

Origine et évolution des perceptions gustatives chez les primates non humains et chez l'homme

Claude Marcel HLADIK et Patrick PASQUET

Eco-Anthropologie et Ethnobiologie, CNRS et Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

Résumé

Nous avons mis en évidence, sur un échantillon de 412 sujets humains volontaires, une dichotomie des réponses gustatives à partir des co-variations des seuils de perception pour différentes substances. Les enregistrements des potentiels évoqués sur les fibres des nerfs de la gustation (d'après les données de Hellekant *et al.*) ont montré que le système de perception des primates s'organise également autour de deux grands ensembles permettant de discriminer certains nutriments des substances potentiellement toxiques. Nous montrons ainsi que le système de perception de l'homme ne diffère pas, globalement, de celui des autres primates. Néanmoins, certaines réponses, notamment pour différents types de sels et acides, sont assez variables d'une espèce à l'autre et souvent sans relation évidente avec les deux principaux ensembles de perceptions. Leur interprétation nécessite un examen des origines lointaines de ces perceptions chez les vertébrés aquatiques et terrestres. Cet examen des origines et du fonctionnement de l'appareil gustatif des primates nous permet de montrer que les « goûts de base » correspondent à un découpage arbitraire, par le langage, d'un vaste spectre de perceptions gustatives.

Mots-clés: seuils de reconnaissance gustative, alcaloïdes, tannins, sucres, sel, évolution

Key words. taste recognition thresholds, alkaloids, tannins, sugars, salt, evolution

INTRODUCTION

À l'échelle de notre temps vécu actuel, la diversité des comportements alimentaires des primates représente une sorte d'image figée des processus qui ont accompagné la radiation évolutive de l'Ordre auquel notre espèce se rattache. Les études comparatives portant sur ces comportements et sur les adaptations sensorielles dont ils dépendent, permettent de présenter des hypothèses sur les processus évolutifs qui les ont modelés.

Une part de la variabilité du comportement alimentaire des primates peut s'expliquer en fonction des mécanismes d'adaptation à des environnements particuliers et à leur variation au cours de périodes plus ou moins récentes. Car les récepteurs chimiosensibles des organes du goût, considérés comme partie intégrante du système alimentaire, sont impliqués, non seulement à court terme dans la régulation de la prise alimentaire (Hladik et Simmen, 1996) mais également à plus long terme, dans les équilibres de l'alimentation des primates vivant dans différents

environnements (Hladik, Simmen et Pasquet, 2003).

Dans le présent article, nos hypothèses sur l'émergence et l'évolution de la perception gustative partent d'une analyse comparative des données concernant, d'une part, les seuils de perception gustative d'une série de populations humaines, d'autre part, les résultats d'études électrophysiologiques réalisées chez des primates non humains phylogénétiquement éloignés, dont une partie est présentée dans les articles qui précèdent (Rolls, 2003 ; Scott et Plata-Salamán (2003) ; Hellekant et Danilova, 2003). Cela nous donne l'opportunité d'alimenter le débat autour de la théorie des « quatre goûts de base », initié par Schiffman et Erickson (1971) puis animé par Annick Faurion (1988) sur la base de ses travaux portant sur les profils de réponses individuelles à différents sucres. En effet, la notion de « goût de base » est essentiellement fondée sur la sémantique des langues et des cultures occidentales pour décrire une qualité gustative ; et il est permis de s'interroger sur la pertinence de cette notion à la lumière des dernières acquisitions en physiologie sensorielle reprises dans une perspective évolutionniste.

Les résultats électrophysiologiques que nous citons dans la discussion, dont l'obtention nécessite une intervention chirurgicale pour accéder aux nerfs de la gustation, ont été évidemment obtenus sur des primates non humains qui constituent le meilleur modèle pour comprendre la physiologie humaine. On ne doit pas oublier, toutefois, que le régime alimentaire et les adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales qui en découlent peuvent varier considérablement d'une espèce de primate à l'autre (Hladik et Simmen, 1996 ; Hladik, 2002). Il en résulte nécessairement, chez les différentes espèces, un champ de perceptions couvrant des ensembles de produits différents. En particulier les tannins et les saponosides, qui constituent les matières sapides les plus abondantes dans l'environnement des espèces forestières folivores et frugivores, sont susceptibles de constituer, pour ces espèces, un environnement gustatif très différent de celui auquel l'homme moderne est actuellement confronté.

Nos travaux sur des sujets humains ont été réalisés selon une technique de base élémentaire permettant de déterminer, chez un grand nombre de sujets, les seuils de reconnaissance de produits purifiés. Ce sont ces résultats et les corrélations qui en résultent que nous avons groupés pour représenter l'espace des perceptions gustatives de l'homme et pour le comparer, avec une même méthode d'analyse (Hladik, Pasquet, Danilova et Hellekant, 2003) à celui que les approches électrophysiologiques avaient permis de déterminer chez les primates non humains.

MÉTHODES

Figure 1. Détermination du seuil de reconnaissance gustative par une série de tests en simple aveugle, avec des solutions de sucre (fructose et saccharose), d'acide citrique, de chlorure de sodium, de quinine, de PROP et de tannins (tannin de chêne et acide tannique), à Séville, au cours d'un programme de l'UE sur la perception des aliments (photo F. Aubaile).



Figure 1. Measurement of taste recognition thresholds in blind tests, in Sevilla, during a programme on food perception of the EU. A series of solutions of sugars (fructose and sucrose), citric acid, sodium chloride, quinine, PROP and tannins (oak tannin and tannic acid) are tested, starting from the weakest solutions, up to clear-cut recognition of the taste (photo F. Aubaile).

Pour les tests psychophysiques réalisés en simple aveugle chez des sujets humains volontaires, nous avons utilisé des substances dépourvues d'odeur qui sont des composants habituels des aliments, incluant des sucres (fructose et saccharose, présent dans les pulpes de fruits), de l'acide citrique (présent dans les agrumes), du sel (chlorure de sodium), des tannins (acide tannique, tannin de chêne), substances naturelles qui sont en général évitées en raison de leur goût désagréable, ainsi que des substances amères (quinine) et le PROP (6-*n*-propylthiouracile) dont l'intensité de perception du goût amer est génétiquement déterminée (Bartoshuk, 1979). Pour chaque produit, une série de solutions, dans l'ordre décroissant des concentrations, était préparée : fructose (10 dilutions de 1000 à 1 mM/l), saccharose (10 dilutions de 200 à 1,5 mM/l), chlorhydrate de quinine (13 dilutions, de 400 à 0,4 μ M/l), chlorure de sodium (12 dilutions de

250 à 0,5 mM/l), acide citrique (8 dilutions de 25 à 0,2 à mM/l)

La méthode (Figure 1) consiste à faire goûter, dans un ordre pseudo-aléatoire, la série des produits, chacun d'eux étant présenté dans l'ordre croissant des concentrations, jusqu'à ce que le sujet puisse reconnaître et nommer la saveur de la solution (Hladik, Robbe et Pagezy, 1986). La reconnaissance verbale permettant de définir rapidement un seuil de reconnaissance ne préjuge en rien des différences entre les qualités gustatives des produits utilisés que nous considérons comme un moyen de sonder le système gustatif.

L'ensemble des sujets testés forme un échantillon composite de 412 adultes de 18 à 59 ans, issu de différentes populations d'Europe, d'Asie et d'Afrique (Hladik, Pasquet et Simmen, 2002).

L'utilisation des mêmes produits purs dans les études publiées concernant les primates non humains dont le ouistiti, *Callithrix jacchus*, le macaque rhesus, *Macaca mulatta*, et le chimpanzé, *Pan troglodytes* (Hellekant et Ninomya, 1994 ; Hellekant, Danilova et Ninomiya, 1997a ; Hellekant, Ninomiya et Danilova, 1997b, 1998 ; Danilova, Hellekant, Roberts, Tinti et Nofre, 1998 ; voir aussi, dans le présent dossier, l'article de Hellekant et Danilova, 2003) a permis la comparaison avec les résultats obtenus sur les sujets humains. Chez les primates non humains, ce sont les enregistrements des impulsions sur 50 fibres isolées du nerf gustatif, après stimulation par les différents produits de la langue des animaux anesthésiés qui permettent de montrer les différences ou les similitudes des signaux et d'établir les corrélations entre les perceptions de ces différentes substances.

Pour les comparaisons de la perception de ces substances, nous avons utilisé une même méthode d'analyse des corrélations par les arbres additifs (Sappath et Tersky, 1977 ; Pasquet et Hladik, 2002), portant sur les covariations des réponses électrophysiologiques obtenues avec des primates non humains et celles, obtenues par l'approche psychophysique sur nos échantillons de populations humaines. Le programme SYSTAT 9 (SPSS Inc., Chicago) a été utilisé pour le calcul des matrices de distances à partir des corrélations entre les réponses aux différents produits testés. Le programme T-Rex disponible gratuitement sur le site www.fas.umontreal.ca/BIOL/Casgrain/en/labo/t-rex/index.html a permis d'obtenir une représentation radiale des arbres additifs issus des matrices de distances.

Figure 2. Arbre additif montrant les corrélations entre les seuils de reconnaissance de différentes substances en solution, obtenues sur un total de 412 sujets humains provenant de sous-échantillons de populations d'Europe, d'Asie et d'Afrique.

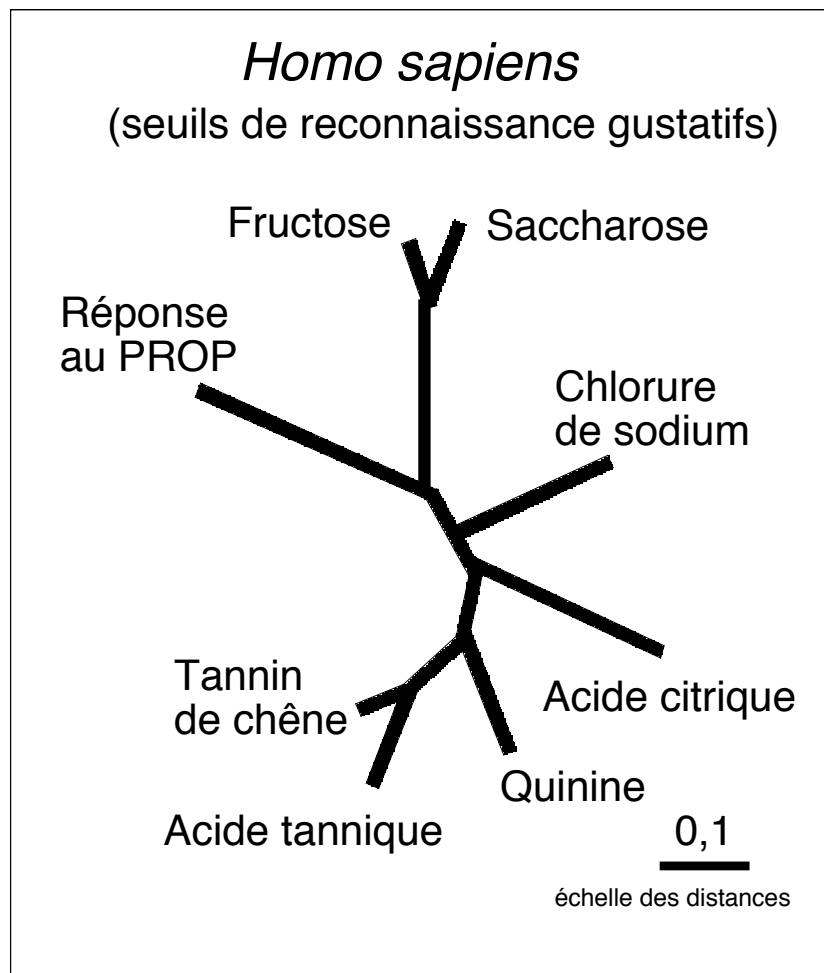


Figure 2. The additive tree show correlations between recognition tastes thresholds for various compounds, in a total of 412 human subjects from population subsamples of Europe, Asia and Africa.

RÉSULTATS

Les résultats obtenus avec des produits solubles analogues (Figures 2 et 3) montrent que les similitudes et différences entre les réponses pour ces différents produits sont très comparables d'une espèce à l'autre, en dépit de la spécificité des méthodes utilisées pour l'approche psychophysique et l'électrophysiologie.

Chez l'homme (Figure 2), la corrélation entre la perception des deux sucres testés (fructose et saccharose) indique que les signaux perçus ne diffèrent que très légèrement ; cependant le niveau modéré de la corrélation ne permet pas d'affirmer l'existence d'un type unique de ré-

cepteur du « goût sucré ». Dans le cas des perceptions du goût amer de la quinine et du goût des tannins — un goût astringent qui est plus qu'un simple phénomène tactile (Hellekant, Hladik, Dennys, Simmen, Roberts, DuBois et Walter, 1993) —, les corrélations significatives mettent en évidence que plusieurs récepteurs périphériques sont communs à chacune de ces perceptions. L'absence de covariation entre l'ensemble des tannins+quinine et celui des sucres montre que, parmi les transducteurs gustatifs mis en jeu pour chacun de ces groupes de substances, il n'y a pas (ou très peu) de récepteurs communs.

L'introduction, dans l'analyse, des données sur le cas particulier de la perception du 6-*n*-propylthiouracile (PROP), perçu comme amer par certains « goûteurs » (Bartoshuk, 1979) n'affecte pas la structure générale de l'arbre additif, ajoutant une branche indépendante, qui témoigne de l'absence de covariation avec la perception des autres substances incluant le groupe tannins+quinine.

Chez les primates non humains (Figure 3), les corrélations entre les signaux enregistrés sur les fibres isolées du nerf de la gustation montrent également une dichotomie entre les perceptions : d'une part les fibres du nerf gustatif qui réagissent aux sucres présentent des différences entre fructose et saccharose (particulièrement nettes chez le macaque) ; d'autre part, les réactions aux tannins et aux alcaloïdes covarient chez toutes les espèces testées (ouistiti, macaque et chimpanzé). Dans tous les cas, la corrélation négative entre ces deux ensembles de signaux correspondant respectivement à des substances bénéfiques (les sucres, source d'énergie) et à des produits que les primates doivent éviter (à effet toxique, comme beaucoup d'alcaloïdes, ou anti-nutriments, comme les tannins) montre qu'il n'y a pas (ou très peu) de récepteurs périphériques communs à ces deux ensembles de réponses gustatives.

DISCUSSION

La grande similitude des schémas relationnels des perceptions de différents produits par différentes espèces suggère qu'il n'y a pas de différences fondamentales dans le système de perception gustative au sein de l'Ordre des primates. La prise en compte de l'histoire évolutive permet d'expliquer la plupart des adaptations actuelles du système gustatif à partir de la dichotomie fonctionnelle qui oppose les effets sélectifs des substances nutritionnellement bénéfiques à ceux des substances naturelles potentiellement toxiques ou anti-nutritives (Hladik et al., 2002 ; Hladik, Simmen et Pasquet, 2003).

Figure 3. Arbres additifs montrant les corrélations entre les réponses enregistrées sur les fibres isolées du nerf gustatif (données de Hellekant et al.) en fonction des stimulations de la langue de primates non humains : le ouistiti (*Callithrix jacchus*), le macaque rhésus (*Macaca mulatta*) et le chimpanzé (*Pan troglodytes*).

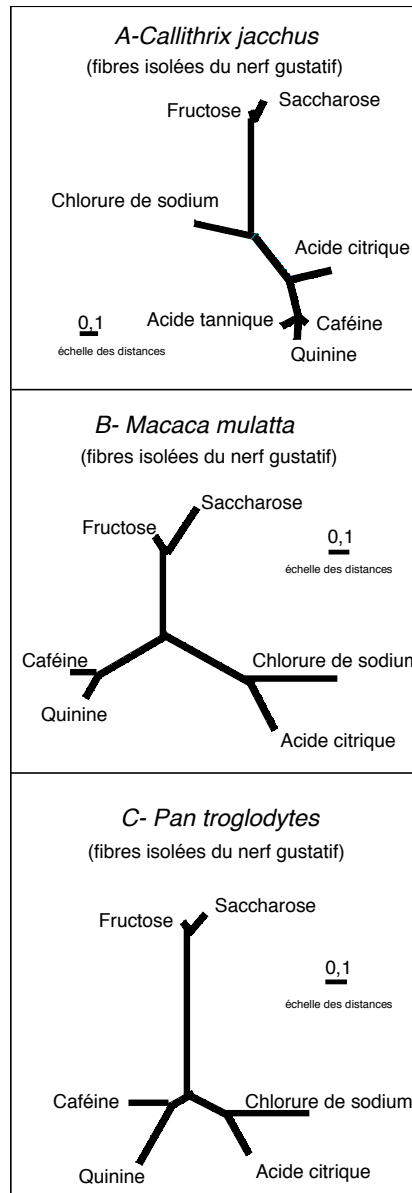


Figure 3. Additive trees, showing the correlations between responses of isolated taste fibers (data from Hellekant et al.) after stimulating the tongue with solutions of the various compounds of non human primate: the marmoset (*Callithrix jacchus*), the rhesus macaque (*Macaca mulatta*) and the chimpanzee (*Pan troglodytes*).

Le goût des produits potentiellement toxiques et/ou anti-nutritifs

Il existe des catégories biochimiques potentiellement toxiques dont le goût provoque d'emblée une réaction de rejet. C'est le cas des alcaloïdes, dont beaucoup sont perçus par l'homme comme fortement amers, ainsi que des tannins, des acides forts et de nombreux autres produits irritants dont la perception du goût peut reposer à la fois sur une stimulation biochimique des bourgeons du goût de la cavité buccale et celle des terminaisons libres (sensations douloureuses de piquant) des voies efférentes trigéminales.

Le « réflexe gusto-facial » (Steiner et Glaser, 1984 ; Steiner, Glaser, Hawilo et Berridge, 2001) permet aux jeunes primates d'éviter l'ingestion de ces produits et en particulier de ceux dont le goût est décrit comme amer par la grande majorité des humains. La répulsion se manifeste toujours chez l'adulte dès le seuil de reconnaissance – variable d'une espèce à l'autre. La relation entre ces seuils de reconnaissance des substances amères (en particulier la quinine) et la fréquence des alcaloïdes toxiques dans les environnements où ces espèces ont évolué a été discutée par Simmen et Hladik (1993). La signification adaptative d'une bonne détection des alcaloïdes apparaît lorsqu'on considère leur toxicité potentielle, car la détection et l'évitement de ces produits de défense des végétaux dans les différents environnements nécessite une adaptation du seuil de reconnaissance qui est fonction du risque réel de les rencontrer. Cette tendance à l'évitement peut être inversée lorsque de tels produits sont ingérés à des doses non toxiques pour le primate consommateur et produisent des effets bénéfiques, notamment contre les parasites (Krief, 2003).

Des réactions positives ou négatives vis à vis des acides faibles à des concentrations supraliminaires, ont également été observées chez différentes espèces de primates (Glaser et Hobi, 1985). Ungar (1995) a remarqué que les choix des primates sympatriques d'une forêt de Sumatra étaient en grande partie déterminés par le pH des fruits disponibles : alors qu'un Macaque (*Macaca fascicularis*) et le Gibbon lar (*Hylobates lar*) consomment des fruits très acides, les Langurs (*Presbytis thomasi*) ne consomment que des fruits à pH relativement élevé. Ces Langurs consommateurs de feuillages ont une morphologie stomacale de type ruminant et leur comportement alimentaire, en relation avec la perception des acides, peut leur éviter une acidification de la poche stomacale qui détruirait la faune symbiotique indispensable à une digestion efficace. On comprend ainsi les variations, chez les différents primates (Figure 3), de la position occupée par l'acide citrique par rapport à celle des substances les plus nocives comme les tannins et les alcaloïdes.

L'arbre additif des perception gustatives de *Homo sapiens* (Figure 2) montre les résultats obtenus avec le propylthiouracile (PROP). Cette substance particulière a suscité un grand intérêt à propos du déterminisme du comportement alimentaire en raison du codage génétique de la réponse gustative qui permet de discriminer entre sujets « goûteurs » et « non goûteurs » chez l'humain et chez quelques autres espèces de primates (Reed, Bartoshuk, Duffy et Price, 1995). Cette sensibilité semblerait liée à certaines préférences alimentaires (Pasquet, Oberti, El Ati et

Hladik, 2002). Toutefois la faible relation qui apparaît, dans la Figure 2, entre la perception du PROP et celle des substances perçues comme amères ou astringentes (tannins) montre que la transduction de ce produit artificiel est en grande partie le résultat du hasard, ce qui n'enlève rien à l'intérêt des études qui ont permis d'établir des corrélations avec les préférences alimentaires.

Les préférences pour les sucres et la coévolution des primates et des angiospermes

Les plantes à fleurs à ovule protégés (angiospermes), apparues dès la fin de l'ère secondaire, se sont diversifiées en de nombreuses espèces portant des fruits charnus dont la pulpe contient des sucres et autres substances consommables par les vertébrés frugivores. En 1969, Van der Pijl a montré, comme l'ont confirmé par la suite de nombreux auteurs, que la dissémination des graines par les fèces des animaux contribue à sélectionner les espèces aux fruits les plus riches en sucres ou en d'autres substances nutritives, permettant simultanément l'accroissement des populations de frugivores. Le système sensoriel des primates résulte, en grande partie de ce processus de coévolution, et non seulement dans le cas de la gustation, mais également, comme l'ont montré Reagan, Julliot, Simmen, Viénot, Charles-Dominique et Mollon (2001), à propos de la vision des couleurs qui a évolué en fonction de la couleur des fruits en cours de maturation.

En ce qui concerne la perception gustative, la capacité de discriminer les sucres peut se concevoir comme une conséquence de la pression sélective correspondant à la nécessité d'ingérer de façon efficace, des aliments riches en énergie. Par exemple, chez les primates actuels, il y a une relation positive entre la masse corporelle et la sensibilité pour les glucides solubles (Simmen et Hladik, 1998), une relation qui s'applique également à la sensibilité gustative de l'homme (Hladik et Pasquet, 1999). Cette tendance globale permet aux espèces de grand format dont les besoins énergétiques sont plus élevés, d'inclure dans leur régime alimentaire le plus large éventail de plantes à fruits.

Les sucres solubles sont attractifs pour toutes les espèces de primates, ce dont témoigne les aspects positifs du réflexe gusto-facial observé chez les nouveaux-nés, humains inclus (Steiner et al., 2001). Tous les tests comportementaux effectués sur les primates ont montré une réaction positive d'acceptation des solutions des sucres les plus fréquents dans le milieu naturel (fructose, glucose et saccharose), dès que la concentration atteint une valeur seuil. Ce seuil de préférence – dont on a pu montrer qu'il ne différait que très peu du seuil de réponse physiologique enre-

gistré sur le nerf de la gustation (Hellekant et al., 1993) – permet de réaliser les comparaisons interspécifiques.

La Figure 3 pourrait également refléter certains aspects des différences entre les singes du Nouveau Monde avec ceux d’Afrique et d’Asie. Ces différences portent notamment sur la perception des substances qui, pour l’homme, ont un goût sucré (voir l’article du présent dossier de Hellekant et Danilova, 2003). Elles s’expliquent par l’histoire évolutive qui, à partir du milieu de l’Ère Tertiaire, a séparé les platyrrhiniens et les catarrhiniens, isolés sur les plaques continentales américaine et africaine qui se sont éloignées. Bien que sur ces deux continents, les angiospermes ait continué leur évolution, donnant naissance à de nombreuses espèces qui produisent des fruits aux pulpes riches en sucres, en Afrique sont apparues des angiospermes qui produisent des « faux sucres », une sorte de mime biochimique qui permet à des fruits dépourvus de sucres d’être perçus comme sucrés par les primates (Hladik, 1993). Les graines de ces fruits sont donc disséminées efficacement par les consommateurs, d’où une sélection efficace du codage génétique de la synthèse des « faux sucres » chez les végétaux, en fonction de leur efficacité à être perçus comme sucrés. L’un de ces « faux sucres », la monelline, a pour l’homme 100 000 fois le pouvoir sucrant du saccharose. Mais les systèmes de perception diffèrent suffisamment entre les catarrhiniens et les platyrrhiniens pour que ces derniers ne fassent aucune différence entre de l’eau pure et ces solutions de faux sucres qui nous semblent si puissamment sucrées.

L’origine de la dichotomie des perceptions gustatives

L’origine de la perception des substances actuellement détectées par le système gustatif des primates remonte probablement aussi loin que la sortie des eaux des premiers vertébrés aquatiques (Figure 4). En ce qui concerne les produits toxiques, la pression de sélection des invertébrés fut certainement la plus importante, en raison de leur longue histoire et de leurs effets dévastateurs potentiels sur les végétaux dépourvus de produits de défense (Janzen, 1978). Les mutations qui permettent aux plantes de faire la synthèse de produits toxiques ou anti-nutritifs (alcaloïdes, tannins, terpènes, saponosides, etc.) leur donnent un avantage sélectif. Les consommateurs qui peuvent éviter ces toxiques en les détectant ont, à leur tour un avantage sélectif (voir, dans ce dossier, l’article de Simmen, 2003). On comprend ainsi que plus d’une dizaine de gènes différents (Matsumami, Montmayeur et Buck, 2000), aient été sélectionnés au cours de ces longues périodes de coévolution du monde animal et végétal, et qu’ils déterminent, chez

l'humain, la possibilité de détecter des produits décrits comme amers mais ayant, de fait, des goûts aussi variés que l'amertume du chocolat, souvent appréciée, ou celle de la bile ayant malencontreusement coulé sur le foie d'une volaille et qui le rend totalement inesthétique.

D'une tout autre façon, les plantes à fruits sucrés, qui se sont diversifiées et multipliées au cours de la seconde moitié de l'Ère Tertiaire, bénéficient d'un taux de dissémination élevé de leurs semences lorsqu'elles sont détectées de façon efficace par des consommateurs frugivores (oiseaux, chauve-souris et primates, en particulier). En parallèle à l'histoire des angiospermes, la coévolution de la partie du système gustatif concernant les sucres est donc relativement récente (Figure 4). Comme tout ce qui concerne la sélection des espèces et des mécanismes adaptatifs, elle n'a pu s'effectuer qu'à partir du matériel génétique des espèces qui ont précédé. C'est ce qui pourrait expliquer la relative complexité des signaux associés aux sucres (cf. les articles du présent dossier, par Hellekant et Danilova, 2003 et par Schilling, Danilova et Hellekant, 2003), qui ne correspondent pas à un simple « signal sucré » que les physiologistes ont vainement recherché, mais à un codage complexe, à partir des récepteurs des bourgeons du goût qui existaient chez les premiers mammifères.

La dichotomie globale qui apparaît lorsqu'on compare les perceptions gustatives de différents primates (Figure 3) s'est établie à partir de ces deux catégories de signaux auxquels sont associés les réflexes gusto-faciaux avec les préférences pour les sucres et les aversions pour les alcaloïdes et tannins comme base de départ des comportements alimentaires du jeune primate.

Le goût du sel et l'évolution

De nombreux autres signaux du répertoire gustatif des primates, qui ne déterminent pas de réactions bien nettes dans les préférences et les aversions, se situent à un niveau intermédiaire dans les corrélations que nous pouvons calculer, tant à partir des données psychophysiques (seuils de reconnaissances, Figure 2) que par les signaux enregistrés sur les fibres isolées des nerfs gustatifs (Figure 3). C'est le cas des goûts des sels étudiés par Scott et Plata-Salamán (1999, 2003) et en particulier de celui du chlorure de sodium, défini par l'homme comme le « goût salé » et considéré comme l'un des quatre « goûts de base ». Cette notion de goût salé qui nous semble évidente dans la vie courante, ne l'est absolument pas d'un point de vue de primatologue, dans une perspective évolutionniste. En effet, dans les milieux forestiers où vivent la plupart des espèces actuelles de primates, les teneurs en chlorure de sodium des parties

Figure 4. L'évolution parallèle des végétaux et des animaux (âges en millions d'années), illustrant la coévolution, au cours de l'Ère Tertiaire, des perceptions gustatives des primates en fonction de la composition des fruits des angiospermes, précédée de l'émergence des récepteurs gustatifs à partir de gènes codant, chez les premiers vertébrés aquatiques, les batraciens, les reptiles et les mammifères, en fonction de l'adaptation à la composition des environnements successifs auxquels ils furent confrontés.

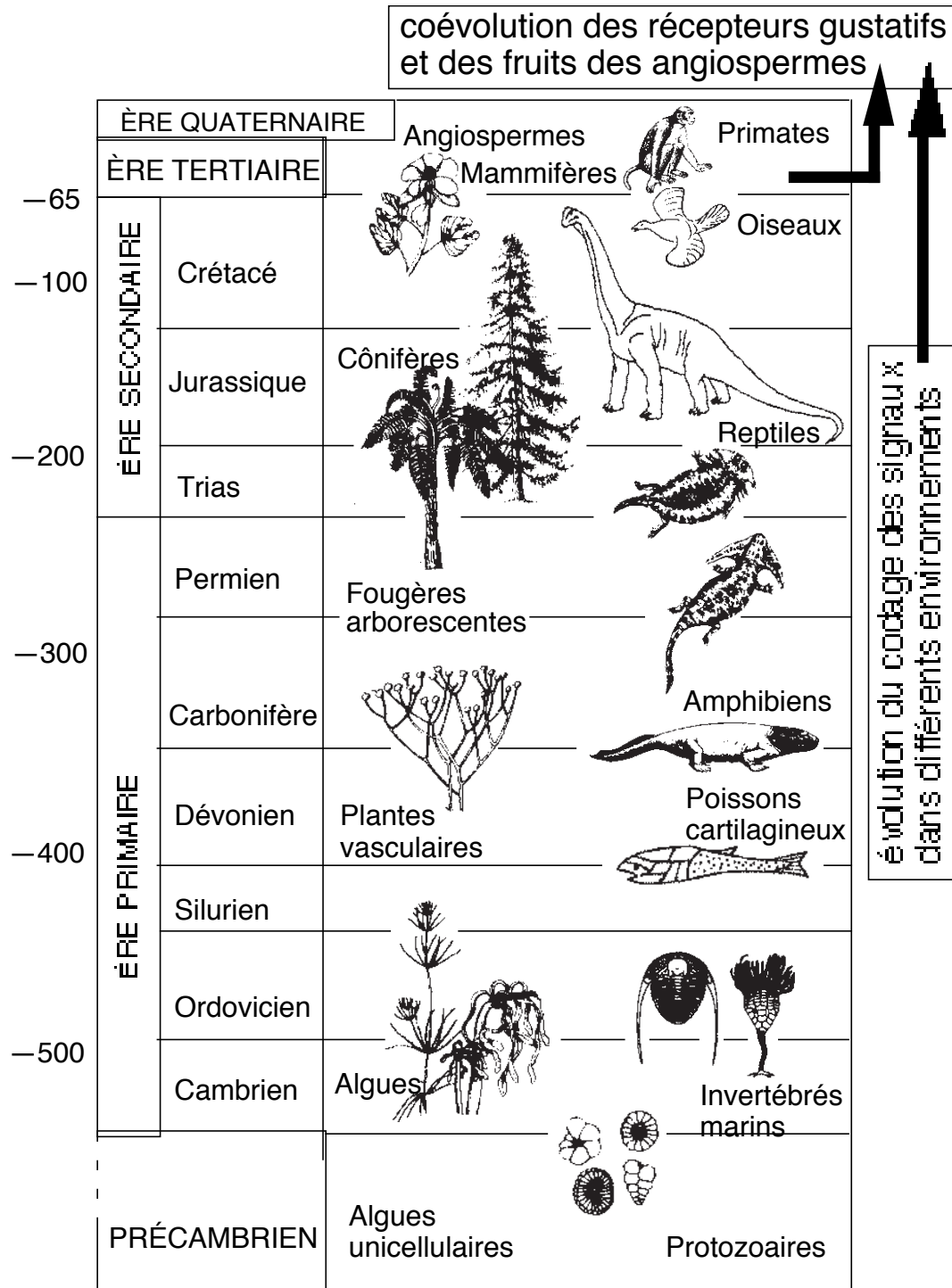


Figure 4. The parallel evolution of plants and animals (age in Myears), showing coevolution of the primate species' taste system together with the composition of the fruits of angiosperm species during the Tertiary Era (Cenozoic). The previous differentiation of the vertebrates' taste system implies, after fishes evolved amphibians and reptiles with taste receptors exclusively located inside bucal cavity, the genetic coding of adaptive responses to the composition of plant species in changing environments.

végétales consommables sont nettement inférieures au seuil de reconnaissance des primates consommateurs (Hladik et Simmen, 1996). Autrement dit la perception du goût salé n'existe pas dans la nature (à l'exception de quelques forêts littorales ou de rares salines) et il est vraisemblable qu'au cours des derniers 65 millions d'années les primates n'ont jamais eu à sélectionner gustativement leurs aliments en fonction d'un goût salé. Comment l'évolution a-t-elle pu nous doter de cette faculté de percevoir si bien le goût salé de nos aliments ?

Revenons à l'histoire de la diversification des espèces animales et végétales à partir des premiers vertébrés sortis du milieu aquatique (Figure 4). Chez les poissons, des récepteurs de type gustatif existent et peuvent même se situer sur toute la surface de la peau, donnant par exemple au vairon (*Phoxinus phoxinus*) une sensibilité aux solutions salées 180 fois supérieure aux performances de détection de l'homme (Penzlin, 1977). Les gènes codant pour ces récepteurs sensibles au sel, s'ils existaient déjà chez les premiers vertébrés aquatiques, sont vraisemblablement analogues à ceux de la muqueuse buccale des amphibiens et des reptiles qui ont précédé les mammifères et les oiseaux. C'est à partir de tels récepteurs gustatifs, de leurs associations et leurs variations par rapport aux substances des milieux naturels que les bourgeons du goût de la cavité buccale des primates ont pu se différencier pour réagir très spécifiquement aux substances toxiques apparues dans les environnement où la diversité des espèces végétales n'est pas suffisante pour les protéger des ravageurs (Simmen, Hladik, Hladik et Ramasiarisoa, 2003 ; Simmen, 2003). Les associations de ces récepteurs chimiosensibles ont permis également l'émergence des signaux complexes déterminés par les sucres des pulpes des fruits des angiospermes ; et le groupement de ces récepteurs sur l'avant de la langue (Hladik et al., 2003) aurait alors favorisé les projections sur les aires cérébrales qui permettent d'attribuer au goût des sucres une valeur hédonique positive (Rolls, 2003). Mais la fonction initiale de beaucoup de ces récepteurs réagissant aux solutions salines a également persisté.

C'est vraisemblablement ainsi qu'une espèce du genre *Homo* (pas nécessairement *Homo sapiens*), aurait redécouvert le goût du sel et ses vertus pour améliorer le goût des premiers aliments cuits (Hladik, 2002), ainsi que l'on également redécouvert par hasard les macaques du Japon qui ont pris l'habitude de tremper leurs aliments dans l'eau de mer (Kawai, 1965). L'immense impact du goût salé au cours de l'histoire récente de l'humanité nous amène à lui imaginer une origine beaucoup plus lointaine, par la sélection naturelle ciblée sur la nécessaire couverture des besoins en sodium. C'est une théorie qui ne résiste pas à la critique, lorsqu'on

évoque tous les éléments indispensables à des apports nutritionnels équilibrés : les vitamines et de nombreux sels minéraux incluant les sels de zinc et d'iode dont aucun primate n'a jamais détecté le goût, la régulation de la prise alimentaire s'effectuant par des apprentissages à long terme qui n'impliquent pas toujours la perception gustative (Hladik et Simmen, 1996).

Ainsi les premières réflexions de Schiffman et Erickson (1971) sur l'absence d'évidence des « goûts de base », basées sur la grande variété des goûts de différents sels, se confirment par la complexité et le grand nombre de signaux gustatifs résultant d'une évolution buissonnante et des adaptations successives aux substances apparues dans les milieux naturels. Les produits purs en solution que nous utilisons pour les tests peuvent être considérés comme des « produits d'épreuve » mettant en évidence des signaux complexes que nous pouvons comparer d'une espèce à l'autre. Parmi ces produits purs, le PROP et les substances voisines que les généticiens ont utilisé pour caractériser certains génotypes, ne sont perçus par les « goûteurs » que grâce au hasard qui fait que certaines de nos cellules chimiosensibles réagissent à ces substances comme elles réagissent à des milliers d'autres. Notre possibilité de discriminer le goût du sel résulte d'un même heureux hasard dans notre longue histoire évolutive qui nous permet aujourd'hui d'apprécier toute la subtilité des préparations culinaires illustrant le génie inventif de différentes cultures.

ABSTRACT

Our approach of the evolutionary background of taste perception is based on a comparison of the adaptive taste responses of primates, including humans, in relation to the composition of potential foods in various environments. In human subjects, taste recognition thresholds have been determined using a blind test, with solutions of sugars (fructose and sucrose), citric acid, sodium chloride, various tannins and quinine, and a test with propylthiouracil (PROP) to determine the status of taster vs non-taster. Our data concern a total of 412 adults, including population samples of Europe, Africa, and Asia.

The comparison with non human primates is based on the electrophysiological records of Hellekant *et al.*, when soluble substances similar to those used in humans have been also used to elicit taste responses in marmosets (*Callithrix jacchus*), macaques (*Macaca mulatta*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*). Using co-variation of taste thresholds in humans, we found, in the additive tree, a dichotomy of taste responses allowing discrimination of noxious vs beneficent substances. Electrophysiological records in non human primate species also show that primate sensory taste system is basically organized around two major clusters of taste fibers and their

cortical projections. This comparison shows that the taste perception system in humans is not basically different from that of the other primates. The absence of correlation between the taste signals corresponding to, on the one hand, sugars, and, on the other hand, tannins and alkaloids such as quinine and caffeine, shows that no taste receptor (or very few) are common to these two sets of responses, respectively corresponding to nutritionally beneficent foodstuffs, and to potentially toxic or anti-nutritional foods in various environments.

The gusto-facial reflexes allowing young primates to swallow sweet solutions and to avoid bitter or strong acids are involved in this dichotomy of the taste system. However, the preferences can be reversed if a palatable food includes a toxic compound and determines aversive conditioning. Similarly, the aversion for bitter or partly toxic solutions can also be reversed in a natural context where the ingestion of low amounts of tannins, saponins or alkaloids can provide a benefit, especially for curing intestinal parasites, as was shown by S. Krief in the chimpanzee.

Some responses, especially to various salts and acids vary between species, without well-defined relationships to the major clusters. The interpretation of responses to salts in the extant primate species necessitates to consider the origin of taste in aquatic and terrestrial vertebrates. The taste response to salt is present in fishes, and it has been persisting as a potential response of the receptors, although wild primates never experienced the salty taste. Accordingly, the salty taste does not result from a supposed adaptive process to meet sodium requirement. The salt was introduced in human civilization as a taste exhauster with a great success, but this is a fortuitous result allowed by the weak specificity of taste receptors.

Finally, there is no evidence of a trend towards separate 'basic tastes' that appear as an arbitrary linguistic interpretation.

BIBLIOGRAPHIE

- Bartoshuk, L. M. (1979). Bitter taste of saccharin related to the genetic ability to taste the bitter substance 6-n-propylthiouracyl, *Science*, 206, 934-935.
- Danilova, V., Hellekant, G., Roberts, T., Tinti, J.-M. & Nofre, C. (1998). Behavioral and single chorda tympani taste fiber responses in the common marmoset, *Callithrix jacchus jacchus*. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 855, 160-164.
- Glaser, D. & Hobi, G. (1985). Taste responses in primates to citric and acetic acid. *International Journal of Primatology*, 6, 395-398.
- Hellekant, G. & Danilova, V. (2003). Coding of sweet and bitter taste: lessons from the common marmoset, *Callithrix jacchus jacchus*. *Primatologie*, 6.
- Hellekant, G., Danilova, V. & Ninomiya, Y. (1997a). Primate sense of taste: behavioral and single chorda tympani and glossopharyngeal nerve fiber recordings in the rhesus monkey,

- Macaca mulatta*. *Journal of Neurophysiology*, 77, 978-993.
- Hellekant G., Hladik C.M., Dennys V., Simmen B., Roberts T.W., DuBois G., Walter D.E. (1993). On the sense of taste in two Malagasy primates (*Microcebus murinus* and *Eulemur mongoz*). *Chemical Senses*, 18, 307-320.
- Hellekant G. & Ninomiya, Y. (1994). Bitter taste in single chorda tympani taste fibers on chimpanzee, *Physiology & Behavior*, 56, 1185-1188.
- Hellekant, G., Ninomiya, Y. & Danilova, V. (1997b). Taste in chimpanzees II: single chorda tympani fibers. *Physiology & Behavior*, 61, 829-841.
- Hellekant G., Ninomiya, Y. & Danilova, V. (1998). Taste in chimpanzees III: Labeled line coding in sweet taste. *Physiology & Behavior*, 65, 191-200.
- Faurion, A. (1988). Naissance et obsolescence du concept de quatre qualités en gustation. *Journal d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, 35, 21-40.
- Hladik, C.M. (1993). Fruits of the rain forest and taste perception as a result of evolutionary interactions. In : Hladik, C.M., Hladik, A., Linares, O.F., Pagezy, H, Semple, A., Hadley, M. (Eds). *Tropical Forests, People and Food: Biocultural interactions and applications to development* (pp. 73-82). Paris: UNESCO.
- 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. (1999). Évolution des comportements alimentaires : adaptations morphologiques et sensorielles. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 11, 307-332.
- Hladik, C.M., Pasquet, P. & Simmen, B. (2002). New perspective on taste and primate evolution: the dichotomy in gustatory coding for perception of beneficent vs. noxious substances as supported by correlations among human thresholds. *American Journal of Physical Anthropology* 117, 342-348.
- Hladik, C.M., Pasquet, P., Danilova, V. & Hellekant, G. (2003). The evolution of taste: psychophysics and taste nerves tell the same story in human and non-human primates. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, (C.R. Palevol.)*, 2, 281-287.
- Hladik, C.M., Robbe, B. & Pagezy, H. (1986). Sensibilité gustative différentielle des populations Pygmées et non Pygmées de forêt dense, de Soudaniens et d'Éskimos, en rapport avec l'environnement biochimique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, (série III)*, 303, 453-458.
- Hladik, C.M. & Simmen, B. (1996). Taste perception and feeding behavior in nonhuman primates and human populations, *Evolutionary Anthropology* 5, 58-71.
- Hladik, C.M., Simmen, B. & Pasquet, P. (2003). Primatological and anthropological aspects of taste perception and the evolutionary interpretation of "basic tastes". *Anthropologie*, 41, 9-16.
- Janzen, D.H. (1978). Complications in interpreting the chemical defenses of trees against tropical arboreal plant-eating vertebrates, in : G. G. Montgomery (Ed.) *The Ecology of Arboreal Folivores* (pp. 73-84). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Kawai, M. (1965). Newly acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima islet. *Primates*, 6, 1-30.

- Krief, S. (2003). Effets prophylactiques et curatifs de plantes ingérées par les chimpanzés et rôle de la perception gustative : la notion d'“ automédication ” chez les chimpanzés. *Primatologie*, 6.
- Matsunami, H., Montmayeur, J.-P. & Buck, L. (2000). A family of candidate taste receptors in human and mouse. *Nature*, 404, 601-603.
- Pasquet, P. & Hladik, C.M., 2002. Utilisation des arbres additifs dans l'étude des covariations des réponses psychophysiques et électrophysiologiques de la perception gustative. *Cahiers du LCPE*, 6, 9-13.
- Pasquet, P., Oberti, B., El Ati, J. & Hladik, C.M. (2002). Relationships between threshold-based PROP sensitivity and food preferences of Tunisians. *Appetite*, 39, 167-173.
- Pasquet, P. & Pagezy, H., 2000, Pour une approche anthropologique de la perception sensorielle. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 12, 347-349.
- Penzlin, H. (1977). *Lehrbuch der Tierpsychologie*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Reagan, B.C., Julliot, C., Simmen, B., Viénot, F., Charles-Dominique, P. & Mollon, F.R.S. (2001). Fruits, foliage, and the evolution of primate color vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 356, 229-283.
- Reed, D.R., Bartoshuk, L.M., Duffy, V. & Price, R.A. (1995). Propylthiouracil tasting: determination of underlying threshold distributions using maximum likelihood. *Chemical Senses*, 20, 529-533.
- Rolls, E.T. (2003). Taste, olfactory, textures and temperature multimodal representations in the brain, and their relevance to the control of appetite. *Primatologie*, 6.
- Sappath S. & Tersky A. (1977). Additive similarity trees, *Psychometrika*, 42, 319-345.
- Schiffman, S.S. & Erickson, R.P. (1971). A psychological model for gustatory quality. *Physiology and Behavior*, 7, 617-633.
- Scott, T.R. & Plata-Salamán, C.R. (2003). Le goût des sels chez le macaque, *Macaca fascicularis*, et relations avec les perceptions chez l'homme. *Primatologie*, 6.
- Simmen, B. (2003). Réponses gustatives des primates aux produits de défense chimique des végétaux. *Primatologie*, 6.
- Simmen, B., Hladik, A., Hladik, C.M. & Ramasiarisoa, P. (2003). Occurrence of alkaloids and phenolics in Malagasy forests and responses by primates. In : Goodman, S.M. & Bensstead, J. (Eds) *The Natural History of Madagascar*. (pp. 268-271). Chicago & London: The University of Chicago Press.
- Simmen, B. & Hladik, C.M. (1993). Perception gustative et adaptation à l'environnement nutritionnel des Primates non humains et des population humaines. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n. s. 5, 343-354.
- Simmen, B. & Hladik, C.M. (1998). Sweet and bitter taste discrimination in Primates: Scaling effects across species. *Folia Primatologica*, 69, 129-138.
- Steiner, J.E. & Glaser, D. (1984). Differential behavioral responses to taste stimuli in non-human primates. *Journal of Human Evolution*, 13, 709-723.
- Steiner, J.E., Glaser, D., Hawilo, M.E. & Berridge, K.C. (2001). Comparative expression of

hedonic impact; affective reactions to taste by human infants and other primates, *Neuroscience and Behavioral Reviews*, 25, 53-74.

Ungar, P.S. (1995). Fruit preferences of four sympatric primate species at Ketambe, Northern Sumatra, Indonesia. *International Journal of Primatology*, 16, 221-245.

Titre anglais :

The evolutionary background of primate taste perception