

Sensopercepción Gustativa: una Revisión

Gustatory Sensory Perception: a Review

Aler Fuentes^{***}; María Javiera Fresno^{****}; Hugo Santander^{**};
Saúl Valenzuela^{***}; Mario Felipe Gutiérrez^{**} & Rodolfo Miralles^{**}

FUENTES, A.; FRESNO, M. J.; SANTANDER, H.; VALENZUELA, S.; GUTIÉRREZ, M. F. & MIRALLES, R. Sensopercepción gustativa: una revisión. *Int. J. Odontostomat.*, 4(2):161-168, 2010.

RESUMEN: Los órganos de los sentidos confieren a los seres humanos la capacidad de percibir y responder a una gran gama de estímulos que provienen del entorno, lo cual nos brinda la facultad de elaborar respuestas con el fin de adaptarnos a los cambios medioambientales, cubrir nuestras necesidades básicas y sobrevivir. Para nutrirnos, el sentido del gusto posee un rol primordial que nos permite seleccionar dentro de una amplia variedad de alimentos, las sustancias que son necesarias para nuestro metabolismo, protegiéndonos a su vez de compuestos potencialmente nocivos, debido a su toxicidad o grado de descomposición. Este sentido también es capaz de brindarnos la capacidad de seleccionar y discriminar alimentos que nos permitan sentir agrado y placer. Para los dentistas es fundamental comprender adecuadamente los complejos procesos del sentido del Gusto, identificar las estructuras involucradas tanto a nivel periférico (papilas, receptores y vías nerviosas) como a nivel central (núcleos y cortezas cerebrales); además de conocer las modalidades básicas del gusto y sus respectivos mecanismos de transducción. Este conocimiento aportará los elementos necesarios para enfrentar de manera correcta una situación en la cual un paciente presente una alteración gustativa, siendo capaz de identificar las posibles causas y adoptar medidas adecuadas para resolverla y/o tolerarla en el caso de ser provocada en forma transitoria por un procedimiento que forme parte o no de nuestro tratamiento.

PALABRAS CLAVE: gusto, corpúsculos gustativos, percepción gustativa, alteraciones gustativas.

INTRODUCCIÓN

El ser humano habita un universo químico y depende de las claves de la naturaleza para satisfacer sus necesidades básicas. La sensopercepción gustativa es fundamental para la vida pues proporciona, entre otros aspectos, la capacidad de percibir las sustancias que ingresan al organismo. La sensación gustativa depende en primer término de la presencia de estructuras especializadas llamadas botones gustativos, que en el ser humano se localizan principalmente en la cavidad bucal. La odontología actual requiere del estudio del sentido del gusto, considerando los estímulos, los quimiorreceptores, sus mecanismos de transducción y su compleja conectividad, pues constituye un modelo que permite comprender como se integran las diversas funciones que desarrolla el sistema estomatognático desde un nivel molecular.

El gusto es el sentido corporal con el que se perciben las sustancias químicas disueltas, como las

de los alimentos (RAE, 2001). También es definido como la capacidad para detectar productos químicos a través de los receptores gustativos (MeSH, 2009).

Es importante no confundir con otro concepto denominado Sabor, el cual es un ejemplo de procesamiento multisensorial, donde existe la integración de al menos tres diferentes canales sensoriales: gusto, olfato y somatosensación (Marks *et al.*, 2007). Además, la visión de los alimentos y los sonidos producidos mientras se realiza la masticación, pueden contribuir también a la percepción global del sabor (Koza *et al.*, 2005; Dana *et al.*, 2004). Por supuesto, no se ingiere alimento solo por su valor nutricional, sino también por factores culturales y psicológicos (Purves *et al.*, 2001); por esto se puede explicar el hecho que algunas personas disfruten ingiriendo alimentos picantes ó líquidos amargos como la cerveza.

^{*} Departamento de Prótesis, Facultad de Odontología, Universidad de Chile, Chile.

^{**} Laboratorio de Fisiología Oral, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Chile.

^{***} Facultad de Odontología, Universidad Andrés Bello, Chile.

PAPILAS LINGUALES

La lengua es el órgano del gusto por excelencia, ya que es en esta estructura anatómica donde se encuentra la mayor cantidad de receptores gustativos. Su superficie es rugosa por la presencia de pequeñas eminencias llamadas papilas linguales. Estas se clasifican en caliciformes o circunvaladas, fungiformes, foliadas y filiformes (Figun & Garino, 2006).

Las papilas linguales, dependiendo de su tipo, presentan una distribución específica en el dorso lingual, encontrándose las circunvaladas en la zona posterior, las fungiformes en los dos tercios anteriores, las foliadas en los bordes posteriores (Chandrashekar *et al.*, 2006), y las filiformes cubren la totalidad de la parte anterior (Jung *et al.*, 2004), encontrándose también en zona posterior y relacionadas principalmente con el surco medio.

MODALIDADES BÁSICAS DEL GUSTO

Las denominadas sensaciones o modalidades primarias del gusto, se agrupaban tradicionalmente en cuatro categorías (Guyton & Hall, 2001; Ganong, 1996): dulce, amargo, ácido o agrio y salado.

Estudios realizados en Japón por el Profesor Ikeda a principios del siglo XX (Ikeda, 1909), indicaban la existencia de una nueva modalidad gustativa, la cual llamó "UMAMI", cuya traducción significa "sabroso", "delicioso" o "exquisito". Actualmente, la mayoría de las investigaciones agrupan en cinco las modalidades gustativas (Breslin & Spector, 2008; Kim *et al.*, 2004), incluyendo el umami.

Otro cambio importante en el conocimiento es que se creía que cada sensación sólo se podía percibir en una zona específica del dorso lingual (Hanig, 1901; Boring, 1942; Collings, 1974), describiendo un mapa. Datos moleculares y funcionales recientes (Nelson *et al.*, 2002; Huang *et al.*, 2006), han puesto de manifiesto que todas las áreas de la lengua que poseen receptores de gusto, responden a todas las modalidades gustativas.

En los trabajos científicos (Chandrashekar *et al.*, 2006; Roper, 2007; Drake, 2007), para provocar las sensaciones primarias del gusto se han utilizado distintos compuestos químicos, siendo los más usados: la sacarosa y glucosa para el dulce, glutamato

monosódico y aspartato para el umami, quinina y cafeína para el amargo, ácido cítrico para el ácido, y cloruro de sodio para el salado.

CORPÚSCULOS Y CÉLULAS GUSTATIVAS

Los corpúsculos o botones gustativos son una agrupación de aproximadamente 30 a 100 células gustativas, que forman una estructura individual en forma de roseta, los que se encuentran inmersos en el epitelio de las papilas gustativas (Chandrashekar *et al.*, 2006; Jung *et al.*), sin embargo, también han sido localizados en la mucosa del paladar, faringe, laringe y epiglotis (Breslin & Spector; Hoon *et al.*, 1999; Dulac, 2000; Suzuki, 2007). Aproximadamente 5000 corpúsculos cubren la superficie lingual (Suzuki) y dependiendo del tipo de papila gustativa, su número y ubicación son distintos. En las circunvaladas existen miles distribuidos en sus paredes laterales, las fungiformes presentan uno o pocos corpúsculos en su superficie apical, las foliadas contienen cientos de botones ubicados en sus zonas laterales (Purves *et al.*; Chandrashekar *et al.*, 2006).

Los botones gustativos contienen células neuroepiteliales especializadas que transmiten la información del gusto (Gao *et al.*, 2009). Basados en la intensidad de la tinción y en la ultraestructura del citoplasma, observada mediante microscopía electrónica, pueden ser clasificadas dentro de cuatro tipos morfológicos: tipo I (oscuras), tipo II (claras), tipo III (intermedias) y tipo IV (basales) (Suzuki; Roper, 2006; Ishimaru, 2009). Las células tipo IV son progenitoras y se relacionan con el recambio celular, el cual se ha estimado que en promedio es de 10 días (Breslin & Spector). Las células tipo I se cree que son células de soporte y su rol en el procesamiento de las señales es aún desconocido. Las células tipo II son responsables de la detección del dulce, umami y amargo; ellas no realizan una sinapsis convencional y aparecen liberando ATP como transmisor (Finger *et al.*, 2005; Huang *et al.*, 2007). En contraste, las tipo III median la transducción del gusto ácido, formando contactos sinápticos con fibras nerviosas, a través del uso de serotonina (5HT) como neurotransmisor (Kataoka *et al.*, 2008).

TRANSDUCCIÓN DE LAS SEÑALES GUSTATIVAS Y RECEPTORES

En general, se describen dos modelos para explicar la representación neuronal de la información gustativa en la periferia. Un punto de vista, conocido

como “línea marcada”, propone que una célula receptora gustativa individual detecta sólo una única modalidad básica del gusto y son inervadas por fibras nerviosas individuales que transmiten las señales de esa única modalidad. En contraste, en el modelo “computacional” las células receptoras gustativas individuales detectan una o múltiples modalidades básicas del gusto, y las fibras nerviosas individuales transmiten señales de múltiples modalidades gustativas, es decir, se forman complejos patrones de actividad a través de varias líneas (Chandrashekar *et al.*, 2006; Breslin & Spector; Ishimaru; Lemon & Katz, 2007).

Los receptores gustativos, se clasifican en general como receptores ionotrópicos, en los cuales la proteína receptora es intrínsecamente un canal iónico y receptores metabotrópicos, en los cuales la proteína receptora se encuentra asociada a una proteína G. Dentro de este último grupo encontramos los receptores TR (Taste Receptor).

Gusto dulce. Los animales intrínsecamente captan las sustancias dulces como una de las más básicas y fundamentales fuentes de energía para su metabolismo, además de provocar aceptación, placer y agrado al ingerirlas (Chandrashekar *et al.*, 2006; Ishimaru).

Las sustancias dulces son reconocidas por receptores proteicos acoplados a proteína G de la familia T1R. Estos receptores son heterómeros que pueden ser del tipo T1R2 y T1R3. En algunas células receptoras gustativas para el dulce el receptor T1R3 se presenta solo y en otras asociado con T1R2 (T1R2+T1R3).

Estudios de expresión funcional en células heterólogas, han demostrado que cuando el receptor T1R3 se encuentra solo, responde a algunos compuestos dulces, mientras que el T1R2+T1R3 responde a todos, incluyendo azúcares como la sucrosa (estímulo prototipo), endulzantes artificiales como la sacarina, aminoácidos como glicina, péptidos y proteínas como el L-aspartil-L-fenilalanina (aspartame) y la taumantina respectivamente (Roper, 2006, 2007; Nelson *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2002). Ésta diferencia está dada porque al estar asociados, existe mayor variabilidad de los dominios transmembrana en el complejo de reconocimiento del receptor (Jiang *et al.*, 2005; Xu *et al.*, 2004).

Gusto Umami. En los seres humanos existen solo dos aminoácidos que provocan la sensación gustativa de umami: el glutamato monosódico y el aspartato. Las

células capaces de percibirlos expresan receptores T1R1 siempre asociados con T1R3 (T1R1+T1R3), encontrándose acoplados a proteína G, siendo catalogados como receptores para L-aminoácidos (Nelson *et al.*, 2002). Esto ha sido demostrado usando ratones knock-out para T1R1 y T1R3, los cuales no tienen la capacidad de responder a estas sustancias (Zhao *et al.*, 2003; Damak *et al.*, 2003).

Es importante mencionar que tanto el gusto dulce como el umami poseen la característica de agrado y aceptación al ser ingeridas, esto es explicado por el único receptor que tienen en común, el T1R3, que brinda el carácter atractivo a estos alimentos (Chandrashekar *et al.*, 2006; Zhao *et al.*).

Gusto Amargo. En contraste con el gusto dulce y umami, el gusto amargo es una señal que previene a los animales contra la ingestión de sustancias tóxicas.

Los compuestos amargos son detectados por otra familia de receptores gustativos asociados a proteína G, la familia T2R, la cual presenta 25 tipos diferentes en humanos (Adler *et al.*, 2000; Mueller *et al.*, 2005; Chandrashekar *et al.*, 2000). Estas diferencias están dadas porque la secuencia para identificar los T2R varía aproximadamente entre un 30 y un 70 %, lo que sugiere una gran diversidad de T2R, permitiendo responder a una gran variedad de compuestos amargos (Ishimaru), pero no necesariamente distinguir entre ellos (Chandrashekar *et al.*, 2006), es por esto que se ha confirmado en ratones que las células que expresan T2R operan como sensores universales de amargo (Mueller *et al.*).

Las familias de receptores T1R y T2R, luego de activarse, desencadenan una serie de procesos de transducción, entre los cuales esta la activación de la proteína Ga-gustducina, PLC-b2 (fosfolipasa C-b2), IP3R3 (receptor de inositol trifosfato tipo 3), liberación de Calcio y estimulación del receptor TRPM5 (transient receptor potential channel M5), el cual se coexpresa en las células tipo II, para posteriormente liberar ATP (Perez *et al.*, 2002; Clapp *et al.*, 2001; Miyoshi *et al.*, 2001; Ishimaru & Matsunami, 2009).

TRPM5 es un receptor fuertemente dependiente de la temperatura, principalmente en un rango entre los 15 y los 35°C, teniendo un efecto importante en la detección y percepción del gusto (Talavera *et al.*, 2005).

Gusto Ácido. Los alimentos descompuestos a menudo expresan gusto agrio, lo cual nos protege contra la

ingestión de estos alimentos. El receptor candidato encargado de esta detección es el PKD2L1 (polycystic kidney disease 2-like 1) y/o PKD1L3 (polycystic kidney disease 1-like 3), los cuales se expresan únicamente en las células tipo III (Ishimaru & Matsunami). Otros receptores también han sido propuestos como ASIC (acid sensing ion channel) (Ugawa *et al.*, 1998), HCN (hyperpolarization-activated cyclic nucleotide-gated) (Stevens *et al.*, 2001) y K2P (acid-sensitive two pore domain potassium) (Richter *et al.*, 2004). El proceso mediante el cual se produce la liberación de serotonina como neurotransmisor es aun desconocido (Ishimaru & Matsunami).

El receptor PKD2L1 pertenece a la familia de receptores TRP y se encuentran no solo en las células gustativas, sino también en células cerebrales, siendo más bien un receptor de pH o sensor de protones en el líquido cerebroespinal y ventricular (Huang *et al.*, 2007).

Gusto Salado. El gusto salado juega un importante rol en la regulación iónica y de la homeostasis. Ésta modalidad gustativa es la que presenta mayores interrogantes en cuanto a su receptor y modo de transducción a nivel celular. Si bien el receptor todavía es desconocido, se ha detectado que al administrar amilorida (un diurético retenedor de potasio), se bloquean canales de sodio, disminuyendo la percepción de dicho sabor, diciéndose entonces que son receptores de sodio sensibles a la amilorida (Purves *et al.*; Kretz *et al.*, 1999). Sin embargo, estudios recientes han propuesto una familia de receptores de salado que son insensibles a la amilorida llamado receptor TRPV1t (transient receptor potencial vanilloid 1t) (Lyll *et al.*, 2004; Treesukosol *et al.*, 2007), una variante del TRPV1. Al igual que para el gusto ácido, el proceso de transducción de la señal aún no se conoce.

VÍA GUSTATIVA

En el sistema gustativo, las fibras nerviosas que vienen de los dos tercios anteriores de lengua viajan por el nervio cuerda del tímpano (Guyton & Hall; Ganong), el cual es rama del VII par craneal, también llamado nervio facial, otra rama de éste es el nervio petroso superficial mayor, que inerva los corpúsculos gustativos ubicados en el paladar (Netter, 2005). La rama lingual del IX par craneal o nervio glossofaríngeo (Guyton & Hall; Brodal, 2004) lleva la información proveniente del tercio posterior de la lengua. El X par craneal o nervio vago también se relaciona con el gusto, transportando las señales gustativas desde el tercio

superior del esófago y la epiglotis (Guyton & Hall; Levy *et al.*, 2006).

Todas las fibras gustativas se agrupan en el bulbo para terminar en la parte rostral del núcleo del tracto solitario (Guyton & Hall; Ganong; Brodal; Levy *et al.*), zona llamada "núcleo gustativo" (Purves *et al.*). Los axones de las neuronas de éste núcleo ascienden exclusivamente en forma ipsilateral (Noback *et al.*, 2005) y hacen sinapsis en la división parvocelular del núcleo ventroposteromedial del tálamo (Purves *et al.*, Guyton & Hall; Netter; Brodal; Levy *et al.*; Pritchard *et al.*, 1989), luego de este relevo talámico, las fibras se proyectan a la corteza gustatoria primaria, ubicada en el extremo inferior de la circunvolución postcentral de la corteza parietal (Guyton & Hall) y en la ínsula anterior en el lóbulo frontal (Purves *et al.*, Frackowiak *et al.*, 2004). Otros autores también incluyen a la zona rostral del opérculo frontal (Pritchard., 1986). Las células desde estas estructuras proyectan anteriormente en la parte caudal-lateral de la corteza orbitofrontal, conocida como corteza gustativa secundaria (Noback *et al.*; Miller & Cummings., 2007; Baylis *et al.*, 1994). También se han encontrado neuronas gustativas que alcanzan la corteza orbitofrontal desde la amígdala (Rolls, 2000) y el hipotálamo (Rolls *et al.*, 1986); sin embargo la anatomía de la vía gustativa aun no se conoce completamente en detalle.

ALTERACIONES GUSTATIVAS

Existen muchas causas que afectan la percepción y sensibilidad gustativa. Podemos clasificar los desordenes gustativos en cuatro tipos (Doty, 2003):

Ageusia: imposibilidad para detectar cualitativamente todas (ageusia total) o algunas de las modalidades gustativas (ageusia parcial) (Snow & Ballenger, 2003). Estas pueden ser provocadas por un traumatismo craneal (Landis & Lacroix, 2006), cirugía en alguna vía aferente (Landis & Lacroix; Michael & Raut, 2007), medicamentos (Sandow *et al.*, 2006) o radioterapia (Nelson, 1998). También se describe una ageusia específica, donde no se percibe el gusto de una sustancia en particular; ésta alteración posee un claro componente genético (Lugaz *et al.*, 2002; Klasser *et al.*, 2008).

Hipoguesia: disminución de la sensibilidad gustativa. Se puede observar en casos similares a los de ageusia (Michael & Raut; Klasser *et al.*). Sin embargo existen otras condiciones que también la puede provocar como el cigarrillo (Gromysz-Kakowska *et al.*, 2002), edad,

alteraciones olfatorias y salivales, entre otras (Seiden, 1997).

Disgeusia: distorsión en la percepción del gusto normal (por ejemplo, presencia de un gusto desagradable cuando normalmente es percibido como agradable) o la presencia de sensación gustativa en ausencia de estímulo (fantogeusia). Las causas pueden incluir desordenes nutricionales, efectos farmacológicos, enfermedad hepática crónica (Kettaneh *et al.*, 2002),

radioterapia de cabeza y cuello, por nombrar algunas (Snow & Ballenger; Klasser *et al*; Sandow *et al.*).

Agnosia gustativa: imposibilidad de reconocer una sensación gustativa, a pesar de que el procesamiento gustativo, lenguaje y funciones intelectuales generales se encuentren intactas (Snow & Ballenger). Pueden afectarse el umbral de percepción o la discriminación de los sabores básicos. Se presenta en lesiones insulares izquierdas (Amengual, 2008).

FUENTES, A.; FRESNO, M. J.; SANTANDER, H.; VALENZUELA, S.; GUTIÉRREZ, M. F. & MIRALLES, R. Gustatory sensory perception: a review. *Int. J. Odontostomat.*, 4(2):161-168, 2010.

ABSTRACT: The sense organs give to humans the ability to perceive and respond to a wide range of stimuli from the environment. This allows us the power to shape responses in order to adapt to environmental changes, control our basic needs and survive. The sense of taste has a key role in nurture. Enable us to select from a wide variety of foods, elements that are necessary for metabolism and also protecting from potentially harmful compounds, as of its toxicity or degree of decomposition. This sense of taste is also capable of giving us the ability to select and discriminate food that allow us to feel enjoy and pleasure. For dentists is critical to understand adequately the complex processes of taste, identify the structures involved peripheral (papillae, nerve pathways and receptors) and central (nuclei and cerebral cortices), besides knowing the basic modalities of taste and their respective transduction mechanisms. This knowledge will provide the basis to address properly a situation in which a patient has an altered taste, being able to identify possible causes and take appropriate action to resolve it and / or tolerate if temporary caused by a procedure that may be part of our dental treatment.

KEY WORDS: taste, taste buds, taste perception, taste disorders.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adler, E.; Hoon, M. A.; Mueller, K. L.; Chandrashekar, J.; Ryba, N. J. & Zuker, C. S. A novel family of mammalian taste receptors. *Cell*, 100:693-702, 2000.
- Amengual, M. A. Agnosia. *Arch. Neurol. Neuroc. Neuropsiquiatr.*, 16(2):30-7, 2008.
- Baylis, L. L.; Rolls, E. T. & Baylis, G. C. Afferent connections of the orbitofrontal cortex taste area of the primate. *Neuroscience*, 64:801-12, 1994.
- Boring, E. *Sensation and perception in the history of experimental psychology*. New York, Academic Press, 1942.
- Breslin, P. & Spector, A. Mammalian taste perception. *Curr. Biol.*, 18(4):148-55, 2008.
- Brodal, P. *The Central Nervous System. The: Structure and Function*. 3º ed. New York, Oxford University Press, 2004.
- Chandrashekar, J.; Hoon, M.; Ryba, N. & Zuker C. The receptors and cells for mammalian taste. *Nature*, 444:288-94, 2006.
- Chandrashekar, J.; Mueller, K. L.; Hoon, M. A.; Adler, E.; Feng, L.; Guo, W.; Zuker, C. S. & Ryba, N. J. T2Rs function as bitter taste receptors. *Cell*, 100:703-11, 2000.
- Clapp, T. R.; Stone, L. M.; Margolskee, R. F. & Kinnamon, S. C. Immunocytochemical evidence for co-expression of Type III IP3 receptor with signaling components of bitter taste transduction. *BMC Neurosci*, 2:6, 2001.
- Collings, V. Human taste response as a function of location of stimulation on the tongue and soft palate. *Percept. Psychophys.*, 16:169-74, 1974.
- Damak, S.; Rong, M.; Yasumatsu, K.; Kokrashvili, Z.; Varadarajan, V.; Zou, S.; Jiang, P.; Ninomiya, Y. & Margolskee, R. F. Detection of sweet and umami taste in the absence of taste receptor T1r3. *Science*, 301:850-3, 2003.

- Dana, M.; Voss, J.; Mak, E.; Simmons, K.; Parrish, T. & Gitelman, D. Experience-Dependent Neural Integration of Taste and Smell in the Human Brain. *J. Neurophysiol.*, 92(3):1892-903, 2004.
- Doty, R. *Handbook of Olfaction and Gustation*. 2º edición. New York, Marcel Dekker, 2003.
- Drake, M. Sensory Analysis of Dairy Foods. *J. Dairy Sci.*, 90(11):4925-37, 2007.
- Dulac, C. The Physiology of Taste. Vintage 2000. *Cell*, 100:607-10, 2000.
- Figun, M. & Garino, R. *Anatomía odontológica funcional y aplicada*. 2a ed. Buenos Aires, El Ate-neo. 2006.
- Finger, T.; Danilova, V.; Barrows, J.; Bartel, D.; Vigers, A.; Stone, L.; Hellekant, G. & Kinnamon, S. ATP signaling is crucial for communication from taste buds to gustatory nerves. *Science*, 310:1495-9, 2005.
- Frackowiak, R.; Friston, K.; Frith, C.; Dolan, R. J.; Price, C. J.; Zeki, S.; Ashburner, J. & Penny, W. *Human Brain Function*. 2nd ed. San Diego, Academic Press, 2004.
- Ganong, W. *Fisiología médica*. 15º ed. México, El Manual Moderno, 1996.
- Gao, N.; Lu, M.; Echeverri, F.; Laita, B.; Kalabat, D.; Williams, M.; Hevezi, P.; Zlotnik, A. & Moyer, B. Voltage-gated sodium channels in taste bud cells. *BMC Neuroscience*, 10:20, 2009.
- Gromysz-Ka?kowska, K.; Wójcik, K.; Szubartowska, E. & Unkiewicz-Winiarczyk, A. Taste perception of cigarette smokers. *Ann. Univ. Mariae Curie Skłodowska Med.*, 57(2):143-54, 2002.
- Guyton, A. & Hall, J. *Tratado de Fisiología Médica*. 10ª ed. España, McGraw Hill, 2001.
- Hanig, D. Zur psychophysik des geschmacksinnes. *Philosophische Studien*, 17:576-623, 1901.
- Hoon, M.; Adler, E.; Lindemeier, J.; Battey, J.; Ryba, N. & Zuker, C. Putative Mammalian Taste Receptors: A Class of Taste-Specific GPCRs with Distinct Topographic Selectivity. *Cell*, 96:541-51, 1999.
- Huang, A.; Chen, X.; Hoon, M. A.; Chandrashekar, J.; Guo, W.; Tränkner, D.; Ryba, N. J. & Zuker, C. S. The cells and logic for mammalian sour taste detection. *Nature*, 442:934-8, 2006.
- Huang, Y.; Maruyama, Y.; Dvoryanchikov, G.; Pereira, E.; Chaudhari, N. & Roper, S. The role of pannexin 1 hemichannels in ATP release and cell-cell communication in mouse taste buds. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 104:6436-41, 2007.
- Ikeda, K. New Seasonings. Journal of the Chemical Society of Tokyo, 30: 820–36, 1909. Traducción parcial en Ikeda, K. New seasonings. *Chem. Senses*, 27(9):847-9, 2002.
- Ishimaru, Y. & Matsunami, H. Transient Receptor Potential (TRP) Channels and Taste Sensation. *J. Dent. Res.*, 88(3):212-8, 2009.
- Ishimaru, Y. Molecular mechanisms of taste transduction in vertebrates. *Odontology*, 97:1-7, 2009.
- Jiang, P.; Cui, M.; Ji, Q.; Snyder, L.; Liu, Z.; Benard, L.; Margolskee, R. F.; Osman, R. & Max, M. Molecular mechanisms of sweet receptor function. *Chem. Senses*, 30(1):i17-8, 2005.
- Jung, H.; Akita, K. & Kim, J. Spacing patterns on tongue surface-gustatory papilla. *Int. J. Dev. Biol.*, 48:157-61, 2004.
- Kataoka, S.; Yang, R.; Ishimaru, Y.; Matsunami, H.; Seigny, J.; Kinnamon, J. & Finger, T. The candidate sour taste receptor, PKD2L1, is expressed by type III taste cells in the mouse. *Chem. Senses*, 33:243-54, 2008.
- Kettaneh, A.; Fain, O.; Stirnemann, J. & Thomas, M. Taste disorders. *Rev. Med. Interne*, 23(7):622-31, 2002.
- Kim, U.; Breslin, P.; Reed, D. & Drayna D. Genetics of Human Taste Perception. *J. Dent. Res.*, 83(6):448-53, 2004.
- Klasser, G. D.; Utsman, R. & Epstein, J. B. Taste change associated with a dental procedure: case report and review of the literature. *J. Can. Dent. Asso.*, 74(5):455-61, 2008.
- Koza, B. J.; Cilmi, A.; Dolese, M. & Zellner, D. A. Color enhances ortho-nasal olfactory intensity and redu-

- ces retronasal olfactory intensity. *Chem. Senses*, 30:643-9, 2005.
- Kretz, O.; Barbry, P.; Bock, R. & Lindemann, B. Differential expression of RNA and protein of the three pore-forming subunits of the amiloridesensitive epithelial sodium channel in taste buds of the rat. *J. Histochem. Cytochem.*, 47:51-64, 1999.
- Landis, B. N. & Lacroix, J. S. Postoperative/posttraumatic gustatory dysfunction. *Adv. Otorhinolaryngol.*, 63:242-54, 2006.
- Lemon, C. H. & Katz, D. B. Review, The neural processing of taste. *BMC Neuroscience*, 8(3):S5, 2007.
- Levy, M.; Koeppen, B. & Stanton, B. *Fisiología Berne y Levy*. 4^o ed. Buenos Aires, Elsevier, 2006.
- Li, X.; Staszewski, L.; Xu, H.; Durick, K.; Zoller, M. & Adler, E. Human receptors for sweet and umami taste. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 99:4692-6, 2002.
- Lugaz, O.; Pillias, A. M. & Faurion, A. A New Specific Ageusia: Some Humans Cannot Taste L-Glutamate. *Chem. Senses*, 27:105-15, 2002.
- Lyll, V.; Heck, G. L.; Vinnikova, A. K.; Ghosh, S.; Phan, T.H.; Alam, R.I.; Russell, O. F.; Malik, S. A.; Bigbee, J. W. & DeSimone, J. A. The mammalian amiloride-insensitive non-specific salt taste receptor is a vanilloid receptor-1 variant. *J. Physiol.*, 558(1):147-59, 2004.
- Marks, L.; Elgart, B.; Burger, K. & Chakwin, E. Human flavor perception: Application of information integration theory. *Teor. Model*, 1:121-32, 2007.
- MeSH, *Medical Subject Headings*. U. S. National Library of Medicine. Database, 2009.
- Michael, P. & Raut, V. Chorda tympani injury: operative findings and postoperative symptoms. *Otolaryngol. Head Neck Surg.*, 136(6):978-81, 2007.
- Miller, B. L. & Cummings, J. L. *The human frontal lobes: functions and disorders*. 2^a ed. New York, Guilford Press, 2007.
- Miyoshi, M. A.; Abe, K. & Emori, Y. IP(3) receptor type 3 and PLCbeta2 are co-expressed with taste receptors T1R and T2R in rat taste bud cells. *Chem. Senses*, 26:259-65, 2001.
- Mueller, K. L.; Hoon, M. A.; Erlenbach, I.; Chandrashekar, J.; Zuker, C. S. & Ryba, N. J. The receptors and coding logic for bitter taste. *Nature*, 434:225-9, 2005.
- Nelson, G.; Chandrashekar, J.; Hoon, M. A.; Feng, L.; Zhao, G.; Ryba, N. J. & Zuker, C. S. An amino-acid taste receptor. *Nature*, 416:199-202, 2002.
- Nelson, G. Biology of taste buds and the clinical problem of taste loss. *Anat. Rec.*, 253(3):70-8, 1998.
- Nelson, G.; Hoon, M. A.; Chandrashekar, J.; Zhang, Y.; Ryba, N. J. & Zuker, C. S. Mammalian sweet taste receptors. *Cell*, 106:381-90, 2001.
- Netter, F. *Sistema nervioso: anatomía y fisiología*. Barcelona, Masson, 2005.
- Noback, C.; Strominger, N.; Demarest, R. & Ruggiero, D. *The human nervous system: structure and function*. New Jersey, Human Press, 2005.
- Perez, C. A.; Huang, L.; Rong, M.; Kozak, J. A.; Preuss, A. K.; Zhang, H.; Max, M. & Margolskee, R. F. A transient receptor potential channel expressed in taste receptor cells. *Nat. Neurosci.*, 5:1169-76, 2002.
- Pritchard, T. C.; Hamilton, R. B.; & Norgren, R. Neural coding of gustatory information in the thalamus of *Macaca mulatta*. *J. Neurophysiol.*, 61:1-14, 1989.
- Pritchard, T. C.; Hamilton, R. B.; Morse, J. R. & Norgren, R. Projections of thalamic gustatory and lingual areas in the monkey, *Macaca fascicularis*. *J. Comp. Neurol.*, 244:213-28, 1986.
- Purves, D.; Augustine, G.; Fitzpatrick, D.; Katz, L.; LaMantia, A. & McNamara, J. *Invitación a la neurociencia*. Buenos Aires, Panamericana, 2001.
- RAE, Real Academia Española. *Diccionario de la lengua española*. 22.^a ed. Barcelona, Espasa Calpe, 2001.
- Richter, T. A.; Dvoryanchikov, G. A.; Chaudhari, N. & Roper, S. D. Acid-sensitive two-pore domain potassium (K2P) channels in mouse taste buds. *J. Neurophysiol.*, 92:1928-36, 2004.

- Rolls, E. T. *Neurophysiology and functions of the primate amygdala, and the neural basis of emotion. In The Amygdala: A Functional Analysis.* Oxford, Oxford University Press, 2000. pp.447-78.
- Rolls, E. T.; Murzi, E.; Yaxley, S.; Thorpe, S. J. & Simpson, S. J. Sensory-specific satiety: food-specific reduction in responsiveness of ventral forebrain neurons after feeding in the monkey. *Brain Res.*, 368:79-86, 1986.
- Roper, S. Cell communication in taste buds. *Cell Mol. Life Sci.*, 63:1494-500, 2006.
- Roper, S. Signal transduction and information processing in mammalian taste buds. *Pflugers Arch.*, 454:759-76, 2007.
- Sandow, P. L.; Hejrat-Yazdi, M. & Heft, M. W. Taste loss and recovery following radiation therapy. *J. Dent. Res.*, 85(7):608-11, 2006.
- Seiden, A. *Taste and smell disorders.* New York, Thieme, 1997.
- Snow, J. & Ballenger, J. *Ballenger's otorhinolaryngology: head and neck surgery.* 16^a edición. Hamilton, BC Decker, 2003.
- Stevens, D. R.; Seifert, R.; Bufe, B.; Müller, F.; Kremmer, E.; Gauss, R.; Meyerhof, W.; Kaupp, U. B. & Lindemann, B. Hyperpolarization-activated channels HCN1 and HCN4 mediate responses to sour stimuli. *Nature*, 413:631-5, 2001.
- Suzuki, T. Cellular mechanisms in taste buds. Review article. *Bull. Tokyo Dent. Coll.*, 48(4):151-61, 2007.
- Talavera, K.; Yasumatsu, K.; Voets, T.; Droogmans, G.; Shigemura, N.; Ninomiya, Y.; Margolskee, R. F. & Nilius, B. Heat activation of TRPM5 underlies thermal sensitivity of sweet taste. *Nature*, 438:1022-5, 2005.
- Treesukosol, Y.; Lyall, V.; Heck, G. L.; DeSimone, J. A. & Spector, A. C. A psychophysical and electrophysiological analysis of salt taste in Trpv1 null mice. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 292:1799-809, 2007.
- Ugawa, S.; Minami, Y.; Guo, W.; Saishin, Y.; Takatsuji, K.; Yamamoto, T.; Tohyama, M. & Shimada, S. Receptor that leaves a sour taste in the mouth. *Nature*, 395:555-6, 1998.
- Xu, H.; Staszewski, L.; Tang, H.; Adler, E.; Zoller, M. & Li, X. Different functional roles of T1R subunits in the heteromeric taste receptors. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 101:14258-63, 2004.
- Zhao, G. Q.; Zhang, Y.; Hoon, M. A.; Chandrashekar, J.; Erlenbach, I.; Ryba, N. J. & Zuker, C. S. The receptors for mammalian sweet and umami taste. *Cell*, 115:255-66, 2003.

Dirección para correspondencia:

Dr. Aler Fuentes del Campo
Morandé 617, Dpto. 808-A
Santiago
CHILE

Email: alerfuentes@gmail.com

Recibido : 26-01-2010

Aceptado: 23-04-2010