

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.

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