

Fisiología del gusto

Physiology of taste

Recibido: Noviembre, 2009. Aceptado: Septiembre, 2010.

Hortencia Chávez Oseki*

V. Javier Vega Galina**

Diana Sierra Arango***

Susselis Ramírez Florentino***

Ycenna Hernández Miramontes***

*Profesora Investigadora, FEBUAP. Autora responsable

**Profesor Investigador, FEBUAP

***Alumnos de posgrado, FEBUAP

Laboratorio de Fisiología Facultad de Estomatología, BUAP

Chávez, O.H., Vega, G.V.J., Sierra, A.D., Ramírez, F.S., Hernández, M.Y. Fisiología del gusto Oral Año 11. Núm. 35. 2010. 625-631

Descriptor: gusto, papilas, sabores

Keyword: gusto, buds, flavors

resumen

Los humanos somos capaces de detectar una gran variedad de olores y sabores. Continuamente somos bombardeados por moléculas que se liberan en el medio ambiente y a través de sentidos como el gusto y el olfato, estas moléculas nos proveen de información importante para la disponibilidad de alimento, placer potencial o daño derivado de ellas.

El gusto es un sentido filogenéticamente muy primitivo, que capacita a los organismos superiores para detectar compuestos nutricionalmente importantes como azúcares, sales y aminoácidos así como para evitar sustancias nocivas como ácidos, alcaloides y toxinas que normalmente presentan sabores muy amargos.

Las células receptoras gustativas son células epiteliales modificadas, con forma de huso, agrupadas formando órganos sensoriales llamados botones gustativos, estas células quimiorreceptoras monitorean el medio ambiente de la cavidad oral, convirtiendo sustancias químicas en patrones específicos de actividad neuronal.

abstract

Humans are able to detect a variety of odors and flavors. We are continuously bombarded by molecules that are released into the environment through the senses such as taste and smell, these molecules provide us with important information about the availability of food, potential pleasure or harm resulting from them.

The taste is a very primitive phylogenetically sense, which enables superior organisms to detect nutritionally important compounds like sugars, amino acids and salts as well as to prevent harmful substances like acids, alkaloids and toxins that normally present very bitter flavors.

The receiving taste cells are epithelial cells modified, spindle-shaped, grouped as sensory organs called gustatory buttons, these cells chemically receiving monitor the environment of the oral cavity, turning chemical substances in specific patterns of neuronal activity.

Ubicación de los botones gustativos

En los mamíferos los botones gustativos están ampliamente distribuidos en la superficie dorsal y bordes laterales de la lengua, paladar blando y orofaringe. Los botones gustativos linguales están asociados con estructuras especializadas llamadas papilas. Los botones gustativos extralinguales se distribuyen en la superficie del epitelio bucal. Existen cuatro tipos principales de papilas linguales: filiformes, fungiformes, calciformes y foliadas. Las más numerosas son las filiformes, localizadas sobre el dorso lingual en los tercios anterior y medio, estas no poseen botones gustativos y por lo tanto no contribuyen a la función gustativa; más bien son las encargadas del aspecto aterciopelado de la lengua y están involucradas en la sensación táctil. Las papilas fungiformes están localizadas en los dos tercios anteriores de la lengua, intercaladas entre las papilas filiformes. En el ser humano el número de papilas fungiformes es de 200, y entre 2 y 5 botones gustativos por papila ubicados en la parte superior de estas papilas, están inervadas por la cuerda del tímpano, rama del nervio facial (VII par craneal). Se observan como puntos rojos sobre la superficie de la lengua. Las papilas circunvaladas o también conocidas como calciformes, se ubican en la unión entre la región oral y faríngea de la lengua, formando la V lingual, los botones gustativos se localizan dentro de las invaginaciones de la papila, en el humano existen entre 8 y 12 papilas con un promedio de 250 botones por papila, están inervadas por el nervio glossofaríngeo (IX par craneal). Las papilas foliadas,

ubicadas en la parte posterior de la lengua sobre los bordes laterales, consisten en una serie de pliegues, en el humano existe una sola papila foliada con 6 o 7 invaginaciones sobre cada lado de la lengua y, los botones se encuentran en el epitelio de las invaginaciones, con un promedio de 1280 botones por papila (Bradley, 1995). Están inervadas por el nervio glossofaríngeo (IX par craneal) (figura 1A). Los botones gustativos extralinguales se distribuyen a lo largo en el epitelio del paladar blando y la orofaringe, en el humano, su número es de 420 y 950 respectivamente. Recientemente se reportó la presencia de botones gustativos en la laringe (Sbarbati y cols., 2004) (figura 1B).

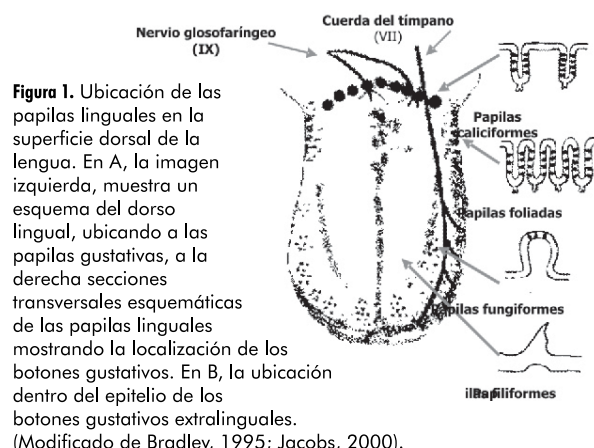


Figura 1. Ubicación de las papilas linguales en la superficie dorsal de la lengua. En A, la imagen izquierda, muestra un esquema del dorso lingual, ubicando a las papilas gustativas, a la derecha secciones transversales esquemáticas de las papilas linguales mostrando la localización de los botones gustativos. En B, la ubicación dentro del epitelio de los botones gustativos extralinguales. (Modificado de Bradley, 1995; Jacobs, 2000).

Estructura de los botones gustativos

Los botones gustativos tienen forma de globo ligeramente alargado, están formados por células epiteliales modificadas que se extienden desde la membrana basal hasta la superficie externa del epitelio, presentan microvellosidades que protruyen a través de una pequeña apertura, el poro gustativo, a la cavidad oral, por debajo de estas microvellosidades, las células gustativas están unidas por complejos de unión estrecha, éstos separan la membrana apical de la basolateral. La ubicación de estas uniones estrechas, forman una barrera que separa el medio ambiente externo de la cavidad oral y el medio interno del botón.

En los mamíferos el número de células que conforman un botón, oscila entre 50 a 100 células epiteliales y el tamaño de estos botones varía entre 50-60 micras de altura y de 30-70 micras de ancho (figura 2). En cada botón gustativo existen cuatro tipos celulares morfológicamente distinguibles: células tipo I: son células angostas y largas que se extienden desde la base del botón hasta el poro gustativo, presentan proyecciones apicales digitiformes, estas células electrodensas (por eso se llaman también células oscuras), se caracterizan por presentar grandes vesículas de centro denso en el citoplasma apical y núcleo alargado e indentado, constituyen aproximadamente el 60% de la población celular total. Las células tipo II: se extienden por encima de la membrana basal y las microvellosidades apicales son más cortas que las de la célula tipo I y no se extienden hasta el poro gustativo, su citoplasma es electrolúcido, se conocen también como células claras, su núcleo es redondo u oval, estas células corresponden a un 30% de la población del botón gustativo. Las células tipo III: morfológicamente, son parecidas a las células tipo II, pero presentan una sola prolongación citoplásmica que se extiende hasta el poro gustativo, presenta numerosas vesículas electrodensas concentradas en su porción basal, son las menos numerosas y se ubican en la región central del botón, la superficie basolateral presenta canales para sodio, potasio y calcio dependientes de voltaje capaces de generar potenciales de acción. Las células tipo IV: son células basales que están en contacto con la membrana basal, y que a diferencia de las células anteriores están confinadas a la superficie basal y se conocen como células basales (Pumplin y cols., 1997; Yee y cols., 2001; Clapp y cols., 2004).

Los axones de las neuronas aferentes gustativas penetran la membrana basal pierden su vaina de mielina y dentro del botón gustativo se ramifican extensamente, innervando a las células gustativas excepto a las basales. Las fibras nerviosas contactan con las que innervan en surcos profundos donde se asocian con gran número de vesículas sinápticas (figura 2). La célula basal es una célula progenitora y se piensa que no está involucrada en la transducción del gusto (Kinnamon y cols, 1988), las células tipo III y más recientemente las células tipo II se consideran células receptoras (Huang y cols 2008).

El número total de fibras que penetran al botón gustativo supera al número de fibras que existen en los nervios del gusto, por lo tanto, existe una gran ramificación, se ha reportado que de 50 fibras que llegan al botón, se

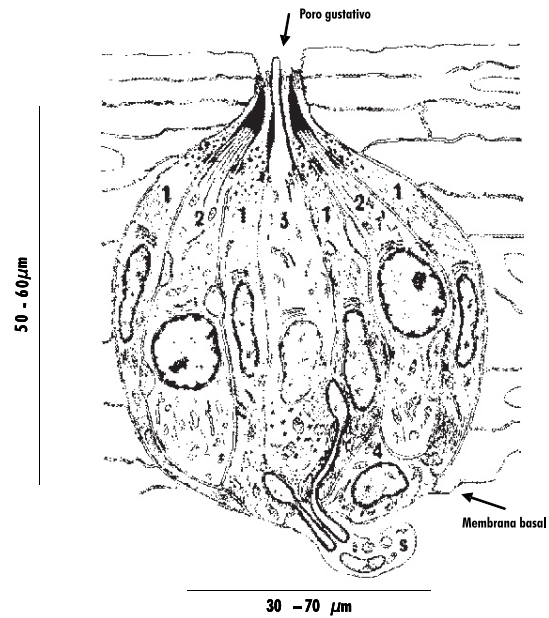


Figura 2

Reconstrucción de una sección sagital de un botón gustativo. Se observa el poro gustativo, el botón está inmerso dentro del epitelio lingual estratificado escamoso queratinizado. La membrana basal separando el epitelio de tejido conectivo, en éste último, se observa una célula de Schwann (S). Los diferentes tipos de células que conforman el botón se indican con números (ver texto).

Modificado de Bradley, 1995.

incrementa a más de 200 dentro de éste (figura 3A). Además una fibra nerviosa del gusto inerva a más de un botón gustativo, existiendo superposición entre los botones gustativos innervados por fibras gustativas diferentes (Mistreta, 1998) figura 3B.

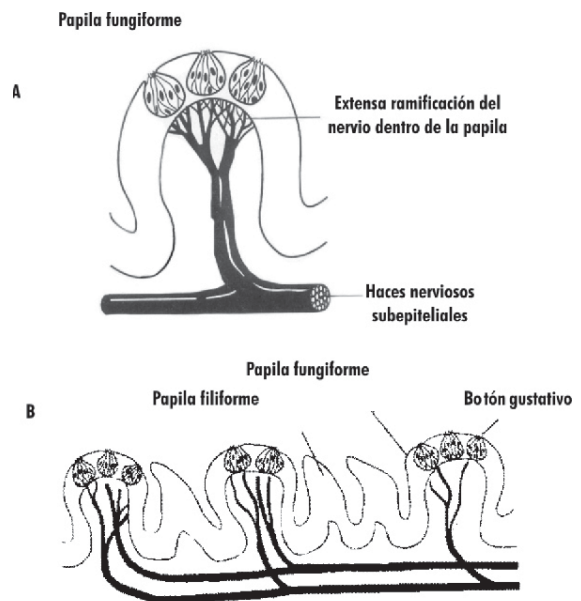


Figura 3

Innervación de papilas fungiformes. En A, múltiple innervación de una papila fungiforme en el centro de la papila. B, distribución de tres axones aferentes gustativos en las papilas con superlapiamiento de campos receptivos. Modificado de Bradley, 1995.

Propiedades dinámicas de los botones gustativos

Las células de los botones gustativos, al igual que las células del epitelio circundante son rápidamente reemplazadas. El recambio de los botones gustativos se ha estudiado a través de técnicas con autorradiografía, las células basales de los botones gustativos son las primeras en marcarse, seguidas por las células tipo I, después las células tipo III y al final las células tipo II, esto sugiere que éstas células son formas transicionales, que pasan por diferentes etapas del ciclo vital de una sola línea celular. Las células basales son reemplazadas a partir de células del estrato germinativo del epitelio circundante y migran hacia el botón, una vez que penetran en el botón gustativo, se van desplazando desde la periferia hacia el centro, este patrón migratorio crea interrogantes sobre el mantenimiento de las conexiones nerviosas, es decir los nervios se conectan y desconectan de las células gustativas conforme van pasando por los diferentes estadios en su ciclo vital, y una terminal nerviosa siempre está conectada a un tipo celular particular, o bien los nervios siguen conectados a sus respectivas células conforme pasan por las diferentes etapas de su ciclo vital, esto no se conoce, sin embargo, hay que considerar que estas propiedades dinámicas de los receptores gustativos tienen implicaciones en la estabilidad de la respuesta de una fibra aferente del gusto, ya que si las fibras se conectan y desconectan durante la migración, la respuesta de una fibra aferente permanece estable, por otro lado, si las fibras nerviosas permanecen unidas a las células gustativas durante toda su vida, la respuesta de la fibra aferente cambiaría con el tiempo (Shimatani y cols, 2003).

Otra propiedad dinámica de los botones gustativos es su capacidad para regenerarse. Experimentos realizados en animales, han demostrado que una vez que se secciona un nervio gustativo, los botones gustativos inervados por él desaparecen, y es hasta que el nervio regenera y alcanza el epitelio que los botones gustativos reaparecen y son solamente los nervios gustativos los que promueven la regeneración de los receptores gustativos, ya que si se suturan los nervios gustativos cortados y se promueve el crecimiento de nervios no gustativos, no hay regeneración de los botones gustativos, sin embargo si se cruza el nervio glosofaríngeo que normalmente inerva a los botones gustativos de la parte posterior de la lengua y la orofaringe hacia la región anterior que es inervada por la cuerda del tímpano, sí se produce la regeneración de los botones gustativos, las características en la respuesta neural ante los estímulos químicos, son idénticas a los registros con la inervación normal. Estos experimentos soportan la hipótesis de que los axones sensoriales que inervan a los receptores gustativos, secretan sustancias tróficas que estimulan a las células del estrato germinativo, para que se diferencien en células gustativas y migren hacia el botón y no hacia células epiteliales estratificadas del epitelio bucal. La vida media de las células de un botón gustativo es de 10 días (Farbman 1980; Hendricks, y cols 2004).

El mito del mapa lingual

Uno de los hechos más inciertos acerca del gusto, es el mapa lingual, éste aparece en casi todos los libros de texto, en él se muestran grandes diferencias regionales de

sensibilidad para detectar los sabores básicos sobre la superficie lingual humana. Este mapa indica que las sustancias dulces son detectadas en la punta de la lengua; las sustancias saladas en las porciones laterales del tercio anterior; las ácidas en los bordes laterales del tercio medio y posterior y las sustancias amargas se detectan básicamente en la parte posterior de la lengua (figura 4).

Figura 4

Mapa lingual clásico, en donde se señalan las diferentes regiones de supuesta máxima sensibilidad de los sabores básicos sobre la superficie lingual humana.
<http://www.sciam.com/print version>



Desde 1961, Kimura y Beidler demostraron que las células gustativas de los botones ubicados en la papilas fungiformes eran capaces de responder a los cuatro sabores considerados en ese momento como básicos: salado, dulce, amargo y ácido. Muchos investigadores del gusto, han demostrado desde entonces que este mapa está equivocado, sin embargo, no se ha purgado de la literatura. En realidad todas las cualidades gustativas se detectan en todas las regiones de la lengua que contienen botones gustativos, con algunas ligeras diferencias en sensibilidad (Kinnamon, S.C., 2000; Scott 2004). Las regiones extralinguales que contienen botones gustativos también contribuyen de manera importante al gusto. Pacientes que reciben por primera vez una prótesis dental total superior, se quejan de que antes de ésta, percibían mejor los sabores, esto se produce si la prótesis cubre a los botones gustativos del paladar blando.

Supercatadores

Algunas personas tienen un número mayor de papilas linguales, se les conoce como supercatadores, ellos se distinguen por tener una densidad mayor de papilas fungiformes (figura 5), y por lo tanto el número de botones gustativos aumentados, y tienen una sensibilidad extrema a las sustancias amargas, les desagradan los vegetales verdes y la comida grasosa. Los supercatadores representan el 25% de la población, y ésta característica se presenta más frecuentemente en mujeres que en hombres (tabla 1).



Figura 5

Diferencias en el número de papilas fungiformes. En el interior de los círculos amarillos se observa la densidad de papilas fungiformes en la punta de la lengua de no catadores, catadores normales y supercatadores.

	% de la población	Densidad de papilas x cm ²
Supercatadores	25	98
Catadores normales	50	73
No catadores	25	54

Tabla 1. Porcentaje de la densidad de papilas fungiformes en la punta de la lengua, determina el que sean supercatadores o no.

Mecanismos receptores

En las microvellosidades de las células receptoras del gusto es donde se lleva a cabo el proceso de transducción sensorial (estímulo químico a eléctrico). La función de los botones gustativos consiste en analizar los constituyentes químicos de los alimentos, que disueltos en la saliva, se ponen en contacto con las células receptoras durante la masticación. Tales sustancias producen cambios eléctricos en las células gustativas, que son transformados en potenciales de acción en las aferentes primarias del gusto que inervan a los botones gustativos, estos potenciales son conducidos a través de vías nerviosas hacia el cerebro, donde evocan la sensación que denominamos gusto (figura 6).

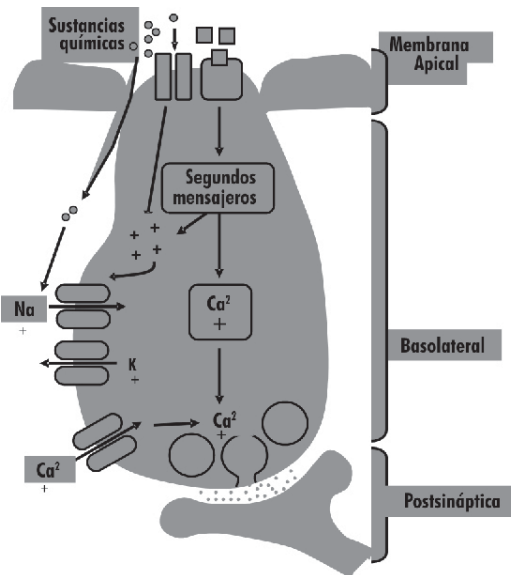


Figura 6

Mecanismo general de la transducción del sabor. Las sustancias químicas disueltas en la saliva, se unen a receptores ubicados en la membrana apical de la célula gustativa, la activación de estos receptores despolariza a la célula directamente o a través de segundos mensajeros, aumentando la concentración de calcio intracelular a través de canales dependientes de voltaje para calcio ubicados en la membrana basolateral o de almacenes intracelulares, produciéndose la liberación del neurotransmisor, éste se une a receptores postsinápticos generando potenciales de acción en la aferente gustativa.

Dentro de las cualidades gustativas básicas, encontramos a los sabores, salado, amargo, dulce, ácido y recientemente se ha descrito al umami, cualidad gustativa que se evoca específicamente por aminoácidos como glutamato y L-arginina y 5' ribonucleótidos.

Mecanismos de transducción mediados por canales iónicos

Sabor salado. Se produce por el cloruro de sodio ($\text{Na} + \text{Cl}^-$). Los iones Na^+ entran a las células receptoras a través de canales de sodio sensibles a amilorida, ubicados en la membrana apical en el poro gustativo. La entrada de Na^+ produce despolarización de la célula gustativa, ésta despolarización abre canales dependientes de voltaje para sodio lo que produce potenciales de acción en la célula gustativa, ésta despolarización en la superficie basolateral, abre canales de calcio dependientes de voltaje para calcio, situados en la cercanía de las vesículas sinápticas, el aumento en el calcio intracelular, libera el neurotransmisor que se une a receptores ubicados en las neuronas aferentes gustativas (figura 7).

Sabor ácido. En el sabor ácido se conocen varios mecanismos, los protones (H^+) de las sustancias ácidas, bloquean a los canales de potasio ubicados en la membrana apical de la célula receptora del gusto. El bloqueo de estos canales causa despolarización. También existen canales a través de los cuales pasan protones, uno de ellos se bloquea con amilorida y el otro no, la entrada de protones produce despolarización de la célula gustativa, ésta despolarización abre canales dependientes de voltaje para sodio lo que produce potenciales de acción en la célula gustativa, ésta despolarización en la superficie basolateral, abre canales de calcio dependientes de voltaje para calcio, situados en la cercanía de las vesículas sinápticas, el aumento en el calcio intracelular, libera el neurotransmisor que se une a receptores ubicados en las neuronas aferentes gustativas (figura 7).

Sabor amargo. El mecanismo asociado específicamente a la transducción de agentes gustativos amargos, involucra a canales iónicos algunos cationes divalentes, la quinina, y el bloqueador clásico de canales de potasio el tetraetilamonio (TEA), actúan también a través del bloqueo directo de los canales de potasio apicales, despolarizando a la célula receptora (figura 7).

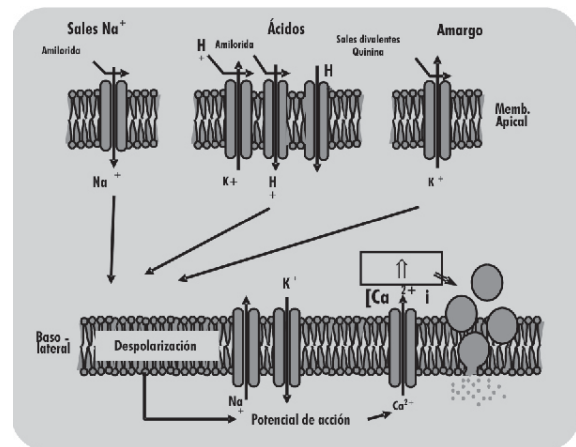


Figura 7

Mecanismos de transducción mediado por canales iónicos. Los sabores salados, mediados por el sodio, el sabor ácido mediado por protones y el sabor amargo activado entre otros por sales divalentes y quinina, activan a canales ubicados en la membrana apical. Ver texto.

Mecanismos de transducción mediados por receptores acoplados a proteínas G (GPCRs)

Los investigadores Charles Zuker, Ken Mueller, Jayaram Chandrashekar y Wei Guo del Instituto Médico Howard Hughes (HHMI) en la Universidad de California, en San Diego, y sus colegas Nick Ryba, Elliot Adler y Mark Hoon del Instituto Nacional de Investigación Dental y Craneofacial (NIDCR, por sus siglas en inglés), de Bethesda, Maryland, han trabajado intensamente en la identificación de los receptores gustativos.

Sabor dulce y amargo

En 1999, un equipo conducido por Zuker y Ryba informó sobre el descubrimiento de dos genes, T1R1 y T1R2, que tenían la mayoría de las características esperadas de genes receptores del gusto. Los genes se asemejaban a otros genes receptores sensoriales conocidos y eran expresados en los lugares apropiados dentro de las células receptoras del gusto, en la lengua y en el paladar (Hoon y cols, 1999). Pero sólo dos receptores eran demasiado poco para manejar el enorme número de productos químicos que producen las sustancias dulces y amargas. Más aún, T1R1 y T1R2 generalmente no fueron encontrados en los mismos lugares que la gusducina, una proteína G de acoplamiento que activa a la fosfolipasa C (PLC β 2), que es crítica en el envío de la señal amarga desde los botones gustativos hasta el cerebro. Eso significaba que faltaba la familia de los receptores del gusto que se acoplaban con la gusducina, posteriormente identificaron una secuencia que parecía ser la del receptor, y demostraron que pertenecía a una familia de unos 80 genes, a los que llamaron T2Rs. Al igual que T1R1 y T1R2, los genes T2R eran expresados selectivamente en las células receptoras del gusto (Chandrashekar y cols, 2000). La expresión de esta nueva familia, se encuentra en que cada célula que expresa a uno de estos receptores es una célula que expresa gusducina.

Hasta ese momento todo indicaba que los T2Rs eran los receptores del gusto amargo, pero los investigadores todavía no tenían una prueba definitiva. Necesitaban demostrar que cuando introducían un compuesto amargo, el compuesto se une al receptor y desencadena la actividad de las células receptoras. Eso es difícil de lograr en un sistema viviente, así que los investigadores diseñaron células de cultivo de laboratorio para "informar" la actividad, cuando se desencadena correctamente. Demostraron que tres de los receptores -dos de ratón y uno humano- emitían señales, específicamente, en respuesta al sabor amargo.

El descubrimiento del gen candidato para el receptor del sabor dulce, llamado T1R3, fue publicado en el 2001 por dos grupos de investigación al mismo tiempo, Linda Buck y sus colegas de la Facultad de Medicina de Harvard; y Robert Margolskee y sus colegas de la Facultad de Medicina Monte Sinaí de la Universidad de Nueva York (Montmayeur, y cols., 2001; Max y cols, 2001). Los estudios de Buck y sus colegas revelaron que el gen T1R3, estaba relacionado con genes similares previamente identificados, como T1R1 y T1R2 (Montmayeur, y cols, 2001), todos presentan un gran lazo extracelular que sobresale de la membrana celular. (Figura 8). Los receptores juntos, reconocen azúcares naturales como sucrosa y glucosa y edulcorantes como sacarina y acesulfame cuando se

expresan en sistemas heterólogos (Nelson y cols, 2001), además, ratones knockout T1R2 + T1R3 (manipulados genéticamente y no expresan estos receptores), son incapaces de reconocer azúcares naturales y artificiales (figura 8).

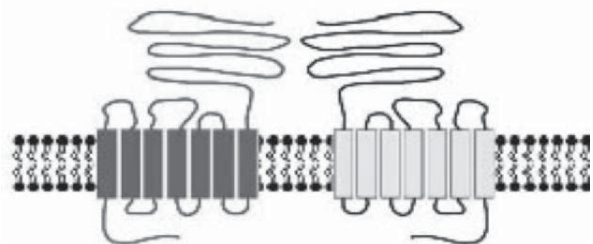
Sabor umami

El gusto del glutamato monosódico (GMS), es lo que se identificó como gusto umami. Desde 1908, Kikunae Ikeda, identificó por primera vez al umami a partir de sopa de algas, aislando la molécula que origina este tipo de sabor y demostrando que era glutamato monosódico; al igual que la sal y la pimienta, el GMS es, en la actualidad, una de las sustancias saborizantes más usadas en el mundo. Frecuentemente los occidentales describen al umami como sabor a caldo o sabor a carne; sin embargo, el glutamato es uno de los componentes principales en la mayor parte de los alimentos que contienen proteínas naturales, tales como la carne, el pescado, la leche, los quesos añejados y algunos vegetales como los tomates y el maíz y, en menor proporción, la cebolla y las zanahorias. El glutamato monosódico añadido a muchas comidas, aumenta el sabor de éstas, y se usa ampliamente en la industria alimenticia, y como tal, se encuentra en cereales, sopas enlatadas y de sobre, y es un componente importante de la salsa de soya.

Por algunos años, se propuso al receptor de glutamato metabotrópico (taste mGluR4), como el receptor umami, (Chaudhari, y cols, 1996; Lindemann y cols, 2002), sin embargo los ratones knockout que carecen de mGluR4 son capaces de seguir detectando al glutamato.

El descubrimiento de que el receptor heteromérico formado por T1R1+T1R3 reconoce a los L-aminoácidos incluido el glutamato, cuando se expresan en sistemas heterólogos (Nelson y cols., 2002; Li y cols, 2002), y que los ratones que carecen de receptores T1R1 o T1R3, tienen incapacidad para detectar el glutamato u otros aminoácidos (Zhao y cols, 2003). Una pequeña respuesta al GMS en estos ratones, permitió proponer sensores de umami adicionales (Damak y cols, 2003), sin embargo esta respuesta se eliminó al administrar bloqueadores de sodio, lo cual sugiere que la respuesta residual es por el sodio presente en el GMS más que por el glutamato (Zhao y cols, 2003). Lo que indica que el heterómero T1R1+ T1R3 permitió es el receptor umami (Zhao y cols, 2003; Scott y cols, 2004). (Figura 8.)

A . T1R2 + T1R3 dulce



B. T1R1 + T1R3 aminoácidos

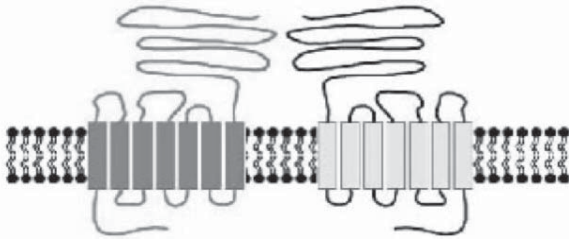


Figura 8

Receptores para los sabores dulce y aminoácidos. Los receptores T1R acoplados a proteínas G, presentan un extremo amino terminal extracelular muy largo. En A, la asociación del receptor T1R2+T1R3, identifica azúcares naturales y artificiales. En B el heterómero T1R1+T1R3 identifica L-aminoácidos como el glutamato. (Modificado de Scott, 2004).

La identificación de los receptores gustativos T1Rs que reconocen azúcares y aminoácidos, los receptores T2Rs que reconocen sustancias amargas y ambas familias de receptores están acopladas a proteínas G probablemente Gq, que está acoplada a la fosfolipasa C β 2 (PLC β 2), lo que lleva a la formación de diacilglicerol (DAG) e inositol trifosfato (IP3), éste último induce la liberación de calcio de almacenes intracelulares, últimamente se demostró que el aumento en el calcio intracelular activa a un canal para sodio dependiente de calcio llamado TRPM5 (Transitory Potencial Receptor M5), que se identifica como un receptor para sodio dependiente de la activación de proteína Gq, la entrada de sodio a través de éste canal, despolariza a la célula lo que activa a canales para calcio.

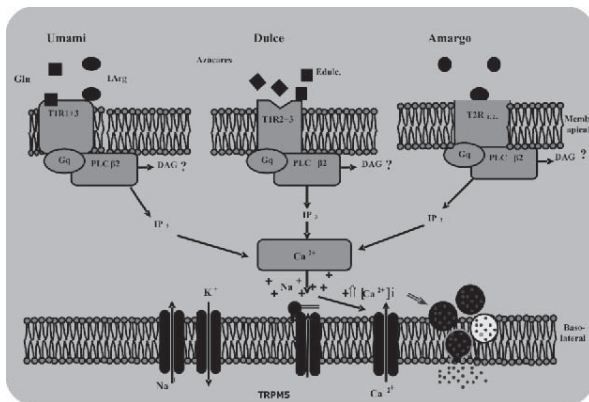


Figura 9

Mecanismos de transducción mediados por proteínas G. Los receptores para dulce, amargo y umami, están acoplados a proteínas Gq, que activa a la PLC β 2, la formación de DAG e IP3, éste último induce la liberación de calcio de almacenes intracelulares, éste aumento activa a TRPM5 a través del cual fluye sodio, ésta despolarización activa a canales de calcio dependientes de voltaje, produciendo la liberación del neurotransmisor.

En la tabla 2, se muestran umbrales humanos de detección para los diferentes sabores.

Gusto	Sustancia	Umbral de detección
Salado	NaCl	0.01M
Ácido	HCl	0.0009M
Amargo	quinina	0.000008M
Dulce	sucrosa	0.01M
Umami	glutamato	0.0007M

Tabla 2. Umbrales de detección humano de diferentes sustancias que evocan los cinco sabores básicos.

Vías centrales del gusto

La información del gusto es transmitida desde los botones gustativos a las fibras aferentes primarias del gusto. Los botones gustativos de los dos tercios anteriores de la lengua (papilas fungiformes), están inervados por neuronas sensitivas del ganglio geniculado, cuyas ramas periféricas viajan con la cuerda del tímpano, una rama del nervio facial (VII par craneal). Los botones gustativos del tercio posterior de la lengua están inervados por neuronas sensitivas del ganglio petroso, cuyas ramas periféricas viajan con la rama lingual del nervio glossofaríngeo (IX par craneal). Los botones gustativos del paladar, están inervados por la rama petrosa superficial mayor del VII par craneal. Los botones gustativos de la epiglotis y el esófago, lo están por la rama laríngea superior del nervio vago (X par craneal). Algunos de estos nervios transportan también vías aferentes somatosensitivas que inervan las regiones de la lengua alrededor de los botones gustativos (figura 10).

Las fibras sensitivas que reciben aferencias procedentes de las células gustativas y que viajan con los pares craneales VII, IX y X penetran en el haz solitario del bulbo raquídeo, donde establecen sinapsis con una columna de células situadas en el área gustativa de la parte rostral y lateral del núcleo del haz solitario en el tallo cerebral. Las neuronas del área gustativa, se proyectan al tálamo, donde terminan en la región parvocelular del núcleo medial posterior ventral. Allí las neuronas que forman parte de la vía gustativa se agrupan separadas de las neuronas de los demás modalidades sensitivas procedentes de la lengua. Las neuronas de la región parvocelular del tálamo que reciben las aferencias gustativas, se proyectan sobre neuronas situadas en el límite entre la ínsula anterior y el opérculo frontal de la corteza cerebral (figura 10).

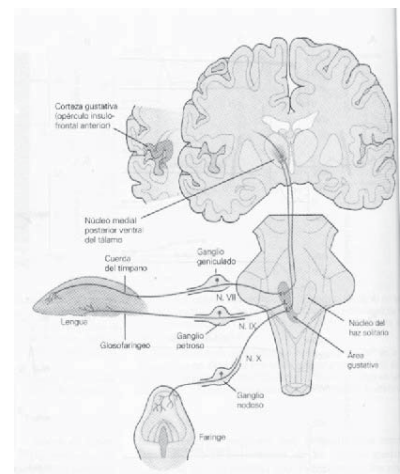


Figura 10.

La información del gusto es transmitida de los botones gustativos a las fibras aferentes primarias del gusto, estas hacen relevo en el tallo cerebral en el núcleo del tracto solitario, al tálamo y corteza cerebral.

Bibliografía

- Hendricks, S.J., Brunjes, P.C., Hill, D.L. (2004). Taste bud cell dynamics during normal and sodium-restricted development. *J Comp Neurol.* 472:173-82.
- Farbman, A.I. (1980). Renewal of taste bud cells in circumvallate papillae. *Cell Tissue Kinet* 13: 349-357.
- Pumplin, D.W., Yu, C., Smith, D.V. (1997). Light and dark cells of rat vallate taste buds are morphologically distinct cell types. *J. Comp. Neurol* 378: 389-410.
- Yee, C.L., Yang, R., Bottger, B., Finger, T.E., Kinnamon, J.C. (2001). Type III cells of rat taste buds: immunohistochemistry and ultrastructural studies of neurons-specific enolase, protein gene product 9.5 and serotonin. *J Comp Neurol* 440: 97-108.
- Sbarbati, A., Merigo, F., Benati, D., Tizzano, M., Bernardi, P., Crescimanno, C., Osculati, F. (2004). Identification and characterization of a specific sensory epithelium in the rat larynx. *J Comp Neurol.* 475:188-201.
- Clapp, T.R., Yang, R., Stoick, C.L., Kinnamon, S.C., Kinnamon, J.C. (2004). Morphologic characterization of rat taste receptor cells that express components of the phospholipase C signaling pathway. *J Comp Neurol.* 468:311-21.
- Kinnamon, S.C., Sherman, T.A., Roper, S.D. (1988). Ultrastructure of mouse callate taste buds III patterns of synaptic connectivity. *J. Comp. Neurol.* 270: 1-10.
- Mistretta, C.M. (1998). The role of innervation in induction and differentiation of taste organs: introduction and background. *Ann N Y Acad Sci.* 855:1-13.
- Shimatani, Y., Nikles, S.A., Najafi, K., Bradley, R.M. (2003). Long-term recordings from afferent taste fibers. *Physiol Behav.* 80:309-15.
- Kimura, K., Beidler, L.M. (1961). Microelectrode study of taste receptors of rat and hamster. *J. Cell. Comp. Physiol.* 58:131-140.
- Kinnamon, S.C. (2000). A Plethora of taste receptors. *Neuron* 25: 507-510.
- Scott, K. (2004). The sweet and the bitter of mammalian taste. *Curr. Opin Neurobiol.* 14: 423-427.
- Chaudhari, N., Roper, S.D. (1998). Molecular and physiological evidence for glutamate (umami) taste transduction via a G protein-coupled receptor. *Ann NY Acad Sci.* 855:398-406.
- Kim, U.K., Breslin, P.A., Reed, D., Drayna, D. (2004). Genetics of human taste perception. *J Dent Res.* 83:448-53.
- Nelson, G., Chandrashekar, J., Hoon, M.A., Feng, L., Zhao, G., Ryba, N.J., Zuker, C.S. (2002). An amino-acid taste receptor. *Nature.* 416:199-202.
- He, W., Yasumatsu, K., Varadarajan, V., Yamada, A., Lem, J., Ninomiya, Y., Margolskee, R.F., Damak, S. (2004). Umami taste responses are mediated by alpha-transducin and alpha-gustducin. *J Neurosci.* 24:7674-80.
- Zhao, G.Q., Zhang, Y., Hoon, M.A., Chandrashekar, J., Erlenbach, I., Ryba, N.J., Zuker, C.S. (2003). The receptors for mammalian sweet and umami taste. *Cell.* 115:255-66.
- Hoon, M.A., Adler, E., Lindemeier, J., Battery, J.F., Ryba, N.J., Zuker, C.S. (1999). Putative mammalian taste receptors: a class of taste-specific GPCRs with distinct topographic selectivity. *Cell.* 96: 541-551.
- Chandrashekar, J., Mueller, K.L., Hoon, M.A., Adler, E., Feng, L., Guo, W., Zuker, C.S., Ryba, N.J. (2000). T2Rs function as bitter taste receptors. *Cell.* 100: 703-711.
- Max, M., Shanker, Y.G., Huang, L., Rong, M., Liu, Z., Campagne, F., Weinstein, H., Damak, S., Margolskee, R.F. (2001). Tas1R3 encoding a new candidate taste receptor, is allelic to the sweet. *Nat. Genet.* 28: 58-63.
- Montmayeur, J.P., Liberless, S.D., Matsunami, H., Buck, I.B. (2001). A candidate taste receptor gene near a sweet taste locus. *Nat. Neurosci.* 4: 492-498.
- 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.
- Huang, Y.A., Murayama, Y., Stimac, R., Roper, S.D. (2008). Presynaptic type III cells in mouse taste buds sense sour (acid) taste. *J. Phys.* 586: 2903-2912.
- Zhang, Z., Zhao, Z., Margolskee, R., Liman, E. (2007). The transduction channel TRPM5 is gated by intracellular calcium in taste cells. *J. Neurosci.* 27: 5777-5786.