

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. Haack/Museum



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 détoxification 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.