

ARTÍCULO

EL SABOR DE LOS RECUERDOS: FORMACIÓN DE LA MEMORIA GUSTATIVA

María Isabel Miranda Saucedo
Instituto de Neurobiología (INB)-UNAM
mirandami@unam.mx

El sabor de los recuerdos: Formación de la memoria gustativa

Resumen

La posibilidad de reconocer el sabor es una de las funciones cerebrales más importantes y necesarias para nuestra sobrevivencia. La ruta para percibir y reconocer un sabor inicia por la activación de las células gustativas, donde los receptores en cada célula receptora están “entonados” para responder a una modalidad básica de sabor. La información captada por estas células llega al cerebro a través del procesamiento multisensorial, distribuido a lo largo y ancho de redes plásticas en varias estructuras, donde se integra la información del sabor, su valor hedónico y reforzante, comparándolo también con el estado interno del cuerpo. A través de esta integración, se activan simultáneamente regiones cerebrales encargadas del almacenamiento de la información, para así lograr una memoria a largo plazo. Esta memoria es constantemente actualizada dependiendo de nuestras experiencias cambiantes con los alimentos, que dependen radicalmente de las consecuencias gastrointestinales que producen y de nuestro grado de saciedad o expectación.

Palabras Clave: Percepción, aprendizaje, sentido del gusto.

The flavor of memories: Taste memory formation

Abstract

The ability to recognize a taste is one of the most important brain functions and is essential for our survival. The pathway to perceive and recognize a taste begins with the activation of the taste cells, each with receptors tuned to respond to a basic taste modality. The taste information received by these cells reaches the brain through multi-sensorial processing that is distributed throughout plastic networks in several brain structures, where its hedonic and reinforcing value is integrated and compared with the body's internal state. This integration results in the simultaneous activation of brain regions responsible for storing the taste information, generating a long-term memory. Such taste memories are constantly updated by new experience, including expectations or degree of satiety, but especially any gastrointestinal after effects associated with the taste.

Keywords: Perception, learning, sense of taste.

Introducción

A lo largo de nuestra vida, y quizá sin darnos cuenta, el sentido del gusto nos acompaña dando una variada gama de entonaciones a nuestras experiencias cotidianas. “¡Qué gusto verte!”, “eso que pasó me dejó un mal sabor”, “ella sí que tiene buen gusto por las cosas” y hasta frases más

prosaicas como “mamacita qué sabrosa estás”, son expresiones utilizadas a diario que resaltan la importancia ancestral de saborear no sólo los alimentos sino la vida misma.



Figura 1. Los músculos de la cara se mueven de forma característica cuando probamos alimentos desagradables, así como cuando observamos imágenes repugnantes o cuando nos enfrentamos a una injusticia.

Y nos guste o no, la posibilidad de reconocer a lo que “saben” las cosas es una de las capacidades más importantes y necesarias para nuestra sobrevivencia. Esta función primordial subyace no sólo en el reconocimiento de los alimentos que entran por la boca; de hecho los músculos de la cara se mueven de la misma manera cuando probamos alimentos desagradables, así como cuando observamos imágenes repugnantes o cuando nos enfrentamos a una injusticia.



Figura 2. Adriaen Brouwer: La bebida amarga, 1630–1640.

Es más, solemos sentir realmente asco en respuesta a ofensas morales; la repugnancia, definida como una “emoción de fuerte desagrado y disgusto hacia sustancias y objetos, como determinados alimentos, excrementos, materiales orgánicos pútridos o sus olores”, es entonces más que una metáfora ante ciertas experiencias negativas. Pero el sentido del gusto es mucho más dentro del arcoíris de sensaciones, es el sentido que le da gusto a la vida; en compañía de los olores y de la vista, saborear es sin duda uno de los placeres más increíbles e inigualables.

La capacidad de sentir

Es innegable que los sentidos nos proporcionan información vital que nos permite relacionarnos con el mundo que nos rodea de manera segura e independiente. A través de los sentidos interpretamos y le damos una coherencia, subjetiva y muy humana, a eso que llamamos realidad. Por medio de las sensaciones, que son una cascada de mecanismos y procesos físico-químicos en nuestro cuerpo y cerebro, se procesan todos los estímulos que recibimos, como la luz, los sonidos, el olor y el sabor, la temperatura, el dolor, el placer, etcétera. De tal forma, percibir es la función cerebral, y el primer proceso cognitivo, que nos permite elaborar e interpretar la información proveniente de nuestro entorno a través de los órganos de los sentidos distribuidos a lo largo del cuerpo.

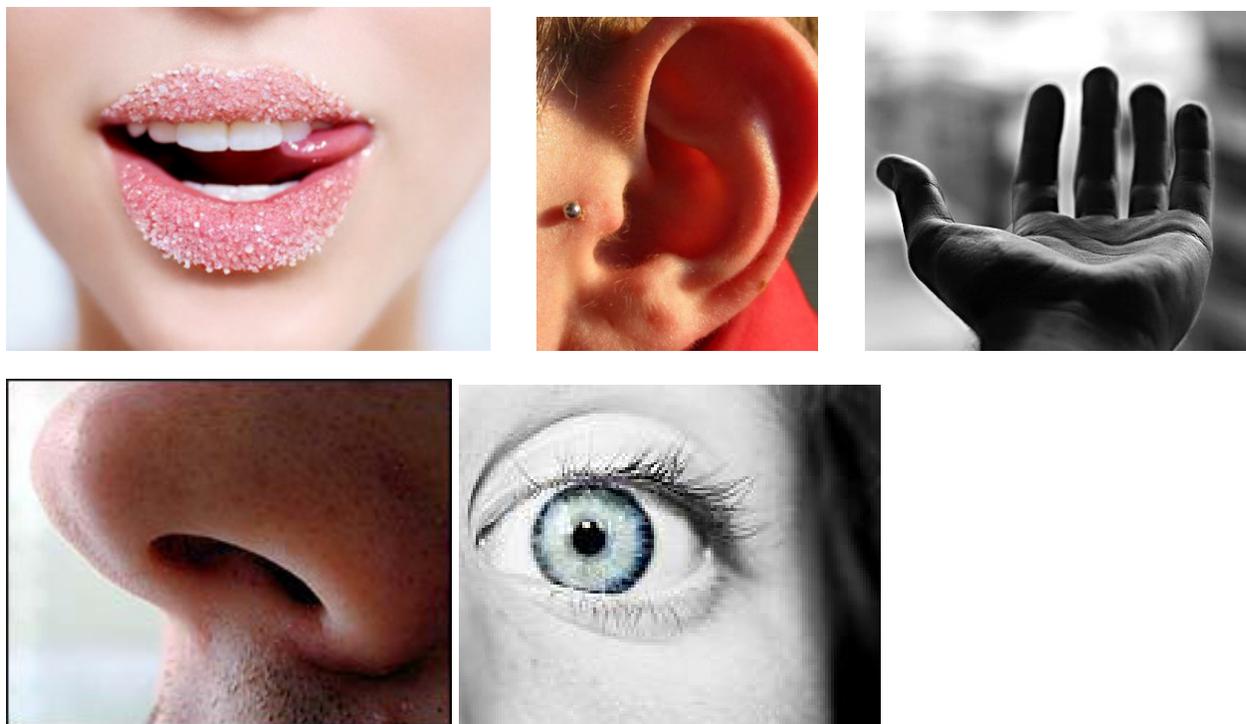


Figura 3. Parte externa de los órganos de los sentidos.

En otras palabras, gracias a los sistemas sensoriales, encabezados por los órganos de los sentidos, las diferentes energías emitidas en nuestro mundo, como la emisión de energía luminosa, la energía química, etcétera, así como la distribución de la materia y energía en el espacio y el tiempo, son procesados en nuestro cerebro y permiten formar una representación del mundo transformada en actividad neuronal. Particularmente, el sentido del gusto transmite al cerebro la

naturaleza química de la gran variedad de sustancias con la que nos alimentamos.



Figura 4. El placer de saborear

En primer lugar, para saborear, en el sentido estricto de la palabra, se requiere que las sustancias entren por la boca, se disuelvan en la saliva y tengan contacto estrecho con la lengua y el paladar. La lengua posee propiedades musculares singulares que permiten mover lo que se come y lo que se bebe, mezclando y “extrayendo” las cualidades químicas de lo que se ingiere. Obviamente el sentido del gusto es necesario para seleccionar los alimentos adecuados, pero reconocer el sabor es algo más que reconocer el “gusto”. Simultáneamente el cerebro integra y compara las diferentes propiedades de la comida. Cuando comemos una paleta helada, sentimos la temperatura, la textura, la forma, etcétera. En conjunto las propiedades de los alimentos permiten percibirlos en varias modalidades, escalas y jerarquías; por lo tanto la integración total de su “sabor” es una vasta gama de propiedades diferentes. Particularmente relevante son las características olfativas que acompañan a todo lo que comemos; más de la mitad de lo que se detecta como “sabor” procede de lo que el olfato capta a distancia de las partículas de los alimentos que se desprenden y se disuelven en el aire. El olor potencia al gusto. No queda duda que el principal factor que contribuye al gusto es el sentido del olfato; basta recordar la carencia de sabor de los alimentos cuando sufrimos una congestión nasal durante un resfriado severo. También, sabemos que una de las principales preocupaciones de la industria de comida rápida y mercadotecnia alimentaria, está ligada sin duda al olor de los productos, más que a su sabor o su contenido nutritivo.

Además del olor, existen otras características que suelen integrarse al probar un determinado alimento; un ejemplo interesante es el de los alimentos picantes que contienen sustancias denominadas capsaicinas, sintetizadas por algunas plantas que evolucionaron de forma sobresaliente sus sistemas de defensa para evitar ser comidas. Las capsaicinas generan una sensación caliente, literalmente interpretada como algo increíblemente ardiente en la boca. Las propiedades químicas de estas sustancias activan receptores específicos a lo largo de nuestra piel, mucosa y lengua, que transmiten la información para su procesamiento e integración en el cerebro, lo que permite reconocer a estos alimentos de forma inmediata como estímulos calientes que literalmente queman, inflaman y causan dolor.(1) Sin embargo, a pesar de estas sensaciones contundentes, muchas personas en países como el nuestro, suelen regocijarse al

haber descubierto el engaño de estas plantas y mantienen el gusto masoquista por estos exóticos alimentos.

¿Cómo es que, a pesar de que nuestro cerebro integra y nos informa de las características esenciales de los alimentos, existen gustos tan diferentes entre las personas? ¿Por qué ciertos alimentos son valorados de forma diferente dependiendo de las experiencias previas de cada persona? ¿Por qué sabores aparentemente desagradables, ácidos o amargos, suelen degustarse en alimentos altamente placenteros y valorados inclusive como productos gourmet?

La respuesta está probablemente en el hecho de que mucho más que el gusto, es el sabor entero de la experiencia integrada en nuestro cerebro; cuando comemos algo delicioso sentimos placer alegría y queremos repetir la experiencia ¡con mucho gusto!

El comienzo de saborear

La fascinante capacidad de integración sensorial inducida al comer requiere el reconocimiento en paralelo de todas las características contenidas en el alimento llevado a la boca, pero también incluye el contexto, es decir dónde y cómo se come. De forma básica, y para iniciar de alguna manera esta ruta sensorial, sabemos que cualquier estímulo gustativo (el cual, a lo largo de este artículo, también llamamos indistintamente como “gusto” o “sabor”) deberá estar contenido dentro de la clasificación o modalidad esencial de dulce, salado, amargo, ácido o umami; este último está representado por el sabor del ácido glutámico o aminoácidos similares parecido al producido por la carne. La percepción específica y altamente eficiente de estas modalidades gustativas básicas se logra al detectar las moléculas que los caracterizan; por ejemplo, lo dulce con carbohidratos, lo salado con iones y minerales, lo amargo con alcaloides, lo ácido con ácidos; todos ellos contenidos en diferentes concentraciones en cada alimento.(2) Dichas moléculas interactúan con los receptores específicos distribuidos a lo largo de toda la lengua, el paladar y la epiglotis.



Figura 5. Es una idea enteramente falsa la información muy difundida de que existen sectores divididos en la lengua para cada uno de las modalidades gustativas.

La lengua entera puede percibir casi con la misma intensidad las cinco modalidades gustativas básicas, siendo una idea enteramente falsa la información desafortunada y altamente difundida de que existen sectores divididos en la lengua para cada modalidad. Esta información errónea nació ante el descuido y falta de seguimiento para corroborar la interpretación que originalmente dieron investigadores serios del tema. Lo cierto es que al presente, a pesar de la identificación reciente en el año 2000 de los receptores gustativos, aún prevalece en algunos libros de texto supuestamente acreditados, uno de los errores más grandes del siglo pasado.

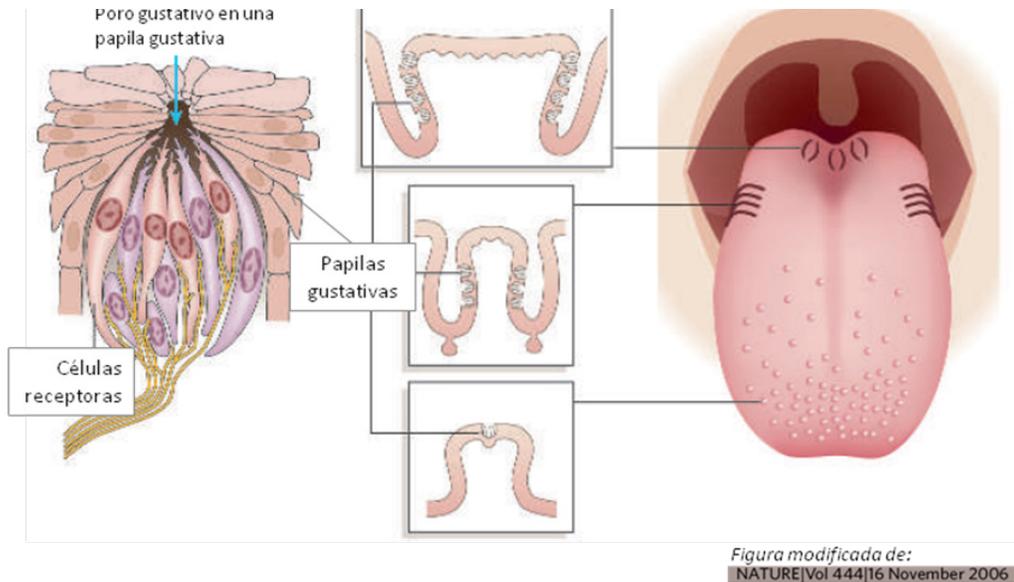


Figura 6. Esquema de la lengua, las papilas gustativas y las células receptoras del sabor.

Modificado de referencia(2).

Actualmente, es indiscutible que las cinco modalidades gustativas son detectadas cada una por una familia de receptores gustativos, localizados a lo largo de toda la lengua, del paladar suave, de la parte trasera de la boca y de la epiglotis. Particularmente, tan sólo en la lengua, se encuentran más de 10,000 papilas gustativas y cada una contiene de 50 a 150 células receptoras gustativas. Aún no se conoce el grado de variación en el número de estas células sensoriales contenidas en cada papila, así como tampoco la proporción de los cientos de receptores para las moléculas de los cinco “gustos” básicos en cada una de ellas.(2)

Evidencia reciente indica que las propiedades de cada una de las papilas gustativas dependen de las diferentes familias de células y sus receptores del gusto, denominados TR (por sus siglas en inglés). Se cree que la distribución y/o características de cada una determinan la codificación final del conjunto de sabores presentes en un alimento. Al parecer, cada célula receptora codifica la propiedad más relevante del sabor ingerido y se encarga de enviar esta información codificada al cerebro, donde esta codificación se procesa e integra.(3)

Células receptoras del gusto en una papila gustativa

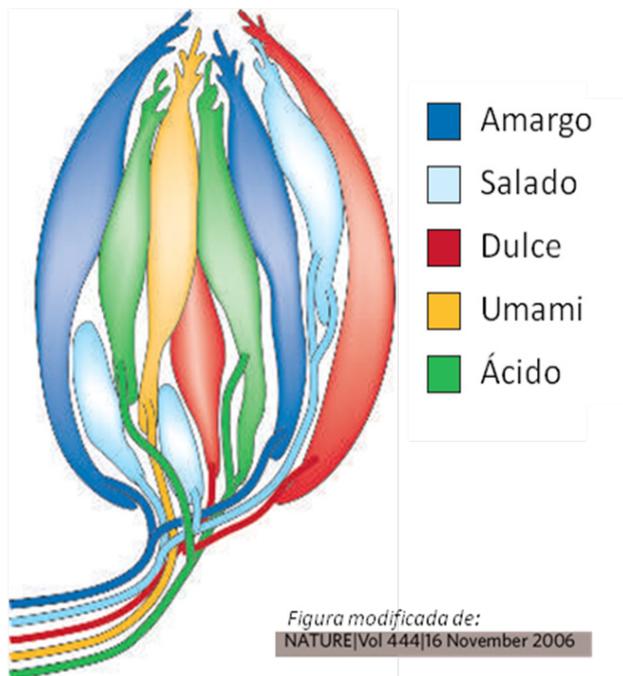


Figura 7. Esquema de una papila gustativa donde se representan en colores diferentes cada una de las células receptoras que la conforman. Modificado de referencia (2).

La teoría actual sugiere que los receptores en cada célula receptora están “entonados” para responder a una modalidad básica de sabor - dulce, amargo, salado, ácido o umami- y cada una está inervada por fibras que también responden sólo a una modalidad; es decir, cada modalidad del sabor es especificada por la actividad de células receptoras y fibras que no traslapan la información recibida.(2,3)

La ruta central del sabor

En la actualidad, los detalles de codificación del sabor por cada una de las células receptoras son parte de un profundo estudio y debate científico. Lo que está claro es que a través de la activación de los receptores en estas células se desatan cascadas de activación, mediadas por la liberación de neurotransmisores químicos, que envían señales a través de los nervios facial, glossofaríngeo y vago a regiones centrales del cerebro, donde la complejidad en la codificación e integración se incrementa considerablemente. La primera región del sistema nervioso central activada tras ingerir un alimento, es una estructura notable denominada núcleo del tracto solitario (NTS) que se encarga del procesamiento inicial de la gran mayoría de la información que captamos por nuestros sentidos. Cuando comemos algo, en esta estructura se activan neuronas que responden, la gran mayoría de las veces, a una modalidad gustativa específica de los sabores desprendidos de los alimentos.(3)

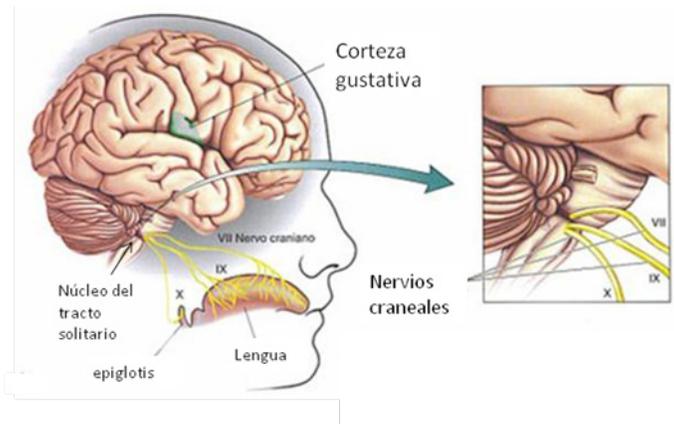


Figura 8. Esquema de las rutas centrales del sabor activadas a partir de la lengua y la epiglotis. En el recuadro se muestra la inervación del núcleo del tracto solitario por los nervios craneales del nervio vago (X), glossofaríngeo (IX) y facial (VII).

Siguiendo la ruta central, las neuronas activadas en el NTS se encargan a su vez de activar, igualmente a través de sus conexiones y cascadas de mensajeros químicos en sus terminales, a las neuronas en el núcleo parabraqueal, una estructura que posee mayor complejidad al responder e integrar variados aspectos de la información sensorial. También en este núcleo la mayoría de las neuronas se activan de forma específica ante una modalidad particular; no obstante, existen otras poblaciones de neuronas que responden de una forma más amplia activándose por varios sabores; en otras palabras su “entonación” o respuesta es más amplia para diferentes sabores que se integran simultáneamente. Por ejemplo, las experiencias (codificaciones) previas que se hayan tenido con un sabor determinado inducirán la activación de diferentes áreas en este núcleo; las áreas dorsales se activan para un sabor nuevo en comparación con las activadas por un sabor familiar que es desagradable.(4) Algo similar ocurre en el tálamo, que es la tercera estructura activada en la ruta del sabor, donde la codificación esencial de los cinco gustos básicos activan específicamente algunas neuronas, pero muchas otras también responden en conjunto a distintas modalidades o estímulos, como el olor, la textura, etcétera.

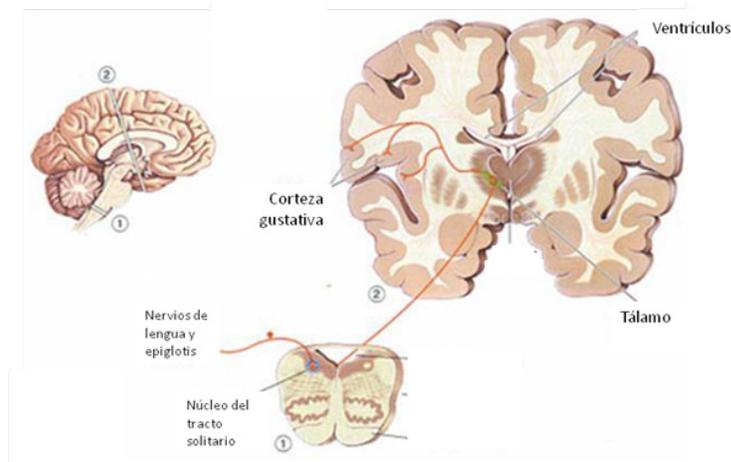


Figura 9. Esquema de las rutas centrales del sabor activadas a partir del núcleo del tracto solitario (1) el cuál proyecta a regiones centrales, que incluyen el tálamo, la amígdala y la corteza insular, entre las principales.(2)

Debido que reconocer los sabores incluye algo más que la codificación de las modalidades básicas del gusto, es necesaria la activación de neuronas que respondan de forma más amplia y compleja, integrando simultáneamente información variada que necesita ser evaluada, comparada y catalogada. De tal forma, en la ruta central del sabor, en las áreas cerebrales encargadas de procesar e integrar aspectos más complejos del sabor, las neuronas responden o “entonan” de forma más amplia, permitiendo procesar en paralelo información variada y compararla con la adquirida en experiencias previas relacionadas con ese sabor.(3)

Una importante estructura integradora es la denominada corteza gustativa, que es una área multimodal capaz de integrar varios aspectos de la información, ya que sus neuronas no sólo responden a los sabores, sino también a la temperatura, al tacto, al dolor y al estado de las vísceras.(5,6) La respuesta orquestada por grupos de neuronas en esta corteza, llamados “ensambles”, permiten procesar e integrar todas las características contenidas en un alimento, y además, compararlas con la información almacenada previamente asociada a ese sabor. De esta forma, se logra un código combinado específico (7) que permitirá reconocer posteriormente ese sabor dentro de una amplia gama de combinaciones. Al parecer, los ensambles de neuronas en la corteza que procesan modalidades o características parecidas del sabor se encuentran cercanamente agrupados,(8,9) donde los cinco gustos básicos producen la activación de ensambles de neuronas específicos que se traslapan. (10)

Como mencionamos en un inicio, muchas veces cuando percibimos un sabor también éste puede inducirnos un estado afectivo o emocional, referido como un valor hedónico que puede ser positivo o placentero, o negativo si provoca disgusto o malestar. Por razones evolutivas evidentes, lo dulce y salado en concentraciones adecuadas es placentero; los frutos y semillas altamente nutritivas son dulces; las sales y minerales necesarios para la vida son salados. Por otra parte lo amargo y ácido es generalmente desagradable al ingerirlo, ya que las toxinas y venenos suelen ser amargos y/o ácidos. En la ruta central del sabor, varias son las estructuras que se encargan del reconocimiento del valor hedónico inicial o instintivo del sabor, teniendo la corteza gustativa una función primordial para representar el valor hedónico de los sabores que se adquiere con la experiencia de su ingestión. (11)

Aunada a la corteza gustativa, la amígdala es otra estructura fundamental encargada de procesar el valor hedónico, no sólo de lo que se come, sino de una gran gama de experiencias. La activación de las neuronas de la amígdala desencadena a su vez la activación de otras estructuras, incluyendo varias regiones corticales que almacenan la información a largo plazo, que en otras palabras se encargan de formar la memoria del sabor. (11)

Aprendiendo y recordando el sabor

Cuando probamos algo, pocas veces nos percatamos conscientemente de que simultáneamente estamos reconociendo el sabor y recordando todo lo que puede estar asociado a éste. En un inicio, cuando los sabores de algún alimento nos resultan novedosos, generalmente no tienen ningún significado y solemos compararlos únicamente con las modalidades básicas o con algún otro alimento; sin embargo, la preferencia o el desagrado futuro por ese alimento está relacionado con los eventos sobresalientes ligados durante y después de su consumo. ¿Quién no ha dejado de comer por meses, inclusive años, algún alimento que le provocó un terrible dolor estomacal y numerosas vistas al baño? Por otra parte ¿Quién puede resistir dejar de comer ese platillo especial que cada año enarbola una celebración?

Cada vez que ingerimos algo aprendemos a relacionarlo; esto se acentúa cuando los sabores son relevantes o novedosos. La necesidad de aprender y posteriormente recordar las consecuencias de lo que comemos es obvia; somos lo que comemos y nuestra supervivencia depende de reconocer lo nutritivo de lo dañino. Por lo tanto el cerebro posee la capacidad de almacenar información asociada a lo que se come, que impacta directamente en la actitud y la frecuencia con que se comen determinados alimentos para -casi siempre- beneficio de nuestra salud. Actualmente se sabe que las neuronas, en las diferentes áreas de la ruta del sabor, son capaces de modificar su actividad química, eléctrica y su conformación, dependiendo del tipo de experiencia asociada con el sabor. Precisamente, las neuronas de la corteza gustativa son altamente “plásticas”; es decir, se adaptan rápidamente y cambian su respuesta conforme se transforma el valor hedónico durante el consumo de un nuevo sabor, pero también durante el consumo de un sabor familiar, lo que permite la actualización constante de la memoria del sabor a lo largo de días, meses o años después. Gracias a esta plasticidad, somos capaces de reconocer inicialmente que algo es amargo pero aprender que no es dañino y, posteriormente, este sabor ahora familiar puede resultar agradable con un valor altamente placentero; ejemplos clásicos son la cerveza, los vinos y algunos quesos fuertes, que una vez que se degustan y se supera la aversión inicial, suelen provocar un incremento goloso en su consumo. Cierto es que en todas las ocasiones que consumimos un alimento determinado, somos capaces de reconocerlo específicamente, a pesar de que, de tanto en tanto, su connotación hedónica cambia. En otras palabras, la capacidad de reconocer las modalidades del sabor permanece intacta en nuestro cerebro; los alimentos interactúan siempre con los mismos receptores en la boca, pero éstos terminan activando patrones diferentes de neuronas dependiendo de la historia de experiencias que tengamos con ese sabor. Son precisamente las neuronas de la corteza gustativa las que poseen esta complejidad para comandar los cambios plásticos de estos patrones y almacenar la información asociada con el sabor. Las neuronas de la corteza se activarán de forma orquestada, pero diferente, cada vez que ingerimos algo, entonándose a las circunstancias pasadas y presentes, para así lograr una memoria actualizada de ese sabor.(3) Pero la activación de patrones especializados en la corteza no es aislada; la posibilidad de reconocer el valor hedónico del alimento incluye la activación simultánea de otras estructuras muy importantes. (11)

Como mencionamos, la amígdala juega un papel central en la modulación del almacenamiento de memorias emotivas (12); el contexto emotivo que rodea el evento de saborear un alimento puede tener un impacto en la duración y fuerza con la que recordamos posteriormente ese sabor. Un alimento que después de comerse provoca una fuerte irritación gastro-intestinal, es asociado en un contexto altamente desafortunado que, en algunas ocasiones, también puede ser potenciado por olores asociados durante su ingestión. En consecuencia, esta experiencia induce una memoria emotiva sólida y duradera que impide el consumo en el futuro de cualquier alimento que tenga este sabor u olor. Esto se logra, gracias a que la amígdala se activa en paralelo, ayudando a que patrones diferentes de neuronas interactúen en la corteza gustativa. La activación de estos patrones, modulados por la amígdala, permite adicionalmente que se den cambios químicos y morfológicos en cada una de las neuronas participantes, que inducen cambios en la respuesta a largo plazo, reflejados en la memoria.(12)

Si bien es cierto que la memoria ayuda a reconocer el qué y el ahora de las cosas, también en muchas ocasiones, al recordar algo necesitamos tomar una decisión al respecto. Al recordar propiamente el sabor de algo podemos predecir las consecuencias gratas o desagradables, ya que también memorizamos el valor recompensante y placentero o desagradable y nocivo. Esta capacidad integrativa se logra gracias a la intrincada comunicación entre la amígdala, la corteza

gustativa, y las cortezas frontal y prefrontal. Estas últimas estructuras son regiones cerebrales donde las neuronas se consideran también multisensoriales, que responde a un gran número de estímulos recibidos a través de nuestros sentidos, pero también a la actividad interna del cerebro. Al parecer, en estas cortezas se llevan a cabo procesos esenciales para poder integrar variados aspectos de los alimentos que hemos consumido y que se relacionan con el olor, el sabor, el valor hedónico y el estado motivacional. Un aspecto importante al alimentarnos, que suele estar muy presente en las personas acostumbradas a dietas disminuidas y forzadas, es saber reconocer cuando estamos saciados o satisfechos, a pesar de que el alimento mantenga su valor placentero. Es común que el valor hedónico que percibimos en un alimento determinado varía dependiendo de cuán saciados estemos, o como bien dicen “para buena hambre no hay mal pan”. Como el sabor del alimento no cambia, es entonces el estado interno en el que nos encontremos, que depende del grado de hambre o saciedad, el que otorga la interpretación final de la percepción del sabor. Esta capacidad de preferencia o respuesta diferencial a los alimentos, se logra en parte por la activación simultánea de las neuronas multimodales de la corteza prefrontal y las otras regiones antes mencionadas.(13)

La plasticidad de las neuronas en estas estructuras subyace precisamente en la capacidad de responder químicamente de forma variada, así como en la posibilidad de tener mayor o menor número de conexiones para alterar el patrón de respuesta ante un mismo estímulo. Esta dinámica de cambios en las neuronas, en sus conexiones y en los circuitos de conexión que forman, es precisamente donde reside la memoria de los sabores.

El reto actual de la ciencia radica necesariamente en entender la complejidad que se da durante la formación de estos patrones, la interacción entre las estructuras y los cambios químicos y morfológicos necesarios en cada una de las neuronas para mantener esta complejidad.

Conclusiones

El conocimiento actual indica que la ruta para percibir y reconocer un sabor inicia con la activación de las células gustativas, agrupadas en las papilas gustativas de la lengua y epiglotis, donde los receptores en cada célula receptora están “entonados” para responder a una modalidad básica de sabor - dulce, amargo, salado, ácido o umami- y cada célula está inervada por fibras que también responde sólo a una modalidad. La información captada por estas células llega al cerebro a través del procesamiento multisensorial, distribuido a lo largo y ancho de redes plásticas en varias estructuras, donde se integra la información del sabor, su valor hedónico y reforzante, comparándolo también con el estado interno del cuerpo. Durante la integración de tan variados aspectos del sabor del alimento, se activan simultáneamente regiones cerebrales encargadas del almacenamiento de la información, para así lograr una memoria a largo plazo. La memoria del sabor es constantemente actualizada dependiendo de nuestras experiencias cambiantes, que dependen radicalmente de las consecuencias gastrointestinales que produce el sabor y de nuestro grado de saciedad o expectación.

Claramente, un alimento no sólo se caracteriza por su sabor, sino también por la suma del olor, textura y atractivo visual, que lo convierten en una experiencia integrada al estado emocional e interno de quien lo consume; pudiendo posteriormente reconocer un alimento como altamente placentero y evocar con él momentos, personas y lugares, singulares e inolvidables de la vida.

Bibliografía

- 1) Willis WD Jr. The role of TRPV1 receptors in pain evoked by noxious thermal and chemical stimuli. *Exp Brain Res.* **2009**; 196(1):5-11.
- 2) Chandrashekar J, Hoon MA, Ryba NJ, Zuker CS. The receptors and cells for mammalian taste. *Nature.* **2006**; 444(7117):288-94.
- 3) Carleton A, Accolla R, Simon SA. Coding in the mammalian gustatory system. *Trends Neurosci.* **2010**; 33(7):326-34.
- 4) Yamamoto T, Shimura T, Sakai N, Ozaki N. Representation of hedonics and quality of taste stimuli in the parabrachial nucleus of the rat. *Physiol Behav* **1994**; 56:1197–202.
- 5) Hanamori, T. et al. Responses of neurons in the insular cortex to gustatory, visceral, and nociceptive stimuli in rats. *J. Neurophysiol.* **1998**; 79, 2535–2545.
- 6) Kadohisa, M. et al. Neuronal representations of stimuli in the mouth: the primate insular taste cortex, orbitofrontal cortex and amygdala. *Chem. Senses.* **2005**. 30, 401–419.
- 7) Stapleton JR, Lavine ML, Nicolelis MA, Simon SA. Ensembles of gustatory cortical neurons anticipate and discriminate between tastants in a single lick. *Front Neurosci.* **2007**; 1(1):161-74.
- 8) Accolla R, Bathellier B, Petersen CC, Carleton A. Differential spatial representation of taste modalities in the rat gustatory cortex. *J Neurosci.* **2007**; 27(6):1396-404.
- 9) Accolla, R. and Carleton, A. Internal body state influences topographical plasticity of sensory representations in the rat gustatory cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **2008**; 105, 4010.
- 10) Schoenfeld MA, Neuer G, Tempelmann C, Schüssler K, Noesselt T, Hopf JM, Heinze HJ. Functional magnetic resonance tomography correlates of taste perception in the human primary taste cortex. *Neuroscience.* **2004**;127(2):347-53.
- 11) Núñez-Jaramillo L, Ramírez-Lugo L, Herrera-Morales W, Miranda MI. Taste memory formation: latest advances and challenges. *Behav Brain Res.* **2010**; 207(2):232-48.
- 12) McGaugh JL. Memory consolidation and the amygdala: a systems perspective. *Trends Neurosci.* **2002**; 25(9):456.
- 13) de Araujo IE, Gutierrez R, Oliveira-Maia AJ, Pereira A Jr, Nicolelis MA, Simon SA. Neural ensemble coding of satiety states. *Neuron.* **2006**; 51(4):483-94.