

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.