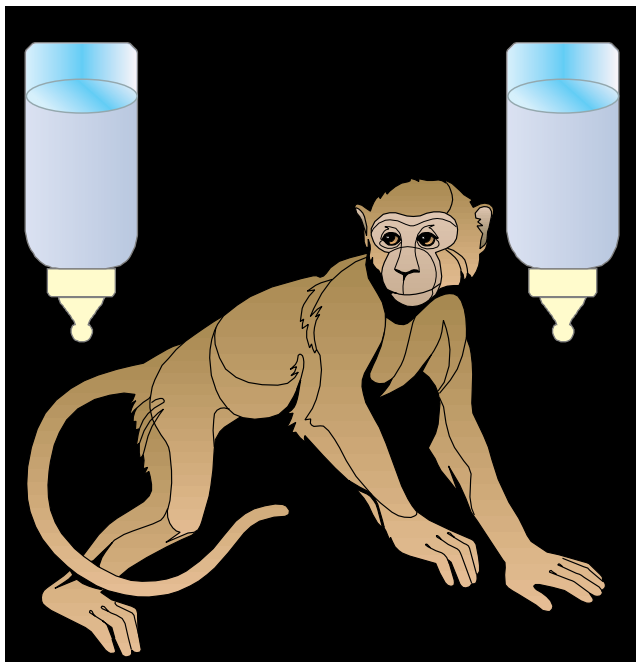




2. ON TESTE LA SENSIBILITÉ gustative des primates non humains en leur présentant simultanément deux biberons, l'un rempli d'eau et l'autre rempli d'une solution contenant la molécule sapide étudiée. Jour après jour, on change la concentration en molécule sapide (on la met, aléatoirement, dans le biberon 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 attrayantes 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 satiété, 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.