

El sentido del gusto

¿Cómo identifica la lengua las sensaciones de dulce, salado, ácido y amargo? La ciencia está descubriendo las interpretaciones que realiza el cerebro de esas señales, traducidas en los distintos gustos

David V. Smith y Robert F. Margolskee

¿Qué sensaciones se experimentan al morder una pegajosa barra de chocolate y caramelo? Es blanda, dulce, cremosa. Al cerrar la boca para tragar, el aroma levemente amargo del chocolate asciende por los conductos nasales. El sentido del olfato, es cosa archisabida, interviene también en la percepción del sabor; lo puede atestiguar cualquiera que haya sufrido un resfriado.

El sabor es una compleja amalgama de la información sensitiva proporcionada por el gusto, el olfato y la sensación táctil que se tiene de la comida cuando se mastica, característica esta que los estudiosos suelen denominar "sensación bucal". La palabra gusto se aplica, en sentido estricto, sólo a las sensaciones que provienen de las células especializadas de la boca, a pesar de que el vulgo emplea indistintamente gusto y sabor. En general, los científicos acotan la percepción humana del gusto a cuatro modalidades: salado, dulce, ácido y amargo. Pero algunos han sugerido la posible existencia de otras categorías. Es el caso del *umami*, variedad gustativa que induce el glutamato, uno de los veinte aminoácidos que forman las proteínas de la carne, del pescado y de las legumbres. El glutamato se utiliza también como potenciador del sabor en el aditivo glutamato monosódico.

Se ha avanzado bastante en la dilucidación del funcionamiento del sentido del gusto. A lo largo de los últimos años, uno de los autores (Margolskee) y otros neurobiólogos han identificado proteínas determinantes para que las células gustativas detecten sustancias dulces y amargas, amén de descubrir que existen proteínas similares implicadas en el sentido de la vista. Otros, entre ellos el grupo dirigido por Smith,

coautor del artículo, han observado que las neuronas del cerebro responden a más de un tipo de señal gustativa, de la misma forma que las neuronas que intervienen en el procesamiento de los estímulos visuales originados en la retina pueden reaccionar ante más de un color. Se está haciendo la luz en el mecanismo de operación de uno de los sentidos menos comprendidos.

Los detectores del gusto

Las células del gusto se encuentran en el interior de unas estructuras especializadas. Los botones gustativos, así se llaman éstas, se alojan sobre todo en la lengua y en el paladar blando. En su mayoría, los botones gustativos de la lengua se hallan, a su vez, dentro de las papilas gustativas, prominencias pequeñas de la lengua que le confieren su aspecto aterciopelado y que se clasifican según su morfología. Las papilas fungiformes, que residen en la parte anterior de la lengua, contienen uno o varios botones gustativos. Son fáciles de identificar, sobre todo después de tomar un vaso de leche o poner una gota de colorante en la punta de la lengua. De mayor tamaño son las papilas caliciformes, que, en número aproximado de doce, están en la parte posterior de la lengua, distribuidas en forma de "V" invertida. Las papilas foliadas crean pequeños surcos en los bordes laterales de la parte posterior de la lengua. Las papilas más numerosas son las filiformes, que, sin embargo, carecen de botones gustativos y están implicadas en la sensación táctil bucal.

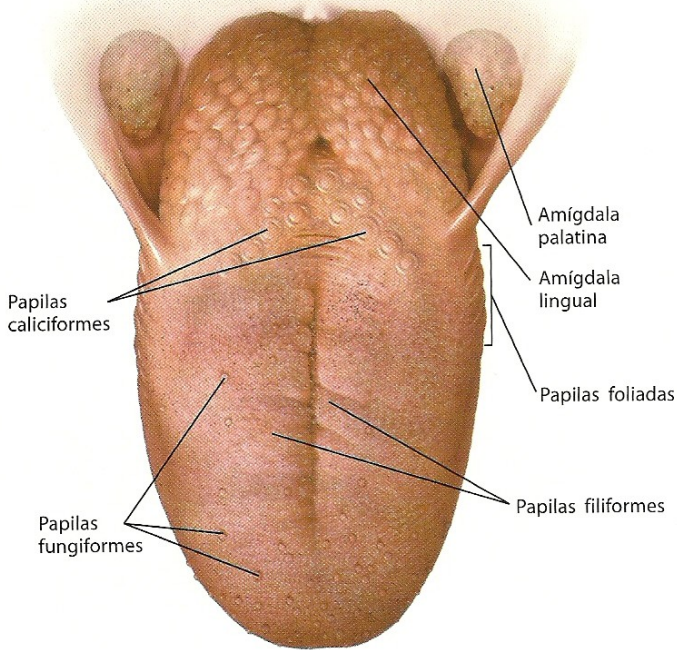
Los botones gustativos son estructuras en forma de bulbo con una apertura en su extremo superior, o poro gustativo. Entre cincuenta y cien por botón, las células gustativas presentan unas proyecciones digitiformes, las microve-

llosidades, que sobresalen del poro gustativo. Las sustancias químicas de la comida se disuelven en la saliva y entran en contacto con las células gustativas a través del poro gustativo. Allí interactúan con receptores del gusto (proteínas de la superficie de las células) y con proteínas poriformes, los canales iónicos. Estas interacciones desencadenan cambios eléctricos en las células gustativas, que estimulan la emisión de señales químicas, actividad que se traduce en impulsos enviados al cerebro.

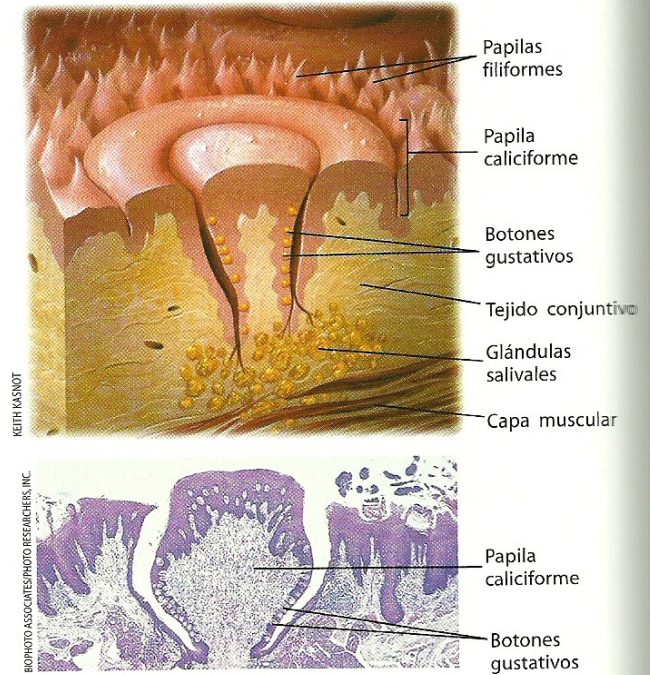
El origen de dichas señales yace en la concentración de átomos dotados de carga eléctrica, o iones. Al igual que las neuronas, las células gustativas presentan en su interior y una carga neta positiva en su exterior. Las sustancias químicas de la comida modifican esta situación a través de distintos mecanismos que incrementan la concentración de iones positivos en las células gustativas. El resultado es la supresión de la diferencia de cargas entre el exterior y el interior celular. A esa despolarización se debe el que las células gustativas liberen al exterior neurotransmisores, moléculas que desencadenan en las neuronas en contacto con las células gustativas la transmisión de mensajes eléctricos.

Los estudios realizados en humanos y animales demuestran el carácter variable de la correlación entre las características químicas de las sustancias y la modalidad gustativa asociada, especialmente en el caso de los compuestos amargos o dulces. Muchos carbohidratos son dulces, pero no todos. Además, existe una multiplicidad de tipos de productos químicos que pueden provocar la misma sensación: el cloroformo y los edulcorantes artificiales como el aspartamo o la sacarina suelen conside-

LENGUA



PAPILA CALICIFORME



1. ANATOMÍA DEL GUSTO. Distinguimos en la lengua hasta cuatro tipos de estructuras prominentes denominadas papilas gustativas. En el centro, a la izquierda, se pueden observar la estructura de una papila caliciforme y detalles de los

botones gustativos humanos. Únicamente en las papilas caliciformes, foliadas o fungiformes hay botones gustativos. Durante la masticación, las sustancias químicas de la comida entran en los poros de los botones gustativos donde in-

rarse dulces, a pesar de que su estructura química no tenga nada en común con la del azúcar. Por contra, los compuestos que provocan gustos salados o ácidos, menos variables, suelen ser iones.

Los productos químicos asociados a los gustos salado y ácido actúan directamente sobre los canales iónicos. En cambio, los responsables del sabor dulce y amargo se unen a ciertos receptores de la superficie celular que desencadenan una cascada de señales en el interior de las células, cuyo resultado final se manifiesta en la apertura y el cierre de los canales iónicos. En 1992, Susan K. McLaughlin y Peter J. McKinnon, colaboradores de Margolskee, identificaron con éste uno de los miembros clave de la cascada. Lo llamaron gustoducina, dada su similitud molecular con la transducina, una proteína de las células retinianas que ayuda a transformar o transducir la señal luminosa que alcanza la retina en un impulso eléctrico constitutivo de la visión.

La gustoducina y la transducina son proteínas G, que se encuentran unidas a la parte interna de distintos tipos de receptores de superficie. (Se le impuso el nombre de proteína G en razón del trifosfato de guanosina, o GTP, que regu-

la su actividad.) Cuando una molécula gustativa genuina se une a una célula gustativa receptora, con la especificidad de una llave en su cerradura, las subunidades de la gustoducina se separan y catalizan una serie de reacciones bioquímicas que desembocan en la apertura o cierre de canales iónicos. De esta manera, el interior de la célula presenta una carga más positiva.

En 1996 Margolskee y dos más de su equipo, Gwendolyn T. Wong y Kimberley S. Gannon, utilizaron ratones modificados genéticamente por ellos mismos a los que faltaba una de las tres subunidades de la gustoducina. Pretendían demostrar el papel crucial de la proteína G en la identificación del gusto asociado a componentes amargos y dulces. A diferencia de los ratones normales, los ratones modificados no preferían los alimentos dulces, ni evitaban los amargos. No bebían con avidez el agua muy endulzada e ingerían soluciones con componentes muy amargos como si de agua corriente se tratara. Los investigadores observaron también, en los ratones que carecían de la gustoducina, una menor actividad eléctrica en los nervios implicados en respuesta a sustancias dulces y amargas.

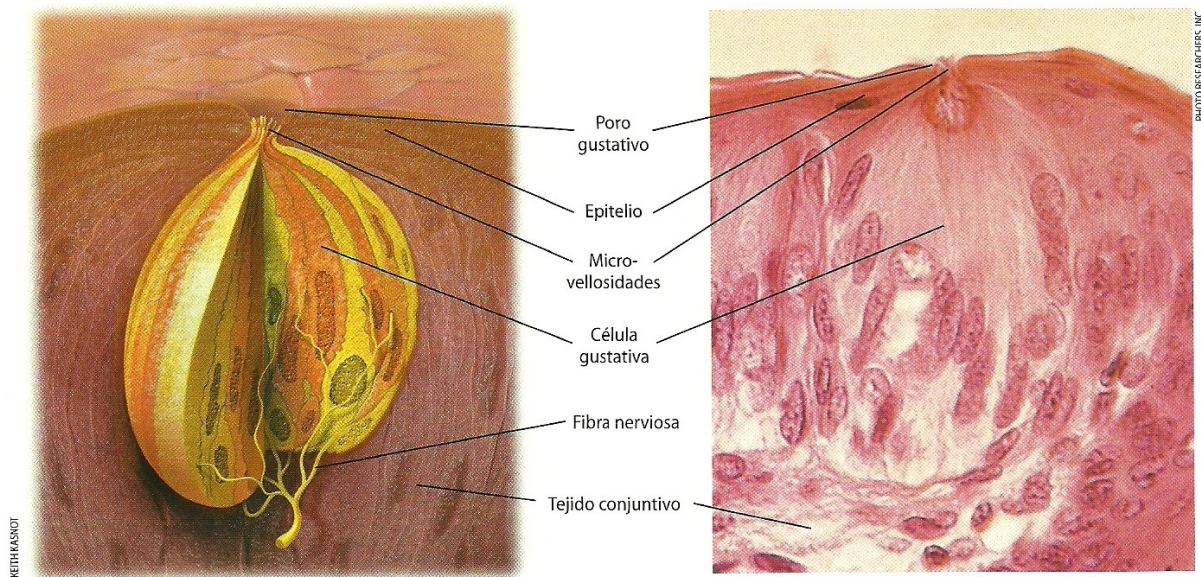
La actividad ante la presencia de productos salados y ácidos se mantenía en la forma habitual.

Dos grupos, liderado uno conjuntamente por Charles S. Zuker, del Instituto Howard Hughes de Medicina en la Universidad de California en San Diego, y por Nicholas J. Ryba, del Instituto Nacional de Investigación Dental y Craneofacial, y el otro por Linda B. Buck, de la facultad de medicina de la Universidad de Harvard, identificaron hace cinco años en ratones y humanos los verdaderos receptores vinculados al sabor amargo y que activan la gustoducina. Ambos equipos descubrieron que los receptores T2R/TRB pertenecían a la familia de unos receptores semejantes integrada quizá por entre 40 y 80 miembros.

El grupo de Zuker y Ryba insertó los genes que codifican dos de los receptores gustativos de estos ratones, el mT2R5 y el mT2R8, en células de cultivo y descubrió que las células modificadas se activaban en presencia de dos compuestos amargos.

Los investigadores hallaron que, en determinadas cepas de ratones, una versión del gen *mT2R5* tendía a transmitirse conjuntamente con la capacidad de percibir el gusto amargo propio

BOTON GUSTATIVO



RETHASNOT

PHOTO RESEARCHERS, INC

teraccionan, en la superficie de unas células gustativas especializadas, con ciertas moléculas de las microvellosidades, procesos digitiformes que se proyectan hacia el exterior. La interacción desencadena una serie de cambios electroquí-

micos en las células gustativas que se traduce en la transmisión de unas señales; éstas terminan por alcanzar el cerebro. Tales impulsos, junto a la información recogida por el olfato y aún otras sensaciones táctiles, generan los sabores.

del antibiótico cicloheximida, un indicio más de que los genes de los receptores T2R eran responsables de la identificación de las sustancias amargas. Se buscaron luego los receptores que reconocen sustancias dulces.

Se estudió, además, el receptor responsable de un gusto que los japoneses llaman *umami*, de difícil traducción, tal vez carnoso o sustancioso. En 1998 Nirupa Chaudhari y Stephen D. Roper, de la Universidad de Miami, aislaron un tejido de rata un receptor que se une al glutamato y postularon que era el responsable de la modalidad del gusto *umami*.

Algunos investigadores observaban con escepticismo que el *umami* fuera el quinto sabor básico, tan significativo como el dulce, el salado, el ácido y el amargo. Pese a que el sabor del glutamato pueda ser una sensación única, sólo los japoneses tienen una palabra para designarlo. Por fin, en 2003, el grupo de Zuker identificó los receptores responsables del gusto dulce y del *umami*.

Pero el sentido del gusto es mucho más complejo que unos simples receptores para los cinco sabores básicos y las interacciones químicas que generan en las células gustativas. A pesar de nuestra tendencia a identificar la información

del gusto en términos de modalidades (*umami*, salado, ácido, dulce y amargo), el sistema gustativo también interpreta otros atributos derivados de los estímulos químicos. Un sabor intenso puede ser placentero, desagradable o neutro. Las neuronas de la vía del gusto registran estos atributos de forma simultánea, a la manera en que el sistema visual representa la figura, el brillo, el color y el movimiento. Con harta frecuencia, las neuronas del gusto responden también a estímulos táctiles y térmicos.

Sentido del gusto y cerebro

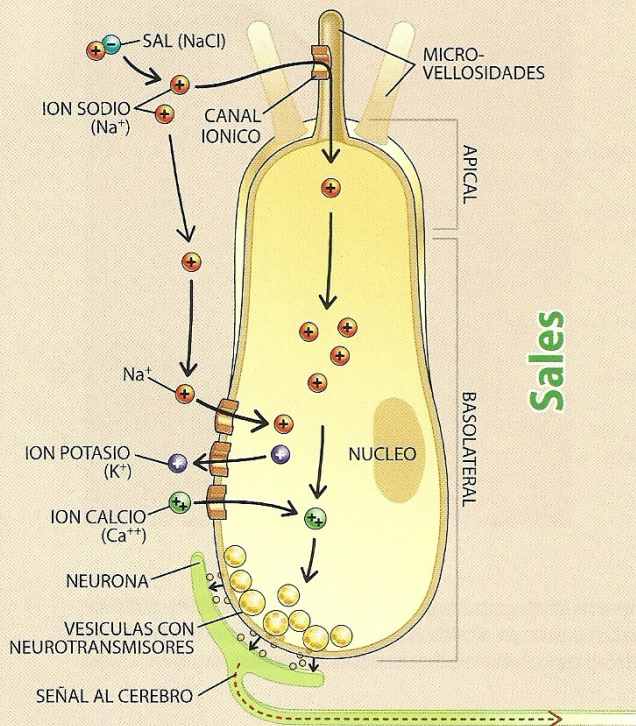
Durante mucho tiempo fue objeto de debate si las neuronas estaban programadas de suerte tal que cada una de ellas reaccionara frente a una única sustancia, como la sal o el azúcar —identificando así una sola variedad gustativa—, o si se requería la actividad de cada neurona para la percepción de más de una variedad gustativa. Son muchos los estudios, como los realizados por uno de los autores (Smith), que demuestran que las neuronas gustativas periféricas y las centrales responden de una manera característica ante más de un tipo de estímulo. Si bien cada neurona responde de un modo más intenso

ante una sustancia determinada, en general suelen observarse respuestas ante estímulos relacionados con variedades gustativas distintas.

¿Cómo puede entonces interpretar el cerebro las distintas modalidades gustativas, si cada neurona responde a varios estímulos de sabores diferentes? Muchos investigadores están convencidos de que la diferenciación sólo es posible a partir de los diversos patrones de actividad de un nutrido conjunto de neuronas.

Este planteamiento conduce a los investigadores del sentido del gusto a recuperar una teoría antigua. Los primeros estudios electrofisiológicos de neuronas sensoriales gustativas realizados a principios de los años cuarenta del siglo xx por Carl Pfaffmann, de la Universidad Brown, demostraron que las neuronas periféricas no respondían específicamente ante estímulos relacionados con una sola modalidad del gusto, sino que recogían todo un espectro de sensaciones gustativas. Pfaffmann sugirió que la modalidad del gusto podría estar representada por el modelo de actividad entre las neuronas gustativas, habida cuenta de la ambigüedad de la actividad de cada célula. A lo largo de los años setenta y ochenta, se fueron acumulando

CELULA GUSTATIVA

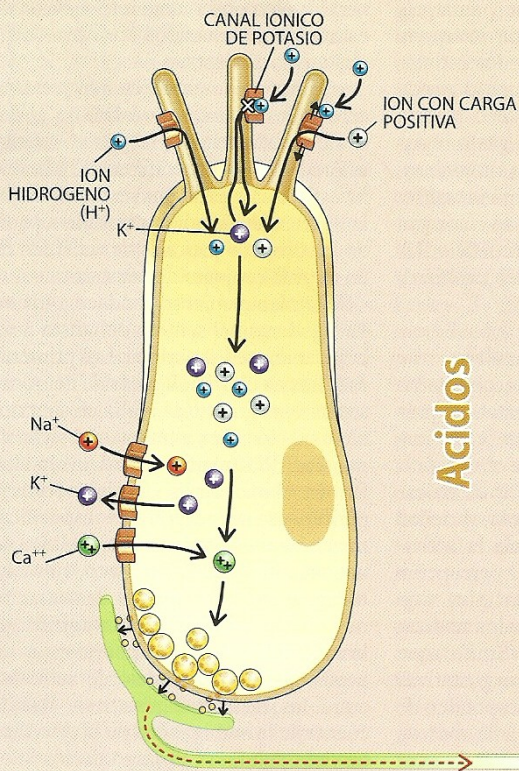


Sales

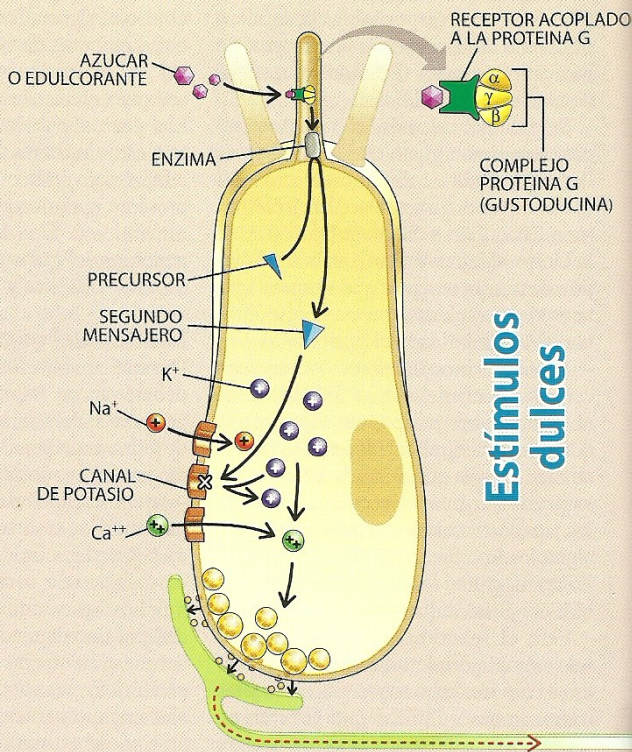
LOS ESTIMULOS INTERPRETADOS POR EL CEREBRO como modalidades básicas del gusto (salado, ácido, dulce, amargo y, posiblemente, *umami*) desencadenan una serie de reacciones químicas en las células gustativas de los botones gustativos. Las cinco vías bioquímicas asociadas a cada modalidad se muestran por separado y en distintas células gustativas para mayor claridad de exposición. En realidad, las células gustativas no están programadas, diríase afinadas, para un único tipo de estímulo gustativo.

LAS SALES, como el cloruro sódico (NaCl), activan a las células gustativas cuando los iones de sodio (Na^+) atraviesan los canales iónicos y penetran en las microvellosidades situadas en la superficie apical de la célula. Los iones de sodio pueden también entrar a través de los canales situados en la superficie basolateral de la célula. La acumulación de estos iones provoca un cambio electroquímico, una despolarización, que resulta en la entrada de iones de calcio (Ca^{++}) en la célula. El calcio, a su vez, incita a la célula a liberar neurotransmisores, mensajeros químicos almacenados en vesículas. Las neuronas reciben el mensaje y transmiten la señal al cerebro. Las células gustativas vuelven a su estado previo, se repolarizan, mediante una serie de reacciones; entre ellas, la apertura de canales iónicos de potasio para facilitar la salida de los iones de potasio (K^+).

LOS ACIDOS ofrecen tal sabor porque generan iones de hidrógeno (H^+) en disolución. Estos iones actúan de tres maneras en la célula gustativa: entran directamente en la célula gustativa, bloquean los canales de potasio (K^+) de las microvellosidades y se unen a los canales de las microvellosidades produciendo su apertura para permitir la entrada de otros iones con carga positiva. La acumulación de cargas positivas despolariza la célula y desencadena la liberación de neurotransmisores.



Acidos



Estímulos dulces

do datos que indicaban que cada neurona hallaba máxima sintonía con una modalidad gustativa. Se pensó entonces que la actividad observada en un determinado tipo de células se asociaba con una modalidad gustativa dada, una hipótesis que se conocería como la de la serie etiquetada. De acuerdo con tal hipótesis, la actividad de las neuronas que se excitaran de forma preferente ante la presencia de azúcar se asociaría a sensación de dulce, la actividad de las que respondieran preferentemente a los ácidos indicaría ácido, etcétera.

En 1983 Smith y sus colaboradores Richard L. Van Buskirk, Joseph B. Travers y Stephen L. Bieber demostraron que las mismas células que otros ha-

bían interpretado como series etiquetadas eran responsables de las similitudes y diferencias en el patrón de actividad de las neuronas gustativas. De esta forma, las mismas neuronas eran responsables de la representación de la modalidad del gusto, con independencia de que se consideraran células etiquetadas o elemento diferenciador de un patrón entre neuronas. Los investigadores demostraron que la distinción neuronal entre estímulos de diferentes modalidades dependía de la activación simultánea de los distintos tipos de células, lo mismo que la visión del color dependía de la comparación de la actividad entre las células fotorreceptoras del ojo. Estas y otras consideraciones nos han

conducido a apoyar la idea de que los patrones de actividad son clave para codificar la información del gusto.

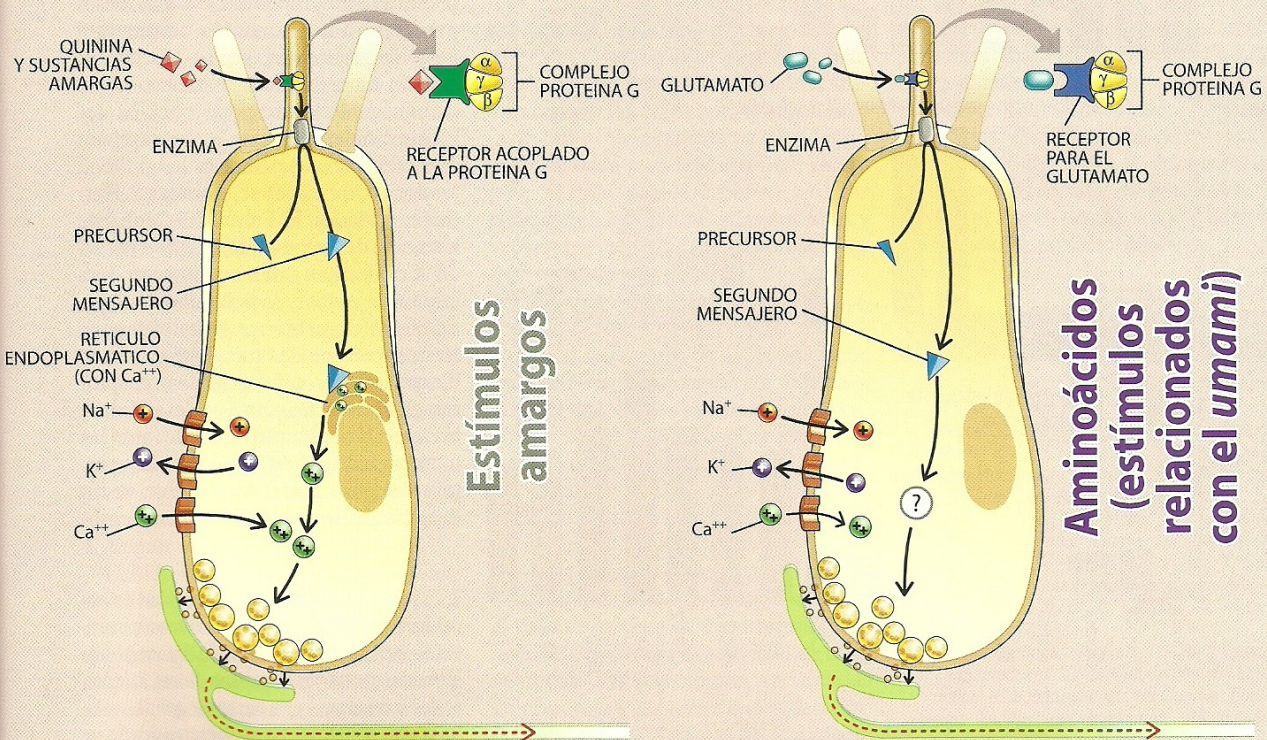
Sabemos ahora que los productos que tienen un gusto parecido provocan modelos de actividad similares entre los grupos de neuronas del sistema. Aún más, podemos comparar estos patrones y realizar análisis estadístico multivariante para extraer las similitudes de esos patrones. Se han abordado tales comparaciones gráficas de los estímulos gustativos a partir de la respuesta neuronal en hámsters y ratas y se ha observado su enorme parecido con gráficos similares obtenidos en experimentos realizados en el área del comportamiento. A partir de estos estudios, se han infe-

LOS ESTIMULOS DULCES, como el azúcar o los edulcorantes sintéticos, no entran en las células gustativas, pero desencadenan cambios en el interior de las mismas. Se unen a unos receptores, situados en la superficie de la célula gustativa, que están conectados a proteínas G. Cuando esto sucede, las subunidades (α , β y γ) de la proteína G se escinden en dos subunidades funcionales α y $\beta\gamma$ que activan una enzima próxima. Seguidamente, la enzima convierte a ciertas moléculas precursoras del interior de la célula en lo que se conoce como segundos mensajeros que, de forma indirecta, cierran los canales de potasio.

LOS ESTIMULOS AMARGOS, como la quinina, también actúan a través de los receptores de acoplamiento de la proteína G y de

segundos mensajeros. En este caso, sin embargo, los mensajeros secundarios instan la liberación de iones de calcio del retículo endoplasmático. La acumulación de calcio resultante en la célula conduce a la despolarización y subsiguiente liberación de neurotransmisores.

LOS AMINOACIDOS, como el glutamato, responsable de la variedad gustativa conocida como *umami*, se unen a los receptores de acoplamiento de la proteína G y activan a los segundos mensajeros. No se conocen aún con certeza las reacciones en cuya virtud los segundos mensajeros conducen a la liberación de los paquetes de neurotransmisores.



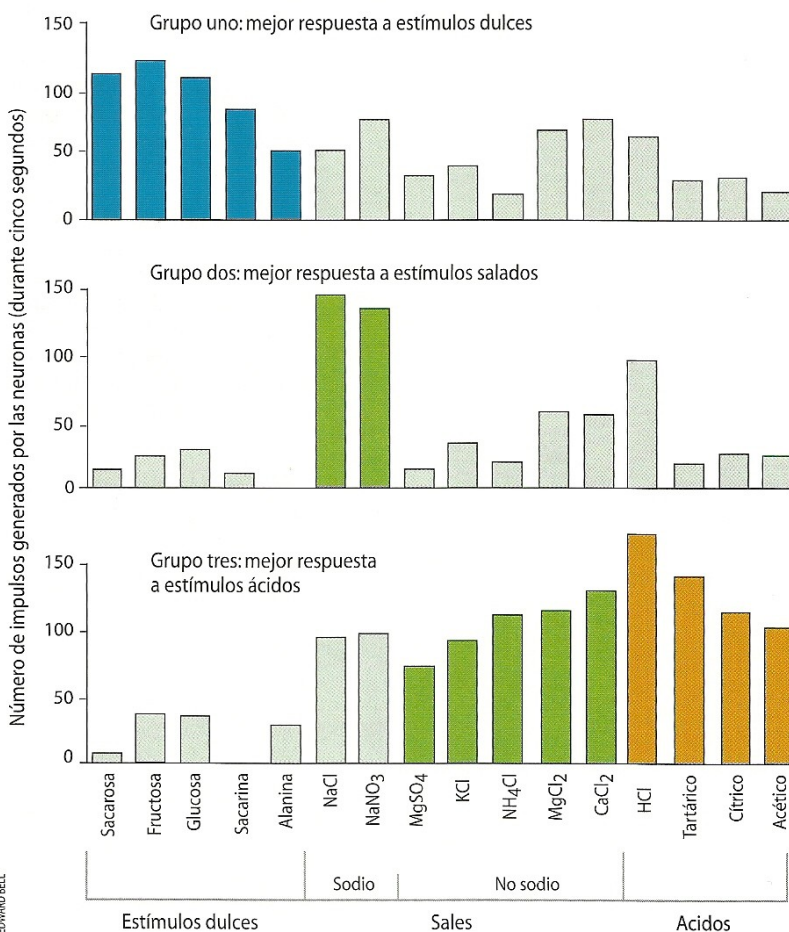
LA INFORMACION SENSORIAL de las células gustativas es clave para ayudarnos a detectar y a responder de forma adecuada a nuestras necesidades nutritivas. El sabor dulce de los azúcares, por ejemplo, potencia la ingesta de carbohidratos. Las señales gustativas provocan también respuestas fisiológicas, como la liberación de insulina, que facilita una utilización efectiva de los nutrientes ingeridos. Ante la falta de sodio, animales y humanos buscan en su ingesta las fuentes de sodio. De acuerdo con los resultados experimentales, las personas y los animales con deficiencias dietéticas tienden a ingerir alimentos con alto contenido en vitaminas y minerales.

La evitación de sustancias dañinas reviste, cuando menos, idéntica importancia que la ingesta de alimentos apropiados. El carácter universal del rechazo que provocan las moléculas intensamente amargas demuestra la estrecha conexión entre gusto y repugnancia. Los compuestos tóxicos, como la estricnina y otros alcaloides comunes entre las plantas, muestran a menudo un fuerte sabor amargo. De hecho, muchas plantas han desarrollado dichos componentes para protegerse de los herbívoros. El sabor ácido propio de los alimentos estropeados contribuye a su rechazo. Todos los animales rechazan en general las sustancias de sabor ácido o amargo, salvo en concentraciones mínimas.

Las intensas reacciones de placer y repugnancia provocadas por las sustancias dulces y amargas ya están presentes en el momento del nacimiento y parecen depender de conexiones nerviosas del tronco encefálico inferior. Tanto en neonatos anencefálicos, que carecen de prosencéfalo, como en animales a los que el prosencéfalo se ha desconectado de otras estructuras nerviosas mediante cirugía, se observan las respuestas faciales que se asocian con el placer y la repugnancia frente a estímulos dulces y amargos, respectivamente.

El sólido nexo entre gusto y placer es la base del fenómeno del aprendizaje a la aversión a ciertos sabores. Los animales, incluidos los humanos, aprenden rápidamente a evitar un alimento nuevo si causa, o se relaciona con molestias gastrointestinales. El aprendizaje de la aversión gustativa, sea natural o inducido de forma experimental, puede derivar de una asociación de sustancia y enfermedad, aun cuando medie un lapso de varias horas entre ambas. Uno de los efectos secundarios de los tratamientos con radiación y quimioterapia en los pacientes cancerosos es la pérdida del apetito. En gran medida, se debe a aversiones gustativas más condicionadas que favorecidas por las molestias gastrointestinales producidas por estos tratamientos. Por culpa de ese mecanismo ha resultado harto complicado desarrollar un veneno efectivo para el control de las ratas, especialmente diestras a la hora de asociar sabores nuevos y sus consecuencias fisiológicas.

MEDIDA DE LAS PREFERENCIAS DE LAS NEURONAS GUSTATIVAS



rido qué estímulos se asocian con variedades gustativas parecidas y diferentes en esos animales. Demuestran los datos que los patrones de actividad entre neuronas contienen la información necesaria para la discriminación entre modalidades del gusto.

Cuando se bloquea la actividad de determinados grupos de neuronas, desaparece la discriminación conductual entre los estímulos, así en la diferenciación entre el cloruro sódico, la sal común, y el cloruro potásico. Una demostración empírica de lo anterior puede obtenerse si se trata la lengua con amilorida, un diurético. Thomas P. Hettlinger y Marion E. Frank, del Centro de Ciencias de la Salud de la Universidad de Connecticut, demostraron que la amilorida reducía la actividad de algunos tipos de neuronas gustativas periféricas, pero no de otras. Este diurético bloquea en las células de los receptores gustativos los canales de sodio de las membranas apicales, que son las membranas que están junto a la apertura del poro gustativo y ejerce su influencia de forma principal en neuro-

2. LOS EXPERIMENTOS sobre la actividad neuronal han demostrado que las neuronas gustativas se excitan en presencia de distintos tipos de estímulos gustativos —ya sean dulces, salados, ácidos o amargos—, a pesar de que las células suelen responder con mayor intensidad a un tipo. No se muestran los estímulos amargos.

UN “MAPA DEL GUSTO” COMPLETAMENTE FALSO

UNA DE LAS INFORMACIONES MAS DUDOSAS sobre el sentido del gusto, que se cita con frecuencia y se reproduce de un modo habitual en los libros de texto, es un falso mapa de la lengua que muestra grandes diferencias sensoriales en distintas regiones de la misma. Así, los botones gustativos situados en la punta de la lengua detectarían el sabor dulce, los laterales el ácido, los situados en la parte posterior el amargo, y los instalados en los bordes anteriores, el salado.

Hace años que los investigadores del sentido del gusto saben que estos mapas de la lengua no son correctos. Aparecieron a principios del siglo xx como consecuencia de una interpretación equivocada de investigaciones realizadas en el siglo xix.

La verdad es que todas las variedades del gusto pueden detectarse en todas las regiones de la lengua que contienen botones gustativos. Hasta el momento, no existe ningún indicio de que cualquier tipo de segregación espacial de la sensibilidad contribuya a la percepción de las modalidades gustativas, a pesar de que existen ligeras diferencias sensoriales en la lengua y el paladar, sobre todo en los roedores.

“MAPA DE LA LENGUA” que persiste en muchos libros de texto, a pesar de que se basa en una interpretación errónea de investigaciones realizadas en el siglo xix.



LAURE GRACE

nas que responden preferentemente al cloruro sódico.

Smith y su colaborador Steven J. St. John demostraron que el tratamiento con amilorida elimina las diferencias entre el cloruro sódico y el cloruro potásico en el patrón de actividad neuronal de las ratas. A tenor de la respuesta conductual de las ratas, elimina también su capacidad para diferenciar estos estímulos, tal como ha puesto de relieve el grupo de Alan C. Spector, de la Universidad de Florida. Aunque de un modo completamente distinto, la reducción de la actividad en otros tipos de células suprime las diferencias de los patrones de actividad neuronal por estas sales. De tal investigación se desprende que es la comparación de la actividad entre las células la responsable de la discriminación de los sabores y no un tipo celular específico. De la actividad relativa de distintos tipos de neuronas depende, pues, la discriminación de las variedades gustativas; cada tipo neuronal contribuye al conjunto del patrón de actividad para distinguir entre estímulos dispares.

Debido a la variabilidad de la respuesta de las neuronas gustativas, hemos de comparar los niveles de actividad de un conjunto de ellas para hacernos una idea de cuál sea la sensación que perciben. Si una célula determinada puede responder igual ante estímulos dispares, en función de sus concentraciones relativas, un solo

tipo de neurona no será capaz por sí mismo de distinguir entre estímulos de variedades gustativas diferentes. En este aspecto el gusto es como el sentido de la vista, donde tres tipos de fotorreceptores responden a la luz de un amplio abanico de longitudes de onda para permitir la visión de los matices de color del arco iris. La carencia de uno de estos pigmentos de los fotorreceptores impide la discriminación del color, impedimento que podría muy bien extenderse a las longitudes de onda para las cuales ese receptor es el más sensible. En breve, no cabe la discriminación entre estímulos rojos y verdes si el individuo se halla privado del fopigmento rojo o verde.

Pese a que esta analogía con la percepción de los colores permite una explicación razonable de la codificación neuronal del gusto, se debate todavía si el papel de los tipos neuronales en la codificación del gusto supera en importancia el desempeñado en la vista. Queda por dilucidar si el gusto es un sentido analítico —cada variedad se percibiría de forma independiente— o sintético —las distintas variedades se combinarían en una única percepción, como es el caso de la vista—. La determinación de la relación entre la actividad de estas neuronas con una amplia variabilidad de respuesta y las sensaciones desencadenadas por las mezclas de variedades gustativas constituye un verdadero desa-

fío para el esclarecimiento del funcionamiento de dicho sistema.

Los avances experimentales en la investigación del sentido del gusto (pensemos en el aislamiento de proteínas de células gustativas o en la representación nerviosa de los estímulos gustativos y la percepción de las variedades gustativas) permitirán una visión más completa del funcionamiento del sentido del gusto en el hombre. Estos conocimientos alentarán el descubrimiento de nuevos edulcorantes artificiales y el desarrollo de sustitutivos de la sal y las grasas. En resumen, el diseño de alimentos y bebidas más sanos, de un sabor delicioso.

BIBLIOGRAFIA COMPLEMENTARIA

- THE GUSTATORY SYSTEM. Ralph Norgren en *The Human Nervous System*. Dirigido por George Paxinos. Academic Press, 1990.
- TASTE RECEPTION. Bernd Lindemann en *Physiological Reviews*, vol. 76, n.º 3, págs. 718-766; julio 1996.
- NEURAL CODING OF GUSTATORY INFORMATION. David V. Smith y Stephen J. St. John en *Current Opinion in Neurobiology*, volumen 9, n.º 4, páginas 427-435; agosto 1999.
- THE MOLECULAR PHYSIOLOGY OF TASTE TRANSDUCTION. T. A. Gilbertson, S. Damak y R. F. Margolskee en *Current Opinion in Neurobiology*, vol. 10, n.º 4, págs. 519-527; agosto 2000.