



Composition biochimique des fruits et perception gustative: interactions et tendances évolutives dans les forêts tropicales

Claude Marcel Hladik

► **To cite this version:**

Claude Marcel Hladik. Composition biochimique des fruits et perception gustative: interactions et tendances évolutives dans les forêts tropicales. Hladik, C.M. Hladik, A. Pagezy, H. Linares, O.F., G.J.A KOPPERT et Froment, A. L'alimentation en forêt tropicale: interactions bioculturelles et perspectives de développement, UNESCO, Paris, pp.145-164, 1996. <hal-00556392>

HAL Id: hal-00556392

<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00556392>

Submitted on 15 Mar 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

COMPOSITION BIOCHIMIQUE DES FRUITS ET PERCEPTION GUSTATIVE : interactions et tendances évolutives dans les forêts tropicales

Claude Marcel HLADIK

Introduction

Les espèces végétales et animales, qui constituent actuellement les écosystèmes forestiers tropicaux et procurent des ressources alimentaires essentielles à de nombreuses populations, sont le produit d'une longue évolution au cours de laquelle les interactions entre espèces ont pu jouer un rôle déterminant. À l'Ère Tertiaire, lorsque les plaques continentales se séparaient progressivement – l'Eurasie et l'Afrique dérivant au large des Amériques – les espèces en présence différaient des formes actuelles, non seulement du point de vue morphologique, comme nous le constatons en observant leurs restes fossilisés, mais également, selon toute vraisemblance, dans leur composition biochimique qui détermine le goût des parties comestibles.

La composition biochimique des fruits des forêts tropicales, qui dépend des contextes environnementaux successifs où les interactions entre espèces animales et végétales se sont produites, est présentée dans ce chapitre en fonction des observations que nous avons réalisées, notamment dans les forêts tropicales humides d'Afrique centrale. Dans cette mise en perspective, la perception gustative tient une place essentielle pour expliquer les interactions passées et actuelles en fonction des réponses de tous les Primates (incluant les populations humaines) aux sucres solubles et aux acides. Il est indispensable de connaître cette base biologique initiale pour prendre toute la mesure des variations du comportement alimentaire, amplement modulées, chez l'Homme, par l'impact des facteurs socioculturels (voir la cinquième partie du présent ouvrage).

De la même façon, l'histoire de l'évolution des forêts tropicales permet d'appréhender l'importance des fruits en tant que ressources alimentaires pour les populations humaines (en particulier en Amazonie : Clement, 1996 ;

chapitre 12 du présent ouvrage), ainsi que leur rôle indirect d'aliment des espèces animales qui, à leur tour, constituent des sources d'aliments protéiques. On trouvera des développements sur ce dernier point dans les chapitres 23 et 66 (Redford, 1996 ; Feer, 1996), tandis que Dove (1996, chapitre 10) donne une vision intégrée de cette utilisation des espèces frugivores par les populations humaines.

Les sucres et les acides des fruits, résultat de la coévolution des phanérogames et des espèces animales

La grande majorité des fruits de phanérogames, s'ils ne sont pas disséminés par le vent ou au fil de l'eau des rivières, sont caractérisés par une couleur attractive et la présence d'une pulpe sucrée renfermant, en proportions variables, du saccharose, du fructose et du glucose. Ces sucres simples sont parmi les premiers produits de la photosynthèse ; cependant, dans la plupart des organes de la plante, ils sont rapidement transformés pour aboutir aux longues chaînes moléculaires de la cellulose et de la lignine. La présence des sucres dans les fruits, avec éventuellement d'autres produits nutritifs (lipides et protéines) et un taux d'acides relativement bas, correspond à des processus secondaires qui résultent de la pression de sélection que les animaux frugivores ont exercé en choisissant les espèces les plus nutritives, contribuant ainsi à la dissémination de leurs diaspores.

L'origine des plantes à fruits pulpeux et nutritifs a été présentée par Corner (1964 : 223) dans une reconstitution étonnante de ce que pouvaient être, vers la fin de l'Ère Secondaire, les espèces en présence et leurs interactions. « Lorsque les pigeons sauvages viennent, dès l'aube, consommer les arilles des fruits de Myristicaceae, le naturaliste assiste à la scène finale de l'évolution de cette famille de plantes. S'il se représentait le passé, lorsque les ancêtres communs des Myristicaceae et des Annonaceae avaient encore une forme pachycaule, il pourrait voir les oiseaux ayant précédé les pigeons, peut-être un *Archaeopteryx*, venant en consommer les fruits au petit matin d'une journée de l'Ère Mésozoïque. Il pourrait aussi rêver, à propos de l'origine des fruits de durian, des ancêtres des singes et des premières espèces d'écureuils, de civettes, d'ours et de chauve-souris, se précipitant avidement sur les plantes basses pachycaules dont dérive le durian, l'arbre à pain, les palmiers et les bananiers, dans une forêt primitive formée des premières phanérogames ».

L'action des disséminateurs de graines sur les plantes dont ils consomment les fruits avait été étudiée par de nombreux naturalistes depuis Darwin (par exemple : Ridley, 1930 ; Müller, 1934). Mais Corner a insisté davantage sur le concept de mutualisme, qui rend la coévolution possible grâce aux avantages qu'en obtiennent les différentes espèces en présence. C'est après la

parution des textes de Corner que de nombreux auteurs se sont référés à la « théorie du Durian », cette espèce (*Durio zibethinus*) constituant un modèle avec de très gros fruits dont les graines doivent nécessairement être avalées par des consommateurs pour être disséminées avec efficacité. Cependant, pour Corner, la théorie du durian s'appliquait essentiellement aux plantes tropicales qui colonisent les espaces ouverts et qui nécessitent donc un transport actif de leurs graines ; car il considérait les arbres et les lianes de pleine forêt comme des espèces dont les graines tombent et germent sur place (*op. cit.* : 219).

En fait, toutes les études de terrain – initialement basées sur ces théories – ont démontré que les phénomènes de coévolution entre les plantes et les animaux se produisent au sein même de la forêt dense. C'est là qu'ils peuvent avoir leur origine car ils dépendent d'une grande biodiversité – qu'ils contribuent aussi à entretenir. Les oiseaux frugivores ont été étudiés dans cette optique coévolutive (nous n'aborderons pas ici les études sur les relations plantes-insectes et les nombreux travaux publiés sur la pollinisation et les défenses de nature biochimique). Snow (1966) a émis l'hypothèse que les oiseaux frugivores pouvaient favoriser l'émergence d'espèces avec des fructifications synchronisées sur une période limitée de l'année : en étudiant la fructification de 18 espèces néotropicales du genre *Miconia*, cet auteur a montré que plusieurs espèces d'oiseaux assuraient leur alimentation grâce à la succession de leur mise à fruit tout au long de l'année. Cet état présent des successions de productions de fruits résulterait d'un ajustement des cycles des différentes espèces qui ont avantage à ce que les oiseaux disséminent leurs graines. Un tel phénomène, impliquant de nombreuses espèces en interaction avec un environnement producteur de fruits (Herrera, 1986) est actuellement nommé « coévolution diffuse ».

Tous les Primates, depuis les Lémuriens jusqu'aux Anthroïdes, ont également joué un rôle dans ces phénomènes de coévolution et ne cessent de contribuer à la diversification des espèces forestières, un peu comme des « jardiniers de la forêt » que l'action des populations humaines n'a fait qu'amplifier. En favorisant les types de plantes qui portent les meilleurs fruits et en diffusant leurs graines, les gènes les plus « intéressants » sont peu à peu sélectionnés (sélection massale). Pour préciser cette action des Primates, nous avons repris l'hypothèse que la régénération des forêts tropicales d'Afrique et d'Amérique ne pouvait pas être complètement assurée en l'absence des singes, après avoir vérifié que le transit intestinal des graines influençait plutôt favorablement leur germination (Hladik et Hladik, 1967). En calculant les flux de dissémination des graines des arbres et des lianes, en fonction des quantités consommées par les singes, on aboutit, pour la plupart des espè-

ces, à plus de 100 000 graines par hectare et par an, dispersés sur des distances de plusieurs kilomètres (Hladik et Hladik, 1969). À cette contribution des Primates au maintien des populations d'arbres et de lianes, s'ajoute celle des oiseaux frugivores, des chauve-souris et autres mammifères. Ensemble, ils entretiennent une continue « pluie de graines », étudiée en Guyane par Charles-Dominique (1986), qui maintient la diversité des espèces prêtes à germer dans la couche superficielle du sol.

Les gènes des plantes dont les fruits sont les plus gros et les plus sucrés sont ainsi favorisés par les choix des Primates dont les seuils de perception gustative des sucres se situent bien en-deçà des concentrations des pulpes des fruits (Simmen et Hladik, 1993). Une démonstration de cette pression de sélection, comme dans le cas des autres mécanismes de l'évolution, ne peut reposer que sur des preuves indirectes ; mais elles sont nombreuses et concordantes. L'analyse des pulpes des fruits utilisés par les Primates néotropicaux (C.M. Hladik *et al.*, 1971) a montré que les espèces dont la teneur en sucres simples – bien perçus par les Primates – est la plus élevée sont également les plus fréquemment consommées, compte tenu de leur abondance dans le milieu. Par exemple, le singe capucin, *Cebus capucinus*, par son comportement investigateur, testant au passage de nombreux fruits ou arrachant des morceaux d'autres parties des plantes, fait un choix en fonction des goûts sucrés les plus prononcés. Il en résulte une dissémination des graines d'autant plus efficace que les teneurs en sucre des fruits sont élevées. Les plantules issues des graines ainsi disséminées par les vertébrés de la forêt dense (A. Hladik et Miquel, 1990), permettent le renouvellement des populations d'arbres et de lianes.

Les teneurs en sucres des fruits des espèces de forêt dense sont donc particulièrement élevées – souvent autant que celle des fruits des variétés cultivées qu'une sélection d'abord empirique, puis basée sur des connaissances génétique a permis d'augmenter. L'importance de ce teneurs en sucre est mise en évidence pour quelques espèces de la forêt du Gabon (Tableau 8.1) où le suivi à long terme à la station de recherche de Makokou a permis de définir la dynamique et le tempérament de croissance des espèces forestières (A. Hladik et Mitja, 1996) qui dépendent de disséminateurs de graines particulièrement efficaces comme le chimpanzé (C.M. Hladik, 1973). On remarque, parmi les Anacardiaceae (la famille du manguier, chez laquelle le sucre, dans le fruit des variétés cultivées, atteint 20 % du poids frais ; Anon., 1967), les fortes teneurs en sucre d'un « raisin de brousse », du genre *Trychoscypha* et du fruit d'*Antrocaryon klaineinum*, ces deux espèces, collectées en forêt, faisant l'objet d'un commerce local. Parmi les Burseraceae, les deux espèces du genre *Santiria* (notées respectivement *I* et *II* – en cours de révision systéma-

Tableau 8.1 Composition des fruits de quelques espèces de la forêt du Gabon, présentées dans l'ordre décroissant des teneurs en sucres. L'utilisation de deux techniques a permis de calculer, par rapport au poids de matière sèche, soit le total des glucides hydrolysables, soit le total des sucres simples solubles dans la pulpe (entre parenthèses).

Espèces (référence d'herbier - FAMILLE)	Teneur en eau (%)	Pourcentage de la matière sèche	
		% Glucides hydrolysables ⁽¹⁾ (dont sucres simples ⁽³⁾)	% Fraction soluble ⁽²⁾ (dont sucres simples ⁽³⁾)
<i>Santiria</i> sp. I (AH 1424 - BURSERACEAE)	87		76 (74)
<i>Hemandradenia mannii</i> (CONNARACEAE)	81		87 (54)
<i>Salacia pierreii</i> (HIPPOCRATEACEAE)	84		83 (52)
<i>Santiria</i> sp. II (AH 2469 - BURSERACEAE)	88		87 (49)
<i>Dacryodes klaineana</i> (BURSERACEAE)	90		88 (47)
<i>Cissus dinklagei</i> (VITACEAE)	85		80 (43)
<i>Trichoscypha</i> sp. (AH 1946 - ANACARDIACEAE)	86		85 (43)
<i>Sarcophrynium schweinfurthianum</i> (MARANTACEAE)	62	62	
<i>Dialium</i> sp. (AH 2732 - CAESALPINIACEAE)	35	55	
<i>Gambeya beguei</i> (SAPOTACEAE)	58		52 (46)
<i>Irvingia gabonensis</i> (IRVINGIACEAE)	89	52	
<i>Pancovna pedicellaris</i> (SAPINDACEAE)	83	50 (45)	
<i>Antrocaryon klaineianum</i> (ANACARDIACEAE)	81	45 (40)	
<i>Pachypodanthium barteni</i> (ANNONACEAE)	92		47 (28)
<i>Detarium macrocarpum</i> (CAESALPINIACEAE)	69	55 (37)	
<i>Hugonia spicata</i> (LINACEAE)	73	47 (33)	
<i>Swartzia fistuloides</i> (CAESALPINIACEAE)	37	47 (25)	
<i>Nauclea diderrichii</i> (RUBIACEAE)	77	47	
<i>Duboscia macrocarpa</i> (TILIACEAE)	68	45	
<i>Vitex fosteri</i> (VERBENACEAE)	85	43 (32)	
<i>Polyalthia suaveolens</i> (ANNONACEAE)	67	41 (33)	
<i>Uapaca paludosa</i> (EUPHORBIACEAE)	50	33 (31)	
<i>Staudtia gabonensis</i> (MYRISTICACEAE)	65	33 (26)	
<i>Parinari excelsa</i> (CHRYSOBALANACEAE)	79	27 (16)	
<i>Gambeya lacourtiana</i> (SAPOTACEAE)	71	21 (13)	
<i>Uapaca heudelotii</i> (EUPHORBIACEAE)	84	20 (4)	
<i>Anonidium mannii</i> (ANNONACEAE)	85	20 (4)	

(1) Le pourcentage total de glucides hydrolysables est calculé à partir des échantillons secs. Après broyage, on leur fait subir une hydrolyse acide (cf. Hladik *et al.*, 1971). Cette hydrolyse limitée est comparable à celle qui se produit dans l'estomac de la plupart des vertébrés. Le pourcentage des sucres réducteurs trouvé après cette opération représente donc la fraction assimilable des glucides et permet de calculer la valeur nutritionnelle.

(2) Pour déterminer la teneur en produits solubles, une partie de l'échantillon frais a été précipitée dans de l'alcool bouillant.

(3) Les sucres à petites molécules (ceux qui sont détectés par les organes de la gustation) sont recherchés dans la solution alcoolique et rapportés au poids sec de l'échantillon.

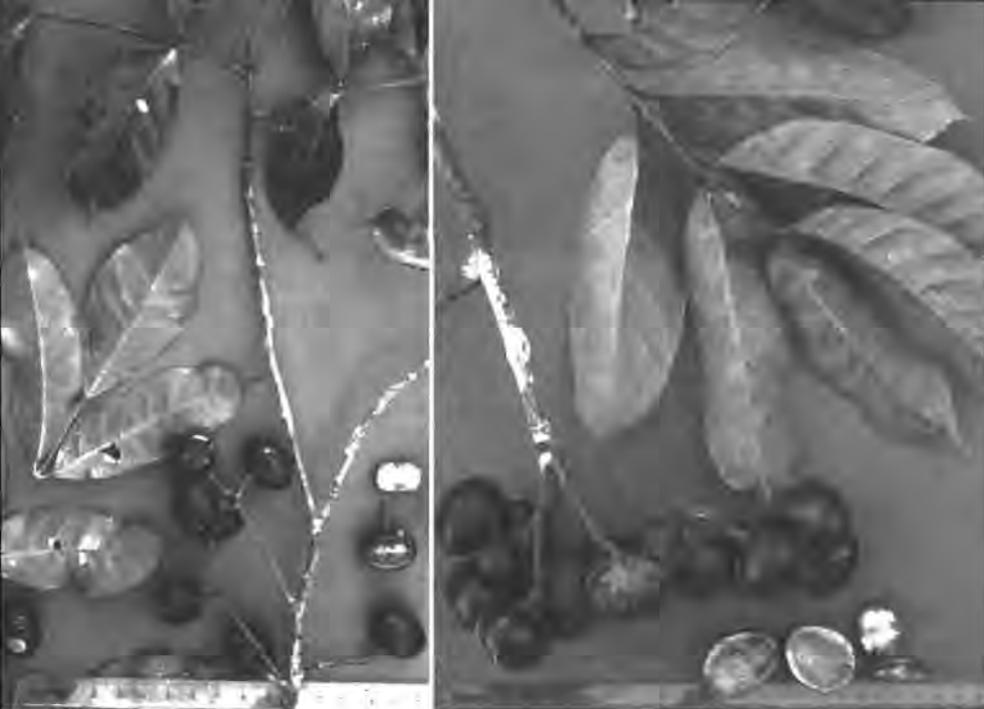


Figure 8.1
 Deux espèces voisines du genre *Santiria* (échantillons A.H. 1424 et A.H. 2469 de l'Herbier du Muéum National d'Histoire Naturelle de Paris). Ces espèces jumelles, que l'on suppose en cours de différenciation évolutive, sont notées respectivement *sp. I* et *sp. II*. Elles diffèrent sensiblement par la taille et par la composition biochimique de leurs fruits (photos C.M. et A. Hladik).

rique par *Onana*, en préparation) peuvent être considérées comme des « espèces jumelles », très voisine d'un point de vue morphologique (Figure 8.1), mais se différenciant, notamment par la grosseur et par la composition biochimique de leurs fruits. On peut interpréter leur présence dans une même forêt tropicale par une différenciation de deux populations d'arbres, en cours d'évolution et encore imparfaite (A. Hladik et Hallé, 1979) ; on assiste ainsi, quasiment « en direct », à des transformations qui s'opèrent par la pression de sélection des animaux consommateurs de fruits. La pulpe des fruits de la première espèce (*Santiria sp. I* ; à gauche sur la figure), dont la teneur en sucre atteint les 3/4 du poids sec, est une véritable confiture !

Il est également intéressant d'observer, dans une même perspective de coévolution, la teneur des autres composants de la pulpe des fruits, en particulier celle des acides organiques dont une trop forte concentration peu donner un goût répulsif. Au goût acide s'ajoute alors une sensation de brûlure, comme dans le cas du piment fort, ces stimulations étant transmises par le nerf trijumeau et non par les nerfs propres de la gustation. En fait, la teneur en acide des fruits décroît au cours de la maturation (Ulrich, 1970) et le contenu de la pulpe se situe généralement autour de 1 à 2 % du poids frais (CICAL-CNEVA, 1993). L'acidité est alors relativement faible ; et la saveur lé-

gèrement acide, jointe à celle des sucres, communique à la pulpe des fruits un goût plaisant pour l'Homme et visiblement attractif pour les autres Primates, le mélange des saveurs changeant alors la connotation hédonique qui s'ajoute à la perception. Par conséquent la décroissance en acide qui accompagne le processus de maturation et d'enrichissement en sucre favorise la consommation et la dissémination des semences.

De la même façon, les lipides contenus dans la pulpe des fruits de certaines espèces favorisent leur utilisation par les frugivores. Ainsi, parmi les Burceraceae du genre *Dacryodes*, une espèce, *D. klaineana*, produit des fruits très sucrés tandis que deux autres espèces des forêts d'Afrique centrale, *D. buttneri* et *D. edulis* (appelés tous deux safou ou « prune », selon les régions) ont des fruits à forte teneur en lipides. Pour ces deux dernières formes qui ne figurent pas, en raison des faibles teneurs, dans la liste des espèces à fruits sucrés du Tableau 8.1, on explique la tendance évolutive par la plus grande valeur énergétique des lipides qui permet la réalisation d'un fruit de taille relativement faible, procurant néanmoins une récompense suffisante au consommateur qui assure la dissémination de la graine (voir nos commentaires à propos des petits fruits à fort apport énergétique, chapitre 2 du présent ouvrage). D'autres espèces qui se trouvent en bas de liste (Tableau 8.1) ont des teneurs en sucres relativement faibles; mais la pulpe de leur fruit peut renfermer des substances nutritives qui contribuent à l'équilibre du régime alimentaires des consommateurs. C'est le cas d'*Anonidium manni*, espèce cauliflore dont on comprend que les énormes fruits, pesant environ 5 kg, se développent directement sur le tronc. La pulpe de ces fruits contient 12 % de protéines (par rapport au poids sec), une teneur exceptionnelle que l'on ne trouve généralement que dans les graines. Elle constitue donc pour les Primates (dont les humains) un apport nutritionnel relativement équilibré.

Un seul fruit d'*Anonidium* procure un petit repas collectif à un groupe de Pygmées qui le consomment pendant la pause, au cours d'une chasse au filet. Les Chasseurs Ngbaka de la République Centrafricaine reviendront plutôt au village en transportant le fruit, de façon à pouvoir en consommer la pulpe en y ajoutant un peu de sucre. Cela tendrait à prouver que sa composition pourrait encore évoluer pour favoriser la dissémination des graines.

Ces fruits de grande dimension, comme le durian dans la théorie de Corner, renferment de grosses graines que seuls les vertébrés de grande taille peuvent ingérer ou disséminer en transportant l'ensemble pour le consommer dans un lieu calme. Dans tous ces cas, les mécanismes de coévolution apportent des avantages à chacune des espèces concernées et tendent vers la constitution d'ensembles de populations et d'espèces végétales et animales que Leigh et Rowell (1995) ont pu qualifier d'harmonieux.

Les autres produits de l'évolution des fruits en fonction de la perception gustative des consommateurs : mimétisme biochimique

Les équilibres entre espèces échappent parfois à cette harmonie où chacune des populations bénéficie de la présence des autres. Pour les différentes espèces de plantes qui entrent en compétition afin d'obtenir des vertébrés frugivores une dissémination efficace de leurs semences, l'offre consiste à procurer suffisamment d'énergie – sous forme d'aliments – aux consommateurs. Compte tenu des différentes guildes d'animaux frugivores qui, par exemple dans la forêt du Gabon, consomment des fruits aux teneurs très différentes en fructose, glucose et saccharose (Gautier-Hion, 1990), la tendance à long terme de l'écosystème va vers une diversification des formes (qui affecte également les cycles de production) ainsi que vers une augmentation des teneurs en sucres dans les fruits.

Mais cette tendance qui nécessite des plantes un investissement en énergie de plus en plus important pour permettre la dissémination des graines, peut être contournée par un mécanisme évolutif que nous avons décrit sous le nom de « mimétisme biochimique » (Hladik et Hladik, 1988). Ce mécanisme serait assez comparable à celui du mimétisme Batesien qui, chez des espèces animales sujettes à la prédation, permet de bénéficier d'une protection parfois très efficace. Par exemple, si un papillon ressemble à une guêpe (le modèle), il sera évité, plutôt que consommé, par les oiseaux; et les gènes de toute forme mutante qui ressemble au modèle seront sélectionnés par la plus grande fréquence de disparition des autres formes, à condition que l'espèce modèle reste présente en nombre suffisant dans l'environnement.

Le meilleur modèle qu'une plante puisse mimer afin de faire disséminer ses graines à moindre coût énergétique, est celui du fruit que les consommateurs perçoivent comme sucré. S'il apparaît une forme mutante dont les fruits renferment un produit qui, sur les récepteurs gustatifs des primates de la forêt, provoque une sensation proche du goût sucré, cette forme végétale sera favorisée par une bonne dissémination de ses semences. La cible intermédiaire de ce mimétisme biochimique est, en fait, la cellule des bourgeons du goût de la langue des consommateurs. La perception des produits sucrés est variable en intensité selon les espèces de Primates non-humains (Simmen, 1992); et si des nuances existent aussi chez l'Homme dans la perception des différents sucres (Faurion, 1987), dans tous les cas elle entraîne une réaction positive. Le Magnen (1963) a présenté cette préférence associée au goût des sucres comme une adaptation des vertébrés à découvrir et à utiliser les aliments ayant un bon apport énergétique. Mais il existe d'autres substances de nature chimique très différente des sucres, comme la saccharine et l'aspartame, auxquelles répondent le système gustatif des primates (Van der Wel *et al.*, 1989).



Figure 8.2 ,

À l'intérieur de la coque fibreuse du fruit de *Pentadiplandra brazzeana*, les graines réniformes sont incluses dans une pulpe au goût extrêmement sucré. Ce goût est dû à la présence d'une protéine stimulant les chémorécepteurs des Primates de l'Ancien Monde – incluant l'Homme (photo C.M. Hladik).

Les produits que nous qualifions de mimétiques des sucres ont été découverts chez plusieurs espèces des forêts tropicales d'Afrique. Par exemple les petites baies rouges d'une Menispermaceae, *Dioscoreophyllum cumminsii*, bien que ne contenant pratiquement pas de sucre, ont une saveur, qui, pour l'Homme, semble extrêmement sucrée. Ce goût est dû à la présence d'une protéine, la monelline, qui à concentration molaire égale, a un pouvoir sucrant 100.000 fois supérieur à celui du saccharose. Il est bien perçu par les Primates des forêts africaines qui consomment les solutions de monelline préférentiellement à de l'eau pure (Glaser *et al.*, 1978). Pour la plante, l'investissement en énergie est donc de beaucoup inférieur à celui qu'aurait nécessité la croissance de fruits assez riches en sucre pour provoquer une sensation équivalente chez les consommateurs. Chez une autre plante de la famille des Marantaceae, *Thaumatococcus daniellii*, l'arille du fruit jaune présente également une saveur très sucrée, due à la présence de la thaumatine, une autre protéine mimétique des sucres.

Ce mimétisme biochimique est donc apparu dans différentes familles de végétaux. Cela se confirme par la mise en évidence chez une Pentadiplandraceae des forêts tropicales d'Afrique, *Pentadiplandra brazzeana* (figure 8.2), d'une nouvelle substance dont nous avons contribué, avec Annette Hladik, à faire découvrir les propriétés (Van der Wel *et al.*, 1989). Il s'agit encore d'une

protéine dont la nature exacte a pu être déterminée (Ming et Hellekant, 1994). Cette molécule est suffisamment stable aux fortes températures pour intéresser les industriels de l'agroalimentaire à la recherche de nouveaux édulcorants.

En fait, certains de ces produits des forêts tropicales étaient déjà connus localement et utilisés pour sucrer la nourriture (FAO, 1990a). Au Cameroun et en République Centrafricaine, les enfants Pygmées Baka et Aka connaissent bien les petites baies de *Diocoreophyllum cumminsii* dont il raffolent, en dépit d'un arrière-goût persistant que d'aucuns pourraient trouver déplaisant. Le fruit de *Pentadiplandra brazzeana* est connu au Gabon ; il est localement nommé « l'oubli », parce qu'on raconte que les enfants sont si friands de la pulpe rouge qui entoure les graines qu'il en oublieraient leur mère en la consommant.

Les chimistes se sont intéressés à ce type de produits très sucrés (Langley-Danysz, 1987) en raison de leur utilisation possible dans les régimes « basse calorie ». L'attention des physiologistes a aussi été attirée par les possibilités d'investigation dans le domaine de la perception gustative (Hellekant *et al.*, 1981) parce que des molécules très différentes des sucres interviennent dans les premières phases de la transduction ; cela pourrait permettre de comprendre les mécanismes de liaison sur la cellule des bourgeons du goût. Mais ce sont précisément ces mécanismes de liaison qui permettent de comprendre comment le mimétisme a pu aboutir aux formes actuelles de fruits contenant des « faux sucres ».

En effet, si le goût extrêmement sucré que l'Homme perçoit lorsqu'il consomme les fruits mimétiques semble être perçu de façon très semblable par tous les singes de l'Ancien Monde (singes d'Afrique et Anthropoïdes), en revanche, les singes du Nouveau Monde (Sajous et Ouistitis) ne font pas la différence entre une solution de ces « faux sucres » et de l'eau (Hellekant *et al.*, 1981). La différence entre les Primates d'Afrique et ceux du continent américain est d'ordre phylogénétique ; et l'on a d'abord vu un reflet de l'évolution du système de gustation dans ces perceptions particulières à chaque Sous-Ordre des Primates. En fait, cette différenciation remonte nécessairement au début de l'Ère Tertiaire, au moment où les plaques continentales se séparaient, l'Eurasie et l'Afrique s'éloignant des Amériques. C'est au cours de cette période que les phanérogames productrices de fruits sucrés se sont diversifiées. Sur chacune des plaques continentales se trouvaient des Primates dont les protéines (celles des cellules du goût, notamment) ont évolué séparément, comme tous les autres caractères, morphologiques ou biochimiques, de ces singes.

Les phénomènes de mimétisme biochimique – qui ont affecté quelques espèces parmi les plantes produisant des fruits pulpeux – se sont produits sur

la plaque constituant actuellement l'Ancien Monde, puisque c'est en Afrique que l'on trouve toutes les espèces avec des fruits contenant des « faux sucres ». La cible intermédiaire de ce mimétisme était nécessairement le récepteur gustatif des singes Catarrhiniens (Sous-Ordre incluant les Anthroïdes et l'Homme). Dans la mesure où les cellules du goût des singes du Nouveau Monde ne correspondent pas au modèle vis à vis duquel les plantes à faux sucres ont évolué, il n'est pas surprenant que ces singes ne perçoivent pas le goût de la thaumatococine ou de la monelline.

Les phénomènes de mimétisme ont en général une cible précise, le « modèle », qui doit rester présent dans l'environnement afin que l'efficacité de la forme mimétique se maintienne. Concernant les fruits sucrés (et la façon dont ils sont perçus par les consommateurs), on ne peut envisager l'apparition des « faux sucres » que comme une coévolution diffuse, au milieu de nombreuses espèces de phanérogames produisant des fruits sucrés, et avec l'intervention possible d'autres vertébrés que les Primates. Toutefois ces derniers sont les plus efficaces pour consommer les fruits de taille moyenne dont ils repèrent les couleurs vives (rouge ou jaune), un caractère qui a évolué en parallèle avec le goût sucré. La plante mimétique, dont les fruits ne contribuent pas à l'alimentation des Primates (puisque la valeur énergétique des faux sucres est pratiquement nulle), échappe au système habituel de coévolution en « trompant le consommateur ». Mais ce système particulier ne peut se maintenir que grâce à la présence du très grand nombre d'espèces qui, dans les forêts tropicales, ont évolué vers des fruits dont la pulpe contient de larges quantités de sucres « vrais ».

Dans les forêts tropicales d'Amérique où les mêmes pressions de sélection ont entraîné l'apparition de nombreuses espèces de phanérogames à fruits sucrés, avec des convergences remarquables, il semblerait assez probable que le mimétisme biochimique ait également pu se manifester. Nous avons proposé cette hypothèse (Hladik et Hladik, 1988), en faisant remarquer que les substances qui sembleraient extrêmement sucrées pour les singes du Nouveau Monde pourraient n'avoir aucune saveur pour les Primates de l'Ancien Monde (incluant l'Homme), en raison des différences dans les organes du goût – différences qui expliquent que les faux sucres des plantes africaines soient insipides pour les singes d'Amérique. C'est pourquoi nous avons proposé de nommer « » ces produits encore hypothétiques et difficiles à mettre en évidence par le seul goût que nous percevons.

Le système gustatif de l'Homme s'est différencié comme celui des autres Primates de l'Ancien Monde, les caractéristiques gustatives de chaque espèce ayant été partiellement modelées par un environnement (Simmen et Hladik, 1993) qu'elles ont également contribué à faire évoluer.

Perception des sucres et des acides par les populations forestières

Dans quelle mesure la perception gustative des populations humaines peut-elle également varier ? Au cours des enquêtes sur l'alimentation des populations du Cameroun (voir Koppert *et al.*, 1996 ; chapitre 28 du présent ouvrage), nous avons déterminé les seuils de perception pour différentes substances pures solubles à l'eau, incluant des sucres, des acides organiques, du chlorure de sodium, ainsi que des substances amères type quinine et thiourée. Ces substances ont été présentées dans un ordre aléatoire, mais en partant toujours des solutions les plus diluées, ce protocole standardisé permettant de comparer l'acuité gustative de différentes populations à l'aide d'un test statistique (Hladik, 1996). Le même protocole a été appliqué sur d'autres terrains, notamment au Zaïre, par H. Pagezy, ainsi qu'en République Centrafricaine (Hladik *et al.*, 1986).

Les résultats concernant la perception de différents sucres simples (figure 8.3) sont exprimés par les pourcentages des sujets de différentes populations capables de reconnaître le goût sucré aux concentrations définies en millimoles par litre (mM). Des différences significatives ($p < 0,05$ avec le test χ^2), concernant la perception du saccharose et du glucose, ont été mises en évidence entre les populations forestières et celles des milieux plus ouverts (savanes et milieux sub-sahéliens), ces dernières ayant une meilleure acuité gustative (seuil de perception plus bas).

Ces résultats montrent d'abord que le pouvoir sucrant de différents produits ne peut être calculé qu'au sein d'une population déterminée. Par exemple, une solution de saccharose de concentration standard (= 1) est comparable à une solution de glucose de concentration 0,70 et à une solution de fructose de concentration 1,20 (Le Magnen, 1995) ; mais ces valeurs – déterminées d'après les réponses de sujets européens ou nord-américains – ne pourraient pas s'appliquer aux populations d'Afrique, puisque les courbes de réponses de différentes populations sont plus ou moins décalées selon les produits testés (figure 8.3). En fait, comme l'a montré Faurion (1987), les différents sucres engendrent, sur le nerf gustatif, un signal sensiblement différent d'un individu à l'autre. Ces variations individuelles de la réponse gustative correspondent, statistiquement, aux différences significatives entre les populations.

Il apparaît ainsi que les populations vivant hors du milieu forestier tropical ont une meilleure acuité gustative vis à vis de certains sucres. Nous avons proposé une hypothèse relative à la composition des fruits des divers milieux, pour expliquer ce décalage du seuil de perception (Hladik *et al.*, 1986). Les plantes à fruits pulpeux sucrés sont particulièrement abondantes dans les forêts tropicales où la diversité spécifique et la présence des animaux frugivores ont provoqué une pression de sélection assez intense pour aboutir à l'émer-

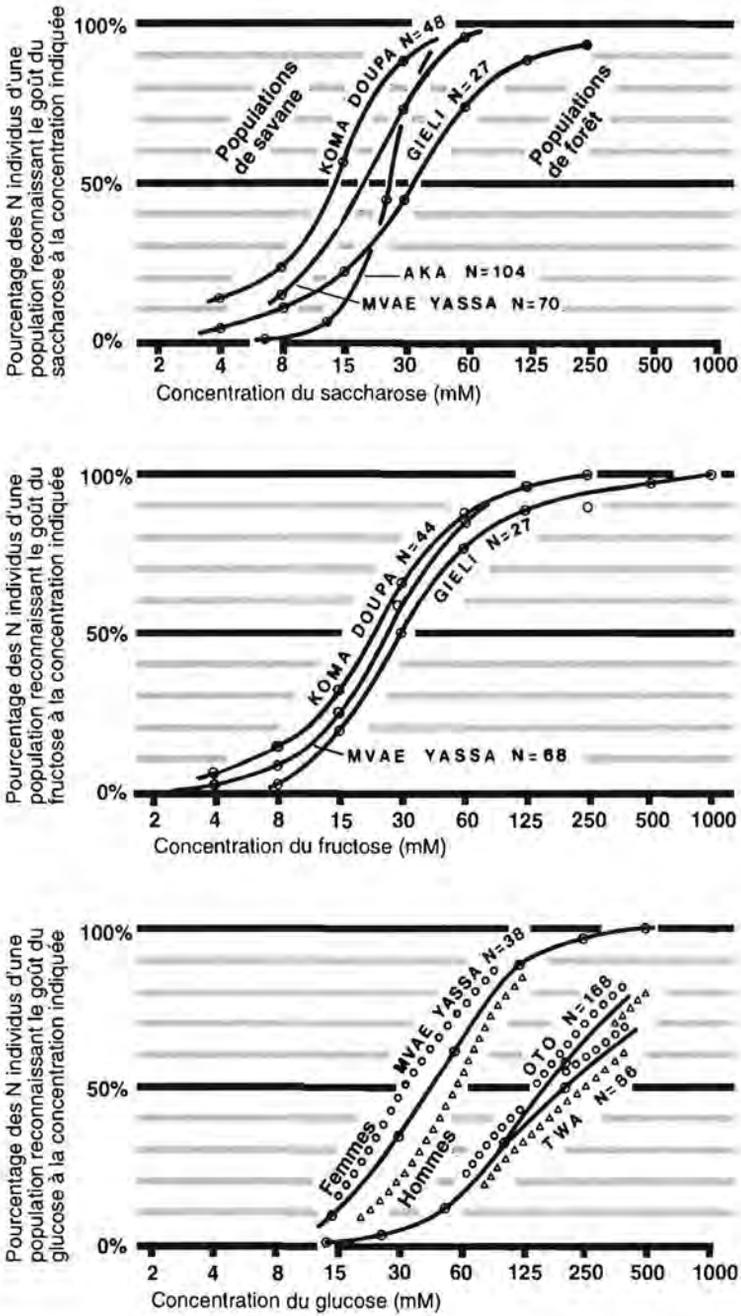


Figure 8.3 ,
 Seuil de perception des sucres simples par des populations forestières et non forestières
 (source: Hladik *et al.*, 1986).

gence d'un phénomène aussi surprenant que le « mimétisme biochimique ». Dans ce milieu où de nombreuses espèces portent des fruits aux pulpes extrêmement riches en « sucres vrais », il n'y aurait que très peu d'avantages, pour les populations forestières, à avoir une meilleure perception des sucres. En effet, les concentrations dans les pulpes de la plupart des fruits sont 10 à 50 fois plus élevées que le seuil médian de perception des populations Pygmées. Au contraire, pour les populations des savanes et des milieux sub-sahéliens où les pressions de sélection n'ont pas permis un tel foisonnement d'arbres producteurs de fruits riches en sucres, une meilleure perception permet de consommer un plus grand nombre des espèces présentes dans l'environnement et d'augmenter ainsi les apports énergétiques (Simmen *et al.*, 1994).

Les acides organiques accompagnent presque toujours les sucres et autres produits nutritifs dans la pulpe des fruits. Leur concentration peut être extrêmement élevée, par exemple dans la pulpe du citron où l'acide citrique constitue 4,5 % du poids sec (c'est à dire environ 40 % du poids total frais) et le pH peut être inférieur à 2. À de telles concentrations, les acides sont perçus comme des produits répulsifs, provoquant une irritation des muqueuses de la bouche. Cette forte irritation est transmise à la fois par les nerfs propres de la gustation et par le nerf trijumeau (Bryant *et al.*, 1994), comme d'autres sensations plus ou moins douloureuses provoquées par des brûlures ou par le piment fort. On comprend la valeur adaptative d'une telle réaction négative évitant la dangereuse baisse du pH du milieu interne qui pourrait faire suite à une ingestion d'acide en trop forte quantité. Les seuils de discrimination de l'acide citrique de quelques populations d'Afrique (figure 8.4, en haut) illustrent cette forme d'adaptation.

Cependant, la maturation des fruits s'accompagne d'une baisse des teneurs en acides, en même temps que d'un enrichissement en sucres (Ulrich, 1970). Lorsque l'acidité est modérée, le mélange des sucres et des acides est perçu avec une connotation d'autant plus agréable que l'augmentation des teneurs en sucres tend à masquer le goût acide. Ainsi nous avons considéré la faible teneur en acides des fruits mûrs comme une adaptation des espèces végétales : elle augmente l'efficacité de la dissémination des semences en améliorant la palatabilité des fruits pour les consommateurs.

Les seuils de perception de l'acide oxalique présentés sur la figure 8.4 (en bas) montrent une grande variabilité entre les populations de forêt et celles de savane. Le seuil médian varie de 1 à 20 mM (0,01 % à 0,25 %), les populations Pygmées du Zaïre, avec le seuil de perception le plus élevé, ayant une sensibilité pour ce produit nettement plus faible que les Koma et les Doupa habitant les savanes du Nord-Cameroun. Les différences, légères mais significatives, observées entre la population masculine et féminine lorsque le seuil

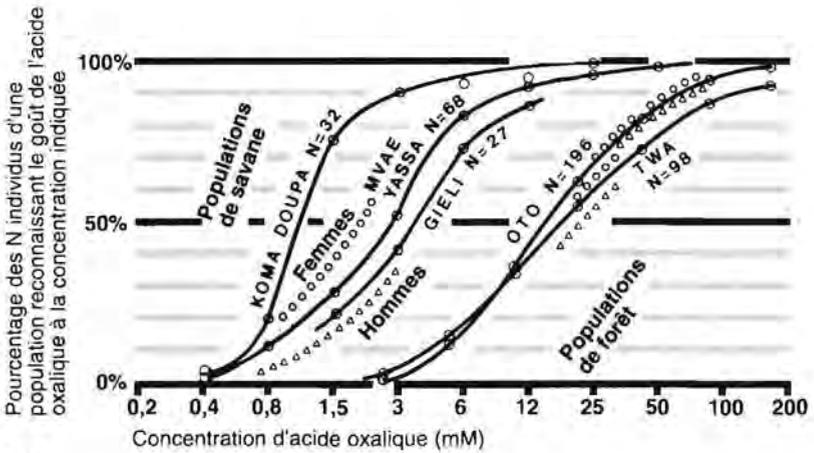
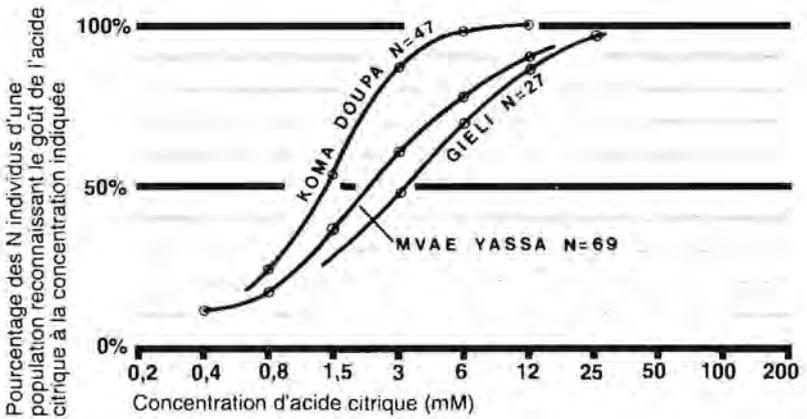


Figure 8.4 ,
Seuil de perception de l'acide citrique et de l'acide oxalique par des populations forestières et non forestières (source : Hladik *et al.*, 1986).

médian de la population est bas, pourraient éventuellement s'expliquer par l'entraînement des femmes à goûter les produits alimentaires lors de la préparation des repas. Ces différences entre hommes et femmes ont été observées pour d'autres substances testées, notamment le glucose (figure 8.3). Les différences entre les populations sont beaucoup plus marquées et toujours significatives ($p < 0,001$), aussi bien dans le cas des sucres que dans celui de l'acide oxalique. Elles pourraient correspondre à des adaptations à l'environnement ; toutefois on ne dispose pas de suffisamment de données à propos de cet acide qui se trouve davantage dans les feuillages (les feuilles d'oseille, par exemple) que dans les fruits.

L'acide ascorbique (Vitamine C) est souvent présent, en proportions très variables, dans les pulpes des fruits (FAO, 1990b). Tout en constituant un élément essentiel du régime alimentaire des frugivores, la Vitamine C, comme les autres acides, contribue à donner à la pulpe des fruits un goût perçu comme agréable par les consommateurs. Dans la pulpe d'un fruit indigène de Porto Rico, l'acerola (*Malpighia punicifolia*), sa teneur atteint 2,3 g pour 100 g de matière fraîche comestible, ce qui représente le quart du poids de la matière sèche de ce fruit. Il est rare que d'autres espèces présentent des teneurs aussi remarquables ; mais un régime alimentaire à base de fruits variés constitue une garantie contre toute carence en Vitamine C (voir Pingle, 1996, chapitre 70 du présent ouvrage, à propos du manguier).

Discussion : la diversification des perceptions et des choix alimentaires

Les origines de l'Homme en tant que Primate – dont l'adaptation à la vie arboricole a persisté chez certains Australopithèques datés de 3,5 millions d'années (Clarke et Tobias, 1995) – confèrent à l'histoire de l'évolution des fruits des phanérogames un grand intérêt pour comprendre les bases de son comportement alimentaire. La morphologie du tractus digestif des Anthropoïdes reflète cette adaptation ancestrale (Hladik et Chivers, 1994) et explique les possibilités de digestion limitées de l'amidon cru, de certaines pulpes et des produits riches en cellulose. Ces bases biologiques de l'alimentation, incluant la perception gustative (Simmen, 1994), constituent un cadre incontournable dans lequel s'expriment les choix extrêmement diversifiés des populations humaines présentées et discutées dans la cinquième partie du présent ouvrage.

Les différences de perception gustative entre populations forestières et non forestières ne semblent cependant pas avoir de répercussions très importantes sur les choix alimentaires. Par exemple les populations Pygmées de Centrafrique, du Cameroun ou du Zaïre, bien qu'elles aient une moins bonne acuité gustative que les populations vivant en dehors de la zone forestière en ce qui concerne la reconnaissance des sucres, n'en ont pas moins des traditions culturelles qui reflètent la grande valorisation des produits sucrés et plus particulièrement du miel. Le complexe culturel relatif à la récolte du miel sauvage que Bahuchet (1996) décrit dans le chapitre 5 du présent ouvrage entraîne des perceptions et des émotions qui confère un immense prestige à l'homme qui va récolter la ruche sauvage au sommet d'un arbre. Le contexte symbolique qui relie la pénétration de la ruche à l'acte sexuel nous éloigne considérablement de la simple perception gustative des produits sucrés (Hladik et Bahuchet, 1994).

Les différences de sensibilité gustative observées entre les hommes et les femmes de plusieurs populations – dont j'ai présenté quelques exemples à propos des sucres et des acides – doivent également être comprises en fonction du contexte biologique et de l'environnement socioculturel, sans qu'il soit toujours possible de bien délimiter le rôle respectif du biologique et du culturel dans l'élaboration des réponses gustatives. Les différences beaucoup plus marquées entre les composantes (féminine et masculine) de la population Inuit que nous avons observées à propos de la perception du sel (Robbe et Hladik, 1994) sont également le reflet d'une adaptation biologique à long terme dans un contexte culturel spécifique – contexte qui amène les femmes à acquérir un entraînement à la détection du chlorure de sodium lorsqu'elles collectent la glace d'eau douce au contact de l'eau de mer pour l'utiliser pour la boisson et la cuisine. La pression de sélection des différents milieux et la composition biochimique des aliments disponibles constituent dans tous ces cas les éléments de base qui ont façonné notre perception.

En fait, les différentes formes de réponses adaptatives s'élaborent sur des périodes dont les ordres de grandeur diffèrent considérablement. Des millions d'années sont nécessaires pour la diversification des espèces végétales et animales qui constituent notre milieu et en fonction desquelles les organes gustatifs évoluent. En revanche, il n'est plus question que de milliers d'années pour les adaptations de la sensibilité gustative, dans la mesure où la répartition des gènes peut varier au sein des populations. Quant aux bases culturelles des habitudes alimentaires, présentées et discutées dans la quatrième et la cinquième parties du présent ouvrage, elles peuvent changer sur des périodes beaucoup plus courtes ; mais en modulant la valeur hédonique des perceptions, elles ont un impact tout aussi important sur les préférences alimentaires.

Références

- Anonyme (1967). *The Mango: a Handbook* (New Delhi: Indian Council of Agricultural Research)
- Bahuchet, S. (1985). *Les Pygmées Aka et la forêt Centrafricaine* (Paris: SELAF)
- Bryant, B.P., Moore, P.A. et O'Bannon, Y. (1994). Oral trigeminal chemoreception of acid irritants: role of the epithelium, neural coding and behavioral correlates. (Communication au XI^e Congrès de l'ECRO, Blois)
- Charles-Dominique, P. (1986). Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. In Estrada, A. and Fleming, T.H. (eds) *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 119–135 (Dordrecht: Dr W. Junk Publishers)
- CIQUAL-CNEVA. (1993). *Table de composition des fruites exotiques. Fruits de cueillette d'Afrique* (Paris: ORSTOM/TEC et DOC Lavoisier)

- Clarke, R.J. et Tobias, P.V. (1995). Strekfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid. *Science*, 269, 521–524
- Clement, C.R. (1996). Fruits et graines de la forêt amazonienne : composition, production et utilisations pour un développement durable. *Chapitre 12 du présent ouvrage*, pp. 243–260
- Corner, E. J. H. (1964). *The Life of Plants* (Chicago et Londres : The University of Chicago Press)
- Dove, M.R. (1996). Réponses des Dayak de Kalimantan aux fructifications massives et comportement du sanglier barbu : une analyse des analogies entre Nature et Culture. *Chapitre 10 du présent ouvrage*, pp. 203–216
- FAO (1989a). *Utilisation des aliments tropicaux : sucres, épices et stimulants*. Étude FAO Alimentation et Nutrition 47/6 (Rome : FAO)
- FAO (1990b). *Utilisation des aliments tropicaux : fruits et feuilles*. Étude FAO Alimentation et Nutrition 47/7 (Rome : FAO)
- Faurion, A. (1987). Physiology of the sweet taste. In Otosson, D. (ed) *Progress in Sensory Physiology*, Vol. 8, pp. 129–201 (Berlin : Springer-Verlag)
- Feer, F. (1996). Les potentialités de l'exploitation durable et de l'élevage du gibier en zone forestière tropicale. *Chapitre 66 du présent ouvrage*, pp. 1039–1060
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J.-M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J.-P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketweiler, P., Mounqazi, A., Roussillon, C. et Thiollay, J.-M. (1985). Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* (Berlin), 65, 323–337
- Glaser, D., Hellekant, G., Brouwer, J.N. et van der Wel, H. (1978). The taste responses in primates to the proteins thaumatin and monellin and their phylogenetic implications. *Folia Primatologica*, 29, 56–63
- Hellekant, G., Glaser, D., Brouwer, J. et van der Wel, H. (1981). Gustatory responses in three prosimian and two simian primate species (*Tupaia glis*, *Nycticebus coucang*, *Galago senegalensis*, *Callithrix jacchus jacchus* and *Saguinus midas niger*) to six sweeteners and miraculin and their phylogenetic implications. *Chemical Senses*, 6, 165–173
- Herrera, C.M. (1986). Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. In Estrada, A. and Fleming, T.H. (eds) *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 5–18 (Dordrecht : Dr W. Junk Publishers)
- Hladik, A. et Hallé, N. (1979). Note sur les endocarpes de quatre espèces de *Spondias* d'Amérique (Anacardiaceae). *Adansonia*, Sér. 2, 18, 487–492
- Hladik, A. et Hladik, C.M. (1969). Rapports trophiques entre végétation et Primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *La Terre et la Vie*, 23, 25–117
- Hladik, A. et Miquel, S. (1990). Seedling types and plant establishment in an African rain forest. In Bawa, K.S. and Hadley, M. (eds) *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*, pp. 261–282 (Paris/ Carnforth : UNESCO/ Parthenon Publishing Group)
- Hladik, A. et Miquel, S. (1996). Seedlings, saplings and tree temperaments : potential for agroforestry in the African rain forest. In Swaine, M.D. (ed.) *The*

- Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings*, pp. 173–192 (Paris et Carnforth : UNESCO/ Parthenon Publishing Group)
- Hladik, C.M. (1973). Alimentation et activité d'un groupe de Chimpanzés réintroduits en forêt Gabonaise. *La Terre et la Vie*, 27, 343–413
- Hladik, C.M. (1996). Perception des saveurs : Aspects méthodologiques de l'acquisition et de l'interprétation des données. In Froment, A., Garine, I. de, Binam Bikoi, Ch. et Loung, J.F. (eds) *Anthropologie Alimentaire et Développement en Afrique intertropicale : Du Biologique au Social*, pp. 99–108 (Paris : l'Harmattan)
- Hladik, C.M. et Bahuchet, S. (1994). Perception and utilization of rain forest fruits and honey by the Aka Pygmies (Central African Republic). In Thierry, B., Anderson, J.R., Roeder, J.J. et Herrenschmidt, N. (eds) *Current Primatology. Selected Proceedings of the XIVth Congress of the International Primatological Society*, Volume I. Ecology and Evolution, pp. 155–159 (Strasbourg : Éditions de l'Université Louis Pasteur)
- Hladik, C.M. et Chivers, D.J. (1994). Foods and the digestive system. In Chivers, D.J. et Langer, P. (eds) *The digestive system in mammals: food, form and function*, pp. 65–73 (Cambridge : Cambridge University Press)
- Hladik, C.M. et Hladik, A. (1967). Observations sur le rôle des Primates dans la dissémination des végétaux de la forêt Gabonaise. *Biologia Gabonica*, 3, 43–58
- Hladik, C.M. et Hladik, A. (1988). Sucres et « faux sucres » de la forêt équatoriale : évolution et perception des produits sucrés par les populations forestières d'Afrique. *Journal d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, 35, 51–66
- Hladik, C.M., Hladik, A., Bousset, J., Valdebouze, P., Viroben, G. et Delort-Laval, J. (1971). Le régime alimentaire des Primates de l'île de Barro-Colorado (Panama). Résultats des analyses quantitative. *Folia Primatologica*, 16, 85–122
- Hladik, C.M., Robbe, B. et Pagezy, H. (1986). Sensibilité gustative différentielle des populations Pygmées et non Pygmées de forêt dense, de Soudaniens et d'Esquimos, en rapport avec l'environnement biochimique. *Comptes Rendus Acad. Sc. Paris*, 303, 453–458
- Koppert, G.J.A., Dounias, E., Froment, A. et Pasquet, P. (1996). Consommation alimentaire dans trois populations forestières de la région côtière du Cameroun : Yassa, Mvae et Bakola. *Chapitre 28 du présent ouvrage*, pp. 477–496
- Leigh, E.G. Jr. et Rowell, T.E. (1995). The evolution of mutualism and other forms of harmony at various levels of biological organization. *Écologie*, 26, 131–158
- Langley-Danysz, P. (1987). La biotechnologie des additifs alimentaires. *La Recherche*, 188, 634–642
- Le Magnen, J. (1995). Gustation. In *Encyclopedia Universalis*, vol.11, pp. 83–87 (Paris : Encyclopedia Universalis)
- Ming, D. et Hellekant, G. (1994). Brazzein, a new high-potency thermostable sweet protein from *Pentadiplandra brazzeana* B. *FEBS Letters*, 355, 106–108
- Müller, P. (1934). Beitrag zur Keimverbreitungsbiologie der Endozoochoren. *Berichte der Schweiz Bot. Gesells.*, 43, 241–252
- Pingle, U. (1996). L'arboriculture et son impact économique et nutritionnel : une option pour reverdir le centre de l'Inde. *Chapitre 70 du présent ouvrage*, pp. 1127–1138

- Redford, K.H. (1996). Chasse et conservation des espèces animales dans les forêts néotropicales. *Chapitre 23 du présent ouvrage*, pp. 401–424
- Ridley, H. N. (1930). *The Dispersal of Plants throughout the World* (Ashford, Kent : L. Reeve)
- Robbe, B. et Hladik, C.M. (1988). Perception et consommation du sel dans la société Inuit de la côte orientale de Groenland. *Journal d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, 35, 67–75
- Robbe, B. et Hladik, C.M. (1994). Taste responses, food choices and salt perception among the Inuit of Greenland. In : Thierry, B., Anderson, J.R., Roeder, J.J. et Herrenschmidt, N. (eds) *Current Primatology. Selected Proceedings of the XIVth Congress of the International Primatological Society*, Volume I. Ecology and Evolution, pp. 151–154 (Strasbourg : Éditions de l'Université Louis Pasteur)
- Simmen, B. (1992). Seuil de discrimination et réponses supraliminaires à des solutions de fructose en fonction du régime alimentaire des primates Callithrichidae. *Comptes Rendus Acad. Sc. Paris*, 315, 151–157
- Simmen, B. et Hladik, C.M. (1993). Perception gustative et adaptation à l'environnement nutritionnel des Primates non-humains et des populations humaines. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., 5 : 343-354.
- Simmen, B., Hladik, C.M. et Martin, R.D. (1995). Sweet and bitter taste discrimination and energy requirements in non-human primates. *Chemical Senses*, 20, 153.
- Snow, D.W. (1966). A possible factor in the evolution of fruiting seasons in a tropical forest. *Oikos*, 15, 274–281
- Ulrich, R. (1970). Organic acids. In Hulme, A.C. (ed.) *The biochemistry of fruits and their products*. Volume 1, pp. 89–118 (New York : Academic Press)
- Van der Wel, H., Larson, G., Hladik, A., Hladik, C.M., Hellekant, G. et Glaser, D. (1989). Isolation and characterisation of pentadin, the sweet principle of *Pentadiplandra brazzeana* Baillon. *Chemical Senses*, 14, 75–79

adresse en 2013

Claude Marcel HLADIK

Directeur de recherche émérite

Eco-Anthropologie et Ethnobiologie

Muséum National d'Histoire Naturelle

4 avenue du Petit Château

91800 Brunoy (France)

cmhladik@mnhn.fr

http://www.ecoanthropologie.cnrs.fr/IMG/pdf_Site-WEB-Hladik-2013.pdf