

IV. CAVIDAD ORAL, FARINGE, ESÓFAGO

Capítulo 69

FISIOLOGÍA DEL GUSTO

José Manuel Morales Puebla, Eva maría Mingo Sánchez,
Manuel Ángel caro García

Hospital Virgen de la Salud. Toledo

INTRODUCCIÓN

La sensación gustativa se produce por el estímulo de receptores específicos que están distribuidos por la cavidad oral. Para que se produzca dicho estímulo es preciso que las sustancias químicas entren en contacto físico con el receptor. En el humano existen dos sentidos químicos, el gusto y el olfato, íntimamente relacionados.

El gusto de los alimentos y la interpretación de los distintos matices de los sabores se ven influenciados de manera directa por la percepción olfativa; los movimientos del bolo alimenticio en la boca hacen que se estimulen receptores de distintas regiones de la lengua y junto con los movimientos deglutorios se genera un flujo aéreo retronasal que aporta información olfativa complementaria. También existen receptores específicos que aportan sensibilidad somatoestésica (térmica, táctil, cinestésica, propioceptiva así como sensibilidad trigeminal química) que contribuyen en la sensibilidad gustativa. Por lo tanto podría hablarse de un sistema plurisensorial en el que se integran las sensaciones gustativas, olfativas y somatoestésicas. Todas estas informaciones se interpretan de manera inconsciente como una sola imagen sensorial debido a su presencia simultánea cuando el alimento se encuentra en la boca. Además existe una convergencia funcional de las vías nerviosas de estas variantes sensoriales.

La importancia del gusto radica en el hecho de que permita al individuo seleccionar el alimento según sus deseos y a menudo según las necesidades metabólicas de los tejidos en cuanto a determinadas sustancias nutritivas.

RECEPTORES GUSTATIVOS

Los receptores gustativos están distribuidos en distintas áreas en la lengua, aunque también existen zonas extralinguales en las que podemos encontrar sensibilidad gustativa como la epiglotis, el paladar y paredes de la faringe entre otras.

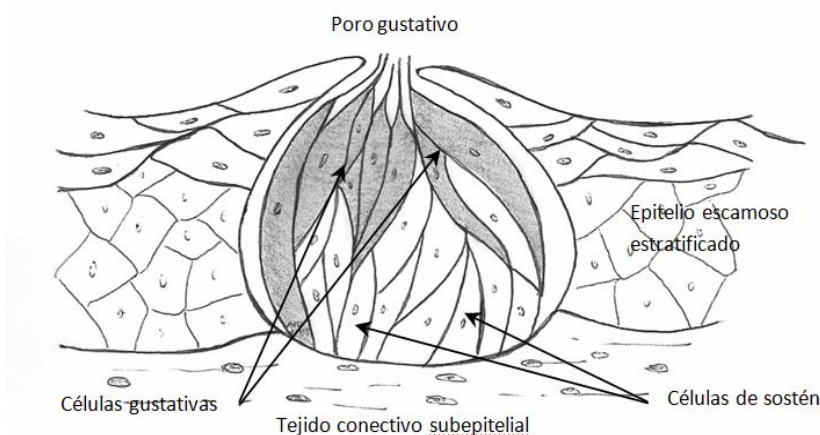


Fig 1. Botón gustativo

La unidad funcional del sentido del gusto es el botón gustativo (**Fig 1**). En el adulto se encuentran en un número aproximado de 5.000, incrustados en el tejido estratificado, ausentes en la zona central del dorso lingual. En el niño son más numerosos y con una distribución más amplia, ocupando el dorso de la lengua, paladar y mucosa yugal. Cada botón está constituido por células de soporte y células gustativas, las células de soporte forman las paredes de un habitáculo con una abertura circular o poro gustativo, la cavidad está ocupada por varios receptores gustativos junto con un relleno de células de sostén. A través del poro gustativo, las sustancias disueltas en la saliva entran en contacto con las células receptoras. En su estructura ultramicroscópica se aprecian cuatro tipos de células, las tipo I que son delgadas y densas con una función de soporte, las tipo II son claras y finas con pequeñas vellosidades en su extremo apical y las tipo III similares a las anteriores en forma y densidad pero con vesículas sinápticas en el área central, unas con contenido de acetilcolina y otras que almacenan catecolaminas. Las células tipo II y III son las encargadas de la transmisión sensorial, aunque serían las tipo III las que realmente establecen sinapsis con las fibras nerviosas. Las células tipo IV son consideradas como células progenitoras; también se piensa que actúan como “interneuronas” en la transmisión del impulso sensorial, aunque sus funciones, al igual que las de las células tipo I, aun no se conocen bien. Cada célula gustativa está innervada por fibrillas, por su extremo basal, provenientes de un plexo nervioso subepitelial. Los principales neurotransmisores de esta unión son la serotonina, el glutamato y acetilcolina.

En la lengua los botones gustativos se agrupan formando papilas de distintos tipos: filiformes, fungiformes, foliadas y caliciformes.

Las **papilas caliciformes** son las de mayor tamaño y las más especializadas, se localizan en la parte posterior de la lengua, formando la V lingual, en un número variable de 7 a 12. El número de botones gustativos depende de la edad presentando alrededor de 270 en el recién nacido y descendiendo aproximadamente al centenar en individuos mayores de 75 años. Dichos botones se localizan en las criptas o surcos que forman las papilas, principalmente en su cara interna.

Las **papilas foliadas** se organizan en pliegues paralelos dispuestos verticalmente en los bordes laterales de la lengua, por delante del pilar amigdalino anterior. También varían con la edad siendo rudimentarias en el adulto mientras en el recién nacido y en el niño son evidentes.

Las **papilas fungiformes** se distribuyen fundamentalmente en la punta y los bordes laterales de la lengua. Constan de 3 a 12 botones gustativos que se abren en la cima de dichas papilas.

Las **papilas filiformes** son formaciones cónicas que cubren aproximadamente los dos tercios anteriores del dorso de la lengua y generalmente no contienen botones gustativos.

A diferencia del receptor olfativo, las células gustativas no son de origen nervioso, son de origen epitelial, por lo que están sometidas a un continuo proceso de recambio celular de unos diez días de duración. El nervio gustativo las mantiene vivas gracias a factores tróficos transportados por el axón, pero las responsables en último término de la especificidad de la respuesta a los distintos estímulos son dichas células.

SENSACIONES PRINCIPALES DEL GUSTO

La identidad de las sustancias químicas específicas que estimulan los distintos receptores gustativos no está completamente establecida. Se han identificado al menos 13 posibles receptores distintos en las células gustativas (receptores de sodio, de potasio, de cloruro, de adenosina, de inosina, de sabor dulce, de sabor amargo, de glutamato y de hidrogeniones). Estos receptores se han agrupado, de un modo práctico en cuatro categorías generales, denominadas sensaciones primarias del gusto: agrio, salado, dulce y amargo.

Del mismo modo en que los colores que percibimos son combinación de los tres colores primarios (rojo, amarillo y azul), se supone que la gran cantidad de sabores distintos que podemos percibir sería, dicho de una manera simplista, combinación de los cuatro sabores primarios. Aunque ya se ha referido que la interrelación con el olfato es decisiva para la interpretación final de todos los sabores y sus matices.

Tradicionalmente se establecía una distribución topográfica de los sabores en la lengua. La punta es más sensible al dulce, los bordes laterales lo son al salado y al ácido (en su mitad anterior y posterior respectivamente), mientras que el sabor amargo se detecta, principalmente, en el tercio posterior de la lengua. La zona central del dorso de la lengua presenta poca sensibilidad gustativa.

Los estudios realizados con microelectrodos en los botones gustativos demuestran que cada botón suele responder a uno sólo de los cuatro sabores primarios cuando la concentración de la sustancia es baja mientras que ese mismo botón es capaz de estimularse con dos, tres o incluso los cuatro sabores primarios si la concentración de la sustancia es lo suficientemente alta. Se hablaría, por tanto, de sensibilidades preferenciales en distintas áreas de la lengua; el estímulo se percibe en todas partes pero con una variación cuantitativa de dicha sensibilidad.

La estimulación de los botones gustativos se produce por despolarización de las membranas de sus células. La aplicación de una sustancia estimulante provoca una pérdida del potencial de membrana, es decir, la célula gustativa se despolariza. La disminución del potencial de membrana es aproximadamente proporcional al logaritmo de la concentración de la sustancia estimulante. Esta variación del potencial de la célula gustativa es lo que se conoce como potencial receptor para el gusto. El mecanismo que desencadena el potencial receptor está

mediado por la unión de las sustancias estimulantes con receptores proteicos de membrana que a su vez abren canales iónicos que permiten la despolarización de la célula.

El **sabor salado** se debe a sales inoizadas. Aunque los aniones también contribuyen, los principales responsables del sabor salado son los cationes de dichas sales. Los principales canales implicados son los canales de sodio (Na^+) no voltaje dependiente. También existen canales catiónicos inespecíficos que puede atravesar el sodio. La mayor concentración extracelular de sodio permitiría la entrada del mismo a través de estos canales provocando así la despolarización de la membrana celular. Se ha demostrado que la aplicación de amiloride (bloqueante de los canales de sodio) en la superficie lingual disminuye la actividad nerviosa registrada ante la aplicación de un estímulo salado.

El **sabor agrio** está producido por ácidos. La intensidad de la sensación gustativa depende de la concentración de hidrogeniones (H^+). Cuanto más fuerte sea el ácido mayor es la sensación. Los canales responsables de esta respuesta son canales de potasio voltaje dependientes. El estímulo que producen los hidrogeniones bloquea estos canales con la consiguiente despolarización celular por acúmulo de cargas positivas en su interior.

El **sabor dulce** está producido en la mayoría de las ocasiones por compuestos orgánicos: azúcares, glicoles, alcoholes, aminas, ésteres y aldehídos entre otros. La transducción de estas señales está mediada por receptores-canales ligados a proteínas G y a la vía del AMPc (adenosín monofosfato cíclico) que tendrá como resultado final la modificación del grado de apertura de canales de potasio con la consiguiente acumulación de cargas positivas intracelulares y la despolarización de la membrana. Otra vía de transducción es la del IP3 (inositol trifosfato) que mediante la movilización de los depósitos intracelulares de calcio induce la liberación del neurotransmisor en la hendidura sináptica con el consiguiente potencial de acción. El IP3, mediante la producción de DAG (diacilglicerol) también puede modificar los canales de potasio.

El **sabor amargo**, al igual que el dulce, está producido casi en su totalidad por sustancias orgánicas en vez de agentes químicos. Se piensa que son dos los tipos de sustancias que producen fundamentalmente este sabor, los alcaloides y las sustancias orgánicas de cadena larga que contienen nitrógeno. Se piensa que los receptores implicados en la traducción del estímulo son similares a los del sabor dulce, aunque también se ha sugerido que en la percepción del sabor amargo pueden intervenir canales iónicos y protónicos. El conocimiento acerca de los mecanismos de producción de los sabores dulce y amargo aun no está muy desarrollado pero se sabe que una sustancia puede cambiar su sabor de dulce a salado con pequeños cambios en la estructura química.

Cualquiera que sea la vía de estimulación celular el resultado final es la acumulación de calcio en la hendidura sináptica. Esto provoca la exocitosis del neurotransmisor en la membrana presináptica, lo que dará lugar a la producción del potencial de acción neuronal. El calcio procede de los depósitos intracelulares del retículo endoplásmico o de la reentrada que se produce por los canales de calcio de la membrana basal. Estos canales son voltajes dependientes y se abren por la despolarización de la membrana, dependiente de la modulación de los canales de potasio que en ella se encuentran.

En la primera aplicación del estímulo gustativo, la velocidad de descarga de las fibras nerviosas es máxima durante unas décimas de segundo, en los segundos siguientes regresa poco a poco a un nivel más bajo hasta alcanzar el nivel estacionario. Esto permite la transmisión de una potente señal inmediata y una señal permanente más débil que dura mientras el botón gustativo se encuentra expuesto a la sustancia estimulante.

Las sensaciones gustativas se adaptan con rapidez; aproximadamente tras un minuto de estimulación continua esta adaptación es casi completa. Se sabe por estudios electrofisiológicos que la adaptación de los botones gustativos representa aproximadamente la mitad del total. A diferencia de otros sistemas sensoriales en los que la adaptación se produce a nivel del receptor, en el caso del gusto se cree que se produce a nivel central; aunque el lugar exacto y el mecanismo de producción se desconocen todavía.

VÍAS NERVIOSAS Y CENTROS GUSTATIVOS

La sensibilidad gustativa de la lengua es vehiculizada por tres pares craneales distintos (VII, IX y X). Los botones gustativos de los dos tercios anteriores de la lengua están inervados por el nervio cuerda del tímpano, rama del **facial**. El nervio facial también recoge la sensibilidad gustativa del paladar blando a través de otra de sus ramas, el nervio petroso superficial mayor. El **glossofaríngeo** recoge la sensibilidad del tercio posterior de la lengua y de la rinofaringe, a través de su rama lingual y ramos faríngeos respectivamente. Por último, los botones gustativos de la epiglotis, los repliegues aritenopiglóticos y el esófago están inervados por el nervio laríngeo superior, rama del **neumogástrico** (**Fig. 2**).

El nervio **trigémino** recoge la información relativa al tacto, la temperatura y la presión en toda la mucosa bucal. No contiene fibras relacionadas con los botones gustativos pero como ya se ha referido la interpretación global del gusto de los alimentos se ve influida por estos aspectos.



Fig. 2. Vías nerviosas gustativas. V: nervio trigémino, VII: nervio facial (área azul), IX: glossofaríngeo (área verde), X: neumogástrico (área roja).

Las aferencias gustativas llegan a los ganglios geniculado, petroso inferior y plexiforme y posteriormente siguen su camino hacia el tronco encefálico para hacer sinapsis en el tracto solitario del bulbo raquídeo. Desde aquí parten ramas nerviosas hacia el hipotálamo lateral, la amígdala y el tálamo. A nivel talámico se establecen relaciones cruzadas con el núcleo gustativo contralateral y convergencia con otras aferencias linguales y olfativas del córtex piriforme. Desde el tálamo se mandan neuronas de tercer orden hasta la corteza parietal. Las fibras somatoestésicas poseen proyecciones mayoritariamente contralaterales, mientras que las proyecciones gustativas son ipsilaterales.

Estudios realizados con resonancia magnética funcional han establecido como principales áreas corticales gustativas el lóbulo de la ínsula, el opérculo frontal adyacente, el opérculo rolándico (o base de las circunvoluciones pre y poscentrales) y la zona opercular de la circunvolución temporal superior.

En el trayecto ascendente hacia el córtex se establecen múltiples conexiones con neuronas de los núcleos motores que condicionan la conducta alimenticia a través de la formación reticular. La presencia de estas conexiones permite la existencia de circuitos neuronales en el tronco del encéfalo que al activarse desencadenan respuestas evocadas por la información gustativa tales como movimientos linguales, secreción de saliva o secreción de insulina.

PREFERENCIA GUSTATIVA Y CONTROL DE LA DIETA

Por preferencia gustativa se entiende la elección de ciertos alimentos frente a otros para controlar el tipo de dieta ingerida. Las preferencias gustativas cambian con frecuencia en función de las necesidades del organismo respecto de determinadas sustancias.

Se han llevado a cabo experimentos en animales que demuestran su capacidad para la elección del alimento en función de sus necesidades. Se ha demostrado que animales suprarrenalectomizados tienen preferencia por el agua rica en cloruro sódico, animales a los que se ha inyectado gran cantidad de insulina eligen automáticamente alimentos ricos en azúcares, etc. En la naturaleza también se observan fenómenos similares. Es conocida la preferencia de ciertos animales por lugares con alta concentración de depósitos de sal.

Aunque en ocasiones los receptores gustativos lleguen a hacerse sensibles a los nutrientes requeridos, se piensa que el mecanismo de la preferencia gustativa se encuentra a nivel central. La experiencia previa de sabores agradables o desagradables desempeña un papel muy importante en la determinación de las preferencias gustativas. Una indigestión tras la ingesta de un determinado alimento puede provocar una preferencia gustativa negativa o aversión hacia dicho alimento. En el desarrollo de esta conducta aversiva tienen especial implicación las interconexiones existentes con el complejo amigdalario, considerado como una estructura multisensorial implicada en los procesos generales de memorización y condicionamiento.

El sabor amargo nos hace rechazar la comida. Esto tiene una función protectora ya que muchas toxinas mortales son alcaloides que producen un sabor amargo muy intenso. De hecho el umbral para el sabor amargo, $0,000008\text{ M}$ para la quinina, es mucho menor que para otras sustancias ($0,0009\text{ M}$ para el ácido clorhídrico, $0,01\text{ M}$ para el cloruro sódico y $0,01\text{ M}$ para la sacarosa).

Discriminación en la intensidad:

La capacidad para distinguir diferencias en la intensidad del gusto está muy poco desarrollada, ya que el estímulo debe incrementarse en al menos un 30 % para que se reconozca como un nivel distinto.

Contrastes:

La aplicación de diferentes tipos de gustos sobre la superficie de la lengua conlleva alteración en la percepción.

Si las aplicaciones se realizan de forma sucesiva, la sensación de dulce se incrementa si va precedida de una salada o amarga. Así mismo ocurre si un estímulo amargo es precedido por uno dulce. Es una forma de inducción temporal.

Si se aplican de forma simultánea, un estímulo salado en un borde de la lengua incrementa la sensación dulce de una aplicación simultánea en el borde opuesto, es una inducción espacial que aparece de forma similar con estímulos salado y ácido, pero no con el amargo.

Supresión selectiva:

Algunas drogas pueden bloquear de forma selectiva algunas sensaciones gustativas, por ejemplo el ácido Gymnemico (extracto de hojas de *Gymnema sylvestre*) elimina la sensación dulce y disminuye la amarga mientras que mantiene sin alterar la salada y la ácida. Los anestésicos locales suprimen todas las sensaciones gustativas y la sensibilidad en el orden siguiente, dolor, amargo, dulce, salado, ácido y tacto.

BIBLIOGRAFÍA

1. McNab Jones, R.F. Physiology of taste. En: Diseases of the Ear, Nose and Throat. Scott – Brown's. London: Butterworth & Co; 1979. Tomo I, p. 334 – 341.
2. Miller IJ, Reedy JR, Reedy FE. Quantification of fungiform papillae and taste pores in living human subjects. Chem Senses 1990; 15: 281-294.
3. Miller IJ, Reedy JR, Reedy FE. Variations in human taste bud density and taste intensity perception. Physiol Behav 1990; 47: 1213-1219.
4. Olfato y gusto. En: J.B. West. Bases fisiológicas de la práctica médica. Buenos Aires: Panamericana; 1993. p. 1197-1211.
5. Kinnamon SC, Margolskee RF. Mechanisms of taste transduction. Curr Opin Neurobiol 1996; 6: 506-513.
6. Los sentidos químicos: gusto y olfato. En: A.C. Guyton, J.E. Hall. Tratado de Fisiología Médica. Madrid: McGraw-Hill-Interamericana; 1996. p. 733-740.
7. Faurion A, Cerf B, LeBihan D, Pillias AM. FRMI study of taste cortical areas in humans. Ann NY Acad Sci 1998; 5: 107-121.
8. Zaragoza Contreras L. Fisiopatología del gusto. En: C. Suárez Nieto. Tratado de Otorrinolaringología y Cirugía de Cabeza y Cuello. Madrid: Proyectos Médicos; 1999. p. 1649-1660.
9. Faurion A. Physiologie de la gustation. En: Encyclopédie Médico-Chirurgicale. Paris. Elsevier. 20-490-C-10, 2000.
10. Suzuki T. Cellular mechanisms in taste buds. Bull Tokyo Dent Coll. 2007 Nov;48(4):151-61.
11. Lemon CH, Katz DB. The neural processing of taste. BMC Neurosci. 2007 Sep 18;8 Suppl 3:S5.
12. Ramos Da Conceicao Neta ER, Johanningsmeier SD, McFeeters RF. The chemistry and physiology of sour taste. A review. J Food Sci. 2007 Mar;72(2):R33-8.
13. Roper SD. Signal transduction and information processing in mammalian taste buds. Pflugers Arch. 2007 Aug;454(5):759-76. Epub 2007 Apr 28.
14. El-Sohemy A, Stewart L, Khataan N, Fontaine-Bisson B, Kwong P, Ozsungur S, Cornelis MC. Nutrigenomics of taste - impact on food preferences and food production. Forum Nutr. 2007;60:176-82.
15. Temussi P. The sweet taste receptor: a single receptor with multiple sites and modes of interaction. Adv Food Nutr Res. 2007;53:199-239.