des espèces très sensibles à la quinine, *Callithrix argentata*, vit dans les forêts à faible biodiversité, tandis que l'autre, *Cebuella pygmaea*, habite les forêts denses humides, beaucoup plus diversifiées. Dans chacun de ces milieux, les défenses biochimiques des plantes ont évolué de façon bien différente : en forêt dense, les alcaloïdes sont plus rarement toxiques, et les ouistitis risquent peu en consommant des plantes amères ; au contraire, dans les forêts à faible diversité, les végétaux se défendent efficacement contre les prédateurs par leurs alcaloïdes toxiques, et les animaux qui ont une bonne sensibilité gustative minimisent leur risque d'empoisonnement.

Chez les populations humaines dont l'alimentation dépend encore largement des ressources du milieu naturel, la variation des seuils de perception de la quinine est limitée, avec un seuil médian proche de 25 micromoles par litre. La faible différence de sensibilité mesurée entre les Pygmées Aka et les populations plus sensibles s'expliquerait par le faible risque que présente, de ce point de vue, l'environnement forestier tropical. Parmi les substances dont le goût est défini comme amer, seuls des composés comme le phénylthiocarbamide

et quelques autres composés voisins de l'urée sont perçus de façon très différente par deux groupes, que l'on a nommé les «goûteurs» et les «non-goûteurs». Ce polymorphisme, observé dès 1949, a des bases génétiques. De nombreuses recherches sur la fréquence des «goûteurs» ont été faites dans diverses populations. Il a été montré, par exemple, que l'amertume des glycosides cyanogéniques du manioc est moins évitée par les «non-goûteurs» que par les «goûteurs». Or les glycosides que consomment les «non-goûteurs», qui les perçoivent peu, protègent partiellement contre le parasite du paludisme, *Plasmodium falciparum*, dont ils bloquent le développement. En revanche, la consommation de ces produits en trop grande quantité a des effets antithyroïdiens, ce qui explique que certaines populations sujettes au goitre en raison d'un environnement appauvri en iode comportent davantage de «goûteurs» que de «non-goûteurs» (les «non-goûteurs» sont désavantagés).

La nature adaptative des réactions à l'amertume du phénylthiocarbamide doit ainsi s'interpréter en fonction des risques présentés par un environnement particulier. Un phénomène analogue se retrouve pour de nombreux autres produits. Ainsi la sensibilité particulière des Inuits de l'Arctique vis-à-vis du chlorure de sodium par rapport à d'autres populations, et leur perception de ce sel comme néfaste, correspondent au risque de surconsommation de sel qui accompagne l'absorption de grandes quantités d'eau salée.

En effet, chez ces populations arctiques, le régime essentiellement carné impose une forte consommation d'eau, laquelle permet l'élimination de l'urée. Toutefois, l'eau, recueillie par fonte de blocs de glace extraits de la banquise, n'est pas exempte de sel, et une perception accrue du sel contribue à en limiter l'absorption.

La perception des acides

Enfin, le goût des acides forts provoque une vive réaction de rejet, avec une composante douloureuse. Cette réaction peut être également considérée comme adaptative, en raison des risques que ferait courir la variation de l'acidité du milieu interne, notamment lors de la consommation des fruits tels que les citrons ou les limes, dont le pH est souvent inférieur à deux (le pH mesure l'acidité : il est compris entre 0, pour les

acides forts et concentrés, et 14, pour les bases fortes et concentrées).

Chez les primates non humains, les seuils de perception connus pour l'acide citrique (présent dans le citron) diffèrent peu de ceux qui ont été relevés chez des populations humaines, dont la médiane est comprise entre 1,5 et 4 millimoles par litre. Le cas du singe de nuit (*Aotus trivirgatus*), qui consomme de nombreux fruits acides, semble singulier : il apprécie spécifiquement la saveur de l'acide citrique, évitée par les autres espèces.

De subtiles différences entre espèces vivant à Sumatra dans un même habitat ont été observées par Peter Ungar, de l'Université de l'Arkansas : alors que les gibbons *Hylobates lar* consomment des fruits extrêmement acides (pH jusqu'à 1,5), les orangs-outans *Pongo pygmaeus* et les macaques *Macaca fascicularis* utilisent surtout des fruits dont le pH est compris entre 4 et 5, et les langurs *Presbytis thomasi* évitent les fruits acides, ne choisissant que des espèces dont le pH est supérieur à 5. Pourquoi ces différences ? Chez les langurs, comme chez toutes les espèces dont l'estomac compartimenté se rapproche de celui des ruminants, une acidification détruirait la flore symbiotique nécessaire à la digestion de la cellulose.

Sachant que le pH augmente (l'acidité diminue) à mesure que les sucres s'accumulent au cours de la maturation des fruits et que l'addition de sucre à une solution acide en diminue l'acidité apparente, on comprend que les pulpes des fruits mûrs soient aussi attractives pour de nombreux primates que le sont les boissons gazeuses acidulées pour les jeunes humains. Cette préférence pour les produits sucrés légèrement acides pourrait favoriser la recherche de l'acide ascorbique (vitamine C).

Alimentation et médecine

Cette dualité de la perception gustative, pouvant conduire selon les environnements et les concentrations en substances toxiques et en nutriments, soit à l'évitement, soit à la consommation, permet d'introduire une nouvelle dimension dans l'analyse des aliments et des médicaments. Ainsi Thomas Struhsaker et de ses collègues de l'Université de Duke ont observé la consommation de charbon de bois par une population de colobes : ces animaux survivent dans un habitat appauvri, où des espèces végétales les plus abondantes renferment des



7. LE SINGE HURLEUR de la forêt tropicale d'Amérique centrale, consomme le feuillage d'un arbre du genre *Cecropia*. Les feuilles ont un faible pouvoir nutritif, mais l'espèce, peu mobile, a des besoins énergétiques limités. Les pétioles de ces feuilles contiennent, par ailleurs, des quantités importantes de chlorure de sodium, couvrant les besoins nutritionnels.

concentrations élevées en tanins dans leur feuillage. L'adsorption des tanins par les charbons, analogue au mécanisme décrit pour les argiles, semble la seule possibilité pour parvenir à l'équilibre nutritionnel et à la colonisation de tels habitats.

Peut-on parler d'utilisation médicamenteuse des produits de l'environnement ? M. Huffman a montré que les chimpanzés apprennent que des substances amères, généralement à

éviter, ont parfois des effets bénéfiques, en leur permettant de se débarrasser des parasites intestinaux. Le terme de « pharmacognosie » a d'ailleurs été introduit pour décrire le fait que les animaux se soignent.

En fait, une explication satisfaisante de ces comportements doit d'abord rendre compte des mécanismes du conditionnement opérant par l'effet bénéfique de l'ingestion, sans nécessairement faire appel aux hypothèses cognitivistes que le terme de pharmacognosie implique. Jusqu'à présent, la relation de la sensibilité gustative avec les préférences alimentaires chez l'homme n'a pu être établie que pour des composés amers : les individus les plus sensibles à l'amertume sont ceux qui manifestent le plus souvent des aversions alimentaires.

Le déterminisme socioculturel des comportements n'a pas toujours été pris en compte à sa juste mesure. La subtilité des comportements alimentaires des primates non humains et la plasticité des systèmes sensoriels à la base de ces comportements sont difficiles à préciser. L'impact des apprentissages précoces, notamment au cours de la maturation du jeune primate, est mal connu, alors que ces apprentissages pourraient se révéler déterminants dans l'orientation des préférences et des aversions alimentaires ultérieures. La référence au modèle des primates non humains reste une approche indispensable à la reconnaissance des caractéristiques biologiques de notre propre perception et de ses fondements évolutifs. Sans cette connaissance du fond commun à tous les primates, il semble difficile de prendre la mesure exacte des différences culturelles entre les populations humaines.

Bruno SIMMEN est chercheur CNRS (Eco-Anthropologie) au Laboratoire d'écologie générale du Muséum national d'histoire naturelle, à Brunoy. Claude-Marcel HLADIK est professeur au Muséum national d'histoire naturelle.

D. GLASER et al., *The Taste Responses in Primates to the Proteins Thaumatin and Monellin and their Phylogenetic Applications*, in *Folia Primatologica*, n° 29, 1978.

J. E. STEINER et D. GLASER, *Differential Behavioral Responses to Taste Stimuli in Non-Human Primates*, in *Journal of Human Evolution*, n° 13, 1984.

C.-M. HLADIK et B. SIMMEN, *Taste Perception and Feeding Behavior in Non-*

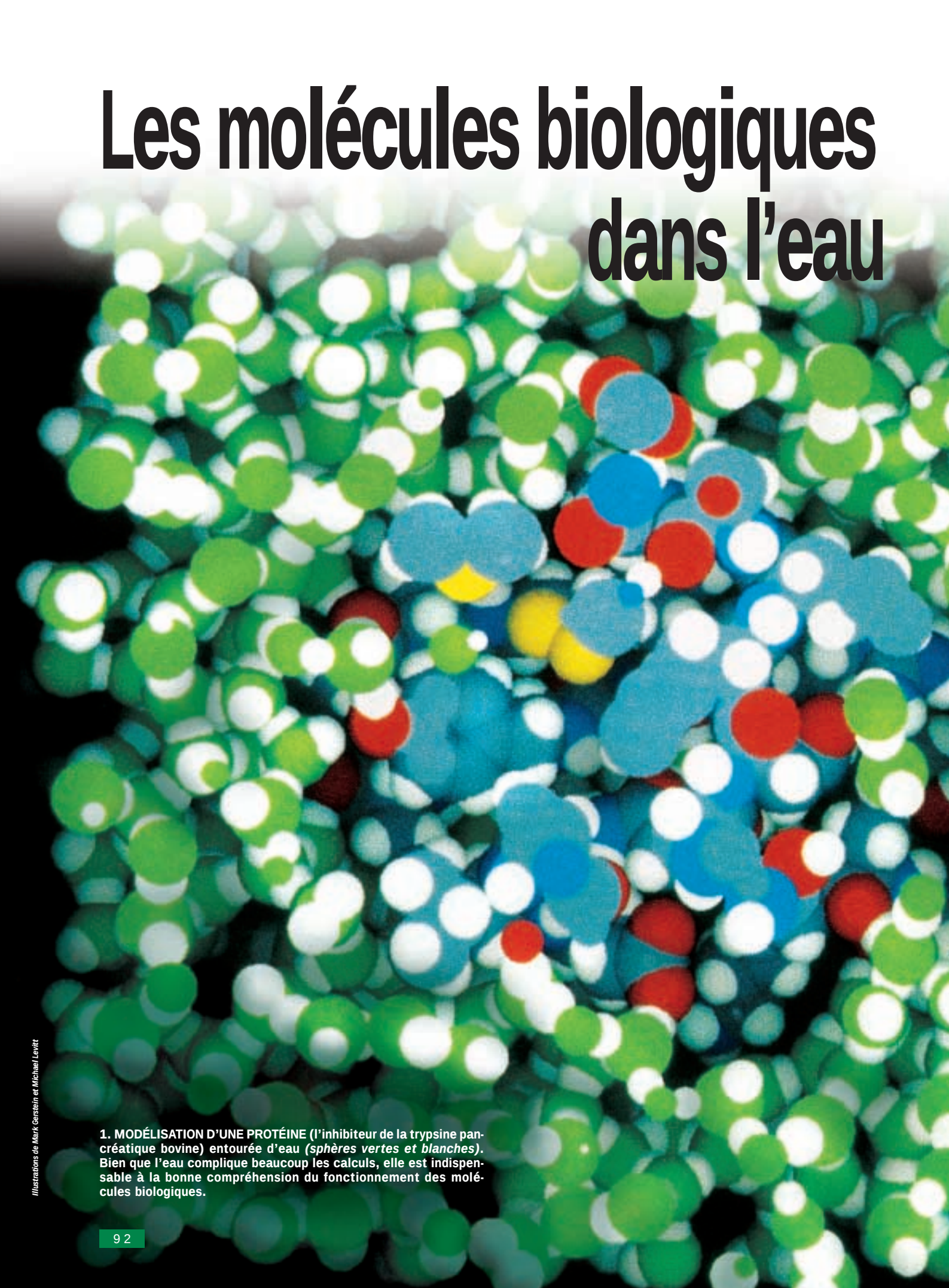
Human Primates and Human Populations, in *Evolutionary Anthropology*, vol. 5, n° 2, 1996.

C.-M. HLADIK, *Composition chimique des fruits et perception gustative : interactions et tendances évolutives dans les forêts tropicales*, in *L'alimentation en forêt tropicale*, UNESCO, Paris, 1996.

B. SIMMEN et C.-M. HLADIK, *Sweet and Bitter Taste Discrimination in Primates : Scaling Effects across Species*, in *Folia Primatologica*, n° 69, 1998.

C.-M. HLADIK, *Aliments et médicaments : des « traditions » chez les chimpanzés et de leurs interprétations*, in *La culture est-elle naturelle ?*, Éditions Errance, Paris, 1998.

Les molécules biologiques dans l'eau



1. MODÉLISATION D'UNE PROTÉINE (l'inhibiteur de la trypsine pancréatique bovine) entourée d'eau (sphères vertes et blanches). Bien que l'eau complique beaucoup les calculs, elle est indispensable à la bonne compréhension du fonctionnement des molécules biologiques.

Les modélisations par ordinateur montrent l'influence de l'eau sur la structure et la dynamique des molécules biologiques.

MARK GERSTEIN • MICHAEL LEVITT

Au cours de l'été 1986, l'un de nous (M. Levitt) a dépensé plus de deux millions de francs pour une minuscule goutte d'eau. Il avait à peine de quoi mouiller une tête d'épingle, et l'eau n'était même pas réelle : à l'aide d'un puissant ordinateur, il calcula pendant deux semaines comment des molécules d'eau interagissent avec une protéine, modifiant sa structure et son mouvement.

La protéine étudiée était l'inhibiteur de la trypsine pancréatique bovine. Elle intéresse beaucoup les biologistes, car elle est petite, donc plus facile à étudier que la plupart des autres protéines. En 1977, Martin Karplus et ses collègues de l'Université Harvard avaient modélisé cette protéine, mais seulement dans le vide, sans interaction avec d'autres molécules. Personne ne savait comment l'inhibiteur de la trypsine pancréatique bovine se comporte quand la protéine est entourée de milliers de molécules d'eau, dans les cellules vivantes.

M. Levitt et sa collègue Ruth Sharon ont finalement découvert que le modèle dans le vide était inapproprié. Après eux, plusieurs équipes ont étudié la structure d'autres molécules biologiques dans leur milieu aqueux naturel.

Aujourd'hui, les ordinateurs de bureau mettent moins de deux heures pour modéliser des protéines telles que l'inhibiteur de la trypsine pancréatique bovine et ses molécules d'eau associées (l'expérience coûte alors moins de dix francs). Les biologistes ont simulé les structures dans l'eau de plus de 50 protéines et acides nucléiques tels que l'ADN.

Pourquoi la compréhension des effets de l'eau sur la forme des molécules biologiques est-elle si importante? D'une part, les mécanismes moléculaires essentiels à la vie dépendent de la structure moléculaire et de ses interactions avec son milieu. D'autre part, la compréhension de la structure des molécules biologiques en milieu aqueux aidera les pharmaciens à concevoir de nouveaux médicaments capables de bloquer ou de faciliter diverses réactions biochimiques.

L'eau virtuelle

Une molécule d'eau (H_2O) est composée de deux atomes d'hydrogène et d'un atome d'oxygène. Chaque atome d'hydrogène apporte un électron sur une couche externe qui en contient jusqu'à deux, et l'atome d'oxygène apporte huit électrons, dont six électrons sur sa couche externe, qui en comporte huit au maximum. Les atomes se lient en mettant en commun leurs électrons, ce qui complète leur couche externe : l'atome d'oxygène met en commun deux électrons, chacun avec un atome d'hydrogène, de sorte que l'atome d'oxygène a alors huit électrons sur sa couche externe et que chaque atome d'hydrogène a alors deux électrons sur sa couche externe. Les quatre électrons restants de l'atome d'oxygène se regroupent par paires. Au total, la molécule d'eau a une forme de tétraèdre dont l'atome d'oxygène occupe le centre. Les deux atomes d'hydrogène et les deux paires d'électrons s'orientent chacun vers un des quatre sommets (voir la figure 3). Comme les électrons des atomes d'hydrogène sont plus souvent autour de l'atome d'oxygène qu'autour de leurs propres noyaux chargés, la molécule est polaire : elle a deux «nuages» de faible charge négative autour de l'atome d'oxygène, et ses deux atomes d'hydrogène restent avec de faibles charges positives. Au total, toutefois, ces deux types de charges s'équilibrent, et les molécules d'eau sont électriquement neutres.

Les chimistes représentent souvent les molécules d'eau sous forme d'un V (voir la figure 4). Chaque côté du V correspond à une liaison oxygène-hydrogène d'environ un dix-millionième de millimètre de longueur. L'angle formé par les deux cotés du V est proche de 105 degrés.

La polarité de l'eau favorise certaines interactions entre les molécules d'eau : chaque atome d'hydrogène, chargé positivement, d'une molécule d'eau est attiré par un atome d'oxygène, chargé négativement, d'une autre molécule. Ces interactions sont des liaisons