

Texte publié dans :

Le Courrier de la Nature Juin 2006 (n°227 "Spécial Grands Singes"), pp. 42-48.

Le comportement alimentaire des primates

Comment les grands singes choisissent leurs aliments en fonction du puissant goût des tannins ou de celui de sels en trop faibles quantités pour être perçus ?

Claude Marcel HLADIK

Eco-Anthropologie et Ethnobiologie

Muséum National d'Histoire Naturelle et CNRS

4, avenue du Petit Château. 91800 Brunoy

E-mail : cmhladik@mnhn.fr

Au cours de ces dernières années, nous avons pu lire dans la presse quotidienne — aussi bien que dans les publications scientifiques spécialisées en primatologie — d'étonnants récits qui ont remis en cause beaucoup d'idées réductionnistes sur le comportement et sur les perceptions des grands singes. Cela concerne en particulier la perception consciente des intentions et des possibilités de déduction d'autres individus du groupe, par exemple dans le cas d'un chimpanzé qui a repéré une banane dissimulée mais qui évite de regarder dans cette direction afin qu'un congénère, suivant la direction de son regard, ne puisse à son tour repérer le fruit et s'en accaparer. Aussi pouvons-nous nous demander si, dans le domaine du comportement alimentaire, il existe d'autres aspects cognitifs qui pourraient différencier les grands singes anthropoïdes des autres primates. D'ailleurs les humains sont-ils, de ce point de vue, si éloignés des autres hominidés actuels ou fossiles ?

L'alimentation et la structure sociale

Le comportement alimentaire des primates dépend évidemment des adaptations morphologiques (denture, tractus digestif), et physiologiques (secrétions d'enzymes et possibilité de perception) qui résultent, comme chez les autres vertébrés, d'une longue coévolution avec la structure physique et chimique des aliments potentiels disponibles dans les environnements successifs où s'est joué le grand spectacle de l'évolution au cours de l'Ère Tertiaire. Cependant, en plus de ces indispensables adaptations aux qualités nutritionnelles des produits de la nature ou à leur toxicité éventuelle, le comportement social vient ajouter une dimension essentielle au régime alimentaire propre à chaque espèce de primate. Ainsi les deux espèces de

semnopithèques dont mes collègues du *Smithsonian Institute* ont suivi en détail le comportement social et dont nous avons pu, simultanément, mesurer la consommation en fruits et en feuillages dans une forêt du Sri Lanka, se différencient clairement par leurs régimes alimentaires bien qu'étant de même taille avec des adaptations morphologiques (denture, intestin) très semblables. L'une de ces espèces (*Semnopithecus entellus*) est nettement plus frugivore que l'espèce sympatrique (*S. senex*) qui, dans la même forêt, consomme davantage de feuillages et, pour une large part, les végétaux les moins riches en amidon et en sucres, qui sont les plus abondants mais peu utilisés par *S. entellus*.

Ce qui différencie nettement ces deux primates, outre leur régime alimentaire, ce sont leurs structures sociales, la première espèce étant constituée de groupes d'un vingtaine d'individus sur des territoire de 10 à 15 hectares, et la seconde ne formant que de petits groupes de 4 à 7 individus, n'incluant qu'un seul mâle et restant cantonnée dans de petits territoires n'excédant guère les 5 hectares. Une étude prolongée nous a permis de calculer les quantités d'aliments disponibles par rapport à ce qui est consommé, chaque année, dans les territoires de ces deux primates du Sri Lanka. Elles sont évidemment très supérieures à ce qui est utilisé par l'un et l'autre, le comportement territorial permettant d'atteindre un équilibre entre les plantes consommées et leurs consommateurs. Cet équilibre est cependant bien différent pour chacune de ces espèces de primates, dont la densité et le degré de mobilité est lié à l'alimentation. Le *Semnopithecus entellus*, doit se déplacer chaque jour (fig.1) pour trouver des aliments variés et disséminés sur son territoire ; au contraire, l'autre semnopithèque (*S. senex*) qui vit en petits groupe et se déplace très peu, couvre ses besoins énergétiques sans grandes dépenses en se nourrissant des ressources, certes pauvres, mais les plus abondantes. Cette dernière stratégie énergétique



Figure 1 : Au lever du jour, dans une forêt du Sri Lanka, les groupes de semnopithèques (*Semnopithecus entellus*) commencent la quête d'une grande diversité de fruits et de feuillages.

à l'économie lui permet d'atteindre localement l'une des plus grandes densités observées chez les primates. Est-ce donc le type de régime alimentaire qui a modelé les structures sociales, ou bien, au contraire, les structures sociales qui déterminent chez chaque espèce une stratégie énergétique adaptée à l'abondance et à la dissémination spatiales des ressources ?

Il ne faut sans doute pas chercher de réponse à cette question car le filtre de l'évolution n'a pu agir que sur chacun des ensembles concernant à la fois la structure sociale et l'alimentation. D'ailleurs cette forêt du Sri Lanka habitée par les deux semnopithèques héberge également un macaque (*Macaca sinica*) dont l'alimentation, dav-

Figure 2 : Le macaque (*Macaca sinica*) qui, au Sri Lanka, cohabite avec les semnopithèques, est beaucoup plus sélectif dans ses choix d'une très grande diversité de végétaux dont il sélectionne quelques éléments. Il peut consommer les pétioles des feuilles de ce *Strychnos potatorum*.



antage frugivore, nécessite des déplacements autrement plus importants pour trouver les ressources les plus riches, disséminées sur d'immenses territoires qui débordent notre terrain d'étude de plus 100 hectares. En fait, nous avons là un modèle qui nous permet de comprendre une partie des adaptations au régime alimentaire. Les macaques, comme les saïous d'Amérique, les chimpanzés et très probablement les premiers hominés, doivent ressentir une forte motivation pour trouver, chaque jour, des ressources dispersées mais variées et riches en énergie. Qui dit motivation, dit nécessairement récompense, c'est-à-dire que les primates utilisant les fruits les plus riches en sucres en perçoivent aussi l'agréable saveur, ce qui les encourage à poursuivre leur longue et exténuante quête alimentaire. Et nous savons que le plaisir immédiat que procure la perception d'aliments sucrés entraîne une sécrétion de substances de la famille des opiacées dans le centre du plaisir de l'encéphale. En revanche, pour les primates les moins mobiles comme les semnopithèques qui utilisent les ressources les plus abondantes mais moins riches en sucres ou en graisses, la réponse comportementale dépendra davantage du système de motivation par l'effet bénéfique à plus long terme qui, en fonction des réponses de l'hypothalamus et de la charge en glucose du flux sanguin, détermine une apaisante sensation de satiété.

La perception gustative des sucres, des graisses et des tannins

Chez les grand singes, chimpanzés, bonobos, gorilles ou orang-outangs, on observe cette relation globale entre les régime alimentaire et l'utilisation de l'espace en relation avec les structures sociales des groupes qui est liée, comme nous l'avons vu, à la perception et à la composition des aliments. Il est intéressant de noter que pour les chimpanzés, *Pan troglodytes paniscus*, dont Richard Wrangham avait noté l'utilisation différentielle des vastes territoires par les mâles et par les femelles (qui



Figure 3 : Des fruits très variés, ici ceux du *Calamus deeratus* de la forêt du Gabon, apportent l'essentiel des apports caloriques à un chimpanzé.

Figure 4 : Les feuillages des légumineuses, notamment ceux de *Baphia leptobotrys*, constituent une part importante des apports protéiques.



sont beaucoup moins mobiles que les mâles), on retrouve un système d'utilisation des ressources correspondant à celui des Galagos (*Galago demidovii*), un petit prosimien que Pierre Charles-Dominique avait étudié dans la forêt du Gabon. Ce système primitif donne accès à un mâle plus mobile, à des ressources plus diversifiées, sur une plus grande surface exploitée. Toutefois, dans le cas du Galago, le plus grand territoire est occupé par un seul mâle, et se superpose à ceux de plusieurs femelles, isolées les

unes des autres. La comparaison pourrait s'arrêter là, car les différences d'accès aux ressources alimentaires entre les mâles et les femelles sont bien moindre que dans les cas décrits plus haut, où la surface exploitée par les groupes d'espèces sympatriques de semnopithèques ou par les macaques du Sri Lanka, diffère d'un facteur 10, ainsi que le nombre d'espèces végétales dispersées qu'ils consomment.



Figure 5 : Les insectes, termites et fourmis (ici un nid de fourmis œcophylles, ouvert avant d'en consommer le couvain), participent à l'équilibre protéique du régime du chimpanzé. Ils constituent surtout une ressource en graisses particulièrement appréciée.

Des anthropologues ont pourtant cru voir, dans ce partage des ressources entre les mâles et les femelles, une explication de l'origine du partage des tâches entre les hommes et les femmes dans les groupes humains. Chez toutes les populations vivant encore actuellement de chasse et de cueillette, en effet, ce sont les femmes qui ramassent les ressources végétales, fruits, graines et tubercules, alors que les hommes pratiquent la chasse en se déplaçant sur de plus grande distances. Pourrait-on comparer, même sur ce seul point, nos semblables qui ont su garder un mode traditionnel d'utilisation durable des ressources des forêts avec nos lointains cousins les chimpanzé? La réponse est évidemment négative en dépit du débat écrit, qui, dans le célèbre journal scientifique *Current Anthropology* nous a opposés à des primatologues et des anthropologues. Car les comportements humains ont une base symbolique et socioculturelle, très variable d'une société à l'autre en fonction d'innovations qui s'opèrent sur de courtes durées comparées aux temps extrêmement longs de l'évolution des espèces. Et la socio-écologie des primates résulte davantage des changements à très long terme qui aboutit à la diversification radiative des espèces avec lesquelles nous partageons de nombreux caractères biologiques.

Les caractères partagés concernent, en particulier, la perception gustative et les mécanismes génétiquement programmés de réponse à des substances présentes dans les environnements qui furent ceux de nos très lointains ancêtres. Les angiospermes produisant des fruits sucrés (qui constituent encore l'essentiel des apports alimentaires des grands singes) ont évolué dans les forêts caenozoïques alors que les plaques continentales d'Afrique et d'Eurasie se séparaient des Amériques, laissant évoluer, de part et d'autre de l'Atlantique les deux grands groupes de primates (catarhiniens et platyrrhiniens) qui se sont différenciés à partir des prosimiens. Les graines des angiospermes portant les fruits les plus sucrés (généralement un mélange de fructose, de saccharose et de glucose) ou riches en graisses, consommés préférentiellement, furent les plus efficacement disséminés dans les fèces des primates consommateurs — biens aidés, d'ailleurs par les oiseaux et les chauve-souris frugivores. Simultanément et sans que l'on puisse évidemment déterminer le sens d'interactions simultanées au cours de longues périodes, le développement de l'acuité gustative et de la réponse hédonique (le plaisir de déguster) ont donné de l'efficacité aux primates qui s'appliquent à découvrir les fruits les meilleurs, agissant ainsi comme des « jardiniers de la forêt » qui sélectionnent peu à peu les arbres ou les lianes qui les produisent.

Ce sont les primates de grande taille, en particulier le chimpanzé et l'homme, qui ont la meilleure acuité gustative vis-à-vis des sucres. À partir des recherches de Bruno Simmen, nous avons montré que la couverture des besoins énergétiques — qui augmentent avec la taille — est mieux assurée lorsque l'éventail des aliments perçus comme palatables est plus large, ce qui explique cette performance gustative améliorée. Nous savons par ailleurs que les perceptions gustatives ne se limitent pas à ce qu'il fut longtemps convenu de nommer les « saveurs de base » (sucré, salé, acide, amer) mais qu'elles correspondent à des signaux composites qui sont décodés dans les aires gustatives primaire et secondaire de l'encéphale. Leur adaptation à la perception des sucres a pu se réaliser à partir des récepteurs sensibles à d'autres produits.

De fait, les produits les plus fréquents dans les plantes, en dehors des métabolites indispensables, sont des polyphénols, en particulier les tannins, dont l'existence remonte probablement aux premières espèces végétales qui ont colonisé le milieu terrestre. Avec les alcaloïdes, ils constituent l'essentiel des systèmes de défense des plantes contre les consommateurs. Comme les alcaloïdes, souvent toxiques et d'un goût que l'homme perçoit comme amer, les tannins ont très souvent un goût désagréable, très astringent, et, en précipitant les protéines auxquelles ils se lient, ils ont une activité anti-nutritionnelle qui peut devenir létale à forte dose.

Ces produits que les primates trouvent nécessairement dans les végétaux qu'ils consomment, sont présents à des doses variables selon les milieux. Les adaptations des perceptions gustatives des primates varient en conséquence. Dans la forêt

du Gabon, par exemple, où nos sondages biochimiques sur plus de 300 végétaux ont montré une aussi forte probabilité de présence d'alcaloïdes parmi les plantes consommées par les chimpanzés que pour n'importe quel végétal pris au hasard, il est certain que leur toxicité n'est pas plus forte que celle de la caféine que nous avalons avec notre café. D'ailleurs les chimpanzés ne perçoivent un produit amer comme la quinine qu'à des concentrations quatre fois supérieures à celle qu'un homme reconnaît comme très amère.

Il en est de même pour les tannins, bien que les sensibilités des primates aux produits astringents soient beaucoup moins connues. Lorsque les concentrations sont assez faibles, le goût des tannins peut être associé à un effet bénéfique et perçu comme agréable. Les gorilles qui furent testés récemment ont montré une réaction étonnante, avec une préférence pour des solutions de tannins de teneur supérieure à 10 grammes par litre qui vous ferait bondir en l'air si vous l'aviez en bouche.

On a pu voir aussi les réactions surprenantes des chimpanzés que Sabrina Krief a observés dans la forêt de Kibale, en Ouganda, en fonction de la présence de ces substances dont l'effet est toxique à forte dose mais dont des effets bénéfiques ont été démontrés. Certains des produits consommés exceptionnellement par les chimpanzés ont une activité contre la malaria et peuvent même avoir une activité améliorée par de petites quantités de terre que le chimpanzé avale, simultanément ou presque. Cette « automédication » des chimpanzés pourrait-elle être plus ou moins consciente ? L'expérience accumulée par un individu ou une tradition du groupe ne semble pas à exclure.



Figure 6 : Les termites sont collectés, au moment de l'essaimage, par les populations forestières d'Afrique centrale et leur goût de noisette, relevé d'un peu de piment en fait un mets fort apprécié.

Le plaisir de manger à l'origine du genre *Homo*

Les chimpanzés prennent un visible plaisir à consommer les mets les plus sucrés et gras, comme le font aussi nos semblables qui, dans les pays industrialisés, peuvent en arriver à risquer les conséquences désagréables de l'obésité. Il n'y a pas de tels risques dans la nature : à nos origines, le plaisir de manger était l'un des mécanismes essentiels de l'évolution.

Le complément indispensable des sucres des fruits, dans le régime alimentaire de la plupart des primates, est un apport protéique, soit par les feuillages — des légumineuses notamment — soit par des insectes ou des petits vertébrés. Les premiers prosimiens avaient un régime insectivore et l'apport des fruits des angiospermes, lorsqu'ils furent disponibles, a permis l'émergence des formes de primates de plus grande taille. Les insectes restent néanmoins un élément essentiel de l'alimentation des chimpanzés et même de certains groupes humains habitant les régions tropicales.

L'un des comportements les plus spectaculaires observés chez le chimpanzé est une forme de « pêche » avec un « outil » (une baguette de bois ou le rachis d'une grande feuille composée) plongé dans une termitière avant l'envol des insectes reproducteurs. Les termites s'y accrochent et y sont léchés ; mais quelle maestria ! Au Gabon où ce sont des fourmis qui sont pêchées avec la même technique, j'ai très difficilement réussi à reproduire le mouvement de la baguette, légèrement agitée dans le trou où se trouvent les insectes, et le produit de ma pêche était nettement inférieur à celui des chimpanzés.

Figure7 : Les chenilles constituent encore, pour les populations forestières, un aliment abondant et riche en graisses. Cuites avec des feuilles de *Gnetum*, elles constituent un plat délicieux.



Les chimpanzés consomment préférentiellement les insectes les plus gras, ce que nous avons montré sur les échantillons de termites que Richard Wrangham avait recueillis dans la forêt de Gombe, en Tanzanie. L'apport en corps gras est toujours aussi important en ce qui concerne les insectes actuellement consommés par les populations forestières, notamment en Afrique forestière où les termites grillés et légèrement pimentés constituent un plat apprécié. Il en est de même pour les chenilles de nom-

breuses espèces de lépidoptères, particulièrement grasses lorsqu'elles descendent de l'arbre nourricier avant la nymphose et finissent, après cuisson, dans un plat préparé par les Pygmées, avec de feuilles émincées de *Gnetum*.

Mais qu'en est-il de la viande des petits gibiers, antilopes ou colobes, que les chimpanzés capturent au cours de chasses collectives et qu'il dégustent avec plaisir en se partageant lentement les morceaux ? On a dit aussi qu'il s'agissait là des origines de l'homme chasseur, qui rapporte le gibier au campement. Ce n'est pas vrai des chimpanzés qui font le partage entre mâles adultes (alors que ce sont les femelles et les jeunes qui auraient besoin de protéines animales). De plus, bien que des chiffres plus élevés aient été trouvés en d'autres lieux, la mesure des fréquences et des quantités moyennes ingérées à Gombe indique un apport de protéines animales cinq fois inférieur à celui des insectes.



Figure 8 : Une des nombreuses espèces d'ignames des forêts denses africaine, *Dioscorea praehensilis*, dont les tubercules, peuvent apporter, surtout après cuisson, l'important apport calorique qui fut nécessaire au métabolisme de l'encéphale du genre *Homo*.

Ce qui est certain, c'est le caractère ludique et hédonique de la consommation de ces aliments riches en graisses qui favorise un apport nutritionnel de grande qualité. La qualité et la quantité ont été indispensables aux premières formes du genre *Homo* dont le volume du cerveau tendait à augmenter en consommant beaucoup d'énergie. Le développement de nouvelles techniques d'acquisition de la nourriture dépend des capacités cognitives (et vice-versa). Mais pour quel type d'aliment ?

J'adopterai très volontiers l'hypothèse que Richard Wrangham et ses collaborateurs archéologues ont proposé en constatant qu'il y a environ 1,7 millions d'années, il

existait des formes du genre *Homo* (*ergaster* ou *habilis*) dont le cerveau atteignait un volume respectable mais qui avait des dents à couche d'émail relativement fine. Les charbons de bois trouvés près des squelettes de ces premiers hommes permettent de penser que le feu a été maîtrisé à une date bien antérieure aux 500.000 ans classiquement admis. Ce serait alors la cuisson des aliments riches en amidon, en particulier des tubercules d'ignames des forêts africaines, qui aurait permis d'obtenir un régime riche et digeste, enrichi, évidemment, par de délicieux insectes ou quelques autres viandes cuites.

L'invention de la cuisson, non seulement rend disponible et digeste une plus grande quantité d'amidon apporte l'énergie indispensable, mais elle améliore aussi le goût des aliments. L'introduction du sel dans les préparations culinaires a certainement suivi de près la maîtrise du feu. Car la perception du goût salé ne résulte pas d'une adaptation à nos besoins en sodium, ainsi que le croient encore de nombreux physiologistes. S'il en était ainsi, le seuil de perception des primates leur aurait permis de percevoir le chlorure de sodium dans les végétaux qu'ils consomment, alors que les teneurs mesurées sont quasiment toujours au-dessous du seuil. La coévolution n'a pas porté sur cet aspect de nos perceptions et l'usage du sel est la découverte d'un homme, mais peut-être de celui qui a précédé *Homo sapiens* et qui a constaté l'extraordinaire effet de ce premier additif alimentaire. Le sel n'est pas un aliment, c'est un condiment qui a beaucoup amélioré le plaisir de base que nous éprouvons toujours en partageant avec nos proches des préparations culinaires sophistiquées. Mais, comme pour le sucre et les graisses, attention de n'en pas trop abuser !

Quelques références à propos du comportement alimentaire des grands singes :

- Hladik, C.M., 2002 — Le comportement alimentaire des primates : de la socio-écologie au régime éclectique des hominidés. *Primatologie*, 5 : 421-466.
- Hladik, C.M. & Pasquet, P., 2004 — Origine et évolution des perceptions gustatives chez les primates non humains et chez l'homme. *Primatologie*, 6 : 193-211.
- Krief, S., Hladik, C.M. & Haxaire, C., 2005 — Ethnomedicinal and bioactive properties of plants ingested by wild chimpanzees in Uganda. *Journal of Ethnopharmacology*, 60 : 279-282.
- Simmen, B. & Charlot, S., 2004 — A comparison of taste thresholds for sweet and astringent-tasting compounds in great apes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris (C.R. Biologies)*, 326 : 449-455.
- Wrangham, R.W., Holland Jones, J., Laden, G., Pilbeam, D. & Conklin-Brittain, N.L., 1999 — The raw and the stolen: cooking and the ecology of human origins. *Current Anthropology*, 40 : 567-594.

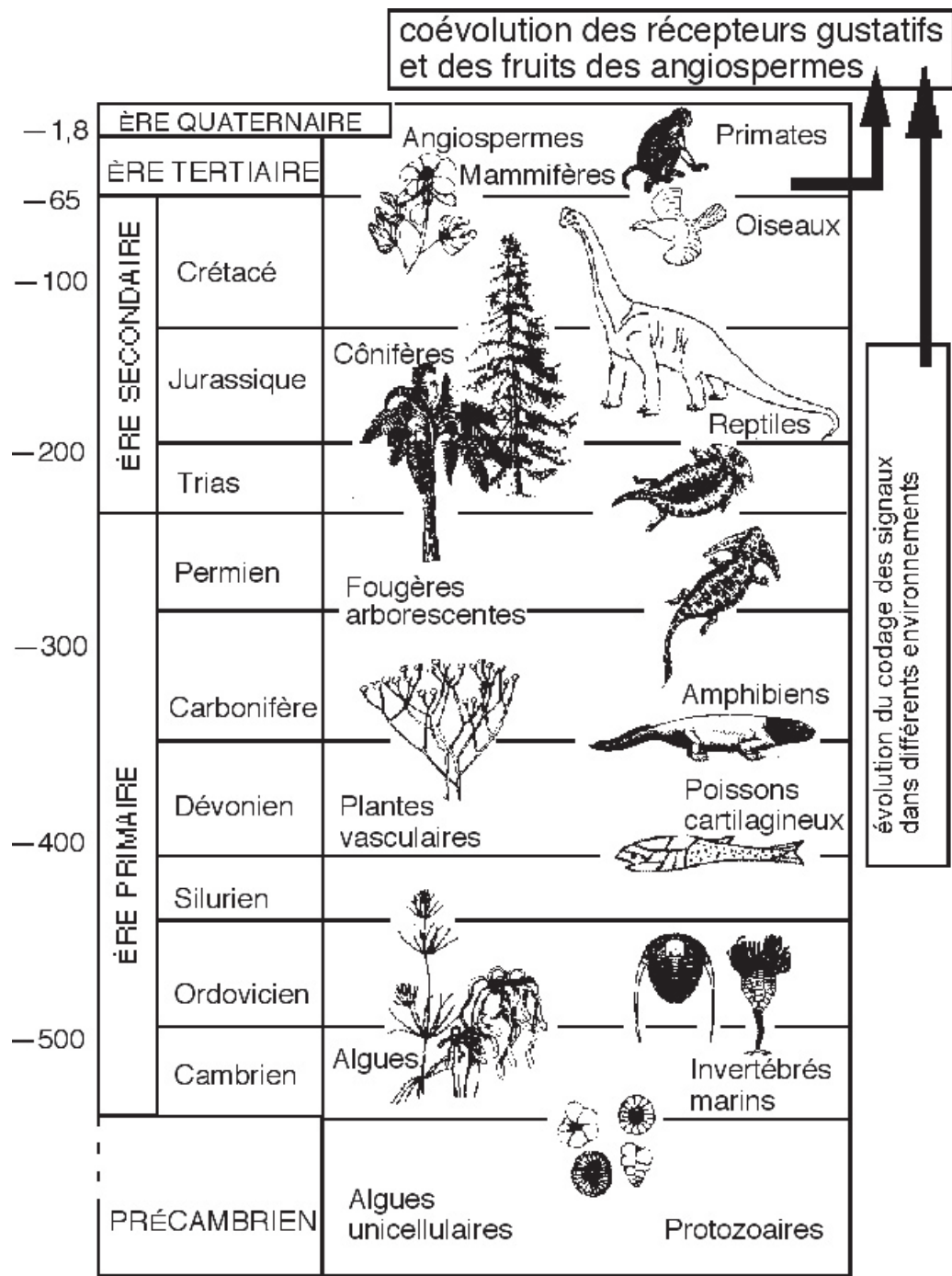


Figure 9 : Cette figure illustre l'évolution de la perception gustative par rapport aux dates d'émergence (en millions d'années) des formes végétales et animales. La sensibilité aux sucres résulterait de la coévolution des angiospermes portant des fruits à pulpe sucrée et des réponses adaptatives des primates au cours de l'Ère Tertiaire. En revanche, la sensibilité aux produits salés ne s'explique pas de la même façon car le chlorure de sodium ne se trouve qu'en quantités indétectables dans les aliments disponibles pour les primates forestiers. Il faut remonter aux premiers vertébrés aquatiques pour trouver l'origine des récepteurs sensibles aux sels, que l'on retrouve encore actuellement sur la peau de certains poissons. La combinaison des signaux de ces récepteurs, restés dans la cavité buccale des reptiles, puis des primates, a permis de diversifier les perceptions gustatives tout en conservant le caractère primitif de notre sensibilité au sel.