

forme, mais qu'un chaos turbulent apparaît qui gagne tout l'espace (voir la figure 5), cependant que l'énergie de la perturbation croît rapidement pour devenir comparable à l'énergie du système ; on retrouve alors bien les observations de E. Lorenz.

Ces simulations numériques montrent que le système évolue très différemment selon que l'on prend en compte un petit ou un grand nombre de degrés de liberté : bien que, à cause de la turbulence à petite échelle, les trajectoires des particules fluides soient chaotiques et imprévisibles, on peut prévoir le champ des vitesses du fluide, c'est-à-dire qu'il n'est pas exponentiellement sensible aux petites variations des conditions initiales (sauf situation exceptionnelle).

On pourra objecter que l'atmosphère terrestre est beaucoup plus complexe que le fluide parfait à deux dimensions que nous avons étudié ici. À cela, nous répondons, d'une part, que c'est en considérant ce même système que E. Lorenz aboutit à une conclusion opposée ; d'autre part, les modèles complexes, qui décrivent de manière plus réaliste l'écoulement atmosphérique, possèdent les mêmes propriétés que l'équation du fluide parfait bidimensionnel (le chaos à petite échelle, l'imprédictibilité des trajectoires des particules fluides et la formation de structures cohérentes).

L'étude de sensibilité aux conditions initiales présentée ici porte sur un mécanisme d'auto-organisation particulier, qui, bien qu'il ait été choisi pour son caractère instable, n'épuise pas à lui seul tous les comportements possibles des écoulements bidimensionnels. Il est cependant représentatif du type de phénomènes que l'on observe dans la circulation atmosphérique, formée de structures cohérentes qui se déplacent autour de la planète et interagissent, tels les anti-

cyclones ou les dépressions. D'autres simulations numériques font apparaître le même phénomène que nous avons mis en évidence : la croissance de l'énergie de la perturbation est le plus souvent linéaire, très rarement exponentielle, en accord avec les observations des météorologistes. En conséquence, le pronostic de prévision change : l'erreur de prévision ne double pas à chaque fois que le temps augmente d'une valeur donnée, comme le prévoit E. Lorentz, mais elle croît linéairement (elle double quand le temps double). Les prévisions à deux semaines, annoncées par E. Lorenz, ne constituent pas une limite fatidique. La prévision à long terme devient possible si l'on améliore la connaissance de l'état initial de l'atmosphère. On peut donc s'attendre à des progrès importants de la fiabilité des prévisions dans les années à venir, grâce à des ordinateurs plus puissants, à un maillage plus serré du réseau d'observations et à des modèles plus perfectionnés. Cependant, cet optimisme doit être tempéré ; comme on l'a vu, des difficultés demeurent à cause des situations critiques où le système peut basculer vers une structure ou vers une autre. Les prévisions locales, comme les orages, sont encore plus difficiles à établir, car elles doivent en plus prendre en compte les détails du relief.

L'effet papillon est invoqué à tout propos, même en économie ou en sociologie, quand on cherche à souligner l'incapacité de prédire les conséquences d'infimes perturbations. Retenons de ce qui précède que dans les systèmes complexes, qui possèdent un grand nombre de degrés de liberté, et où l'on se préoccupe de prédire des quantités «macroscopiques», qui sont des moyennes statistiques, l'instabilité exponentielle du système «microscopique» n'est pas synonyme d'imprédictibilité.

Raoult ROBERT est directeur de recherches (CNRS) à l'Institut Fourier à Grenoble.

L. ONSAGER, *Statistical Hydrodynamics*, Nuovo Cimento Supp., n° 6, p. 279, 1949.

E.N. LORENZ, *Deterministic non periodic flow*, in *Atmos. Sci.*, n° 20, pp. 130-141, 1963.

E.N. LORENZ, *A study of the predictability of a 28-variable atmospheric model*, *Tellus*, n° 17, pp. 321-333, 1965.

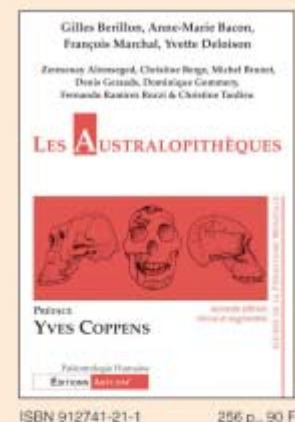
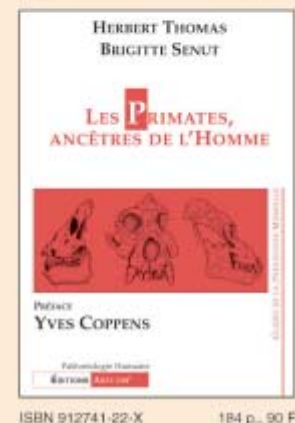
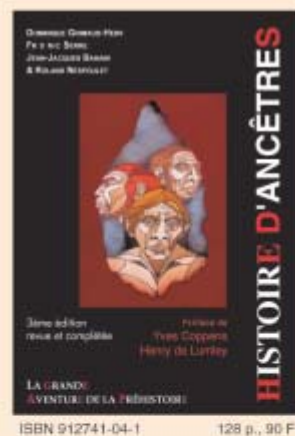
R. ROBERT, J. SOMMERIA, *Statistical equilibrium states for two-dimensional flows*,

J. Fluid Mech. n° 229, pp. 291-310, 1991.

V.I. ARNOLD, B.A. KHESIN., *Topological methods in hydrodynamics*, Springer Verlag, 1996.

J. HUNT, *Prévision déterministe et statistique de l'environnement et de la turbulence*, in *Turbulence et déterminisme*, sous la direction de M. Lesieur, Presses universitaires de Grenoble, 1998.

R. ROBERT, C. ROSIER, *Long range predictability of atmospheric flows*, *Non linear Processes in Geophysics*, n° 8, pp. 55-67, 2001.



Le sens du goût

DAVID SMITH • ROBERT MARGOLSKEE

Les physiologistes découvrent comment les cellules sensorielles de la langue enregistrent les sensations gustatives et comment le cerveau interprète ces signaux.

Hummmm, un délicieux bonbon au chocolat ! Lorsque vous mordez dans une telle friandise, quelles sensations éprouvez-vous ? D'abord, le mou, le sucré et le crémeux. Vous sentez ensuite la légère amertume du chocolat lorsque vous fermez la bouche et que son arôme envahit vos cavités nasales. Quand on est enrhumé, on mesure combien les odeurs représentent une composante importante de la saveur.

La saveur est un mélange complexe d'informations sensorielles du goût (la gustation), de l'odeur (l'olfaction) et du sens tactile activé lors de la mastication. Bien que le mot goût désigne fréquemment la saveur, le terme ne s'applique au sens strict qu'aux sensations reçues par les cellules gustatives de la bouche. La perception gustative humaine a longtemps été décrite au moyen de quatre qualificatifs : salé, acide, sucré et amer (voir la figure ci-contre). Toutefois, certains ont proposé l'existence d'un cinquième, l'umami, d'un mot japonais qui signifie délicieux et désigne la sensation produite par le glutamate, l'un des 20 acides aminés qui composent les protéines. Sous forme de monosodium de glutamate, le glutamate est également un agent de sapidité, c'est-à-dire qu'il accroît la sensibilité des récepteurs gustatifs. Néanmoins, nous verrons que le goût est un sens plus complexe que la simple combinaison de ces catégories fondamentales.

Les mécanismes du goût ont été progressivement élucidés au cours des dernières années. Ainsi, les neurobiologistes ont identifié des protéines qui participent à la détection des substances sucrées et amères par les cellules gustatives. Ces protéines ressemblent à certaines protéines de la vision. Puis on a montré que certains neurones réagissent à plusieurs types de signaux gustatifs, de la même façon que les cellules

rétiniennes sont sensibles à plusieurs couleurs. Ces résultats améliorent notre compréhension de l'un des sens que l'on comprend encore le moins bien.

Les détecteurs gustatifs

Les cellules sensorielles sont localisées dans des structures spécialisées, nommées bourgeons gustatifs, situées surtout sur la langue et sur le voile du palais. Sur la langue, la majorité de ces bourgeons sont regroupés dans les papilles, les petites granulosités qui donnent à la langue son aspect rugueux (voir la figure 1). Toutefois, les papilles de la langue les plus nombreuses, les papilles filiformes, ne contiennent pas de bourgeons gustatifs : elles sont responsables des sensations tactiles. Parmi celles qui contiennent des bourgeons gustatifs, les papilles fongiformes (en forme de champignon) de la partie antérieure de la langue sont les plus visibles : elles contiennent un ou plusieurs bourgeons et ressemblent à des points rosâtres répartis sur le bord de la langue ; elles ressortent particulièrement bien sur la langue quand on a bu un verre de lait (il dépose un film blanchâtre qui augmente le contraste) ou que l'on a mis un colorant alimentaire sur le bout de la langue. À l'arrière de la langue, disposées en un «V» inversé, une dizaine de papilles de plus grande taille, nommées caliciformes, contiennent également des bourgeons gustatifs (voir la figure 1). Enfin, on trouve aussi des bourgeons gustatifs dans les papilles foliées, en forme de feuille, qui forment de petites tranchées sur les côtés de la région postérieure de la langue.

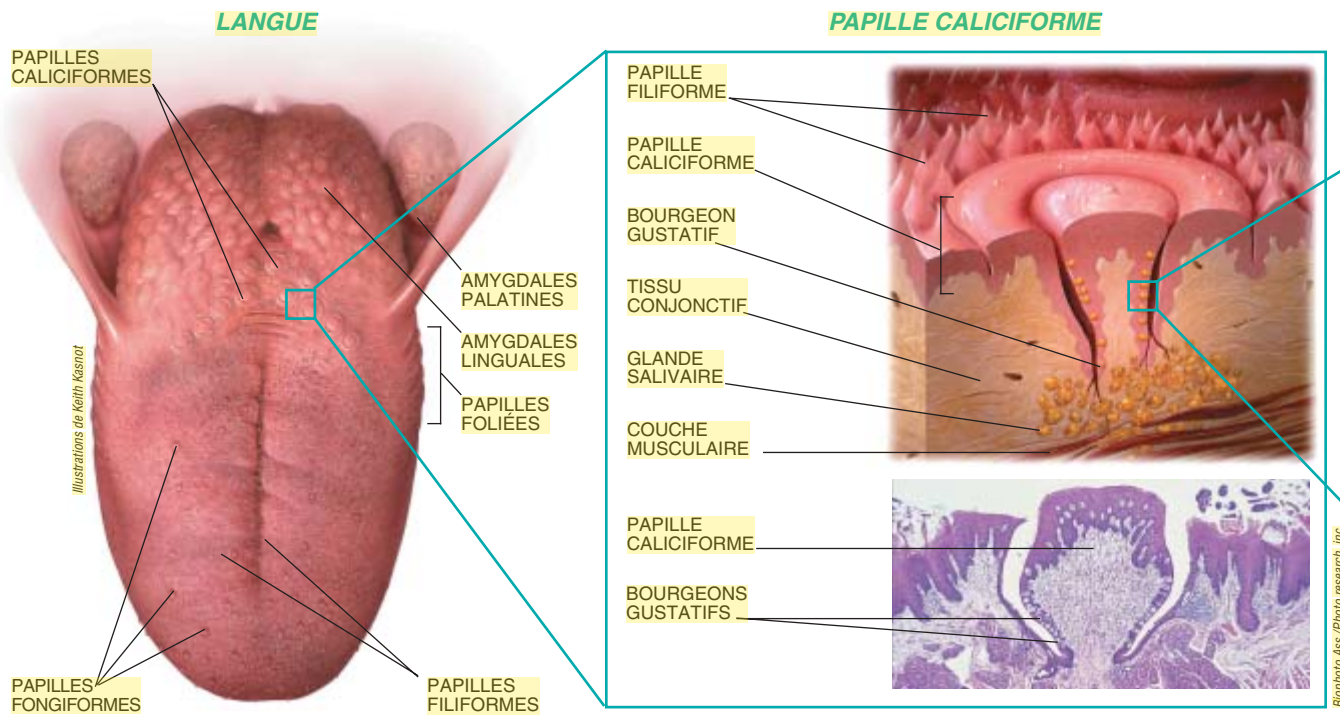
Les bourgeons du goût sont des amas sphériques, en forme d'oignons, qui contiennent entre 50 et 100 cellules gustatives : au sommet de chacune, de

fines projections, nommées microvillosités, font saillie à travers un pore gustatif, une ouverture à la surface du bourgeon du goût (voir la figure 1). Les substances contenues dans la nourriture ingérée (les substances sapides) se dissolvent dans la salive et interagissent alors avec les cellules gustatives, plus précisément avec deux types de protéines de la surface de ces cellules : les premières sont des récepteurs gustatifs, les secondes des pores nommés canaux ioniques.

À l'intérieur des cellules gustatives, ces interactions modifient les concentrations des atomes chargés électriquement, des ions. Comme dans les neurones, les ions ont des concentrations différentes de part et d'autre de la membrane des cellules gustatives. Cette différence de concentration en ions impose une différence de potentiel : la charge interne résultante est négative, tandis que la charge externe est positive. Les substances sapides modifient cet état en augmentant la concentration en ions positifs à l'intérieur des cellules gustatives : la différence de potentiel diminue (voir l'encadré page 40). En raison de cette dépolarisation, les cellules gustatives libèrent des messagers chimiques, des neurotransmetteurs, vers les neurones qui entourent la base des cellules gustatives ; ces neurones captent les neurotransmetteurs, ce qui crée des signaux électriques, propagés, via plusieurs relais, jusqu'au cerveau.

Toutefois, diverses expériences ont montré que les substances chimiques, notamment amères et sucrées, n'ont pas toujours des qualités gustatives spécifiques : les sucres, par exemple, n'ont pas tous un goût... sucré. De plus, le goût sucré est parfois dû à d'autres types de substances, tels le chloroforme ou les deux édulcorants de synthèse, l'aspartame et la saccharine (le premier





1. LA LANGUE HUMAINE (à gauche) est dotée de quatre types de papilles gustatives : les papilles caliciformes, les papilles foliées, les papilles fongiformes et les papilles filiformes. Seules les trois premières portent des bourgeons gustatifs. À l'intérieur d'une papille caliciforme, une

cavité circulaire irriguée par les glandes salivaires (au centre), les bourgeons gustatifs sont en contact avec la cavité buccale par des pores. Les bourgeons gustatifs (à droite) sont composés de cellules gustatives dont les microvillosités affluent par le pore gustatif. Par le biais

Hum, délicieux ! Pouah, immangeable !

L'information sensorielle reçue par les cellules gustatives nous aide à réagir correctement face à la nourriture. Ainsi, le goût sucré des hydrates de carbone stimule l'envie d'en consommer. Les informations gustatives déclenchent aussi des réactions physiologiques adaptées, telle la libération d'insuline, l'hormone qui diminue la quantité de glucose dans le sang. Ces réactions préparent l'organisme à utiliser au mieux les nutriments. «Instinctivement», l'homme ou l'animal qui a un déficit de sodium recherche des aliments riches en sodium. Des études ont également montré que les personnes et les animaux qui ont des carences alimentaires mangent préférentiellement des aliments riches en vitamines et en sels minéraux.

Si l'on doit éviter les carences alimentaires, on doit aussi s'abstenir de consommer des substances dangereuses. Les animaux, et les êtres humains, rejettent souvent les substances au goût acide ou amer, sauf celles dont l'acidité est peu marquée. Les composés toxiques, tels la strychnine et d'autres alcaloïdes végétaux, ont souvent un goût très amer, donc dangereux. Par ailleurs, de nombreuses plantes ont acquis la capacité de produire des substances amères qui, sans être toxiques, repoussent leurs prédateurs animaux dégoûtés. Par ailleurs, les aliments périmés, donc dangereux, ont souvent un goût acide.

Les réactions de plaisir et de dégoût déclenchées par les substances sucrées et amères se manifestent dès la naissance et résulteraient de connexions neuronales avec le tronc cérébral. Les animaux dont on a déconnecté les hémisphères cérébraux expriment pourtant du plaisir et du dégoût lorsqu'on leur donne à manger des substances sucrées ou amères.

Le lien entre saveur et plaisir, ou déplaisir, est à la base de l'apprentissage de l'aversion alimentaire : les animaux et les êtres humains apprennent rapidement à éviter un aliment lorsque son ingestion est associée à des troubles gastro-intestinaux (et la mémoire de la répulsion persiste longtemps).

La perte d'appétit est un effet secondaire fréquent des traitements anticancéreux par radiothérapie ou par chimiothérapie ; elle résulte des troubles gastro-intestinaux dus à ces traitements.

Par ailleurs, ce mécanisme rend difficile la conception d'un poison contre les rats, notamment, car ces animaux associent très facilement de nouveaux agents sapides à leurs conséquences physiologiques.

est un petit peptide, le second est un dérivé du toluène), dont les formules chimiques n'ont rien de commun avec celles des sucres.

Les composés qui ont un goût salé ou acide sont moins variés et sont souvent des ions. De tels composés agissent directement sur les canaux ioniques, tandis que les agents sucrés et amers se lient à des récepteurs de surface qui, via une cascade de réactions biochimiques à l'intérieur des cellules gustatives, déclenchent l'ouverture ou la fermeture de canaux ioniques. En 1992, on a identifié un élément clef de cette cascade, la gustducine, nommée ainsi par analogie avec la transducine, une protéine des récepteurs rétiniens qui participe à la conversion, ou transduction, des signaux lumineux en signaux électriques.

La gustducine et la transducine sont des protéines G (l'activité de ces protéines est commandée par une molécule nommée guanosine triphosphate). Ces deux molécules sont associées à de nombreux types de protéines réceptrices de surface et forment un complexe qui traverse la membrane cellulaire. Lorsqu'une molécule sapide se lie au récepteur de surface d'une cellule gustative, à la façon d'une clef dans une serrure, les sous-unités de la gustducine se dissocient dans la cellule : les réactions qui suivent aboutissent