

# Ces molécules qui éveillent nos papilles

Jean Baptiste Chéron, Jérôme Golebiowski, Serge Antonczak, Loïc Briand et Sébastien Fiorucci

**Résumé** Le sens du goût est un sens chimique et l'une des modalités sensorielles la plus ancestrale. Il permet de détecter et d'apprécier les molécules sapides présentes dans notre alimentation. Au-delà de nos besoins vitaux, le plaisir procuré par ce que nous mangeons peut orienter nos comportements, parfois jusqu'à l'excès. La prise alimentaire mobilise plusieurs systèmes sensoriels, principalement odorat et goût. Les mécanismes moléculaires sous-jacents sont particulièrement complexes. Cet article fait le point sur l'étendue des espaces chimiques associés aux cinq saveurs primaires (acide, salé, sucré, amer et umami) et détaille le rôle fondamental des récepteurs gustatifs dans la perception des saveurs ainsi que dans les variabilités interindividuelles.

**Mots-clés** Sens chimique, goût, saveur, récepteur gustatif, espace chimique.

**Abstract** **Those molecules that awaken our taste buds**

The sense of taste is a chemical sense and one of the most ancestral sensory modalities. It allows detecting and appreciating taste molecules present in our food. Beyond our vital needs, the pleasure elicited from what we eat can drive our feeding behaviors sometimes up to excess. Food intake involves several sensory systems, mainly smell and taste. The underlying molecular mechanisms are relatively complex. This article focuses on the extent of the chemical space associated with the five primary tastes (sour, salty, sweet, bitter and umami), and details the fundamental role of gustatory receptors in the perception of taste as well as within interindividual variabilities.

**Keywords** Chemical senses, taste, gustatory receptor, chemical space.

« Nos yeux, nos oreilles, notre odorat, notre goût diffèrent, créent autant de vérités qu'il y a d'homme sur la terre » (Guy de Maupassant, *Pierre et Jean*, 1888).



Escoffier, chef cuisinier et écrivain culinaire, par opposition à la cuisine de terroir, plus bourgeoise et paysanne, défendue par le critique culinaire Maurice Edmond Sailland, dit le Prince des Gastronomes. Après-guerre, la recherche de simplicité et de nouveautés guide de grands chefs cuisiniers comme Paul Bocuse vers une révolution culinaire que Henri Gault et Christian Millau nommeront la « Nouvelle Cuisine Française ». La recherche de nouvelles saveurs\* est à l'origine de nombreuses déclinaisons de cette Nouvelle Cuisine, comme par exemple la cuisine fusion (mélange de cuisines, cultures et techniques culinaires de différents pays), ou encore la cuisine moléculaire (rencontre entre art culinaire et science). Mais le repas gastronomique ne se limite pas à satisfaire notre palais, il est aussi un lieu d'échange où le plaisir de déguster se partage à plusieurs. C'est à ce titre que l'UNESCO a inscrit « le repas gastronomique à la française » au patrimoine culturel immatériel de l'humanité en 2010.

## La gastronomie, ou l'art de la bonne chère

La gastronomie fait partie du patrimoine culturel français. Elle a acquis ses lettres de noblesse par Brillat-Savarin, célèbre épicurien et gastronome du XIX<sup>e</sup> siècle, et cette tradition française est largement présente dans notre société. Du début du XX<sup>e</sup> siècle à nos jours, l'art culinaire n'a eu de cesse de se renouveler. La « Haute Cuisine », celle des grands restaurants et hôtels de luxe, fut d'abord codifiée par Auguste

## Le goût, une expérience multisensorielle

Le repas est un moment propice au voyage où tous nos sens sont en éveil. Nous salivons à la vue d'un plat appétissant, à entendre croustiller le pain, ou encore lorsque nous percevons les odeurs d'un plat qui fait appel à nos souvenirs d'enfance. L'art d'apprécier un vin nécessite d'observer sa robe et de humer son bouquet avant de le déguster. Dans ce contexte multisensoriel, nos sens chimiques\* (goût et odorat)

sont intimement liés. L'emploi courant et erroné de l'expression « goût d'un aliment » est lié à la perception des saveurs (détection des molécules sapides par la langue), à laquelle s'ajoutent des sensations olfactives (rétronasales) et somesthésiques\* (thermiques, tactiles et proprioceptives\*) [1-2] (voir encadré 1).

La flaveur\* (de l'anglais *flavour* et du latin *flare*) désigne l'ensemble des sensations perçues en bouche, alors que la saveur et l'arôme\* en sont respectivement les composantes gustatives et olfactives. La sensibilité somesthésique permet d'évaluer la texture ou la température d'un aliment, ou encore de ressentir le pétillant, le piquant, l'astringent... De plus, la vision et l'ouïe renseignent notre cerveau sur le contexte de la prise alimentaire, ce dernier se chargeant alors de synthétiser l'ensemble de ces sensations. La flaveur est donc finalement une représentation mentale de toutes les sensations perçues lors de la mastication d'un aliment. Goutons ensemble un carré de chocolat. Sa texture douce et onctueuse est perçue *via* notre perception tactile, les composés solubles rendent sa saveur majoritairement amère et sucrée, alors que ce que l'on nomme l'arôme est la conséquence de la composante olfactive activée par les molécules volatiles.

Dans cet article, nous établissons un panorama des molécules impliquées dans les différentes saveurs primaires en expliquant à chaque fois le rôle stratégique de notre sens du goût dans le bon fonctionnement de notre organisme.

## Glossaire

Les termes suivis d'un astérisque\* dans l'article sont définis ci-dessous.

**Agueusie/hypogueusie** : pathologies qui désignent une privation totale/partielle du sens du goût.

**Alliesthésie** : terme décrivant le lien entre l'influence d'un stimulus externe sur l'équilibre d'un organisme et la sensation agréable ou désagréable qu'il procure. Par exemple, l'alliesthésie du goût correspond aux sensations de plaisir/déplaisir que peut procurer la prise d'un aliment.

**Arôme** : composante olfactive d'un aliment ; fait intervenir la voie rétronasale.

**Canal ionique** : protéine transmembranaire dont la fonction est d'autoriser le passage d'ions entre les milieux intra- et extracellulaires.

**Espace chimique** : ensemble de composés possédant une caractéristique commune. L'espace chimique de la saveur sucrée est par exemple défini comme l'ensemble des molécules perçues sucrées.

**Flaveur** : terme regroupant saveur et arôme.

**Homéostasie** : fait référence aux mécanismes qui interviennent dans la régulation des équilibres ioniques.

**Proprioception** : perception de la position des parties de son corps dans l'espace.

**Récepteurs couplés aux protéines G (RCPG)** : protéine réceptrice possédant une structure formée de sept hélices transmembranaires. La liaison d'un ligand avec un RCPG est à l'origine de la cascade de signalisation dans la cellule permettant de traduire un message chimique en message électrique.

**Sapide** : qui a de la saveur, le contraire d'insipide !

**Saveur** : composante gustative d'un aliment ; produite par les molécules sapides. Actuellement cinq saveurs primaires sont connues : acide, amer, salé, sucré et umami\*.

**Sens chimique** : sens dont l'origine du stimulus est une molécule (odorat et goût) ; s'oppose aux sens physiques (toucher, ouïe, vue).

**Seuil de détection** : concentration seuil pour laquelle une substance est détectée par notre système sensoriel.

**Somesthésie** : principal système sensoriel du corps humain regroupant un ensemble de perceptions tactiles, thermiques et douloureuses en provenance de diverses régions du corps humain (peau, muscles, tendons, viscères...).

**Umami** : terme japonais désignant un plat « savoureux ».

Plus de détails sur les premières étapes moléculaires de la perception gustative sont donnés dans l'encadré 2. Enfin, nous aborderons le lien entre préférences alimentaires et patrimoine génétique.

## Espace chimique des différentes saveurs

L'odeur ou l'aspect d'aliments potentiels peut s'avérer trompeur. Leur ingestion peut dès lors être bénéfique ou se révéler mortelle. La détection de la qualité et/ou de la quantité de molécules sapides\* devient alors essentielle pour assurer le fonctionnement optimal de l'organisme, voire sa survie. Le sens du goût permet de nous renseigner sur le caractère comestible et nutritif d'un aliment. Au-delà de cette fonction primitive, on peut évoquer le mécanisme dit d'alliesthésie\*. Ce terme décrit la relation entre la valence (plaisir ou déplaisir) d'un stimulus et son effet sur l'organisme. Un stimulus bénéfique pour l'organisme sera généralement associé à une valence positive, alors que les poisons sont souvent associés à des saveurs amères. Et ce sont bien nos gènes qui dictent cette capacité ! À titre d'exemple, une subtile variation sur le gène d'un des récepteurs de l'amertume (TAS2R38) est corrélée avec la perception du phénylthiocarbamide, un composé très amer [3-4]. Cette diversité génétique se manifeste dans nos différences d'appréciation des brocolis ou dans notre tolérance aux cigarettes ! Alternativement, on a pu observer que des composés à saveur umami\* étaient capables d'inhiber la perception de composés amers, soulignant que la relation entre la structure chimique d'un composé et sa saveur est autant complexe dans son aspect « structure » que dans son aspect « saveur ». En effet, la saveur est non seulement dépendante de la structure d'un composé et du récepteur gustatif impliqué dans sa détection (voir encadré 2), mais également de nombreux autres paramètres physico-chimiques comme la concentration, la température, le pH buccal, etc. À l'instar de ce que l'on peut

### Encadré 1

#### Une histoire de goût

La définition du goût a largement évolué depuis l'Antiquité. Dans son œuvre *De l'âme*, Aristote distingue deux saveurs principales et opposées, le doux et l'amer, et considère l'onctueux, le salé, l'aigre, l'âpre, l'astringent et l'acide comme des sensations dérivant de ces deux saveurs élémentaires. En 1751, Carl von Linné différenciait dix qualités gustatives : l'humide, le sec, l'acide, l'amer, le gras, l'astringent, le sucré, l'aigre, le muqueux et le salé. Ce n'est qu'en 1824 que Michel-Eugène Chevreul distingue les dimensions tactiles, olfactives et gustatives dans les sensations perçues en bouche lors de la prise alimentaire.

Adolf Fick propose en 1864 quatre saveurs « primaires » ou « fondamentales » – le sucré, le salé, l'acide et l'amer – associées à quatre types de récepteurs gustatifs. Enfin, au tout début du XX<sup>e</sup> siècle (Ikeda, 1908), une nouvelle saveur appelée umami (mot d'origine japonaise signifiant savoureux) est proposée. L'identification du récepteur associé au début des années 2000 valide définitivement cette cinquième saveur primaire.

La définition exacte du nombre de saveurs fondamentales reste sujette à débat. Les exemples les plus récents concernent les saveurs nommées oleogustus et kokumi. Bien que les mécanismes moléculaires de détection du goût du gras ne soit pas encore très clairs, il a été montré que les détecteurs CD36 et GPR120 sont impliqués dans la détection de certains acides gras [20-21]. Le second impliquerait un récepteur sensible au calcium (de la même famille de récepteurs couplés aux protéines G, RCPG, que les récepteurs au goût sucré et umami) qui jouent un rôle d'exhausteur de certaines saveurs [22].

## Encadré 2

## Les récepteurs gustatifs

Une molécule sapide est détectée par la langue, organe dédié à la perception des saveurs. À sa surface, elle présente des papilles gustatives qui renferment des cellules sensorielles [23]. Celles-ci expriment les protéines réceptrices des molécules sapes. L'identification de ces récepteurs dans les années 2000 a grandement contribué à une meilleure compréhension des premières étapes moléculaires de la perception gustative. Les premiers à avoir été mis en évidence sont les récepteurs aux saveurs amère, sucrée et umami [24-26], puis les récepteurs aux saveurs acide et salée [27-28].

On distingue deux types de chimiorécepteurs : des canaux ioniques\*, qui permettent l'entrée d'ions dans la cellule, et des récepteurs de type récepteurs couplés aux protéines G (RCPG)\*, qui transmettent le signal sans autoriser l'entrée des molécules sapes dans la cellule.

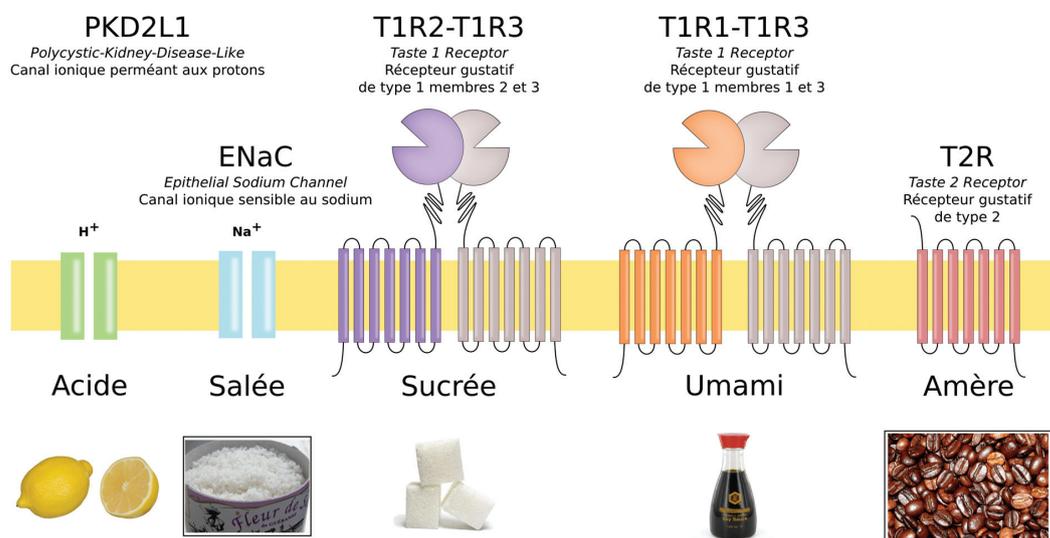


Schéma représentant les cinq familles de récepteurs gustatifs. Les saveurs acide et salée impliquent des canaux ioniques alors que les saveurs sucrée, umami et amère sont dépendantes de l'activation de récepteurs couplés à une protéine G (RCPG).

Ce sont des canaux ioniques qui contrôlent la perception des saveurs salée et acide. Pour la saveur salée, l'entrée d'ions alcalins se fait par les canaux ENaC (*Epithelial Sodium (Na<sup>+</sup>) Channel*), principalement sélectif au sodium, tandis que le canal à proton PKD2L1 (*Polycystic Kidney Disease 2-Like 1 protein*) [27] est impliqué dans la perception de la saveur acide. La diffusion des ions à travers les canaux, modifiant la polarité de la cellule sensorielle, est à l'origine du message électrique qui sera interprété par le cerveau.

Les saveurs amère, sucrée et umami sont quant à elles dépendantes de l'activation de RCPG. Ces récepteurs partagent tous un motif structural caractéristique de sept hélices transmembranaires susceptible de transférer l'information à l'intérieur de la cellule. À la suite de son association avec une molécule sapide, un récepteur de type RCPG est à l'origine de la cascade biochimique intracellulaire qui va transformer le signal chimique en signal électrique.

Les récepteurs des saveurs umami et sucrée partagent la particularité d'être des hétérodimères de RCPG et possèdent une sous-unité commune, appelée T1R3. La présence de multiples sites de liaison sur ces récepteurs leur permet d'interagir avec des structures chimiques très variées.

Enfin, il existe une famille de gènes (T2R) codant pour les récepteurs de la saveur amère. Chez l'homme, on compte vingt-cinq gènes codant les récepteurs T2R – à titre de comparaison, la souris en dispose de trente-cinq [29]. Il a été montré que certains T2R humains peuvent reconnaître un large spectre de molécules amères alors que d'autres récepteurs détectent spécifiquement certaines molécules. Le large spectre de détection de certains T2R explique la grande diversité chimique de molécules amères pouvant être détectées par notre système gustatif.

Des facteurs externes peuvent moduler le signal et ajouter de la subtilité au système de détection des saveurs. La composition chimique de la salive joue un rôle primordial. Il a par exemple été montré que l'anhydrase carbonique présente dans la salive était impliquée dans la détection du CO<sub>2</sub> des boissons gazeuses, les fameuses bulles de champagne ! En plus d'activer le système somatosensoriel, la réaction d'hydratation du gaz carbonique génère de l'acide carbonique et un proton qui va activer le récepteur à la saveur acide [30].

observer dans la perception de composés odorants, dont la modalité change avec la concentration, les molécules sapes sont elles aussi tout en nuances ! À titre d'exemple, la saccharine est sucrée à faible concentration et devient amère à forte concentration.

Les cinq saveurs communément admises (ou saveurs primaires) peuvent être associées à des catégories de nutriments. Si l'amertume peut renseigner sur la présence de poisons potentiels, on attribue à la perception de la saveur sucrée une information sur l'apport énergétique des nutriments et à la saveur salée une information sur la présence de minéraux indispensables au fonctionnement de notre organisme. L'acidité est quant à elle un marqueur de maturité des fruits ou de la présence dans un aliment de micro-organismes

potentiellement dangereux pour l'organisme. Et l'umami ? Cette saveur est liée à la détection de certains acides aminés, briques élémentaires des protéines qui sont indispensables à notre alimentation.

Les molécules sapes forment un espace chimique très vaste avec une proportion plus importante d'atomes lourds et d'hétéroatomes que pour les molécules odorantes par exemple [5]. Elles peuvent avoir une masse molaire très petite lorsqu'il s'agit de molécules à saveur acide comme l'acide chlorhydrique, HCl (36,5 g·mol<sup>-1</sup>), ou salée comme le sel de table, NaCl (58 g·mol<sup>-1</sup>). Alternativement, on trouve des composés sapes à poids moléculaire élevé comme l'édulcorant stévioloside (805 g·mol<sup>-1</sup>) ou certains antibiotiques qui présentent une saveur amère (la vancomycine, 1 449 g·mol<sup>-1</sup>).

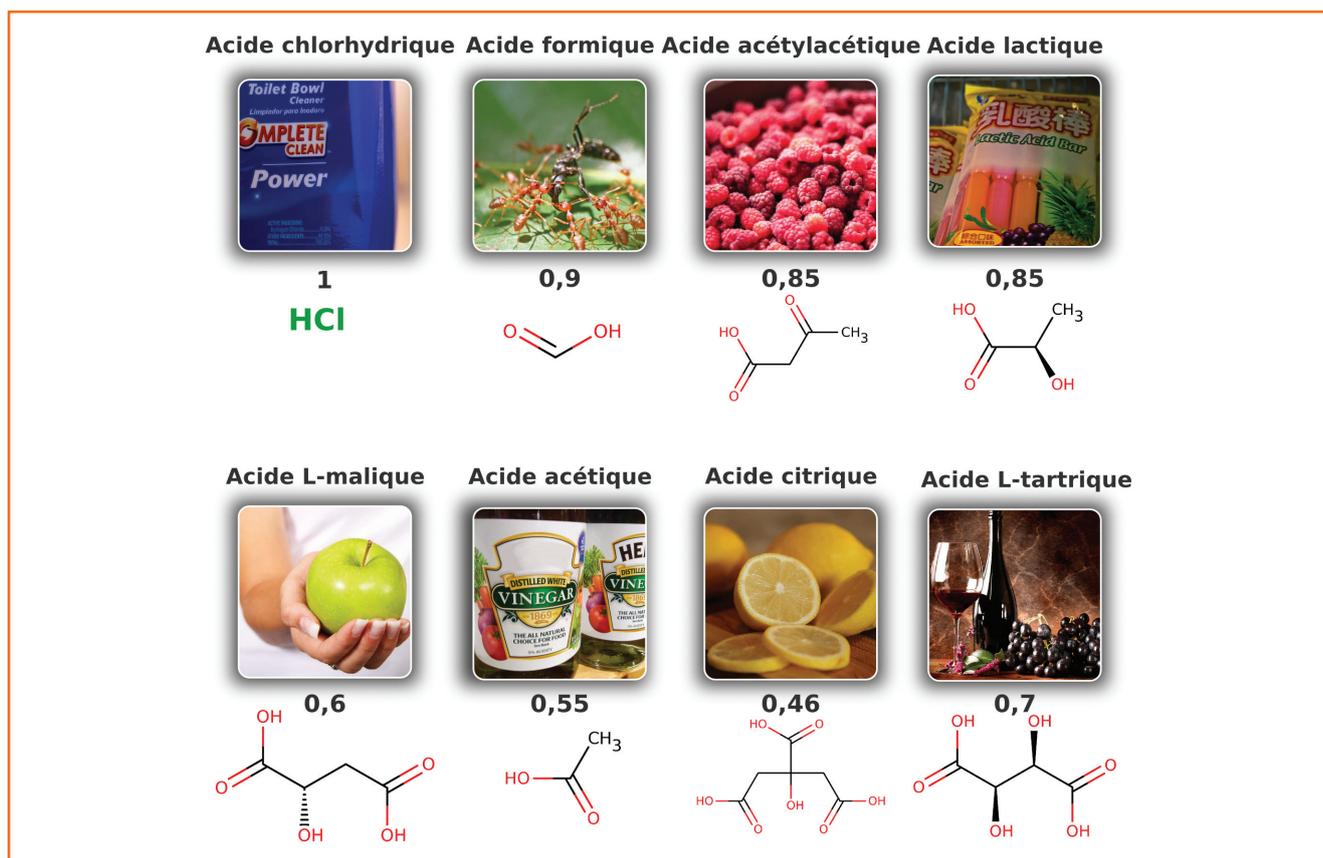


Figure 1 - Exemples de molécules à saveur acide. Le composé de référence, HCl, possède un seuil de perception de  $10^{-4}$  mol·L<sup>-1</sup>. Le ratio du seuil de perception de chacune des molécules par rapport au composé de référence est précisé.

La grande diversité structurale de l'espace chimique\* des molécules sapides et la combinatoire associée aux différents récepteurs rendent délicat l'établissement de relations structure-saveur, même si on trouve des caractéristiques physico-chimiques communes dans certaines familles de composés.

### Fortement acide ne veut pas dire acide fort !

La saveur acide est liée à la détection de protons (H<sup>+</sup>). Elle est bien évidemment liée à la définition de Brønsted-Lowry de la fonction acide. Le nombre de molécules appartenant à l'espace chimique de la saveur acide est difficile à déterminer selon cette définition. La figure 1 regroupe des structures caractéristiques de cette modalité. Pour un composé donné, l'acidité perçue correspond au rapport des seuils de perception entre ce composé et l'acide chlorhydrique, choisi comme référence. Le seuil de détection\* de ce dernier est de l'ordre de  $10^{-4}$  mol·L<sup>-1</sup>.

De manière intuitive, on imaginait pouvoir relier l'acidité perçue d'un composé à son pKa. En réalité, la corrélation n'est pas si évidente et confirme que des facteurs supramoléculaires entrent en jeu. On peut citer notamment la quantité de salive produite et son pouvoir tampon à travers la quantité d'anhydrase carbonique qu'elle contient, le pH salivaire faisant varier l'intensité perçue d'un composé acide qui y serait dilué. Par ailleurs, d'autres protéines réagissent à l'acidification du milieu intracellulaire suite à la diffusion passive d'acide faible dans la cellule et modulent le seuil d'excitabilité membranaire des cellules [6]. Cette complexité biologique et la multitude de protagonistes impliqués fait de l'acidité la saveur la moins bien comprise.

### Le sel, ni trop, ni trop peu

Au-delà du rôle d'exhausteur de goût, le sel a également servi à la conservation des aliments. D'un point de vue chimique, les sels sont des composés neutres formés par l'association de cations et d'anions. Si on s'intéresse à la saveur salée, on pense immédiatement au sel de table ou chlorure de sodium, NaCl. On notera toutefois que d'autres halogénures d'alcalins possèdent un goût salé [7], mais entaché d'un arrière-goût souvent amer qui augmente avec la concentration en sel. L'intensité de la saveur salée est non seulement dépendante de la nature du cation mais également du contre-ion. Ce dernier joue un rôle sur la solubilité du cation et donc sur sa disponibilité dans la salive, mais peut aussi interagir avec les voies de transduction du signal dans la cellule sensorielle et moduler la réponse au stimulus chimique. À noter également qu'en plus des composés contenant des cations alcalins, d'autres composés comme NH<sub>4</sub>Cl ou CaCl<sub>2</sub> peuvent être perçus salés [7]. Cependant, leur goût est complexe puisqu'en fonction de leur concentration, ils possèdent également un arrière-goût amer. Le chlorure de calcium est par exemple le composé qui contribue non pas au salé mais à la principale composante amère du fromage de chèvre.

Une courte liste de molécules associées à la saveur salée est présentée en figure 2. Le seuil de perception du chlorure de sodium (NaCl, molécule salée de référence) est de  $10^{-2}$  mol·L<sup>-1</sup>. Dans le cas de NaCl, le seuil de perception est relativement élevé car la présence d'ions dans les nutriments est cruciale à notre organisme afin de réguler les équilibres ioniques. On parle d'homéostasie\* interne et le sel est associé à une valence positive à faible concentration. À plus

haute concentration en revanche, le mécanisme d'alliesthésie discuté plus haut s'inverse et le sel devient aversif. Ce mécanisme de défense mobilise en fait les cellules sensorielles de l'amer et de l'acide qui sont, elles, naturellement associées à des réponses aversives [8]. C'est à travers cette double stratégie de reconnaissance que nous régulons la quantité de sel ingéré à chaque repas.

Finalement, il n'existe pas à ce jour d'alternative au sel NaCl qui posséderait le même profil sensoriel. Pourtant, l'omniprésence de cet exhausteur de goût (1 010 mg dans un Big Mac, 4 520 mg dans un plat préparé de nouilles) inquiète les organismes de santé publique puisqu'il est à l'origine de nombreuses pathologies cardiovasculaires [9]. La recherche de substituts au sel est toujours d'actualité pour les chimistes ! Et c'est dans des astuces de formulations que la chimie a brillé pour l'instant. Par exemple, en utilisant des microcapsules de sel d'un diamètre de quelques milliers de micromètres, il est possible de réduire de moitié la quantité de sel dans du pain sans impact sur l'intensité perçue [10].

### L'amertume, de l'aversion au plaisir

Les molécules amères présentent une grande diversité structurale allant de composés très simples comme le cyanure d'hydrogène (HCN) ou le chlorure de potassium (KCl), jusqu'à des composés polycycliques de masse molaire supérieure à 900 g·mol<sup>-1</sup>. On y trouve tout aussi bien des composés de la famille des flavonoïdes, des catéchines ou des peptides modifiés [11].

L'amertume mobilise un circuit d'aversion qui lui a valu son nom, tiré du latin *amarus*, « désagréable, pénible, déplaisant ». De nombreux composés toxiques sont en effet fortement amers, tels que la strychnine, un alcaloïde naturel létal à faible concentration (figure 3). Cependant, le lien entre toxicité et amertume n'est pas évident. En dépit de cette aversion naturelle, certains composés inoffensifs (la caféine du café ou la théobromine du chocolat) sont appréciés pour cette saveur s'ils ne sont pas présents en quantité trop importante [12]. L'analyse du génome de différentes espèces fait plutôt apparaître un lien entre régime alimentaire et capacités perceptives. En d'autres termes, les espèces comme les carnivores, qui peuvent par exemple se permettre de rejeter les plantes de leur régime alimentaire, ont une plus grande sensibilité aux composés amers que les herbivores [13].

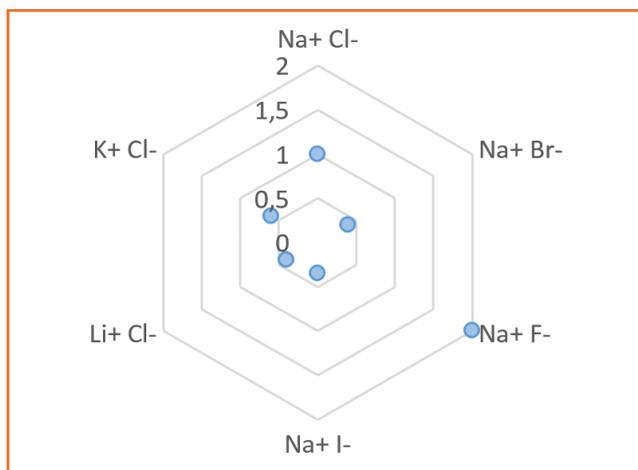


Figure 2 - Exemples de composés salés et index de perception [7]. L'index correspond au ratio de chacun des composés avec la référence, NaCl, dont le seuil de détection est de 10<sup>-2</sup> mol·L<sup>-1</sup>.

Chez l'homme, les seuils de détection de ces molécules sont les plus faibles parmi l'ensemble des molécules sapides. Celui de la strychnine est de l'ordre de 10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup>, celui du benzoate de dénatonium, un des composés non toxiques les plus amers, atteint 10<sup>-8</sup> mol·L<sup>-1</sup>. On utilise ce dernier dans la composition de pesticides, antigels ou cosmétiques comme agent répulsif dissuadant l'ingestion.

L'espace chimique connu des molécules à saveur amère compte environ un milliard de composés [11]. La perception de l'amertume mobilise en effet vingt-cinq types de récepteurs, soulignant le rôle stratégique qu'elle tient parmi les modalités sensorielles. On peut supposer que cet espace chimique n'est pas intégralement découvert en regard du nombre de récepteurs qui interviennent dans ces liens chemo-génomiques.

### La saveur sucrée, perception des sucres et pas seulement !

Le sucre est fortement lié à une valence positive. Mais sa consommation en excès dans notre société moderne est un piège. Comme le recommande l'Organisation Mondiale de la Santé, réduire cette consommation excessive est un enjeu de santé publique. Le sucre est en effet un facteur de risque pour des pathologies telles que les caries, le diabète de type 2, les maladies cardiovasculaires et l'obésité [14]. L'identification d'édulcorants à faible apport calorique est donc un enjeu stratégique pour les différents acteurs de l'industrie agroalimentaire. La grande diversité structurale des composés sucrants encourage à persévérer dans la recherche de nouveaux édulcorants.

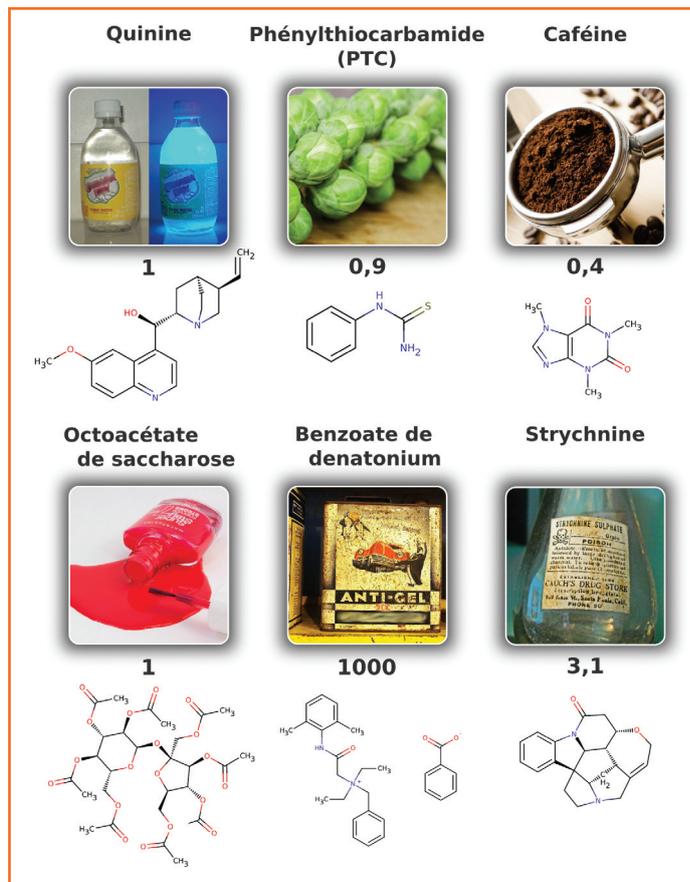


Figure 3 - Exemples de molécules perçues amères. L'index correspond au ratio de chacun des composés avec la référence, l'octoacétate de saccharose, qui possède un seuil de détection de 10<sup>-5</sup> mol·L<sup>-1</sup>.

On retrouve naturellement la saveur sucrée dans des aliments comme les fruits ou le miel. Les monosaccharides, tels que le fructose, sont définis par une formule brute  $C_n(H_2O)_n$  possédant principalement de trois à six atomes de carbone pour les oses naturels. Ce sont ces sucres sous formes « ose » (le fructose ou le glucose) qui sont assimilés par notre organisme. Leur association par liaison glycosidique forme des composés plus complexes tels que les oligosaccharides, de deux à dix oses. Ces derniers, comme l' $\alpha$ -D-glucopyranosyl-(1 $\leftrightarrow$ 2)- $\beta$ -D-fructofuranoside – ou saccharose –, certainement le plus présent sur nos tables à l'heure du café, doivent être clivés par des enzymes pour être assimilés. Ce clivage est opéré dès la mise en bouche par les enzymes salivaires pour les plus grands polysaccharides et dans le tractus intestinal pour les plus courts (sucrase, lactase, etc.).

L'intensité de perception des molécules sucrées est appelée « pouvoir sucrant ». Il est défini comme le rapport de concentration entre le composé d'intérêt et le saccharose – la molécule de référence pour mesurer le pouvoir sucrant d'une molécule – à intensité de perception sucrée égale. La concentration de référence du saccharose correspond à sa limite de détection qui est de  $10^{-2} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ . En regard des autres saveurs, le seuil de détection de la saveur sucrée est relativement élevé. Pour fonctionner, un organisme a tout intérêt à reconnaître les nutriments à haute teneur en sucre, et donc à fort apport calorique !

La famille chimique des sucres n'est cependant pas la seule à provoquer une saveur sucrée [15]. Parmi les composés naturels, on retrouve les très grandes familles des terpènes, des phénols et, plus étonnant, certains acides aminés. La majorité des phénols à saveur sucrée sont des polyphénols dérivés de flavonoïdes glycosylés. Parmi les terpènes, on distingue des composés aglycones monoterpéniques, sesquiterpéniques, diterpéniques basés sur le noyau du stéviol et des composés triterpéniques de type saponine. Ces édulcorants sont à faible teneur calorique et sont d'origine naturelle, d'où leur succès industriel et commercial. L'engouement pour le stéviol, dérivé glycosylé du stéviol, présent dans la plante *Stevia rebaudiana*, en fait un exemple de choix.

Parmi les édulcorants de synthèse, on n'oublie pas de citer les plus utilisés par l'industrie agroalimentaire ces dernières décennies comme la saccharine, le cyclamate de

sodium ou l'acésulfame de potassium. Leurs découvertes ont, pour bon nombre d'entre eux, été le fruit du hasard. C'est pourquoi leurs structures chimiques sont très variées et sont différentes des édulcorants naturels (figure 4). Le plus connu et le plus controversé pour ses effets sur la santé est l'aspartame, découvert lors d'une synthèse de dérivé dipeptidique. Le record de pouvoir sucrant revient à des composés possédant une fonction centrale de type guanidine, dont le lugduname avec une intensité sucrée 200 000 fois plus élevée que celle du saccharose. Ces derniers n'ont pas été découverts par hasard mais à l'occasion d'un vaste programme de recherche de substitut de l'aspartame à l'Université Claude Bernard de Lyon dans les années 1990 [16].

### Le délice de la saveur umami

L'umami, provenant du japonais signifiant « savoureux » ou « appétissant », est la plus jeune saveur quant à sa description et à son approbation par la communauté scientifique. L'espace chimique associé à la perception de la saveur umami est donc relativement restreint à ce jour. Elle est originellement caractérisée chez l'homme par la perception des sels de L-glutamate, et plus particulièrement le glutamate monosodique (GMS). Parmi les vingt acides aminés, seuls les acides glutamique et aspartique sont capables de générer une saveur umami. Une des caractéristiques de la saveur umami est la synergie observée plus récemment entre le L-glutamate et deux nucléotides, l'inosine-5'-monophosphate et la guanosine-5'-monophosphate (IMP et GMP).

Le seuil de détection de la saveur umami est  $10^{-3} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$  pour le GMS, valeur relativement élevée par rapport à la perception des molécules amères par exemple. C'est pourquoi cette saveur est retrouvée dans les plats riches en glutamate ou protides tels que la sauce soja, certains fromages comme le parmesan, les viandes et charcuteries, les algues, les poissons et les fruits de mer.

Bien qu'il soit responsable d'une saveur, le GMS est utilisé dans l'industrie agroalimentaire comme exhausteur de goût. Il s'invite ainsi de plus en plus dans les plats préparés en alternative au sel. Même si le glutamate anime les débats autour de risque lié à sa surconsommation, il convient de rappeler que le L-glutamate est l'acide aminé libre le plus concentré

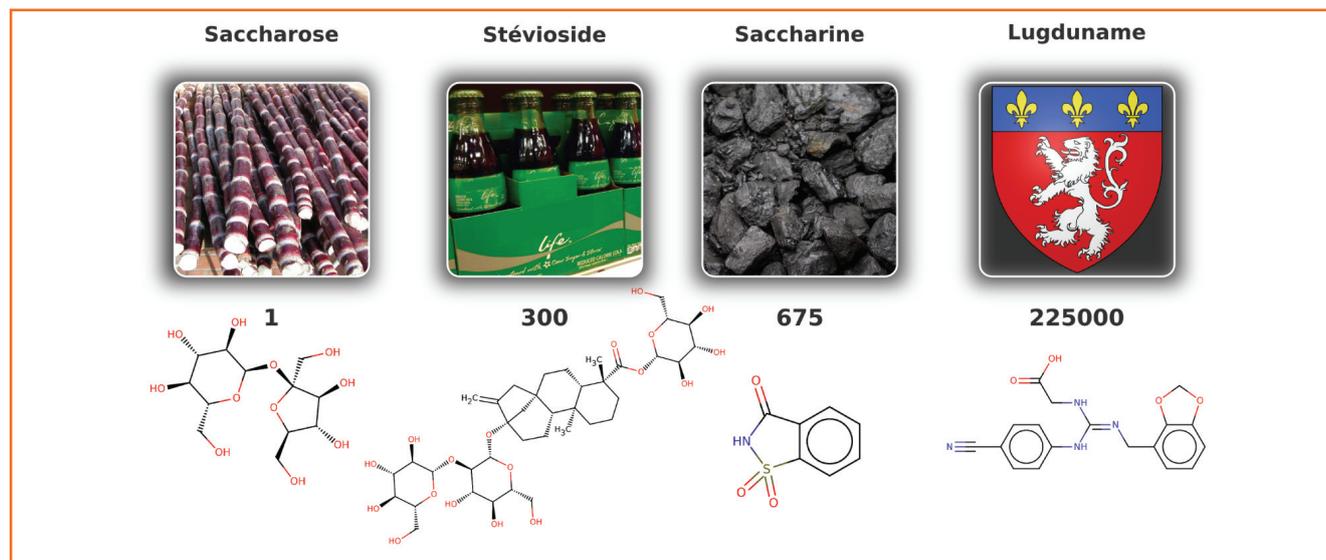
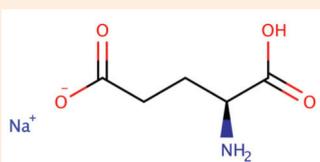


Figure 4 - Exemples de molécules à saveur sucrée. En index, le pouvoir sucrant qui correspond au ratio de concentration de chaque molécule avec le composé de référence (saccharose) pour une intensité de perception égale.

## Encadré 3

## Le glutamate monosodique, un risque savoureux pour le consommateur ?



Structure du glutamate monosodique.

L'acide L-glutamique est la forme neutre du glutamate naturellement présent dans notre alimentation. Il fait partie des vingt acides aminés naturels et est essentiel au bon fonctionnement de notre organisme. Avec l'acide aspartique, c'est le seul acide aminé capable de générer un goût umami.

On trouve le glutamate libre à l'état naturel dans les aliments protéinés d'origine végétale ou animale (par exemple 1,2 g pour 100 g de parmesan ou de sauce soja). Sa consommation est de l'ordre de 5 à 12 g par jour en Europe [31] sous sa forme naturelle à laquelle il faut ajouter environ 1 g par jour en provenance de plats industriels contenant du glutamate monosodique (GMS). Cette consommation additionnelle dépasse les 4 g par jour dans les pays asiatiques !

Le GMS est utilisé comme exhausteur de goût sous forme d'additif alimentaire (E621) dans de nombreuses préparations industrielles (plats préparés, en particulier les plats asiatiques, charcuteries/viandes, biscuits apéritifs, ou encore produits déshydratés).

Cette consommation importante de GMS est au centre d'un intense débat scientifique et sociétal [31] qui est peu fondé scientifiquement. Il existe chez certaines personnes une réaction d'hypersensibilité appelée « syndrome du restaurant chinois » qui consiste en l'apparition, quelques minutes après l'ingestion d'un repas riche en GMS, de sensations de brûlures, de pressions faciales, de maux de tête, de nausées, ainsi que de douleurs thoraciques. Certaines études ont cependant dénoncé le manque de rigueur dans les protocoles expérimentaux et l'absence de données cliniques pour tirer de telles conclusions [32].

Par ailleurs, lorsque la dose journalière est inférieure à 16 g par kg, le glutamate est considéré sans risque pour la santé par les organismes de santé publique. Le consensus actuel dans la communauté scientifique est que de nouvelles études doivent être menées pour évaluer un éventuel risque du GMS à haute dose sur l'organisme.

dans le lait maternel, indiquant que la saveur umami est l'une des premières saveurs à laquelle le bébé est exposé (voir encadré 3).

## Sept milliards de gastronomes

En règle générale, nous n'apprécions pas tous un aliment de la même manière. Cette différence tire son origine de facteurs culturels et géographiques, faisant la richesse et la diversité de la cuisine mondiale avec, par exemple, la consommation d'épices en Inde ou de poissons crus et d'insectes au Japon. Au-delà de ces aspects, la complexité des espaces chimiques associés aux saveurs reste mal maîtrisée. Certaines molécules sont à l'interface de deux ou trois modalités, comme la saccharine qui est à la fois amère et sucrée. Certains composés structurellement proches procurent des perceptions différentes. Par exemple, la dihydrochalcone est perçue amère tandis que la néohespéridine dihydrochalcone est perçue sucrée. Une autre difficulté réside dans la présence de carbones asymétriques. Deux énantiomères peuvent procurer des sensations différentes. Le L-tryptophane est perçu comme un acide aminé amer alors que son homologue D est perçu comme sucré chez l'homme. Cette subtilité rend encore plus délicat l'établissement et la généralisation de relations structure-goût.

Au-delà des facteurs issus d'un apprentissage, l'étude des facteurs génétiques met en évidence que certaines préférences alimentaires sont inscrites dans notre génome. Des différences de perception entre certains individus face au phénylthiocarbamide (PTC) et au propylthiouracile (PROP) (présents notamment dans les choux de Bruxelles ou les brocolis) sont désormais bien documentées comme étant liées à notre génotype [4]. Une faible quantité de ces molécules suffit aux « super-goûteurs » pour les détecter alors que d'autres ne les perçoivent pas du tout. Les études génétiques ont montré que la modification de trois résidus d'acides aminés dans l'un des récepteurs au goût amer (TAS2R38) est à l'origine de cette différence. De manière similaire, certaines personnes aiment l'amertume du café sans sucre, tandis que d'autres ajoutent du saccharose de manière conséquente. Au-delà des facteurs culturels, il est connu que les seuils de perception de la saveur sucrée varient énormément d'un individu à un autre et pourraient en partie expliquer nos différences de comportement

alimentaire. Ainsi, une étude récente a montré que chez des enfants de 7 à 14 ans, le seuil de perception du saccharose s'étendait de 0,23 à 153,8 mM [17].

D'autre part, les différences interindividuelles peuvent avoir une origine médicale. Les effets secondaires de traitements médicamenteux, certaines pathologies ou traumas crâniens peuvent entraîner une privation totale (agueusie\*) ou partielle (hypoguesie\*) du sens du goût, ainsi que des perceptions erronées des saveurs (dysguesie). Enfin, les récepteurs biologiques impliqués dans la perception des saveurs ne sont pas exclusivement présents à la surface de la langue. Les récepteurs au sucré sont présents, par exemple, dans l'intestin et le pancréas en tant que senseurs de nutriments [18]. Les récepteurs à l'acide sont aussi exprimés à la surface de certaines cellules pour contrôler le pH sanguin via le tampon bicarbonate ( $\text{H}_2\text{CO}_3/\text{HCO}_3^-$  et  $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{2-}$ ). On perçoit bien qu'au-delà de leur étude dans le cadre de la conception de nouvelles molécules sapides, les récepteurs du goût apparaissent comme de nouvelles cibles thérapeutiques [19] et intéressent alors de près l'industrie pharmaceutique, mais restent aussi dans le giron de l'industrie alimentaire qui a fini par inventer le néologisme d'aliment !

## Références

- [1] Bensafi M., Rouby C., Le goût, l'odeur et le cerveau, *Biofutur*, **2011**, 30(320), p. 29.
- [2] Faurion A., Physiologie de la gustation, *Encyclopédie Médico-Chirurgicale*, **2000**, 20-490-c-10.
- [3] Bartoshuk L.M., Duffy V.B., Miller I.J., PTC/PROP tasting: anatomy, psychophysics, and sex effects, *Physiol. Behav.*, **1994**, 56(6), p. 1165.
- [4] Kim U.K. *et al.*, Positional cloning of the human quantitative trait locus underlying taste sensitivity to phenylthiocarbamide, *Science*, **2003**, 299(5610), p. 1221.
- [5] Bushdid C., de March C.A., Topin J., Antonczak S., Bensafi M., Golebiowski J., Ces molécules qui nous mènent par le bout du nez : le codage moléculaire de la perception des odeurs, *L'Act. Chim.*, **2016**, 406, p. 21.
- [6] Ye W. *et al.*, The  $\text{K}^+$  channel KIR2.1 functions in tandem with proton influx to mediate sour taste transduction, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **2016**, 113(2), p. E229.
- [7] McLaughlin S., Margolske R.F., The sense of taste, *Am. Sci.*, **1994**, 82(6), p. 538.
- [8] Oka Y., Butnaru M., von Buchholtz L., Ryba N.J.P., Zuker C.S., High salt recruits aversive taste pathways, *Nature*, **2013**, 494(7438), p. 472.
- [9] He F.J., MacGregor G.A., Reducing population salt intake worldwide: from evidence to implementation, *Prog. Cardiovasc. Dis.*, **2010**, 52(5), p. 363.
- [10] Noort M.W.J., Bult J.H.F., Stieger M., Saltiness enhancement by taste contrast in bread prepared with encapsulated salt, *J. Cereal Sci.*, **2012**, 55(2), p. 218.
- [11] Wiener A., Shudler M., Levit A., Niv M.Y., BitterDB: a database of bitter compounds, *Nucleic Acids Res.*, **2012**, 40(Database issue), p. D413.
- [12] Drownowski A., Gomez-Cameros C., Bitter taste, phytonutrients, and the consumer: a review, *Am. J. Clin. Nutr.*, **2000**, 72(6), p. 1424.

- [13] Glendinning J.I., Is the bitter rejection response always adaptive?, *Physiol. Behav.*, **1994**, 56(6), p. 1217.
- [14] Lustig R.H., Schmidt L.A., Brindis C.D., Public health: the toxic truth about sugar, *Nature*, **2012**, 482(7383), p. 27.
- [15] Chéron J.-B., Casciuc I., Golebiowski J., Antonczak S., Fiorucci S., Sweetness prediction of natural compounds, *Food Chem.*, **2017**, 221, p. 1421.
- [16] Nofre C., Tinti J.M., Ouar F., Sweeteners derived from glycine and beta-alanine, process for sweetening various products and compositions containing such sweeteners, brevet EP 0195730 B1, **1989**.
- [17] Joseph P.V., Reed D.R., Mennella J.A., Individual differences among children in sucrose detection thresholds, *Nurs. Res.*, **2016**, 65(1), p. 3.
- [18] Laffitte A., Neiers F., Briand L., Functional roles of the sweet taste receptor in oral and extraoral tissues, *Curr. Opin. Clin. Nutr. Metab. Care*, **2014**, 17(4), p. 379.
- [19] Sigoillot M., Brockhoff A., Meyerhof W., Briand L., Sweet-taste-suppressing compounds: current knowledge and perspectives of application, *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, **2012**, 96(3), p. 619.
- [20] Khan N.A., Besnard P., Oro-sensory perception of dietary lipids: new insights into the fat taste transduction, *Biochim. Biophys. Acta*, **2009**, 1791(3), p. 149.
- [21] Running C.A., Craig B.A., Mattes R.D., Oleogustus: the unique taste of fat, *Chem. Senses*, **2015**, 40(7), p. 507.
- [22] Ohsu T. *et al.*, Involvement of the calcium-sensing receptor in human taste perception, *J. Biol. Chem.*, **2010**, 285(2), p. 1016.
- [23] Maîtrepierrre E., Sigoillot M., Briand L., Des saveurs aux récepteurs, *Biofutur*, **2011**, 30(320), p. 24.
- [24] Nelson G. *et al.*, An amino-acid taste receptor, *Nature*, **2002**, 416(6877), p. 199.
- [25] Nelson G. *et al.*, Mammalian sweet taste receptors, *Cell*, **2001**, 106(3), p. 381.
- [26] Chandrashekar J. *et al.*, T2Rs function as bitter taste receptors, *Cell*, **2000**, 100(6), p. 703.
- [27] Huang A.L. *et al.*, The cells and logic for mammalian sour taste detection, *Nature*, **2006**, 442(7105), p. 934.
- [28] Chandrashekar J. *et al.*, The cells and peripheral representation of sodium taste in mice, *Nature*, **2010**, 464(7286), p. 297.
- [29] Bachmanov A.A., Beauchamp G.K., Taste receptor genes, *Annu. Rev. Nutr.*, **2007**, 27(1), p. 389.
- [30] Chandrashekar J. *et al.*, The taste of carbonation, *Science*, **2009**, 326(5951), p. 443.
- [31] Beyreuther K. *et al.*, Consensus meeting: monosodium glutamate - an update, *Eur. J. Clin. Nutr.*, **2007**, 61(7), p. 928.
- [32] Jinap S., Hajeb P., Glutamate: its applications in food and contribution to health, *Appetite*, **2010**, 55(1), p. 1.



J.B. Chéron



J. Golebiowski



S. Antonczak



L. Briand

**Jean Baptiste Chéron** est doctorant à l'Institut de Chimie de Nice, Université Côte d'Azur<sup>1</sup>. Ses recherches sont centrées sur l'étude des relations structures-goût en prenant en compte le rôle des récepteurs gustatifs.

**Jérôme Golebiowski** est professeur à l'Institut de Chimie de Nice, Université Côte d'Azur<sup>1</sup>, et professeur adjoint au département de Brain & Cognitive Science au DGIST, en Corée du Sud<sup>2</sup>. Il co-anime le GdR CNRS O3 (Odorant-Odeur-Olfaction).

**Serge Antonczak** est professeur à l'Institut de Chimie de Nice, Université Côte d'Azur<sup>1</sup>. Il anime l'équipe « Arôme-Parfums-Synthèse et Modélisation ».

**Loïc Briand** est directeur de recherche INRA au Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation de Dijon<sup>3</sup>. Ses études sont centrées sur les mécanismes moléculaires qui sous-tendent la perception chimiosensorielle des molécules sapides et odorantes responsables de la flaveur des aliments.

**Sébastien Fiorucci** (*auteur correspondant*) est maître de conférences à l'Institut de Chimie de Nice, Université Côte d'Azur<sup>1</sup>. Ses recherches sont centrées sur l'étude des mécanismes moléculaires de la perception des odeurs et des saveurs.



S. Fiorucci

<sup>1</sup> Université Côte d'Azur, CNRS, Institut de Chimie de Nice, UMR7272, F-06108 Nice.

Courriel : sebastien.fiorucci@unice.fr

<sup>2</sup> Department of Brain & Cognitive Sciences, DGIST, 333 Techno JungAng Daero, HyeongPoong Myeon, Daegu (République de Corée).

<sup>3</sup> Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation, AgroSup Dijon INRA, CNRS, Université de Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon.

INGREDIENTS

CAPTURING THE ESSENCE OF NATURE

www.mane.com

WE CAPTURE WHAT MOVES

MANE