

Le goût : de la molécule à la saveur

Loïc Briand est directeur de recherche à l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), au Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation (CSGA)¹ de Dijon.

1 Présentation générale du goût

1.1. Goût et odorat

Qu'est ce qui nous fait distinguer tous ces légumes et fruits de notre alimentation ? Qu'est ce qui nous fait les apprécier et les choisir ? C'est d'abord l'odorat, puis c'est le goût (**Figure 1**).

Il faut séparer goût et odorat. Quand on mange un aliment, des molécules odorantes volatiles stimulent notre système olfactif, par la voie rétro-nasale, par laquelle les molécules odorantes, volatilisées, passent par l'arrière de la gorge (**Figure 2**). Simultanément, des molécules sapides² se solubilisent dans la salive et activent les

détecteurs du goût. Au sens strict, le goût, c'est ce qui est perçu par les papilles de la langue ; le goût plus l'olfaction, c'est ce qu'on appelle la flaveur³, qui dérive d'un mot anglo-saxon.

1.2. La détection du goût

La physiologie⁴ du goût distingue quatre sortes de papilles qui perçoivent les molécules sapides (**Figure 3A**). Elles sont classées en fonction de leur morphologie et sont réparties

3. Flaveur : ensemble des sensations perçues à partir de la bouche, goûts et odeurs mêlés.

4. Physiologie : étude du rôle, du fonctionnement et de l'organisation mécanique, physique et biochimique des organismes vivants et de leurs composants (organes, tissus, cellules et organites cellulaires).

1. <https://www2.dijon.inra.fr/csga>

2. Qui ont de la saveur.

Figure 1

Qu'est ce qui nous fait apprécier ces aliments ? Le goût et l'odorat.

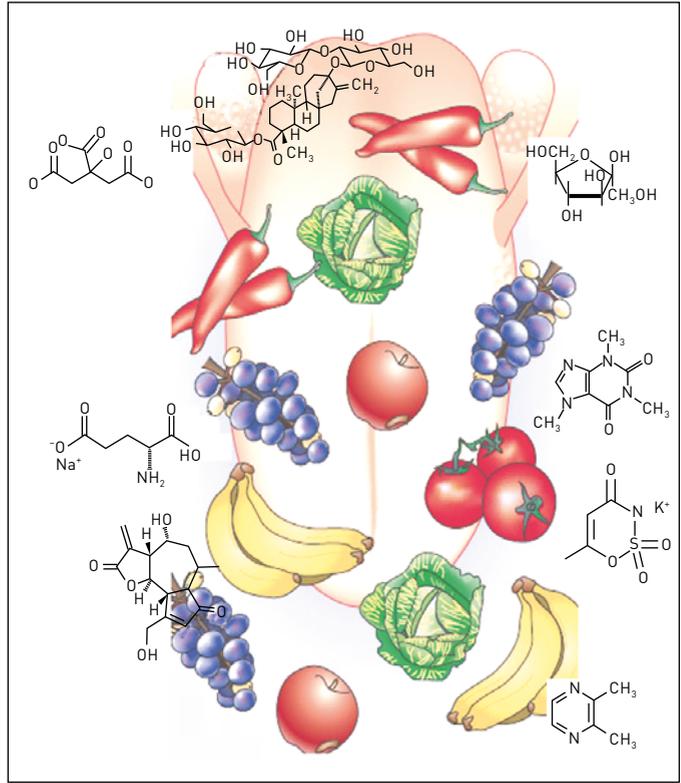
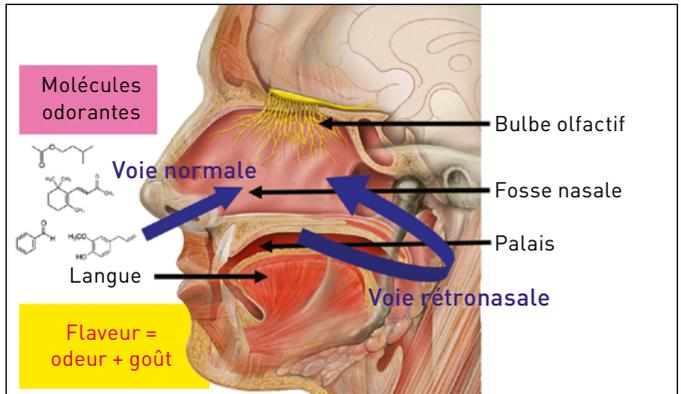


Figure 2

Goût et odorat : deux sens complémentaires.

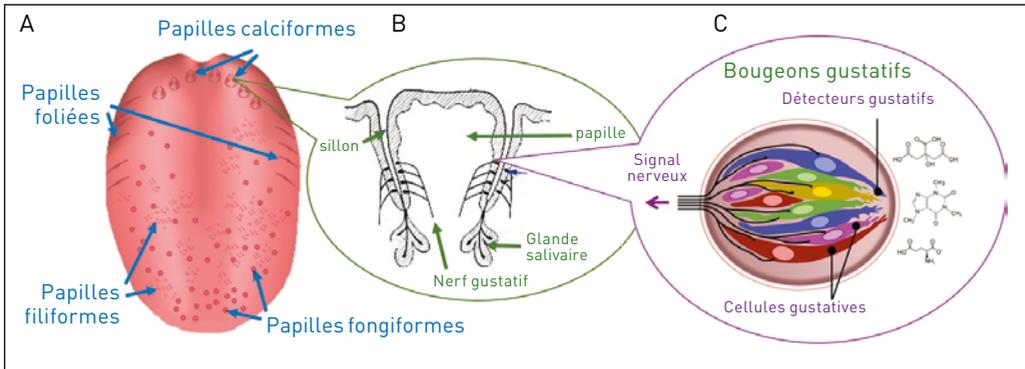
Source [anatomie] : Wikipédia, licence CC-BY-2.0, Patrick J. Lynch, medical illustrator.



différemment sur la langue. La **Figure 3B** montre l'agrandissement d'une papille caliciforme (en forme de calice) qui se trouve à l'arrière de la langue. On peut voir un sillon, qui baigne dans la salive, et des bourgeons du goût, qui perçoivent les molécules

sapides. Un bourgeon du goût (**Figure 3C**) est composé de 50 à 150 cellules parmi lesquelles se trouvent les cellules gustatives, dont les extrémités portent les détecteurs du goût.

L'activation des détecteurs déclenche un système de



cascades enzymatiques⁵ qui aboutit à une dépolarisation⁶ de la cellule et entraîne la libération d'un neuromédiateur⁷. Ce neuromédiateur initie un signal nerveux, qui est envoyé vers le cerveau *via* trois nerfs gustatifs principaux : la corde du tympan, le nerf glossopharyngien et une branche du nerf vague. Suivent divers relais : le noyau du tractus solitaire, l'hippocampe, l'hypothalamus qui intervient dans le contrôle de la prise alimentaire – l'une des fonctions du goût –, puis le thalamus, pour aboutir à la perception consciente de la saveur.

5. Cascades enzymatiques : suite de réactions chimiques dans l'organisme accélérées et entretenues par des protéines, appelées enzymes.

6. Dépolarisation : passage transitoire du potentiel de membrane d'une valeur négative, dite de repos, vers une valeur positive.

7. Neuromédiateur (ou neurotransmetteur) : molécule agissant comme messager chimique libérée par les neurones agissant sur d'autres neurones (dits postsynaptiques) ou, plus rarement, sur d'autres types de cellules. On peut citer la dopamine, l'adrénaline, la sérotonine...

1.3. Les différentes saveurs et sensations gustatives

L'être humain, comme la plupart des animaux, perçoit et distingue quatre saveurs fondamentales : le sucré, l'amer, l'acide et le salé. La **Figure 4** présente une molécule emblème pour chacune de ces saveurs, la molécule de référence. Pour le sucre, c'est le fructose mais cela pourrait être le saccharose ; pour l'amertume c'est la caféine, mais ce pourrait être la quinine ; pour l'acide c'est l'acide citrique, et pour le salé c'est bien sûr le chlorure de sodium. Une cinquième saveur est maintenant admise, la saveur umami, d'un mot japonais qui signifie « délicieux ». C'est une saveur générée par certains acides aminés⁸, dont l'acide glutamique ou sa forme sel, le L-glutamate. On trouve encore, dans les manuels scolaires, le concept de « carte des saveurs », qui voudrait que certaines régions de la langue soient sensibles à certaines saveurs. Il s'agit de l'une des erreurs spectaculaires dans

8. Acides aminés : molécules qui entrent dans la composition des protéines grâce à leur assemblage par des liaisons dites peptidiques.

Figure 3

A) Différentes formes de papilles pour une meilleure perception du goût ; B) description d'une papille calciforme ; C) de nombreuses cellules sont présentes dans un petit bourgeon pour détecter les molécules sapides.

le domaine de la science du goût (**Encart : « Histoire d'une idée fausse »**).

Il y a bien d'autres perceptions gustatives à côté de ces cinq saveurs (**Figure 5**). On perçoit par exemple l'astringence de certains aliments – les noix fraîches, un vin riche en tanins⁹, une banane

pas mûre –, la fraîcheur de la menthe, le caractère épicé (la moutarde, le poivre, le piment, le wasabi), le calcium, particulièrement appétent pour de nombreuses espèces animales.

On est capable de détecter l'amidon (les féculents), pour lequel on n'a pas encore identifié les récepteurs ; on est aussi très sensible au CO₂ (les boissons pétillantes). Ces substances sont aussi qualifiées de trigéminales, parce que l'information gustative correspondante est véhiculée

9. Tanins : molécules végétales de la famille des polyphénols utilisées par l'homme pour leur capacité naturelle à précipiter les protéines. Ils protègent, entre autres, les plantes de l'infestation par certaines espèces parasites.

Figure 4

Cinq saveurs pour cinq fois plus de plaisir.

<p style="text-align: center;">Sucré</p> <div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center;"> <div style="text-align: center;"> <chem>OCC1OC(O)C(O)C1O</chem> <p>Fructose</p> </div> <div style="text-align: center;">  </div> </div>	<p style="text-align: center;">Amer</p> <div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center;"> <div style="text-align: center;"> <chem>CN1C=NC2=C1C(=O)N(C)C2=O</chem> <p>Caféine</p> </div> <div style="text-align: center;">  </div> </div>	<p style="text-align: center;">Acide</p> <div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center;"> <div style="text-align: center;"> <chem>OC(=O)C(O)C(=O)O</chem> <p>Acide citrique</p> </div> <div style="text-align: center;">  </div> </div>
<p style="text-align: center;">Salé</p> <div style="display: flex; justify-content: center; align-items: center;">  </div> <p style="text-align: center;">Na⁺Cl⁻</p> <p style="text-align: center;">Chlorure de sodium</p>	<p style="text-align: center;">Umami</p> <div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center;"> <div style="text-align: center;"> <chem>NC(CC(=O)O)C(=O)[O-]</chem> <p>L-Glutamate</p> </div> <div style="text-align: center;"> <p>« délicieux »</p>  </div> </div>	



Figure 5

Quand notre bouche fait office de laboratoire à sensations gustatives.

HISTOIRE D'UNE IDÉE FAUSSE

On trouve encore dans les ouvrages anciens ou mal renseignés la fameuse « carte de perception des saveurs ». Cette carte voudrait qu'on perçoive l'amertume plutôt au fond de la langue, le salé devant, l'acide sur le côté et le sucré au milieu (Figure 6). En fait, cela est complètement faux, mais il est intéressant de se pencher sur l'histoire pour savoir pourquoi et comment est venue cette carte des saveurs.

Un chercheur allemand, D. Hänig, a observé en 1901 qu'il y avait de légères différences de perception sur la langue. Son travail, écrit en allemand, a été repris par un chercheur américain, et ce sont des problèmes de traduction qui ont déformé son texte et donné naissance à la carte des saveurs. Cela s'est passé en 1942, mais il a fallu attendre 1974 pour que cette carte soit remise en cause d'une façon scientifiquement rigoureuse.

S'il existe bien de légères différences, souvent à peine perceptibles, entre les différentes régions de la langue, il n'y a rien pour soutenir l'existence d'une quelconque « carte des saveurs ».

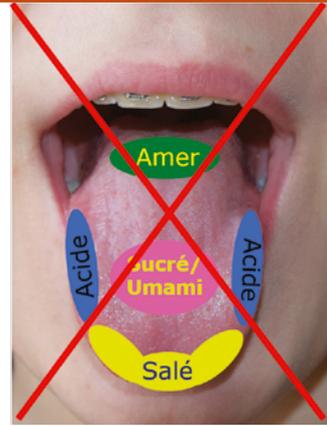


Figure 6

Une carte qui laisse un goût amer...

via un nerf particulier qu'on appelle le nerf trijumeau.

Il n'y a qu'un nombre relativement petit de molécules qui présentent une saveur unique (Figure 7). Ainsi le stéviolide, le nouvel édulcorant¹⁰ à la mode,

possède un arrière-goût amer bien qu'il soit sucré de façon dominante. Autre exemple, l'aspartame, lui aussi sucré, présente un arrière-goût métallique. L'acide glutamique, responsable de la saveur umami, s'il n'est pas conditionné sous forme de sel, est également acide. De

10. Edulcorant : substance ayant un goût sucré.

Stéviolide : sucré		amer	
Aspartame : sucré		goût métallique	
Acide glutamique : umami		acide	
Chlorure de potassium : salé		amer	
Polyphénols : astringent		amer	
Acide gras : gras		amer	

Figure 7

À chaque sensation gustative sa molécule.

même, le L-glutamate, avec le côté salé du sodium, a aussi la saveur umami. Un autre exemple, le chlorure de potassium, substitué du chlorure de sodium, présente un arrière-goût amer. Autre exemple encore : les polyphénols¹¹ (les tanins) sont astringents, mais un certain nombre d'entre eux ont un goût amer.

Dernier exemple : parmi les acides gras, responsables de la saveur grasse, certains ont un goût amer. Ainsi, si l'huile d'olive contient essentiellement des triglycérides¹², elle contient aussi quelques traces d'acides gras qui lui confèrent une amertume.

Un aliment est un mélange de molécules, et l'analyse gustative en est évidemment compliquée (Figure 8). Cela peut s'illustrer par l'exemple de la bière. Elle contient des dizaines de molécules sapides et odorantes dont quelques-unes, parmi les plus volatiles, sont indiquées sur la Figure 8. Il y a des molécules amères, dont l'isohumulone, qui vient du houblon en fait, molécule principalement responsable de l'amertume de la bière. Il y a des molécules acides, produites par les micro-organismes au cours de la fermentation¹³ et des composés sucrés comme le maltose, venant du malte d'orge, ou comme un acide aminé, la L-proline, qui a aussi

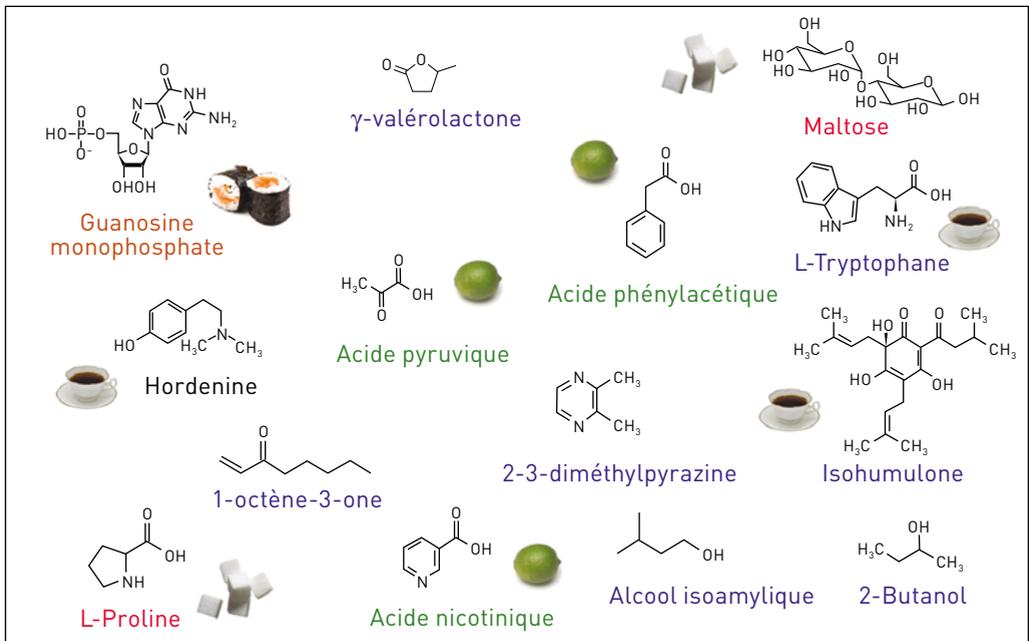
Figure 8

Un aliment, une multitude de molécules, un goût unique.

11. Polyphénols : famille de molécules organiques largement présentes dans le règne végétal, caractérisées par la présence de plusieurs groupements phénoliques.

12. Triglycérides : graisses de l'organisme qui fournissent de l'énergie.

13. Fermentation : processus métabolique convertissant généralement des glucides en acides, en gaz ou en alcools pour en extraire une partie de l'énergie chimique.



une saveur sucrée. Enfin, on note la présence de guanosine monophosphate, un 5' ribonucléotide qui vient de la levure, et qui génère une saveur umami. Cette présence de nombreuses molécules de différentes saveurs explique évidemment pourquoi on trouve des centaines de bières différentes : les proportions de tous ces composés apportent la diversité et finalement le plaisir de la bière.

1.4. Rôle de chacune des saveurs

En matière de goût, de saveur ou d'odeur, tout est affaire de perception. Il ne suffit pas d'avoir identifié les molécules porteuses des différentes saveurs, il faut connaître les seuils de perception des effets correspondants.

Le **Tableau** revient sur les cinq saveurs fondamentales – sucré, salé, acide, umami et amer –, et les représente avec une substance de référence, donc le saccharose, NaCl, HCl, le L-glutamate et la quinine. Leurs seuils de perception chez l'homme sont indiqués en concentration molaire, une indication

très riche pour comprendre leur rôle physiologique.

Il faut environ 10 millimolaires (M ou mL/mole) pour arriver à détecter le saccharose, mais dans un soda, on arrive à 0,3 molaire de sucre – c'est donc énorme. Le message c'est qu'on est peu sensible au goût sucré. La quinine donne un exemple opposé : on peut la percevoir à des concentrations aussi faibles que 8 micromolaires, ce qui veut dire qu'on est très sensible à l'amertume.

Ces propriétés se rattachent à leurs fonctions physiologiques. Le rôle du *goût sucré* est par exemple de détecter des aliments riches en énergie directement assimilable. À la question « pourquoi est-ce qu'on aime le sucre ? », on peut répondre : « parce qu'on en a besoin » ; il active même le centre du plaisir dans le cerveau.

Le rôle physiologique de *l'amertume*, c'est de détecter des molécules potentiellement toxiques. Toutes les molécules amères ne sont peut-être pas toxiques mais beaucoup de toxines le sont, notamment parmi celles qui sont présentes dans les

Tableau

Différents seuils de perception. Les différentes saveurs et substances associées jouent un rôle essentiel pour la santé.

Saveur	Substance	Seuils	Fonction physiologique
Sucré	Saccharose	0,01 M	Nutriments riches en énergie (sucres)
Salé	NaCl	0,01 M	Équilibre électrolytique
Acide	HCl	0,0009 M	Maturité des fruits, contaminations microbiennes
Umami	L-Glu	0,0007 M	Source d'acides aminés (aliments riches en protéines)
Amer	Quinine	0,000008 M	Détection de diverses toxines naturelles

végétaux, et c'est pour nous permettre de nous en protéger qu'on est très sensibles à l'amertume. On sait ainsi qu'un bébé, qui a très peu d'expérience sensorielle, si on lui donne une molécule amère, il fait la grimace ; si on lui donne du sucre, il fait un sourire.

La plupart des molécules amères pour l'homme le sont aussi pour de nombreuses espèces animales. Les plantes ont produit des molécules amères pour se protéger contre les prédateurs herbivores ou pathogènes ; à la base, la nicotine est d'abord un insecticide.

On a besoin de sel pour maintenir notre équilibre électrolytique¹⁴. Or on perd du sel dans l'urine et dans la sueur, et c'est pour compenser qu'on est attiré par le sel. Certaines espèces comme les rennes, dans les pays du Nord, sont domestiquées avec le sel tellement elles en raffolent. Il y a une particularité avec *la saveur salée* : c'est la seule saveur qui entraîne des réactions de rejet si la concentration en devient trop haute.

En ce qui concerne *la saveur acide*, on pense que son rôle est d'évaluer la maturité des fruits, ce qui est important en termes d'écologie. C'est aussi une façon de détecter une contamination microbienne car beaucoup de micro-organismes produisent des acides. Si un aliment est avarié, on

peut souvent le détecter par une amertume, par exemple provenant des moisissures, mais aussi par une certaine acidité.

Enfin, à quoi sert *la saveur umami* ? On pense que c'est une façon de détecter des aliments riches en protéines. Ce qu'on détecte, ce sont des acides aminés qui proviennent la plupart du temps de la protéolyse¹⁵. Cela est très important pour les carnivores.

1.5. Les détecteurs gustatifs

Il existe deux grands types de détecteurs gustatifs. On a d'un côté des *canaux ioniques*, qui sont des protéines membranaires, sortes de canaux qui vont s'ouvrir sous l'effet de la détection, pour détecter l'acide et le salé, et une classe qu'on appelle les RCPG (*les récepteurs couplés aux protéines G*, comme le sont les récepteurs olfactifs), pour détecter l'amer, l'umami et le sucré. Ce qui caractérise ces récepteurs, ce sont l'existence de domaines transmembranaires¹⁶ hydrophobes¹⁷ et un mécanisme d'activation qui implique une protéine G hétérotrimère¹⁸ (**Figure 9**).

Alors que l'homme est équipé de 400 récepteurs olfactifs, il n'a environ qu'une trentaine

14. Équilibre électrolytique : concerne les rapports entre les différents électrolytes (sodium, potassium, chlore, calcium, magnésium, phosphore...) et l'eau contenus dans l'organisme.

15. Protéolyse : dégradation des protéines ou des peptides en acides aminés.

16. Domaine transmembranaire : portion située dans la membrane d'une cellule.

17. Hydrophobe : un composé est dit hydrophobe quand il repousse l'eau ou est repoussé par l'eau.

18. Hétérotrimère : composé de trois sous-unités distinctes.

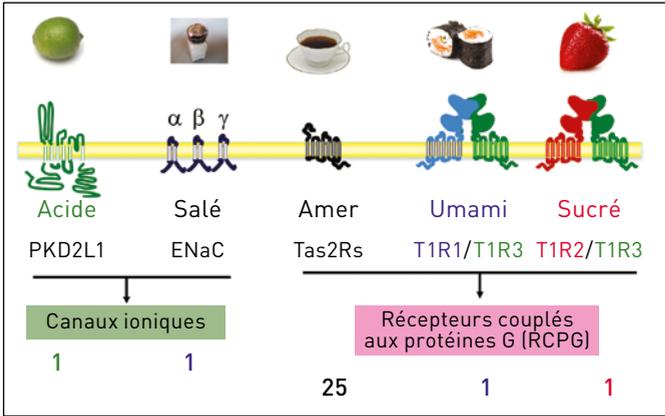


Figure 9

Pour apprécier les différentes saveurs, encore faut-il les détecter...

de récepteurs gustatifs. Un canal ionique est dédié à la détection de l'acide et un autre à la saveur salée. Pour détecter les molécules amères, il existe chez l'homme vingt-cinq récepteurs différents, et pour la saveur Umami, un seul récepteur formé de sous-unités, T1R1 et T1R3. Pour détecter toutes les molécules sucrées, il n'existe chez l'homme qu'un seul type de récepteur qui est formé de deux sous-unités (T1R2 et T1R3), dont l'une, T1R3, est commune aux deux saveurs.

transmembranaires caractéristiques des récepteurs couplés aux protéines G. Il appartient à une classe particulière de récepteurs, la classe C, caractérisée par la présence d'un domaine N-terminal¹⁹ de grande taille composé de deux lobes. La molécule sucrée se fixe en entraînant la fermeture des deux lobes ; ce changement de conformation est transmis

19. Domaine N-terminal : se réfère au début d'une protéine ou d'un polypeptide se terminant par un acide aminé avec une fonction amino libre [-NH₂].

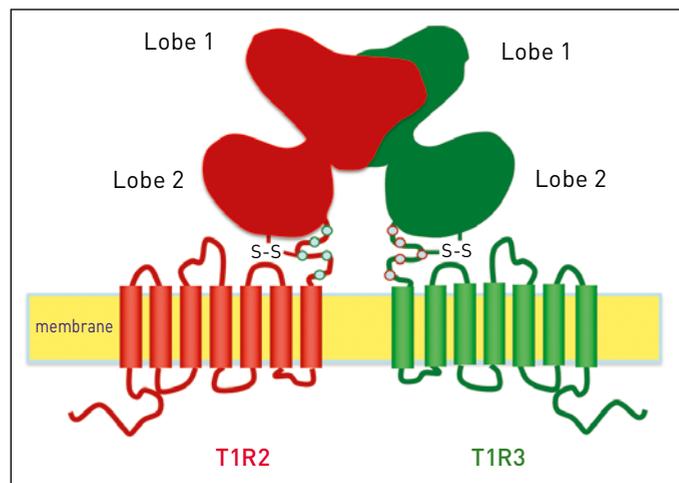
2 Le sucré : molécules, histoire et détection

2.1. La détection du goût sucré

L'architecture du détecteur du goût sucré est représentée sur la **Figure 10**. On y reconnaît les sept domaines

Figure 10

La détection du goût sucré passe par la fermeture de deux lobes provoquant une activation transmembranaire.



au domaine transmembranaire et entraîne l'activation de la protéine G. Ce récepteur unique, formé de l'assemblage des deux sous-unités, est capable de détecter tous les composés sucrés.

2.2. Les différentes molécules du sucré

La **Figure 11** présente une panoplie de molécules sucrées, une diversité étonnante... même le chloroforme, est sucré ! Certains acides aminés sont sucrés²⁰. Les prin-

cipaux édulcorants que l'on retrouve en alimentation sont rappelés sur la **Figure 11** : beaucoup sont des composés synthétiques comme la saccharine, l'Acésulfame-K, le sucralose, un dérivé chloré du saccharose, l'aspartame ou le néotame, qui sont des dipeptides²¹ modifiés, le sorbitol, un polyol²² sucré, et le cyclamate. Le stéviolside est un édulcorant naturel. Six protéines végétales (la thaumatine, la monelline et la brazzéine par

20. L'un des acides aminés du vivant est la glycine. Son nom a la même étymologie que le glucose, substance sucrée par excellence.

21. Dipeptides : molécule constituée de deux résidus d'acides aminés liés par une liaison peptidique.
22. Polyol (ou polyalcool, ou « glycol ») : un composé organique caractérisé par un certain nombre de groupes hydroxyle (-OH).

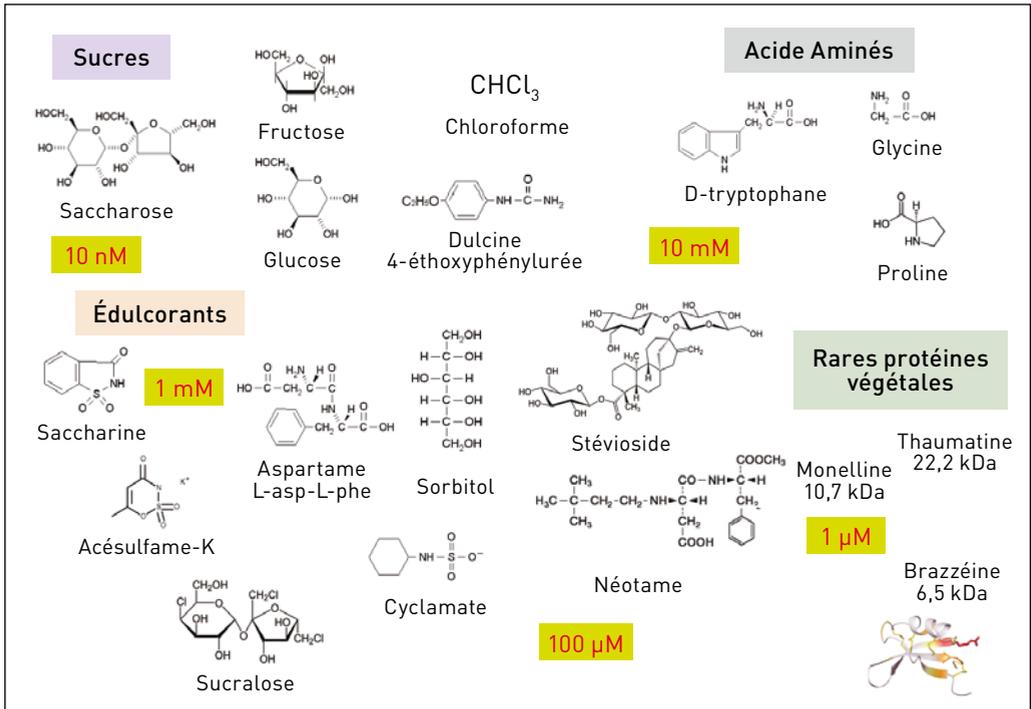


Figure 11

Toute une panoplie de molécules pour le goût sucré. Les seuils de détection varient du micromolaire à dix mille fois plus.

exemple) ont un goût sucré très intense, alors qu'en général, les protéines – un blanc d'œuf ou des protéines de lait – n'ont pas de goût.

Le seuil de détection du saccharose (10 mM) est élevé : on est peu sensible au saccharose. Les édulcorants (**Encart : « L'histoire du sucre »**) sont actifs à des concentrations qui vont du millimolaire (mM) au micromolaire (µM) ; les protéines végétales peuvent être très sucrées, déclenchant une perception à des concentrations micromolaires.

2.3. Structure et fonctionnement des sites de détection du sucre

Afin de déterminer les propriétés du récepteur identifié et arriver à la conclusion qu'il était capable de détecter toutes les molécules sucrées, il a fallu conduire une expérience de laboratoire : construire un modèle du système à tester et imaginer un critère pour évaluer son fonctionnement. L'expérience est schématisée sur la **Figure 13**

23. Peptide : polymère d'acides aminés reliés entre eux par des liaisons peptidiques.

L'HISTOIRE DU SUCRE

La plupart des édulcorants ont été découverts par hasard par des chimistes (**Figure 12**). La saccharine, le premier édulcorant de synthèse, a été découverte en 1879 aux États-Unis par des chercheurs qui réalisaient des synthèses de dérivés de la houille. À l'époque, les chimistes goûtaient tout – c'était leur outil analytique et ils n'étaient pas forcément conscients du danger...

Le cyclamate a été découvert en 1937. Le contexte était la synthèse d'un médicament antipyrétique*. Puis il y a eu l'aspartame en 1965 au cours de la synthèse d'un peptide²³ anti-ulcères, puis l'acide sulfate deux ans plus tard, découvert en Allemagne. Le petit dernier est le sucralose, découvert en 1976 en Grande-Bretagne. Sa découverte s'est faite par un étudiant chimiste indien, et la petite histoire, c'est qu'il y aurait eu une confusion entre « test » et « taste », c'est-à-dire entre tester et goûter. C'est peut-être une légende, mais elle est plutôt amusante...

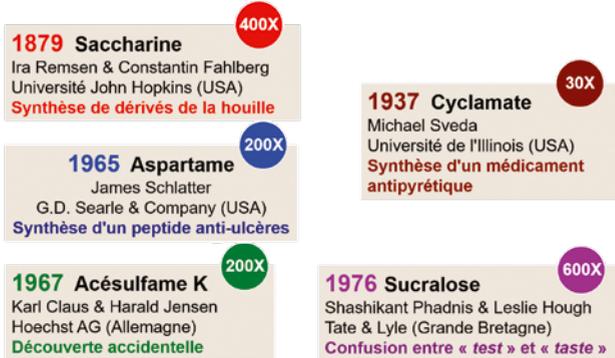


Figure 12

Un petit historique des édulcorants.

* Antipyrétique : qui permet de lutter contre la fièvre.

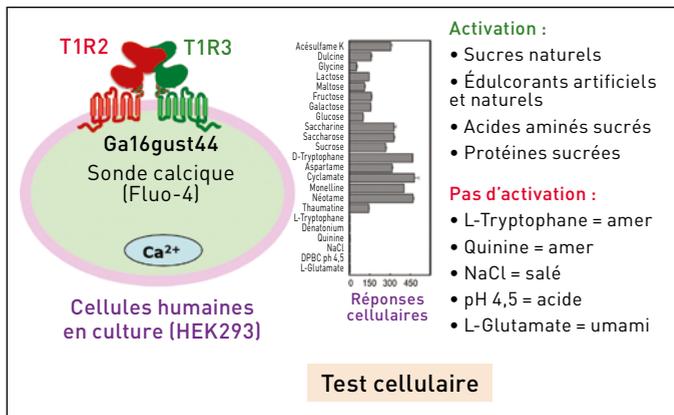


Figure 13

Le récepteur T1R2/T1R3 réagit spécifiquement aux molécules du goût sucré.

et les résultats ont été publiés en 2002²⁴.

On a d'abord mis en culture des cellules faciles à cultiver mais n'exprimant pas de récepteur gustatif. Les chercheurs ont ensuite manipulé ces cellules de façon à leur faire exprimer les deux sous-unités T1R2 et T1R3. L'activation du récepteur est ensuite mesurée avec une sonde calcique²⁵. Les études ont montré que ce « récepteur au goût sucré » est bien activé par les sucres naturels, par les édulcorants naturels, par les édulcorants de synthèse, par les acides aminés sucrés et par les protéines sucrées,

c'est-à-dire par tout ce qui est perçu comme étant sucré. Et puis en contrôle, évidemment, il a été vérifié que le récepteur au goût sucré T1R2/T1R3 n'est pas activé par le L-Tryptophane, un acide aminé amer, ni par la quinine, ni par le sel, ni par une solution acide ou par le L-glutamate, qui est umami. *Ce récepteur est donc bien un détecteur du sucré, et il est spécifique de la saveur.*

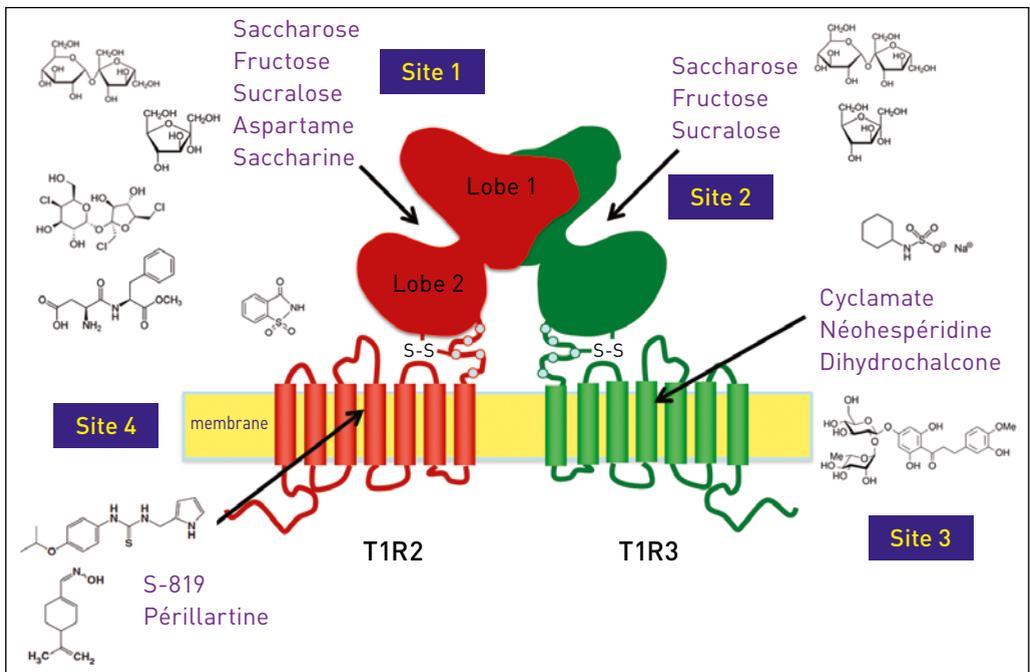
Le résultat de ces études a constitué une surprise chez les scientifiques dont l'hypothèse était l'existence de plusieurs récepteurs tant les molécules sucrées sont variées. En fait, l'étude plus précise du récepteur, en particulier l'étude structurale, a mis en évidence l'existence de plusieurs sites de liaison, au moins quatre sites distincts. Sur le site principal (dit orthostérique), les sucres

Figure 14

Un seul récepteur présente plusieurs sites pour détecter les molécules sucrées. Certaines molécules s'adaptent à plusieurs sites et donnent un effet sucré exalté.

24. Li X., Staszewski L., Xu H., Durick K., Zoller M., Adler E. (2002). *Human receptors for sweet and umami taste.*, Proc Natl Acad Sci, USA, 99: 4692-4696.

25. Sonde calcique : sonde utilisée pour la détection du calcium.



naturels et des édulcorants de synthèse (l'aspartame, la saccharine,...) se fixent et entraînent la fermeture des lobes. D'autres études, quelques années plus tard, ont montré que le domaine terminal de T1R3 est également capable de détecter certains sucres (saccharose, glucose et fructose) et certains dérivés de sucre comme le sucralose, un dérivé chloré. Un troisième site a été mis en évidence au niveau du domaine transmembranaire

de T1R3 qui lie le cyclamate, puis un quatrième au niveau du domaine transmembranaire de T1R2 (**Figure 14**). Le fonctionnement de ces sites repose sur le phénomène de l'allostérie²⁶,

La présence de ces différents sites explique les

26. Allostérie : propriété d'une enzyme dont l'activité est modifiée lorsque sa structure spatiale tertiaire ou quaternaire est transformée par une molécule organique fixée à un site différent du site actif de l'enzyme.

LE CHAT N'AIME PAS LE SUCRÉ

La plupart des espèces sont attirées par le sucre ; les insectes adorent le sucre (on connaît la fourmi...). Il y a quelques exceptions, relativement rares, et l'une touche le chat : *le chat est insensible au goût sucré* ! On n'attire jamais le chat avec un morceau de sucre, alors que cela fonctionne avec un cheval, avec un chien, avec beaucoup d'espèces, mais pas avec un chat.

En fait, un chat, c'est très délicat, c'est même un fin gourmet. Il est très sensible aux acides aminés, il est capable de détecter une trace d'amertume, il va très facilement rejeter des choses et est capable de trouver une petite pilule de vermifuge dans une boulette de viande. Il a un sens gustatif qui est tout à fait normal.

En fait, une étude génétique a montré que le gène qui code la sous-unité T1R2, principalement impliquée dans la détection de la molécule sucrée, est devenu chez le chat ce qu'on appelle un pseudogène, c'est-à-dire qu'il n'aboutit pas à une protéine fonctionnelle. Dans les papilles du chat, il y a du T1R3, il n'y a pas de T1R2.

L'hypothèse explicative est que le chat, qui est un carnivore strict, n'a pas besoin de détecter les sucres. Ce qui ne sert pas se perd, du coup voilà que le gène qui code T1R2 est devenu pseudogène (**Figure 15**). Cette propriété se retrouve chez les autres félins, le tigre, le lion, le guépard, etc., parce que ce sont des animaux strictement carnivores.

Belle illustration de ce que le goût est lié à notre régime alimentaire.



Figure 15

La sensibilité au sucre des félins, grands carnivores, est bien plus faible que celle de l'homme.

phénomènes bien connus de synergie entre certains édulcorants. Si on prépare à même intensité sucrée une solution d'aspartame et une solution de cyclamate, puis qu'on les mélange, on obtient un mélange deux fois plus sucré. L'explication en est que l'aspartame interagit sur le site 1, le cyclamate sur le site 3 et que l'activation de deux sites entraîne une activation plus forte du récepteur.

Autre conséquence : l'aspartame ne génère pas un goût aussi sucré que le saccharose parce qu'il se lie uniquement sur le site 1 alors que les sucres se fixent sur le site 1 puis à plus haute concentration sur le site 2 ; ils activent donc plus fortement le récepteur (Figure 14).

3 L'amertume : molécules, histoire et détection

3.1. Les molécules de l'amertume

Alors qu'on connaît environ une cinquantaine de molécules sucrées, on connaît plusieurs centaines de molécules amères. Quelques-unes d'entre elles sont représentées sur la Figure 16. Elles appartiennent à des classes chimiques très différentes, des médicaments qui ont un arrière-goût amer, le chloramphénicol, un antibiotique venant d'un micro-organisme, de nombreux alcaloïdes²⁷, de

27. Les alcaloïdes représentent un ensemble de molécules d'origine naturelle dérivées des acides aminés.

Figure 16

Une panoplie de molécules amères.

Chloramphénicol

Lactucine

Aloïne

Artificiel non toxique (1958)

Benzoate de dénatonium

5 10^{-10} M

Cucurbitacine

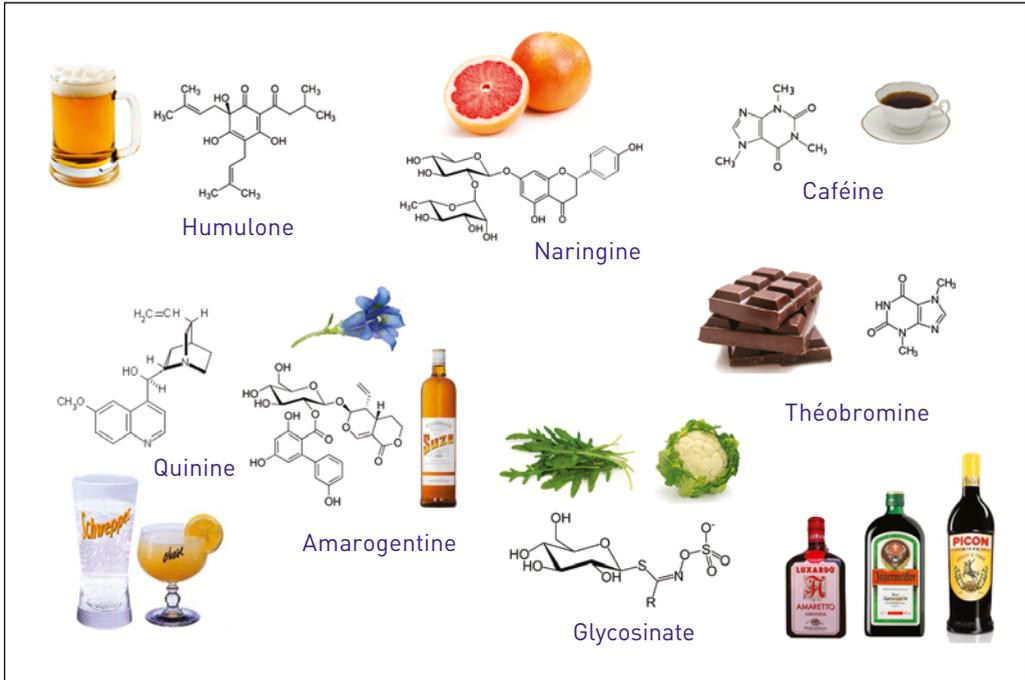
Stévioloside

Cocaïne

CaSO₄, MgSO₄ ions métalliques

Nicotine

Strychnine



nombreuses drogues comme la cocaïne (c'est par son amertume qu'on la distingue du sucre) ou la strychnine. La stevia, certains ions métalliques, la cucurbitacine et l'aloïne qu'on trouve dans la sève d'aloès et qui est utilisé dans des vernis à ongles qu'on met aux enfants pour éviter qu'ils se rongent les ongles... sont des exemples de molécules naturelles amères. Certaines molécules de synthèse peuvent l'être aussi, le benzoate de dénatonium, par exemple, qui a été découvert aussi par hasard en 1958 en Écosse, est l'une des molécules les plus amères, qu'on est capable de détecter à l'état de traces – dès $5 \cdot 10^{-10}$ M. Comme ce n'est pas un composé toxique, on en introduit dans les shampoings afin d'éviter que les enfants n'en consomment.

Notre alimentation contient de nombreuses molécules amères, qui peuvent avoir des vertus positives : digestives ou anti-cancérogènes. La **Figure 17** en illustre certaines : l'humulone, responsable de l'amertume de la bière, la naringine de l'amertume du pamplemousse, la caféine, la théobromine du chocolat, la quinine connue dans certaines boissons toniques, l'amarogentine, issue de la fleur de gentiane, le glycosinate responsable de l'amertume de certains légumes (la roquette, les choux...)...

3.2. Les récepteurs du goût amer

La sensibilité au goût amer nous vient de vingt-cinq récepteurs différents, qu'on appelle les Tas2R. Ils sont présentés

Figure 17

De l'amertume dans les produits quotidiens.

sur la **Figure 18** sous forme d'arbre phylogénétique²⁸, c'est-à-dire en fonction des parentés des séquences, à côté de quelques molécules qui activent ces récepteurs. Il existe grossièrement deux types de récepteurs : des *récepteurs à spectres larges*, qui vont détecter de nombreux composés – c'est l'exemple du récepteur Tas2R14 activé par environ 30 % des composés amers – et des *récepteurs spécialisés*, qui ne peuvent détecter que quelques molécules.

de réagir à telle ou telle molécule excitatrice : c'est le principe clé/serrure. Le stéviolside active le récepteur Tas2R14, la saccharine le récepteur Tas2R8 mais le dénatorium est capable d'activer huit récepteurs différents, avec bien sûr des différences d'affinités.

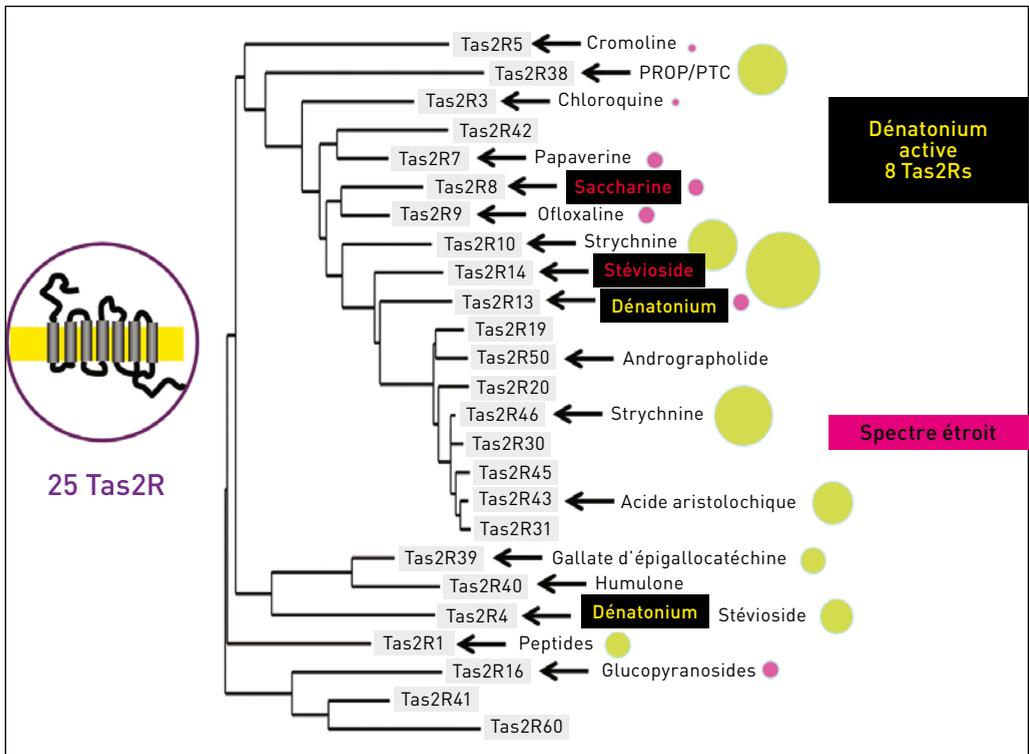
3.3. L'amertume chez les animaux

L'amertume des aliments joue un rôle très important dans le monde animal (**Figure 19**). Le poulet a trois récepteurs à l'amer, c'est relativement modeste. Le chat, un carnivore qui a donc peu de raisons de s'intoxiquer par les plantes, est équipé de six récepteurs différents. Le chien, qui a un régime un peu plus large, a quinze récepteurs, la vache

Figure 18

Vingt-cinq récepteurs différents permettent d'identifier au mieux l'amertume des aliments pour l'être humain.

28. Arbre phylogénétique : arbre schématique qui montre les relations de parentés entre des groupes d'êtres vivants.



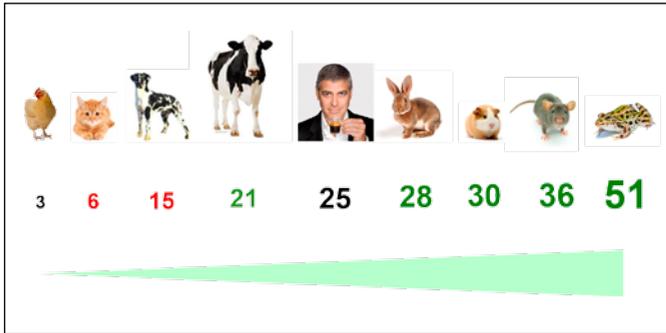


Figure 19

Le nombre de récepteurs à l'amertume varie beaucoup d'une espèce à une autre.

vingt-et-un, l'homme vingt-cinq, le lapin vingt-huit, le cochon d'Inde trente. Les rongeurs sont surprenants, ils ont un sens gustatif très développé et détectent des goûts que l'on est incapable de détecter ; il y a trente-six détecteurs d'amertume chez le rat. Le record est détenu par la grenouille avec cinquante et un récepteurs à l'amer – c'est un peu un mystère.

Globalement, il y a une corrélation entre le nombre de récepteurs et l'importance du régime en végétaux. La vache paraît être une exception à cette règle, mais ses récepteurs sont à spectre large.

4 La saveur umami : molécules, histoire et détection

4.1. Les aliments de la saveur umami

La saveur umami est la dernière des saveurs à avoir été identifiée comme non réductible aux autres (**Figure 20**). C'est essentiellement le L-glutamate – secondairement l'aspartate – qui en est responsable. C'est l'acide aminé le plus présent dans les protéines. La saveur umami est donc une façon de détecter les aliments riches en protéines.



- **1866** : Heinrich Ritthausen (Allemagne) identifie le L-glutamate comme molécule capable de générer un goût différent.
- **1909** : Kikunae Ikeda (Japon) propose que umami = saveur distincte.
- **1909** : des assaisonnements avec du MSG apparaissent au Japon.
- **1914** : découverte de la synergie entre le L-glutamate et certains ribonucléotides (IMP & GMP).
- **202** : le récepteur T1R1/T1R3 est identifié (homme et rongeur).
- **2005-2006** : polymorphisme génétique du récepteur T1R1/T1R3 associé à une incapacité à détecter le L-Glutamate.



Figure 20

Historique de la saveur umami.

La **Figure 21** représente quelques aliments à saveur umami. Il s'agit d'aliments très courants. Le lait maternel lui-même est peu sucré et a un goût umami ; l'analyse (**Figure 22**) montre d'ailleurs que le L-glutamate, à une concentration de 175 milligrammes par litre, y est l'acide aminé le plus présent.

identifié le récepteur de la saveur umami. On en a aussi identifié une forme polymorphique associée à l'incapacité à détecter le L-glutamate et dont environ 5 % de la population (agueusie²⁹) sont atteints.

La **Figure 23** représente le récepteur et ses deux sous-unités : T1R1, qui porte le site de liaison du L-glutamate et T1R3, sous-unité commune au récepteur au goût sucré.

Figure 21

Le goût umami est détectable dans plusieurs aliments du quotidien.

4.2. Le récepteur impliqué

Il a fallu attendre le début des années 2000 pour que soit

29. L'ageusie : incapacité de détecter une saveur.

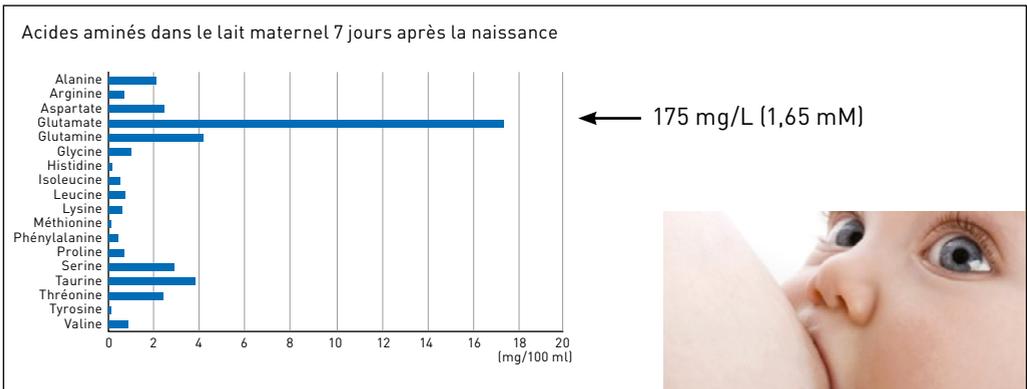


Figure 22

L'acide aminé le plus concentré dans le lait humain maternel provoque le goût umami.

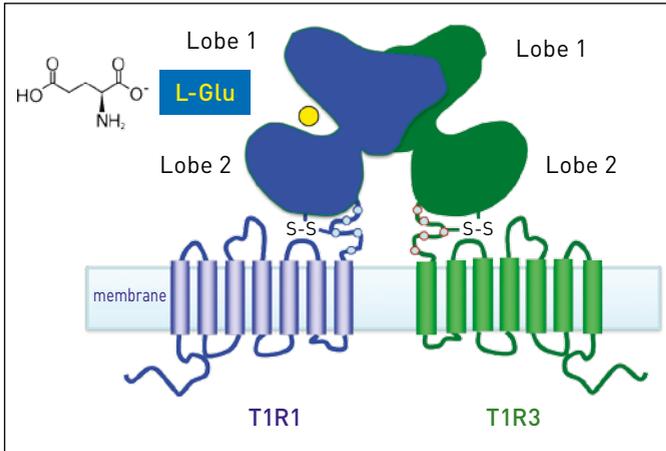


Figure 23

La détection de la saveur umami repose sur l'excitation des récepteurs T1R1 et T1R3 également.

LE PANDA GÉANT EST INSENSIBLE À LA SAVEUR UMAMI

Le panda géant appartient à la famille des ours, il appartient aux carnivores. Les ours ont un régime assez large, mais ce qui caractérise le panda géant est que, bien qu'appartenant à la famille des ours, il a un régime alimentaire végétarien à 99 % ; il ne mange quasiment que du bambou (*Figure 24*).

Le panda géant est l'animal emblème de la Chine. Son génome a été séquencé et, surprise, son récepteur T1R1 est devenu un pseudogène, donc complètement inactif. Le panda géant, finalement, est un végétarien strict, il ne mange pas de viande.



Figure 24

La perception du goût umami n'est pas dans les cordes du panda, grand végétarien.

Le goût toujours et partout

La **Figure 25** récapitule les différents saveurs. Nous sommes équipés de deux types de détecteurs du goût : les détecteurs à canaux ioniques et les détecteur RCPG (récepteurs couplés aux protéines G). Il existe vingt-cinq récepteurs à l'amertume, un récepteur au sucré et un récepteur à l'umami. Sur la détection des saveurs salées et acides on a globalement moins de connaissances. Il reste certainement d'autres détecteurs gustatifs à découvrir.

En final, la **Figure 26** donne quelques illustrations pour montrer que le goût, c'est important !

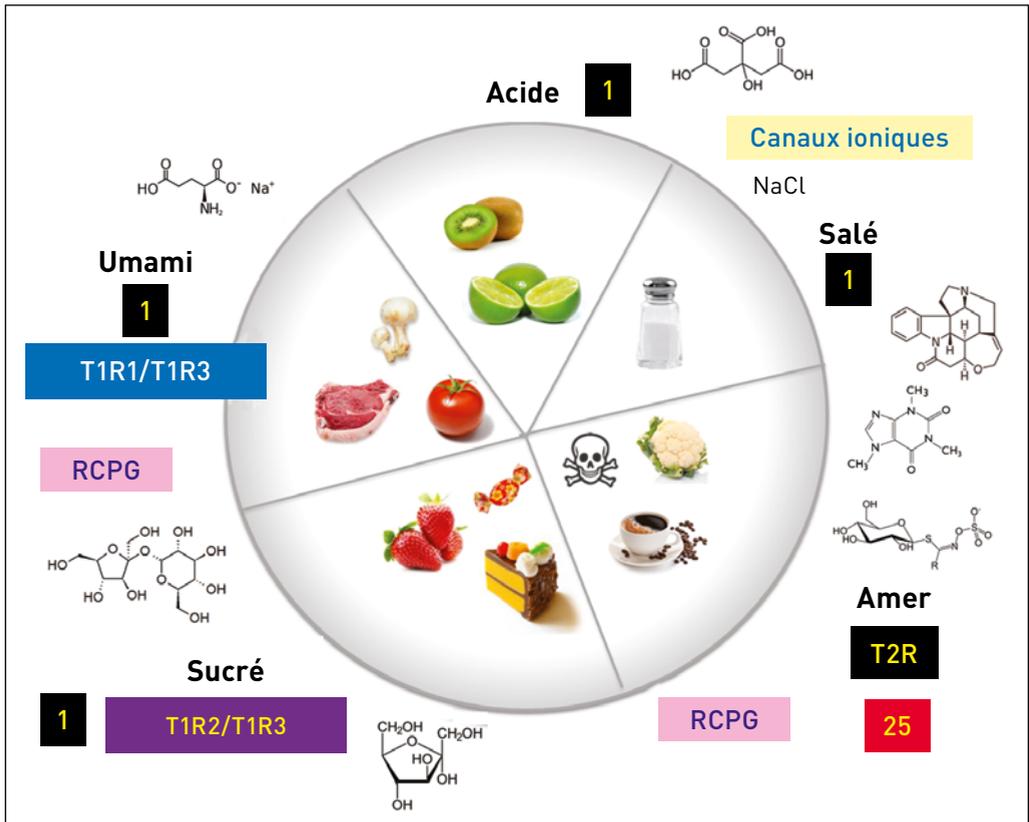


Figure 25

Récapitulatif des saveurs et détecteurs associés aux types d'aliments.



Figure 26

Certains animaux sont mieux dotés que d'autres...