

ASPECTOS SENSORIALES DEL UMAMI

*Elba Sangronis
Helena Maria Andre Bolini*

1. INTRODUCCIÓN

Los factores que influyen en la elección de los alimentos en el ser humano son innumerables, siendo el gusto uno de los determinantes para desencadenar la compleja sensación de placer (factor hedónico) durante su consumo.

Los aspectos psicológicos, sociales, económicos y sensoriales juegan un factor decisivo en la elección de los alimentos (Bellisle, 2009).

Los autores informan que la elección de un alimento en detrimento de otro está estrechamente relacionada a las características sensoriales (Mela, 2001).

El conocimiento de dichos determinantes del consumo de alimentos es una herramienta importante para la prevención y el cambio de conductas de riesgo, así como para orientar las elecciones y hábitos alimentarios saludables (Bellisle, 2009; Kessler *et al.*, 2019).

La lengua de los mamíferos contiene receptores gustativos para cada uno de los cinco gustos básicos, impulsando direcciones hedónicas que se formaron durante la evolución humana para informar lo que se debe o no se debe comer (Chikazoe *et al.*, 2019).

Las preferencias y aversiones alimentarias, desarrolladas durante la infancia y la adolescencia, están determinadas por las características sensoriales de los alimentos (Sclafani, 2004) y están relacionadas con las elecciones alimentarias a lo largo de la vida (Bellisle, 2009; Mikkilä *et al.*, 2004, Bauer & Reisch, 2019).

El análisis sensorial se aplica a nivel mundial en estudios para obtener información sobre la percepción y el comportamiento humanos. Además, como instrumento de medición de la sensibilidad gustativa para analizar el comportamiento alimentario en diversos estados fisiológicos y patológicos. Se pueden citar estudios realizados con la enfermedad celíaca (Alencar *et al.*, 2012), con fumadores y no fumadores (Voorpostel *et al.*, 2014), con diabéticos (Mello *et al.*, 2010) y deportistas antes y después del ejercicio físico (Steinle *et al.*, 2005).

En la percepción de los alimentos intervienen los cinco sentidos, y la degustación tiene una importancia decisiva en la elección y aceptación de los alimentos, siendo, por tanto, fundamental para el mantenimiento del equilibrio del organismo sano.

El ácido glutámico y los 5' ribonucleótidos, específicamente inosina-5'-monofosfato o inosinato (IMP) y guanosa-5'-monofosfato o guanilato (GMP), están presentes naturalmente o son adicionados a los alimentos en la forma de sales, glutamato monosódico (GMS), inosinato e guanilato disódico (IMP y GMP, respectivamente), acentuando su sabor e interviniendo de manera muy importante en su palatabilidad.

Esta percepción diferente, existente en la presencia de los compuestos citados, fue descrita por el Dr. K. Ikeda en 1908 y lo denominó umami, un término japonés cuya traducción más cercana es "sabroso". Por esta razón, umami es una palabra utilizada internacionalmente para referirse al gusto de los compuestos GMS, IMP y GMP.

Por su origen, dicho término es único y se asocia a un sabor oriental que les resulta muy familiar a los integrantes de dicha cultura. El Dr. Ikeda lo calificó como una percepción difícil de describir con una palabra.

Tanto los investigadores del mundo oriental como del occidental han estudiado intensamente el umami y, a comienzos del año 2000, se determinó la presencia del primer receptor específico para el GMS y sustancias similares, localizado en los botones gustativos. El descubrimiento representó la prueba definitiva de que el umami es el quinto gusto básico, además de salado, ácido, dulce y amargo. Dicho descubrimiento ha revolucionado el mundo científico y también la industria de alimentos, la gastronomía y la enología. Hoy en día esa

palabra japonesa se encuentra ya en boca de la comunidad científica de todos los países. Sin embargo, siguen las investigaciones para tratar de explicar otros aspectos en relación al umami.

2. ASPECTOS SENSORIALES DEL UMAMI

Al comentar los aspectos sensoriales relacionados al umami, es necesario hablar sobre el sentido del gusto y sus receptores, sobre los umbrales de percepción de las sustancias que lo estimulan y sobre cómo estos pueden cambiar por la presencia de otros constituyentes en los alimentos como la sal, las proteínas y la grasa (Maga, 1987). También es interesante comentar el efecto sinérgico observado en numerosos estudios que indican la efectividad de la adición de GMS, conjuntamente con el IMP y el GMP.

El umami, como concepto, es relativamente nuevo en el mundo occidental, pero la propiedad que imparte a los alimentos existe desde tiempos antiguos, y se manifiesta en el uso de caldos-base de la cocina europea, de salsas, en lo delicioso de una pizza italiana, en los caldos japoneses o en la salsa de ostras, entre otros innumerables ejemplos.

Los occidentales se han conformado con describir esa sensación como sabrosa, plena de sensaciones bucales, o simplemente como un realizador de sabores

El glutamato fue la primera sustancia aislada del alga marina *kombu* (*Laminaria japonica*), responsable del umami y que luego se produjo comercialmente como un sazonador de comidas para hacerlas más apetecibles y sabrosas, además torna la sensación bucal del alimento más armónica y completa.

Más tarde, en 1913, el Dr. Kodama (Kodama, 1913) determinó que en el pescado bonito también había otras sustancias responsables del umami, ellas eran: la inosina-5'-monofosfato (IMP) y luego se determinó esa propiedad para otra sustancia, la guanosina-5'-monofosfato (GMP). Además, cuando el GMS y los 5'-ribonucleótidos se combinan se logran efectos potenciados en el gusto umami.

El hecho de que una sustancia o una mezcla de sustancias al ser adicionada a un alimento, modifique sus características sensoriales a través de una alteración en la percepción por los sentidos, ha sido objeto de muchas investigaciones científicas. En ese sentido, se ha estudiado la calidad de una percepción sensorial y su duración en el tiempo. Así, Yamaguchi & Kobori (1993) demostraron que la percepción del gusto umami, en presencia de GMS e IMP, es prolongada por más tiempo después de ingerir los alimentos que las contienen, incluso cuando dichas sustancias estén presentes en concentraciones muy bajas.

El gusto residual puede ser parte del placer de ingerir algún alimento. Las evidencias prueban que el umami es un generador del sabor residual, por lo que, no cabe duda de que tanto el GMS con los 5'-ribonucleótidos participan en el disfrute completo de una comida placentera (Maga, 1987).

La sensibilidad a las sustancias químicas que estimulan a los receptores del gusto está determinada por factores genéticos y por la exposición de los individuos a las sustancias existentes en la dieta diaria. Por esta razón, la participación de los padres en la introducción de una amplia variedad de alimentos y experiencias de alimentación rica y saludable es relevante para permitir la exposición y, en consecuencia, generar aceptación para el consumo de dietas saludables (Schwartz, 2018).

Kobayashi & Kennedy (2002) informaron que los japoneses deberían ser capaces de detectar la presencia de GMS más fácilmente, que un grupo de americanos e/o europeos expuestos al GMS en la dieta, en comparación con otro grupo que no estaba expuesto al estímulo. Tal información parece ser consistente ya que existe un mecanismo asociado a la habilidad de identificar el gusto umami como resultado de la exposición de ese compuesto en la dieta, incluso en periodos muy cortos de exposición y a bajas concentraciones de GMS. Ello explica que individuos orientales sean capaces de detectar umami en concentraciones muy bajas. Sin embargo, el mecanismo para explicar este hecho no se ha aclarado completamente. Por tanto, se deduce que se necesitan más estudios en áreas integradas como fisiología, biología molecular y ciencias sensoriales para dilucidar estos mecanismos y obtener esas respuestas.

Existen diferencias de sensibilidad entre individuos ante el GMS y los 5'-ribonucleótidos. Lugaz *et al.* (2002) determinaron una ageusia, es decir una ausencia de percepción al L-glutamato en un grupo de individuos. Por razones genéticas, una persona puede percibir o no el gusto. Fue observada una sensación duradera después del consumo de los alimentos que contienen glutamato, lo que corroboró estudios previos (Maga, 1987).

En 1985, en el Primer Simposio Sobre el Umami (Ninomiya, 2002) fue relatado que para que un gusto se considere básico debe cumplir con ciertas características. Debe ser claramente diferenciado de otros que ya se conocen, la calidad de ese gusto debe ser universal en todos los alimentos y debe ser verificable por la neurofisiología como un gusto diferente a los ya existentes. Respecto al umami se ha probado que cumple con estas premisas por lo que se considera un gusto básico independiente. Al respecto, se ha estudiado el comportamiento y la electrofisiología en animales de experimentación. Ya se sabe que hay un

receptor proteico específico para el glutamato en los botones gustativos, indicando que existe un mecanismo de percepción independiente (Chaudhari *et al.*, 1996; Chaudhari *et al.*, 2000; Lindeman, 2001).

3. DIFERENCIAS ENTRE GUSTO Y SABOR

Antes de que el umami se reconociera como un gusto básico, se utilizaron muchos términos para describir la percepción. Se decía que el GMS aumentaba la amplitud o que la sensación bucal era más armónica y que era un potenciador: todos los términos usados eran una expresión relacionada con el sabor, pero no como un gusto básico.

Otros investigadores opinaron que el umami era la combinación de los otros gustos básicos, pero luego se demostró que estaba fuera del tetraedro formado por los gustos dulce, amargo, ácido y salado (Yamaguchi, 1987). Hasta entonces, no se había demostrado la existencia de un mecanismo separado en la recepción del estímulo en estructuras celulares presentes en los botones gustativos, y el umami no había sido calificado ni como un gusto ni como un sabor (Yamaguchi & Ninomiya, 2000). Sin embargo, en muchos textos se encuentran indistintamente citaciones del umami como quinto sabor básico o como quinto gusto básico. Lo correcto es la segunda definición. Para entender mejor esta afirmación, es necesario recordar aspectos básicos de anatomía y fisiología de los sentidos químicos, los cuales se describen a continuación.

4. PERCEPCIÓN DEL SABOR

El sabor influye aproximadamente en el 75% del factor hedónico de un alimento. Como el sabor es el resultado de la percepción simultánea del gusto, el aroma y los estímulos táctiles, es posible afirmar que la lengua es una estructura fundamental en la percepción sensorial de los alimentos, ya que contiene receptores gustativos (quimiorreceptores) y de estímulos táctiles (quimio y mecanorreceptores) además de ser parte de la estructura que sirve de paso para que los compuestos volátiles de los alimentos lleguen a los receptores olfativos por vía retronasal.

La lengua está situada entre las arcadas gingivodentarias, debajo de la región palatina, encima del piso bucal de la región infrahioidea y se inserta en el hueso hioides, en la mandíbula, en el paladar y en la apófisis estiloides. Mediante numerosos músculos; tiene una gran movilidad, lo que le permite intervenir en la masticación, la deglución y la fonación (Rouviere, 1999, Netter, 2014).

La lengua es irregularmente ovalada, con simetría bilateral, gruesa en su extremidad posterior y aplanada en su cara superior e inferior. Su cara dorsal, sus bordes, su vértice y la parte anterior de su cara inferior están revestidos por un epitelio estratificado que contiene unas proyecciones denominadas papilas gustativas.

Existen cuatro tipos de papilas gustativas: filiformes, fungiformes, circunvaladas y foliadas (Netter, 2014).

Las papilas denominadas filiformes están situadas en todas las regiones de la parte superior de la lengua. Este tipo de papila es la única que no tiene botones gustativos, teniendo una función mecánica para mover los alimentos durante el consumo.

Las papilas fungiformes son estructuras redondeadas y están en la punta y región media de la lengua y presentan desde ningún hasta cinco botones gustativos.

Las papilas foliadas están presentes a los lados de la lengua y aparecen en forma de surcos situados verticalmente como pliegues en las hojas.

Las papilas circunvaladas se localizan en la zona posterior de la lengua y son estructuras sobresalientes dispuestas en forma de “V”. Las papilas contienen los botones gustativos, estructuras responsables por la percepción del gusto, que están inervados por cerca de 50 fibras nerviosas (Guyton & Hall, 2014).

El número de botones gustativos por papila es variable. En las papilas fungiformes, pueden existir hasta 5 botones, casi siempre localizados en la parte superior de la misma. Las papilas circunvaladas, que son más grandes, pueden contener hasta 100 botones gustativos. Las pequeñas papilas filiformes cónicas que cubren el dorso de la lengua, por lo general, no contienen botones gustativos. Se estima la existencia de un total aproximado de 10000 botones gustativos (Rouviere, 1999; Marieb & Hoehn, 2009).

Cada botón gustativo está formado hasta por 4 tipos de células: células basales; células tipo 1 y 2, que sirven de sostén; y células tipo 3, que son las células receptoras gustativas que establecen las conexiones sinápticas con las fibras nerviosas sensoriales. Las células tipo 3 tienen microvellosidades que se proyectan en el poro gustativo. Esta es una abertura que permite el contacto directo de las microvellosidades con la saliva, y por lo tanto con los elementos químicos de los alimentos. Los bordes de las células sustentaculares y de las células gustativas están conectados entre sí y con las células epiteliales circundantes mediante uniones cerradas. Consecuentemente, la única parte de las células receptoras gustativas que se expone a los líquidos de la cavidad bucal son sus microvellosidades.

Las células receptoras del gusto, denominadas TRCs (sigla en inglés para *Taste receptor cells*), se encargan de detectar las sustancias químicas de los alimentos y envían estas informaciones sensoriales al cerebro a través de la activación de sinapsis específica en las fibras nerviosas del gusto (Bigiani, 2005). Sin embargo, para que se produzca esa sensación gustativa es necesario que dichas sustancias se disuelvan en la saliva y se pongan en contacto con las microvellosidades de las células gustativas presentes en los botones gustativos. Las sensaciones del gusto se agrupan en cinco categorías generales, denominadas sensaciones primarias del gusto. Estas son: salado, ácido, dulce, amargo y umami. Los cinco gustos se sienten en toda la lengua. También hay sensibilidad a los cinco gustos básicos en la faringe, el paladar y la epiglotis, debido a la presencia de TRCs en estas áreas (Bigiani, 2005).

Es un consenso general que la composición de la saliva puede influir en las sensaciones del gusto. Aún se conoce poco sobre la manera como los constituyentes orgánicos e inorgánicos de la saliva interactúan con los cinco gustos básicos. Se ha determinado que la concentración de sodio en la saliva altera la respuesta a una solución salina y también puede alterar la respuesta placentera producida por la presencia de GMS (Scinska- Bienkowska *et al.*, 2006).

Resumiendo: el gusto es la percepción sensorial que se origina a partir de la presencia de sustancias químicas disueltas en la saliva, las cuales entran en contacto con receptores químicos o canales iónicos, específicos para cada uno de los cinco gustos (ubicados en las células gustativas que forman los botones gustativos) presentes en la lengua, provocando la liberación del mediador químico (acetilcolina) en la hendidura sináptica, despolarizando la membrana neuronal y llevando la señal electroquímica hasta al área cerebral de la decodificación del gusto, transformándolo en la sensación gustativa.

Ya el sabor es una respuesta compleja provocada por la percepción resultante de la asociación de tres sensaciones simultáneas: 1) gusto resultante de la estimulación de los receptores gustativos por parte de los compuestos químicos presentes en el alimento, disueltos en la saliva; 2) olfato resultante de la estimulación de las células olfativas por los compuestos volátiles presentes en los alimentos, por vía retronasal; y 3) sensaciones táctiles de origen químico (quimioestesia) que estimulan directamente los receptores del dolor, el tacto y los receptores térmicos de la piel o de las mucosas – en este caso, oral, nasal y ocular. Por ejemplo: el frío provocado por el mentolado o el ardor de la capsaicina; y/o sensaciones táctiles de naturaleza mecánica (somestesia) que estimulan los receptores sensoriales durante el movimiento de dos músculos de la lengua y

la cara en función de la posición y movimiento originados por la textura de los alimentos, como viscosidad y suavidad (ASTM, 2018).

Muchos alimentos contienen compuestos fenólicos que causan la percepción de astringencia y pueden estar presentes en las preparaciones de GMS. Por esta razón, es importante tener en cuenta que la astringencia puede considerarse el resultado tanto de la quimioestesia como de la somestesia. Quimioestesia por el fenómeno de complejación y precipitación de los compuestos fenólicos en contacto con las proteínas ricas en prolina presentes en la saliva (Jiang *et al.*, 2014), y la somestesia, por la estimulación de los receptores táctiles, por los precipitados formados, así como por la aspereza provocada por la reducción del agua de la saliva.

Las señales nerviosas que se originan tanto en la quimioestesia como en la somestesia se transmiten al cerebro a través del quinto par de nervios craneales, llamado trigémino (Engelen & van der Bilt, 2008), mientras que las sensaciones gustativas se transmiten por los nervios timpánico y glossofaríngeo, que constituyen el séptimo y noveno par de nervios craneales, respectivamente.

5. RECEPTORES DEL GUSTO UMAMI

En estudios recientes, utilizando técnicas de clonaje molecular, fueron identificados los receptores para el glutamato. Incluyen dos tipos pertenecientes a la familia de receptores acoplados a la proteína G, denominados GPCR (sigla en inglés para *G protein-coupled receptors*): “gusto-mGluR4” y los “heterómeros T1R1/T1R3” (Bigiani, 2005; Temussi, 2009).

Los receptores de glutamato se clasifican principalmente en dos grupos: receptores ionotrópicos y metabotrópicos. En el primero, la unión del glutamato y su receptor resulta en un cambio conformacional que permite el paso de los cationes de calcio y sodio a través de un poro. Los receptores metabotrópicos, por otro lado, no son permeables a los iones y se acoplan a segundos mensajeros intracelulares por medio de la proteína G. A continuación se presenta una breve descripción de los receptores que intervienen en la percepción del umami.

5.1. Receptores Gustativos-mGluR4

Antes de la aplicación de los métodos moleculares, estudios electrofisiológicos y de conducción sugirieron que los receptores para el glutamato podían estar relacionados, de alguna manera, con los receptores del glutamato presentes en el cerebro. Las investigaciones en tejidos linguales de ratas permitieron

determinar la presencia de receptores de glutamato denominados mGluR4 y que responden a la presencia de GMS y de los 5'-ribonucleótidos. Este descubrimiento representó la prueba definitiva para el mundo occidental de que existe el gusto básico para el umami (Chaudhari *et al.*, 1996; Chaudhari *et al.*, 2000; Lindeman, 2001).

Además, se determinó que varios receptores ionotrópicos de glutamato, como los iGluR4 (receptores sinápticos del umami localizados en la membrana de las células receptoras gustativas) y los receptores metabotrópicos (GPCRs), se encuentran presentes en los tejidos de la lengua en ratas. Los receptores metabotrópicos son receptores acoplados a la proteína G, cuya función es modular la producción de segundos mensajeros intracelulares, es decir, que promueven la mediación en efectos lentos del glutamato.

A diferencia de los receptores ionotrópicos, la unión del glutamato a los receptores metabotrópicos no activa la apertura de un canal intrínseco, sino que regula la transmisión sináptica y la excitabilidad neuronal a través de la activación o inhibición de varios sistemas efectores acoplados a la proteína G.

Estudios revelan que existen, al menos, 8 subtipos de receptores metabotrópicos de glutamato, y estos, a su vez, han sido clasificados en tres grupos distintos, basado en su homología de secuencia, farmacología y acoplamiento a mecanismos de señalización intracelular. El primer grupo está integrado por el subtipo mGluR1 y mGluR5, el cual activa a una fosfolipasa C, mientras que los miembros del segundo (mGluR2 y mGluR3) y los del tercer grupo (mGluR4, mGluR7 y mGluR8) están acoplados negativamente a la adenilciclasa (GMPC); el receptor mGluR6 está acoplado a la activación de GMPC fosfodiesterasa.

Los receptores mGluR1 están localizados, principalmente en la región post sináptica y en los límites de las densidades postsinápticas, desde donde regulan la actividad de los receptores de NMDA (N-metil-D-aspartato) y AMPA (ácido- α -amino-3-hidroxi-5-metil-isoxasol-4-propiónico) y la excitabilidad de la neurona postsináptica. Los mGluR2 y mGluR3 están localizados pre- y post-sinápticamente. Ya los mGluR3 se encuentran también en las células gliales. El tercer grupo está ubicado en las células ON bipolares, funcionando como autorreceptores presinápticos.

Sin embargo, se ha demostrado que solo un receptor metabotrópico de glutamato, mGluR4, se expresa en las células receptoras de las papilas foliadas y circunvaladas. Es importante destacar que en el cerebro, el mGluR4 tiene sensibilidad para el L-glutamato que es más compatible con un receptor neurotransmisor, como un receptor de umami.

A través del clonaje del mGluR4 de tejidos del paladar, se ha podido conocer la diferencia sustancial que existe entre el receptor mGluR4 ubicado en el cerebro y los mGluR4 localizados en las papilas, que son denominados mGluR4 gustativos para diferenciarlos (Bigiani, 2005). Conforme descrito anteriormente, investigaciones preliminares en ratas mostraron que el receptor gustativo mGluR4 se encuentra en las terminaciones apicales de las TRCs, en las papilas foliadas y circunvaladas. Observaciones inmunocitoquímicas confirmaron que, en los botones gustativos de las ratas, el mGluR4 gustativo está localizado exclusivamente en el poro gustativo, es decir, donde se encuentra la membrana de TRCs, lo que apoya la hipótesis de que el mGluR4 gustativo actúa como un receptor de umami.

Los receptores metabotrópicos de glutamato (mGluR) tipo I y II también causan sensación en los seres humanos (Bigiani, 2005).

5.2. Receptores T1R1/T1R3

Estudios moleculares evidencian la presencia de otro tipo de receptores, involucrados en la detección del umami. Son receptores de aminoácidos pertenecientes a la familia de los T1Rs de los G que constituyen un pequeño grupo de GPCRs (*G-protein-coupled receptors*) (Zhao *et al.*, 2003).

Los T1Rs definen dos poblaciones de células del gusto en la lengua y paladar formadas por los subgrupos T1R1, T1R2 y T1R3 que se combinan para generar los heterómeros denominados T1R1/T1R3 y T1R2/T1R3 (también llamados T1R1+3 y T1R2+3) que constituyen los receptores de los gustos umami y dulce, respectivamente.

Los receptores T1R1/T1R3 interactúan con los componentes químicos presentes en los alimentos e inician transmisiones en cascada que culminan en una liberación de neurotransmisores. Fibras nerviosas aferentes de los ganglios de los nervios craneales posteriormente transmiten esas señales a través del tálamo a los centros corticales del gusto donde se procesa e integra la información. Solamente la combinación de T1R1 con T1R3 funciona como un L-amino receptor y no las unidades por separado (Adler *et al.*, 2000).

Estudios realizados por Raliou *et al.* (2009), mostraron que las subunidades T1R1 y T1R3 tienen la función de controlar la mayoría de las respuestas fisiológicas y de comportamiento al L-glutamato. A diferencia del mGluR1, los T1R1/T1R3 son consistentemente detectados en las papilas gustativas fungiformes y sus correspondientes proteínas están localizadas en los botones gustativos (Figuras 14.1 y 14.2).

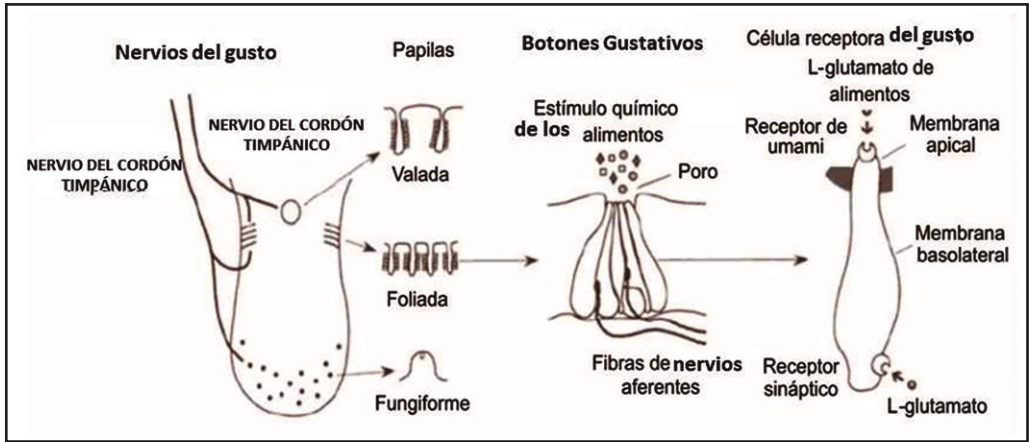


Figura 14.1 – Ubicación y estimulación de los receptores de L-glutamato T1R1/T1R3.

Fuente: Bigiani, 2005.

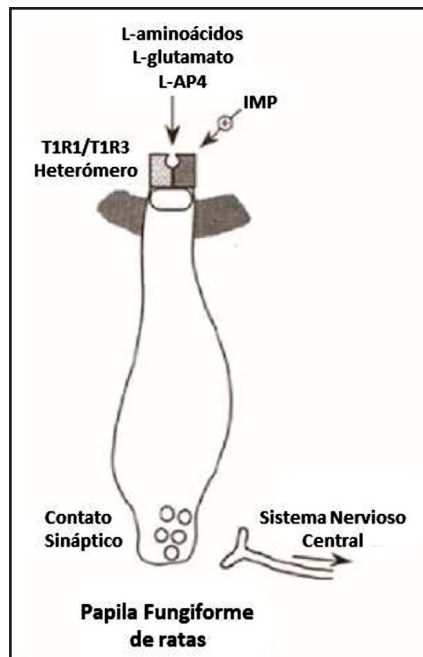


Figura 14.2 – Localización de heterólogos.

Fuente: Bigiani, 2005.

Las subunidades (T1R1 y T1R3) son activadas selectivamente por el glutamato y estos estímulos son potenciados, pero, no son activados directamente por los 5'-ribonucleótidos (Raliou *et al.*, 2009). Según Zucker (1999), los aminoácidos son las unidades más obvias para la fabricación de proteínas, compuestos de

gran valor metabólico en los seres humanos y, además de precursores biosintéticos de un gran número de moléculas vitales en la bioquímica del organismo, son también combustibles metabólicos para nuestro cuerpo. Por estos motivos, existen receptores para aminoácidos, que responden a sustancias químicas que hacen que los alimentos sean más sabrosos y, por tanto, de mayor aceptación, probablemente por razones evolutivas en los seres humanos.

6. RESPUESTA DEL SENTIDO DEL GUSTO

El gusto salado responde a la presencia de iones de sodio y de otras sales ionizadas. Sin embargo, el cloruro de sodio es específico para este gusto (Smith & Margolskee, 2006). Existen canales iónicos selectivos en relación al tamaño y carga que permiten la entrada específica del ion sodio, liberado en la disociación del cloruro de sodio.

El gusto ácido es estimulado por iones de hidrógeno liberados por la disociación de ácidos orgánicos e inorgánicos. Al igual que para desencadenar la percepción del gusto salado, para el gusto ácido existen canales iónicos selectivos que permiten la entrada específica del ion hidrógeno.

El gusto dulce es producido por diversas sustancias orgánicas como glucosa y otros azúcares, alcoholes, aldehídos, cetonas, amidas, ésteres, aminoácidos, algunas proteínas pequeñas, ácidos sulfónicos, ácidos halogenados, y sales inorgánicas de plomo y berilio. La mayor parte de estas sustancias es compuesto orgánico. Sin embargo, es importante mencionar que compuestos de diferentes clases químicas desencadenan la percepción del gusto dulce intenso, como aspartamo, sucralosa, estévia (especialmente rebaudiósido A), ciclamato, sacarina, neotame y otros.

La estimulación del gusto amargo la realizan aquellos compuestos nitrogenados y compuestos alcaloides, generalmente asociados a sustancias tóxicas, plantas venenosas y fármacos. Cuando un alimento es demasiado amargo puede provocar rechazo e incluso vómito como mecanismo de defensa del organismo.

El gusto umami es producido por la presencia del GMS y los 5'-ribonucleótidos. Llama la atención que algunos aminoácidos son dulces y agradables, otros son amargos y desagradables, y algunos provocan una respuesta al umami en el ser humano. Estas observaciones indican que los diferentes aminoácidos pueden interactuar con diversos receptores del sentido del gusto (Zucker, 1999).

Una vez que la sustancia química se disuelve en la saliva y se pone en contacto con las células receptoras presentes en las papilas gustativas, ocurren una

serie de eventos bioquímicos los cuales son señales electroquímicas enviadas al cerebro, que son específicas para cada uno de los gustos. Una vez que la señal llega al cerebro este la juzga e interpreta usando la información que ha almacenado, incluyendo recuerdos de sensaciones anteriores, y se desencadena una reacción ante el estímulo recibido. La frecuencia con que se repiten los impulsos indica la intensidad del gusto (Roper, 1989).

6.1. Vías cerebrales

Los impulsos que provienen de los dos tercios anteriores de la lengua (generados en las papilas fungiformes) se transmiten por estimulación del quinto par de nervios craneales, llamado cordón timpánico (*Chorda tympany*). Las papilas circunvaladas y foliadas, por otro lado, transmiten señales a través del noveno par de nervios craneales, llamado glosofaríngeo (Bartoshuk *et al.*, 1998; Roper, 2013; Yarmolinsky *et al.*, 2009).

Algunas señales gustativas se transmiten al tracto solitario desde la base de la lengua y otras partes de la región faríngea a través del nervio vago. Todas las células gustativas hacen sinapsis en los núcleos del tracto solitario y envían la información a neuronas de segundo orden en un área pequeña del núcleo ventroposteromedial del tálamo; desde allí, parten para neuronas de tercer orden hasta el extremo inferior de la circunvolución postcentral en la corteza cerebral, donde se curvan profundamente en la *sulcus lateralis* (también llamada fisura Sylvius y fisura lateral) y también en el área opérculo insular adyacente (Roper, 1989).

Existen factores que afectan la sensibilidad de los receptores gustativos al ser estimulados. Algunos son inherentes al alimento y otros al individuo que lo consume. La temperatura de los alimentos no debe ser muy diferente de la del cuerpo humano, de modo que, si la temperatura está muy baja, se hace más difícil la apreciación del gusto y si, por el contrario, está muy alta, los receptores se irritan y como consecuencia su sensibilidad también disminuye.

A veces, los gustos de un mismo alimento pueden modificarse, potenciarse o suprimirse en función de la temperatura de los alimentos, así como la sensibilidad de los receptores gustativos para detectar los gustos individuales. Así, por ejemplo, el azúcar puede enmascarar la percepción del amargor del café o la acidez de una limonada.

Las papilas gustativas tienen la capacidad de adaptarse a una sustancia una vez que esta reside cierto tiempo en la boca, por lo cual se pierde sensibilidad a otras sustancias, y se alteran las concentraciones que se detectan. Existe una sensibilidad innata en muchas personas para detectar los gustos básicos, pero no

todas las personas poseen la capacidad de percibirlos en los alimentos. Diversas patologías pueden afectar la capacidad de los individuos de detectar algunos de los gustos básicos, como la denominada ageusia. Han sido reportados casos de ageusia para el GMS (Lugaz *et al.*, 2002).

7. EL UMAMI, NUESTRO PRIMER GUSTO

En la leche materna, se encuentran 20 aminoácidos libres y el ácido glutámico es el más abundante, representando aproximadamente el 50% del total del contenido de aminoácidos. Steiner (1987) condujo una serie de experimentos en los que fue estudiada la expresión facial de los recién nacidos como respuesta a la estimulación de diferentes gustos. Los infantes recibieron agua y sus caras permanecieron relajadas y quietas, mientras que con solución ácida fruncieron el ceño, arrugaron la nariz; con la solución amarga agitaron la cabeza, cerraron los ojos y sacaron la lengua. Con soluciones dulces succionaron más rápido con movimientos de la lengua que son expresión de agrado. Cuando se les administró caldo de vegetales sin sazónador, la expresión facial fue similar a la de la solución ácida. Con el caldo sazonado con glutamato, la expresión fue parecida a la de la solución dulce. La solución de glutamato no fue placentera para los infantes, sin embargo, cuando fue añadida al caldo, la percibieron más agradable. Es posible que la presencia del glutamato en la leche materna contribuya a su aceptabilidad por los recién nacidos (Beauchamp & Pearson, 1991).

8. EL UMAMI COMO POTENCIADOR DEL SABOR Y LA PALATABILIDAD

Contrariamente a lo que sucede con el gusto, la percepción del sabor de un alimento es más compleja, ya que se integra toda la información sensitiva recibida en la boca. Los compuestos volátiles presentes en el alimento son responsables por su aroma y percibidos por el olfato; las sustancias químicas estimulan los botones gustativos, además de que, la textura y la temperatura del alimento estimulan receptores del tacto presentes en la cavidad bucal. Luego se procede a la detección e identificación del estímulo y ocurre una interpretación de la información total recibida conocida como palatabilidad, la cual es de sumo interés, ya que determina la elección o la preferencia por algún alimento, la cantidad que se consume e incluso su digestión. Los cinco sentidos están involucrados en la percepción de la palatabilidad, pero el gusto es el que juega el rol más importante. Sustancias como el glutamato y los 5'-ribonucleótidos son de suma importancia para la palatabilidad y aceptabilidad de los

alimentos (Yamaguchi & Ninomiya, 2000). El placer de la cocina oriental está asociado al uso de caldos preparados con el alga *kombu* (*Laminaria japonica*) o el pescado bonito, ambos ricos en sustancias que modernamente se denominan realzadores o potenciadores del sabor como son el GMS, el IMP y el GMP. Por ello, la presencia del *kombu* o del pescado bonito en la preparación de los platos de la cocina oriental los hace muy apetecibles.

9. RESPUESTA HEDÓNICA AL UMAMI

La respuesta hedónica a los alimentos se refiere al grado de aceptabilidad o de placer que nos proporciona su ingesta. La respuesta hedónica del umami ha sido estudiada, en comparación a la de los otros gustos básicos (Yamaguchi & Takahashi, 1984a).

Se utilizó sacarosa, cloruro de sodio (NaCl), ácido tartárico, cafeína y GMS, sustancias químicas que representan los cinco gustos. Se examinaron individualmente las respuestas a cada gusto básico o en combinaciones de forma binaria. Se utilizaron, en primer lugar, soluciones acuosas simples; luego soluciones saborizadas; y por último en alimentos, en varios niveles de concentración. Se registró la respuesta hedónica de 20 y 40 individuos, según el experimento, usando una escala de 9 puntos, donde el máximo valor significaba extremadamente agradable y 0 para extremadamente desagradable. La puntuación estándar del agrado fue establecida en cero. Cuando se evaluaron las soluciones de los gustos básicos, solo la sacarosa (dulzor) dio una excepcional puntuación de agradabilidad. El GMS y las otras sustancias básicas del gusto fueron consideradas como neutras o desagradables. En las soluciones binarias de 2 gustos, la combinación del GMS y el ácido tartárico, y la de GMS y NaCl dieron puntuaciones positivas de agrado, pero solo cuando las concentraciones fueron bajas. Los resultados para las soluciones saborizadas y para los alimentos fueron muy diferentes. Se observó que la presencia de GMS aumentó el puntaje hedónico tanto de las soluciones saborizadas como de los alimentos.

Otro ejemplo que ilustra la influencia de la respuesta hedónica por la presencia del umami se observó con arroz cocido, el cual se caracteriza por ser insípido. Cuando el arroz se cocinó con GMS añadido, no hubo cambios en el puntaje usado para expresar el agrado de los probadores; ni tampoco cuando se le adicionó 0,7% de NaCl. Sin embargo, cuando se añadió GMS, NaCl y posteriormente el arroz fue cocinado, el puntaje aumentó significativamente. Igual respuesta se observó cuando además del NaCl se le adicionó una pequeña cantidad de salsa de soya, después de cocinado.

Los resultados de estos estudios indican que el efecto de las sustancias que modifican el gusto no se puede predecir por la respuesta hedónica en un sistema modelo de soluciones acuosas simples, sino que se debe estudiar en soluciones saborizadas o, mucho mejor, en los alimentos como tales (Yamaguchi & Takahashi, 1984a; Yamaguchi, 1987).

10. UMAMI Y LOS OTROS GUSTOS BÁSICOS

Se ha investigado la influencia que puede tener la presencia de umami en los alimentos en la percepción de los otros cuatro gustos básicos (Kawamura & Kare, 1987). Al detectar los umbrales para los cinco gustos básicos en soluciones umami acuosas simples conteniendo 5 mM GMS (0,094%) o IMP (0,26%) (Tabla 14.1), se observa que la presencia de GMS e IMP no disminuyó los umbrales para la sacarosa y para el NaCl, aunque el IMP aumentó el umbral del sulfato de quinina; mientras que el GMS y el IMP incrementaron el umbral para el ácido tartárico. Habría que destacar que el IMP disminuyó, notablemente, el umbral del GMS en más de 50 veces.

Contrariamente, cuando se analizaron los umbrales de GMS en las soluciones que contenían los cuatro gustos básicos (Tabla 14.2), estos no mostraron alteraciones. Dichos resultados sugieren que el umami no afecta la percepción de los otros gustos básicos y que el efecto sinérgico solo se observa entre los dos tipos de sustancias umami.

Tabla 14.1 – Umbrales de detección de sustancias características de los cinco gustos básicos en presencia de GMS e IMP (g/100 mL).

| Solvente | Sacarosa | NaCl | Ácido tartárico | Sulfato de Quinina | GMS |
|--------------------|----------|--------|-----------------|--------------------|---------|
| Agua | 0,086 | 0,0037 | 0,00094 | 0,00004 | 0,012 |
| GMS sol. (5mmol/L) | 0,086 | 0,0037 | 0,00190 | 0,000049 | - |
| IMP sol. (5mmol/L) | 0,086 | 0,0037 | 0,03 | 0,0002 | 0,00019 |

GMS: glutamato monosódico; IMP: inosina-5'-monofosfato.

Fuente: Yamaguchi & Ninomiya, 2000.

Tabla 14.2 – Detección de umbrales de GMS en soluciones de gustos básicos.

| Solución | Concentración (g/dL) | Intensidad (I) ^a | Umbral de GMS (g/dL) |
|-----------------|-------------------------|--------------------------------|-------------------------|
| Agua | | 0 | 0,012 |
| Sacarosa | 8,83 | 50 | 0,023 |
| | 22,27 | 70 | 0,094 |
| NaCl | 0,88 | 50 | 0,012 |
| | 2,16 | 70 | 0,012 |
| Ácido tartárico | 0,030 | 50 | 0,012 |
| | 0,085 | 70 | 0,012 |
| Sacarosa | 8,83 | 50 | 0,023 |
| NaCl | 0,88 | 50 | 0,023 |
| Ácido tartárico | 0,030 | 50 | 0,023 |

^a En términos de la escala de intensidad del gusto, empleando probadores entrenados; GMS: glutamato monosódico.

Fuente: Yamaguchi, 1987.

En muchos alimentos, las sustancias umami son añadidas como sal. Si se consideran los riesgos para la salud por el consumo excesivo de sodio, es particularmente importante definir la concentración de sal a usar, sin reducir la palatabilidad de los alimentos. Yamaguchi & Takahashi (1984b) examinaron la relación funcional entre el GMS y el NaCl en sopas y su efecto en la salobridad y palatabilidad por el método de superficie de respuesta utilizando 9 sopas con diferentes niveles de GMS y NaCl, evaluadas con un panel y una escala de 7 puntos para medir la intensidad de salobridad y la palatabilidad de la sopa clarificada, la cual fue descrita por el siguiente modelo matemático:

$$Y = M - \alpha(X_1 - A)^2 - \beta(X_2 - B)^2 - \gamma(X_1 - A)(X_2 - B) \quad (1)$$

En este modelo, Y significa la puntuación de palatabilidad; M es la máxima puntuación de la palatabilidad; A, el nivel óptimo de GMS, B es el nivel óptimo de NaCl; y α , β , γ son constantes positivas; X_1 es la concentración de GMS añadida; y X_2 es la concentración de NaCl añadida. La puntuación de la palatabilidad se expresa como un punto en la superficie de una parábola elíptica, típica de este modelo matemático. El estudio demostró que cuando la cantidad total de sodio se reduce en 30% del valor óptimo, sin cambios en los niveles de GMS, la puntuación de palatabilidad disminuye de 0,17 a -0,19. Una reducción de NaCl a más del 30% disminuyó la puntuación de la palatabilidad (Tabla 14.3).

Tabla 14.3 – Efecto de la concentración de Na⁺ [proveniente del GMS y NaCl (g/100 g)] sobre la palatabilidad de una sopa.

| Total de Na ⁺ añadido | GMS | NaCl | Puntuación de palatabilidad |
|----------------------------------|-------|-------|-----------------------------|
| 0,363% (Óptimo) | 0,379 | 0,806 | 0,17 |
| 0,327% (10% < Óptimo) | 0,378 | 0,714 | 0,13 |
| 0,290% (20% < Óptimo) | 0,377 | 0,620 | 0,01 |
| 0,254% (30% < Óptimo) | 0,377 | 0,529 | -0,19 |
| 0,218% (40% < Óptimo) | 0,376 | 0,438 | -0,47 |
| 0,362% (Sin GMS) | 0 | 0,922 | -0,56 |

Fuente: tabla modificada de Yamaguchi, 1987.

Para confirmar estas conclusiones, se diseñó un nuevo experimento pero con dos menús diferentes típicos japoneses. En este experimento participaron 150 panelistas. También, en este caso, se observó que la reducción de aproximadamente 30% (o >30%) en la adición de sal, sin la adición de las sustancias del umami disminuyó todas las puntuaciones de salobridad, umami y palatabilidad. No obstante, este descenso fue claramente neutralizado por la adición de sustancias de umami. La sensación de satisfacción por las comidas ofrecidas se incrementó con la adición de sustancias umami a todos los niveles de NaCl estudiados.

De los hechos descritos anteriormente, se puede concluir que si se usa una cantidad apropiada de sustancias umami, el consumo de sodio se puede reducir en un 30% sin disminuir la palatabilidad del alimento o minimizar el grado de satisfacción de las comidas. Finalmente, se debe enfatizar que solo 0,5% - 0,6% de las sustancias umami incrementan sustancialmente la sensación de satisfacción de la comida (Yamaguchi, 1987).

11. SINERGISMO ENTRE SUSTANCIAS UMAMI

Cuando el ácido glutámico y los nucleótidos (en forma libre o de sales) coexisten, el umami se incrementa drásticamente. Este fenómeno, mejor conocido como el efecto sinérgico del umami ha sido ampliamente investigado (Kuninaka, 1960; Yamaguchi, 1967; Yamaguchi *et al.*, 1971). Se estudió el efecto sinérgico en una serie de soluciones acuosas simples y en alimentos. Los umbrales reportados de GMS e IMP en los panelistas fueron de 0,03% y 0,025%, respectivamente. Sin embargo, cuando se determinó la presencia de umami en los alimentos que lo contienen, los umbrales de percepción de GMS e IMP, o ambos, fueron definitivamente inferiores. Fundamentalmente en aquellos alimentos con altas

concentraciones relativas de ácido glutámico, tales como productos marinos o tomates, el umbral para el IMP fue notablemente más bajo. Por otro lado, en aquellas muestras que contenían una alta concentración de 5'-ribonucleótidos, como el ternero y el bonito deshidratado, el umbral de glutamato fue claramente menor, menos para el IMP. Muchos de los alimentos que contienen glutamato y 5'-ribonucleótidos, incluso en pequeñas cantidades, se utilizan comúnmente en la cocina para aumentar la palatabilidad de los alimentos, con un efecto sinérgico de las sustancias umami contenidas en las matrices alimentarias (Yamaguchi, 1987). Es importante enfatizar que existen muchos alimentos que contienen de manera natural sustancias umami, tanto en cantidades supraumbrales como subumbrales, y estas cantidades son suficientes para afectar la percepción de una manera placentera (Maga, 1983; Maga, 1987). Gutiérrez & Sangronis (2006) notaron cambios en la intensidad de palatabilidad y respuesta hedónica en una sopa del tipo crema de pollo y vegetales, al realizar combinaciones de GMS y 5'-ribonucleótidos, aprovechando el efecto sinérgico entre ellos.

12. CONSIDERACIONES FINALES

Más de un siglo después del descubrimiento del gusto umami por el Dr. Ikeda, continúan los estudios para entender los mecanismos de acción, aplicaciones, posibilidades de uso, comprensión de la percepción y potenciación de los sabores, así como sinergias e interacciones con otros compuestos químicos.

Con base en los resultados de numerosos estudios que prueban la potenciación de sabores en alimentos que contienen compuestos químicos capaces de impartir gusto umami, esta premisa puede verse como relevante para su aplicación tanto en alimentos dirigidos al público que presentan disminución o supresión en la percepción de sabores, como con el propósito de reducir la sal para promover una alimentación saludable.

Se deben impulsar estudios con este enfoque para que el aumento del factor hedónico pueda jugar un papel importante en dietas especiales y contribuir a mejorar la calidad de la ingesta de alimentos y en consecuencia promover una nutrición adecuada para grupos de individuos que necesitan efectos sensoriales de estímulos y una mayor aceptación de alimentos con fines dietéticos especiales.

13. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADLER, E. *et al.* "A novel family of mammalian taste receptors". *Cell*. 100(6): 693-702, 2000.

- ALENCAR, M. L. *et al.* “Prevalence of celiac disease among blood donors in São Paulo: the most populated city in Brazil”. *Clinics*. 67(9): 1013-1018, 2012.
- ASTM. “E253 – 18a. Standard terminology relating to sensory evaluation of materials and products”. West Conshohocken, 2018, p. 7.
- BARTOSHUK, L. M. *et al.* “PROP (6-n-Propylthiouracil) supertasters and the saltiness of NaCl”. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 855(1): 793-796, 1998.
- BAUER, J. & REISCH, L. “Behavioural insights and (un)healthy dietary choices: a review of current evidence”. *Journal of Consumer Policy*. 42(1): 3-45, 2019.
- BEAUCHAMP, G. K. & PEARSON, P. “Human development and *umami* taste”. *Physiol Behav*. 49(5): 1009-1012, 1991.
- BELLISLE, F. “How and why should we study ingestive behaviors in humans?”. *Food Quality and Preference*. 20(8): 539-544, 2009.
- BIGIANI, A. “Glutamate receptors in taste receptor cells”. Chapter 7. *In*: GRILL, S. & PULIDO, O. *Glutamate receptors in peripheral tissue*. New York, Kluwer Academic / Plenum Publishers, 2005, pp. 129-143.
- CHAUDHARI, N.; LANDIN, A. M. & ROPER, S. D. “A metabotropic glutamate receptor variant function as a taste receptor”. *Nat Neurosci*. 3(2): 113-119, 2000.
- CHAUDHARI, N. *et al.* “The taste of monosodium glutamate: membrane receptors in taste buds”. *J Neurosci*. 16(12): 3817-3826, 1996.
- CHIKAZOE, J. *et al.* “Distinct representations of basic taste qualities in human gustatory cortex”. *Nature Communications*. 10: 1-8, 2019.
- ENGELN, L. & VAN DER BILT, A. “Oral physiology and texture perception of semisolids”. *J. Texture Stud*. 39(1): 83-113, 2008.
- GUTIÉRREZ, C. & SANGRONIS, E. “Efecto sinérgico y cuantificación de los 5'-ribonucleótidos en una sopa de pollo”. *Arch Latinoamer Nutr*. 56(3): 26-32, 2006.
- GUYTON, A. & HALL, J. *Tratado de fisiología médica*. 13. ed. Rio de Janeiro, Elsevier, 2014.
- JIANG, Y.; GONG, N. N. & MATSUNAMI, H. “Astringency: a more stringent definition”. *Chem. Senses*. 39(6): 467-469, 2014.

- KAWAMURA, Y. & KARE, M. *Umami: a basic taste*. New York, Marcel Dekker, 1987.
- KESSLER, F. *et al.* “Consumer perception of snack sausages enriched with umami-tasting meat protein hydrolysates”. *Meat Science*. 150: 65-76, 2019.
- KOBAYASHI, C. & KENNEDY, L. “Experience induced changes in taste identification of monosodium glutamate”. *Physiol Behav*. 75(1-2): 57-63, 2002.
- KODAMA, D. “On a procedure for separating inosinic acid”. *J Tokyo Chem Soc*. 34: 487-492, 1913.
- KUNINAKA, A. “Studies on taste of ribonucleic acid derivatives”. *J Agric Chem Soc Jpn*. 34(6): 489-492, 1960.
- LINDEMAN, B. “Receptors and transduction in taste”. *Nature*. 413: 219-225, 2001.
- LUGAZ, O.; PILLAS, A. M. & FAURION, A. “A new specific ageusia: some humans cannot taste L-Glutamate”. *Chem Senses*. 27(2): 105-115, 2002.
- MAGA J. “Organoleptic properties of *umami* substances”. In: KAWAMURA, Y. & KARE, M. *Umami: a basic taste*. New York, Marcel Dekker, 1987, pp. 255-269.
- MAGA, J. “Flavor potentiators”. *Crit Rev Food Sci Nutr*. 18(3): 231-312, 1983.
- MARIEB, E. & HOEHN, K. *Anatomia e fisiologia*. 3. ed. Porto Alegre, Artmed, 2009, p. 1072.
- MELA, D. J. “Why do we like what we like?”. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 81(1): 10-16, 2001.
- MELLO, L. L. M. *et al.* “Expectations and acceptability of diabetic and reduced calorie milk chocolates among non-diabetics and diabetics in the USA”. *Journal of Sensory Studies*. 25(s1): 133-152, 2010.
- MIKKILÄ, V. *et al.* “Longitudinal changes in diet from childhood into adulthood with respect to risk of cardiovascular diseases: the cardiovascular risk in young finns study”. *European Journal of Clinical Nutrition*. 58(7): 1038-1045, 2004.
- NETTER, F. H. *Atlas de anatomia humana*. 6. ed. Rio de Janeiro, Elsevier, 2014.
- NINOMIYA, K. “*Umami*: a universal taste”. *Food Rev Int*. 18(1): 23-38, 2002.

RALIOU, M. *et al.* “Tas1R1-Tas1R3 taste receptor variants in human fungiform papillae”. *Neurosci Lett.* 451(3): 217-221, 2009.

ROPER, S. D. “The cell biology of vertebrate taste receptors”. *Annu. Rev. Neurosci.* 12:329-353, 1989.

ROPER, S. D. “Taste buds as peripheral chemosensory processors”. *Semin. Cell Dev. Biol.* 24(1): 71-79, 2013.

ROUVIERE, H. *Anatomía humana*, tomo I. 10. ed. Barcelona, Editorial Masson, 1999, pp. 400-404.

SCHWARTZ, J. “Health decision making”. *Consumer Psychology Review.* 1(1): 107-122. 2018.

SCINSKA-BIENKOWSKA, A. *et al.* “Glutamate concentration in whole saliva and taste responses to monosodium glutamate in humans”. *Nutr Neurosci.* 9(1-2): 25-31, 2006.

SCLAFANI, A. “Oral and postoral determinants of food reward”. *Physiology & Behavior.* 81(5): 773-779, 2004.

SMITH, D. V. & MARGOLSKEE, R. F. Making sense of taste”. *Scientific American Special Edition.* 16(3): 84-92, 2006.

STEINER, J. “What the human neonate can tell us about *umami*”. In: KAWAMURA, Y. & KARE, M. *Umami: a basic taste*. New York, Marcel Dekker, 1987, pp. 97-123.

STEINLE, S. R. *et al.* “Avaliação da aceitação de chá mate adoçado com aspartame, extrato de estévia [*Stevia rebaudiana* (Bert.) Bertoni] e sacarose, antes e após exercício físico”. *Boletim do Centro de Pesquisa e Processamento de Alimentos.* 23(1): 221-227, 2005.

TEMUSSI, P. “Sweet, bitter and *umami* receptors: a complex relationship”. *Trends Biochem Sci.* 40(10): 1-7, 2009.

VOORPOSTEL, C. R.; DUTRA, M. L. B. & BOLINI, H. M. A. “Sensory profile and drivers of liking for grape nectar among smokers and nonsmokers consumers”. *Ciência e Tecnologia de Alimentos.* 34(1): 164-173, 2014.

YAMAGUCHI, S. “Fundamental properties of *umami* in human taste sensation”. In: KAWAMURA, Y. & KARE, M. R. (ed.). *Umami: a basic taste, phy-*

siology, biochemistry, nutrition, food science. New York, Marcel Dekker, 1987. pp. 41-73.

YAMAGUCHI, S. “The synergistic taste effect of monosodium glutamate and disodium 5'-inosinate”. *J Food Sci.* 32: 473-478, 1967.

YAMAGUCHI, S. & KOBORI, I. “Subtleness and exquisiteness of *umami* taste in humans”. *J Food Qual Pref.* 4(1-2): 82, 1993.

YAMAGUCHI, S. & NINOMIYA, K. “*Umami* and food palatability”. *J Nutr.* 130(4S): 921S-926S, 2000.

YAMAGUCHI, S. & TAKAHASHI, C. “Hedonic function of monosodium glutamate and four basic taste substances used at various concentration levels in simple and complex systems”. *Agric. Biol. Chem.* 1984a; 48: 1077-1081.

YAMAGUCHI, S. & TAKASHASHI, C. “Interactions of monosodium glutamate and sodium chloride on saltiness and palatability of clear soup”. *J Food Sci.* 49(1): 82-85, 1984b.

YAMAGUCHI, S. *et al.* “Measurement of the relative taste intensity of some α -amino acid and 5'-nucleotides”. *J. Food Sci.* 36(6): 846-849, 1971.

YARMOLINSKY, D. A.; ZUKER, C. S. & RYBA, N. J. P. “Common sense about taste: from mammals to insects”. *Cell.* 139: 234-244, 2009.

ZHAO, G. Q. *et al.* “The receptors for mammalian sweet and *umami* taste”. *Cell.* 115(3): 255-266, 2003.

ZUCKER, C. S. “Putative mammalian taste receptors: a class of taste – specific GPCRs with distinct topographic selectivity”. *Cell.* 96: 541-551, 1999.