

CAPITULO 19. INTRODUCCIÓN A LOS SISTEMAS SENSORIALES. EL GUSTO Y EL OLFATO.

INTRODUCCIÓN A LA PSICOBIOLOGIA DE LOS SENTIDOS

Los diferentes **tipos de energía** susceptibles de influir sobre la conducta de un organismo reciben el nombre genérico de **estimulación sensorial**.

Tipos de energía estimular: la modalidad sensorial

Podíamos decir que la estimulación sensorial es el aspecto físico-material de los estímulos, su **modalidad** y sus características físicas de frecuencia, amplitud o intensidad, etc. Además de detectar y clasificar la energía, es decir, además de extraer información relativa al tipo de energía que incide, el sistema nervioso debe ser capaz de codificar su procedencia, intensidad y duración.

A la transformación de las diferentes modalidades energéticas en impulsos nerviosos llevada a cabo por los receptores sensoriales se le llama **transducción sensorial**.

La **ley de las energía nerviosas específicas** venía a decir, cuando todavía no se conocía la naturaleza eléctrica de la transmisión nerviosa que, probablemente, las vías nerviosas estimuladas por cada modalidad estimular específica transportaban una energía nerviosa también específica. Hoy por hoy, sabemos que los impulsos nerviosos son todos iguales. ¿Cómo es posible entonces, que distintas modalidades sensoriales sean codificadas con el mismo código?. La explicación está en que las vías nerviosas que transmiten la información sensorial al sistema nervioso central llevan esa información a zonas determinadas, diferentes para cada modalidad. La ley de J.Muller según los datos actuales recibe el nombre de **ley de líneas marcadas**, expresión con la que se quiere hacer referencia a que las vías sensoriales siguen un trayecto predeterminado y genéticamente programado, desde los receptores a las áreas de proyección sensorial donde se interpreta o descodifica la información recibida. La modalidad sensorial depende de a qué parte del sistema nervioso central lleguen los impulsos nerviosos y no de cual haya sido la energía estimular. Lo importante es que cada receptor está programado para responder a un estrecho margen de valores de un tipo determinado de energía: el **estímulo adecuado**.

La cuantificación de la energía estimular: intensidad (o amplitud) del estímulo.

Ahora nos vamos a centrar en la codificación de la intensidad o amplitud de la estimulación y vamos a tratar de explicar si también hay una relación de causa-efecto entre la intensidad de la estimulación física y la intensidad de la sensación y si esa relación es proporcional o no: en esto consiste la **psicofísica**.

A lo largo de los temas que tratan de los sentidos se va repetir a menudo la idea de que las estimulaciones sensoriales de muy baja intensidad no producen ninguna respuesta del receptor. Eso no quiere decir que no haya energía, sino sólo que no es suficiente para producir sensación: obviamente, si el receptor no se ve afectado, es imposible que el sujeto informe de alguna sensación. La intensidad mínima de estimulación que un individuo es capaz de sentir recibe el nombre de **umbral sensorial**. En realidad el umbral sensorial no es un valor absoluto y constante, puesto que la sensibilidad puede variar con la atención, la motivación, la fatiga, etc. Operativamente se define como la intensidad mínima detectada el 50% de las veces.

El segundo concepto básico de la psicofísica es el de **umbral diferencial** o la capacidad para discriminar entre dos estímulos de intensidad diferente.

La duración y la localización de la estimulación

Un fenómeno bastante habitual es el de la disminución o incluso la desaparición de la sensación aun cuando la estimulación sensorial sigue teniendo la misma intensidad. Esto ocurre con la presión táctil sobre la piel, con los olores, los sabores, etc. Cuando esta reducción se explica por la fisiología de los receptores sensoriales recibe el nombre de **adaptación sensorial**, mientras que cuando los receptores siguen respondiendo de la misma manera, pero el individuo deja de responder a la estimulación, se suele hablar de **habitación**, que es un tipo de aprendizaje no asociativo.

Los receptores sensoriales y la trasducción

Si tuviéramos que hacer una clasificación de los mecanismos de trasducción sensorial, por lo menos entre los vertebrados, podríamos hacerla atendiendo a si el receptor sensorial es de tipo neuronal o si hay algún tipo de receptor específico que capta la energía estimular y la transforma para luego estimular la neurona sensorial. Los receptores olfatorios, cutáneos y los propio e interoceptivos son del primer tipo (son neuronas), mientras que la vista, el oído, el equilibrio y el gusto cuentan con receptores especializados. El interés de esta distinción estriba en que dependiendo de si el mecanismo es del segundo tipo, la transformación de la energía física en impulsos nerviosos requiere la intervención de una célula no neuronal especializada, mientras que, en el primer caso, la estimulación incide directamente sobre la neurona sensorial. Tanto en un caso como en otro, el efecto de la estimulación produce un cambio de potencial graduado del tipo de los que se producen en las neuronas postsinápticas tras la llegada de un neurotransmisor. Normalmente, aunque no siempre se produce un potencial excitatorio o despolarización. Este cambio de potencial recibe el nombre de **potencial generador** si el receptor sensorial es una neurona y **potencial receptor** si se trata de un receptor no neuronal. En último extremo, para que un organismo pueda verse afectado por la estimulación ambiental, sea del tipo que sea, es preciso que ese potencial generador sobrepase el umbral de disparo de la neurona sensorial y se transforme en un potencial de acción.

Codificación de la intensidad

Tenemos que preguntarnos como podemos afirmar que una sensación es más intensa que otra. Dos son las posibilidades con que cuentan las neuronas sensoriales para lograrlo: 1ª el **código de frecuencia**, consistente en que a medida que aumenta la intensidad de la estimulación, aumenta correlativamente la frecuencia de potenciales de acción que una neurona transmite. Una estrategia que permite ampliar el rango de intensidades codificables se sirve de una característica de las neuronas sensoriales: su **umbral de respuesta**; cada neurona empieza a responder sólo cuando la estimulación tiene la intensidad necesaria. Este umbral difiere de unas neuronas a otras y, mientras que una responden a estimulaciones muy débiles, otras sólo lo hacen cuando la estimulación es intensa o muy intensa. Este 2º mecanismo recibe el nombre de **fraccionamiento según el rango** o **código poblacional**, ya que, en este caso, la intensidad se codifica no sólo mediante la frecuencia de impulsos nerviosos, sino también considerando el número de neuronas que disparan sus potenciales y su umbral de disparo: a medida que aumentamos la intensidad de estimulación, vamos haciendo que las neuronas con un umbral de disparo más alto empiecen a producir potenciales de acción.

Codificación de la duración de la estimulación

A la reducción de respuesta sensorial a pesar de mantenerse la estimulación se conoce como **adaptación sensorial**. Unos receptores sensoriales se adaptan muy rápidamente, mientras que otros tardan mucho en adaptarse o no se adaptan en absoluto. Los receptores que se adaptan deprisa reciben el título de receptores **fásicos**, mientras que a los que tardan mucho o no son adaptables se les clasifica como **tónicos**.

Esta claro que los receptores fásicos informan esencialmente de cambios en la estimulación, mientras que los tónicos están diseñados para proporcionar información fidedigna, más realista, sobre aspectos de la realidad de los que es conveniente estar constantemente informados: el equilibrio, el dolor, el grado de tensión que está sufriendo un tendón, etc.

Localización y modulación/amplificación de la estimulación: campos receptivos e inhibición lateral.

En el caso de los receptores cutáneos, es conocido el hecho de que a la corteza de proyección sensorial (circunvolución o giro postcentral) se la conoce como *homúnculo sensorial* porque tiene un plano o mapa de toda la superficie corporal. Lo mismo puede decirse de las demás modalidades sensoriales.

Hay que tener presente que la actividad fisiológica de una neurona sensorial resulta modificada por la estimulación de los receptores sensoriales que contacten con ella: es lo que se conoce como **campo receptivo**.

La interacción de dos campos receptivos próximos explica el fenómeno de **inhibición lateral**. Es una observación bien contrastada que percibimos mejor los cambios en la intensidad de la estimulación sensorial o zonas de contraste.

LOS QUIMIORRECEPTORES

Los **quimiorreceptores** más nombrados y conocidos son los del gusto y los del olfato, pero no son los únicos, algunas sensaciones dolorosas están mediadas por receptores sensoriales estimulados por algunas de las sustancias resultantes de la degradación de tejidos que tiene lugar, por ejemplo, en las lesiones de la piel o de los músculos. Informan también de la deshidratación celular que induce la conducta de beber. Otro proceso en cuya regulación participan quimiorreceptores específicos es la respiración. Cuando el aire que llega a los pulmones contiene menos oxígeno del normal, como ocurre en altitud.

Dicho todo esto, hay que decir que hay una diferencia clara entre los quimiorreceptores descritos y el gusto y el olfato, diferencia que estriba en el hecho de que mientras aquéllos captan información referente al interior del organismo, éstos informan de aspectos externos.

A la capacidad de detectar la presencia de sustancias químicas en el medio y, hasta cierto punto, reconocerlas, se la conoce como **quimiotaxis** o capacidad de ubicarse según las características químicas del entorno.

EL GUSTO

El sabor es la sensación resultante de la trasducción sensorial que tiene lugar en los receptores del gusto, que se encuentran en la lengua, pero también los hay en el paladar blando, la faringe, la laringe, el sófago y la epiglotis, que cierra la laringe para evitar que la comida o la bebida pase a los pulmones y nos atragantemos.

La lengua, las papilas y los botones gustativos

En el caso de la especie humana, y los vertebrados en general, estas células receptoras se hallan intertas en una estructura conocida con el nombre de **botón gustativo**.

Es notable el parecido del botón gustativo con un capullo de rosa. Los botones del gusto de la lengua no se distribuyen de modo uniforme por ella, sino que, muy al contrario, se concentran en la superficie superior de las **papilas fungiformes** (de 1 a 5 botones gustativos por papila) y los bordes laterales de las llamadas **papilas foliadas** (hasta 1300 por papila) y **circunvalladas** (alrededor de 250). Cada tipo de papila se ubica en diferentes zonas de la lengua: las circunvalladas se encuentran a lo largo de una franja en forma de V de la parte posterior de la lengua, las fungiformes se distribuyen por la superficie anterior de la lengua y, finalmente, las foliadas se localizan a lo largo de la superficie lateral de la lengua.

Una de las razones por las que percibimos más rápidamente ciertos tipos de sensaciones gustativas, por ejemplo lo dulce o salado, es que los botones gustativos de las papilas fungiformes comunican directamente con la superficie externa de la lengua, mientras que los de las papilas circunvalladas y foliadas se encuentran en los pliegues laterales. El umbral para cada uno de los cuatro sabores básicos es más bajo en unas zonas de la lengua que en otras: los agradables, dulce y salado, por delante y los desagradables, ácido y amargo, por detrás. También hay que decir que cuanto más soluble en agua o en medios lipídicos sea una sustancia, mayor es su probabilidad de producir sensaciones gustativas.

Las células gustativas propiamente dichas proyectan extensiones en forma de microvellosidades hasta el **poro** en que termina el botón gustativo, mientras que por el otro extremo hacen sinapsis con las neuronas sensoriales. Dentro de cada botón gustativo hay, además entre 50 a 150 receptores, otras células, **basales y de soporte**. Una particularidad de las células receptoras del gusto es que tienen una vida breve y que están siendo constantemente reemplazadas por otras que, tras separarse de la capa epitelial que rodea al botón gustativo, entran en él y se van diferenciando convirtiéndose primero en células basales para posteriormente convertirse en receptores gustativos.

La trasducción gustativa

Es un lugar común decir que existen cuatro cualidades gustativas, **dulce, salado, ácido y amargo**. La pregunta es ¿qué pasa en la boca para que sintamos lo que sentimos cuando comemos?. Lo que allí ocurre es lo que hemos llamado **trasducción gustativa o interacción entre el estímulo y su receptor, interacción que, en última instancia, acaba dando lugar a una señal nerviosa**. Lo que vamos a tratar de analizar a continuación es cómo los receptores gustativos interactúan con las sustancias químicas para codificar las sensaciones gustativas.

Lo dulce

Es razonable que la glucosa tenga un sabor dulce puesto que este azúcar es la fuente de energía de los seres vivos. Es también comprensible que lo sean otros monosacáridos como la fructosa, la manosa y la galactosa. Efectivamente, los aminoácidos sirven como fuente para la producción de ATP (energía), pero sobre todo se utilizan como elementos básicos para la síntesis de proteínas.

Hay bastantes evidencias que apuntan a la existencia de al menos un receptor de membrana responsable del sabor dulce.

El proceso de trasducción sensorial del sabor dulce implica la despolarización de la célula receptora. Esta despolarización puede ser una consecuencia del cierre del canal dependiente de voltaje de potasio, que está normalmente abierto. El cierre de este canal, que se encuentra en la zona basolateral de las células receptoras, es el resultado de acción del AMPc: el receptor, estimulado por una sustancia dulce activa el enzima adenilato ciclasa, que cataliza la síntesis del AMPc.

Lo amargo

Si el sabor dulce es un indicio del valor nutritivo de las sustancias que así saben, el sabor amargo es todo lo contrario, un indicio de que las sustancias que así saben pueden ser venenosas. Entre estas sustancias están los **alcaloides**. Entre los alcaloides más famosos están la estrocnina, la solanina y la brucina, muy venenosas, y la quinina, la cocaína, la nicotina y la cafeína.

Lo salado

La única sustancia con sabor puramente salado es el cloruro sódico y el cloruro de litio. Al contrario de lo que parece ocurrir con los sabores dulce y amargo, la trasducción del sabor salado parece ser el resultado del paso de iones a través de canales catiónicos independientes de voltaje presentes en la membrana apical de las células receptoras.

Lo ácido

Al igual que en el caso del sabor salado, el sabor ácido es consecuencia de las alteraciones en los canales iónicos de la parte apical de la membrana receptora.

El procesamiento neural del gusto

Vías nerviosas del gusto

Las neuronas aferentes que entran en contacto sináptico con los receptores de los botones gustativos de la lengua corresponden a los pares craneales VII (nervio facial) y IX (glossofaríngeo). La faringe, que también posee receptores gustativos, está inervada por el nervio vago (par X). Los cuerpos celulares de estas neuronas se encuentran en diferentes ganglios de la cabeza. Estas neuronas se ramifican ampliamente al llegar a las proximidades de la lengua, lo que les permite establecer sinapsis con muchos receptores gustativos a la vez. Mientras que el facial inerva las papilas fungiformes, el glossofaríngeo establece sinapsis con las circunvalladas y foliadas.

Los tres nervios craneales proyectan ipsilateralmente sus axones hasta hacer sinapsis en el núcleo llamado **solitario** del bulbo raquídeo. Este núcleo, también conocido como **núcleo**

del tracto solitario (NTS), es un núcleo de relevo que interviene en el control de numerosas funciones viscerales ya que recoge información proveniente del intestino, los pulmones y el sistema cardiovascular.

Las neuronas del NTS que recogen las aferencias gustativas, agrupadas en el **núcleo gustativo del núcleo solitario** proyectan al tálamo. Del tálamo salen tractos nerviosos que discurren por la llamada cápsula interna para llevar la información gustativa hasta la corteza, concretamente a la región gustativa de la circunvolución postcentral que rodea por debajo y por delante al área somatosensorial correspondiente a la lengua, y también a una zona conocida con el nombre de ínsula.

Es importante hacer notar que algunas neuronas gustativas del NTS proyectan sobre el núcleo **parabranchial del puente** que participa en reflejos autonómicos relacionados con el gusto. Además, envía proyecciones al núcleo central de la amígdala, una estructura que participa en el procesamiento de los aspectos afectivos relacionados con la comida y la bebida, y también al hipotálamo.

Codificación neural de los sabores

En la actualidad se sabe que la codificación de la cualidad sensorial está determinada por las conexiones que establecen las fibras sensoriales: si estimulamos eléctricamente una fibra gustativa tendremos una sensación gustativa, mientras que si estimulamos el nervio auditivo ocasionaremos una sensación auditiva. Es lo que se conoce como **teoría de líneas marcadas**, de la que hemos hablado anteriormente.

En el caso de las cuatro cualidades gustativas básicas, dulce, salado, ácido y amargo, no puede decirse que cada neurona sensorial resulte estimulada única y exclusivamente por un único tipo de estímulo gustativo; efectivamente, cada neurona sensorial responde a más de una cualidad gustativa, en mayor o menor medida. Sin embargo, lo que sí parece claro es que cada fibra responde de modo especial a una cualidad sensorial.

Una segunda teoría, conocida como **codificación de patrones de respuesta**, considera fundamental el hecho de que la especificidad no sea absoluta y trata de explicar la codificación gustativa en función de la comparación entre las entradas de impulsos de las diferentes fibras gustativas aferentes, comparación llevada a cabo por las neuronas del Sistema Nervioso Central.

La codificación central de un sabor determinado es el resultado de la comparación de la estimulación nerviosa que entra por la línea aferente que responde especialmente a ese sabor con la actividad de las líneas aferentes que responden a otros sabores.

Funciones biológicas del gusto

Desde luego, está ampliamente demostrado que el aspecto placentero de la ingestión es el resultado de lo que se conoce como **fase cefálica**, que consiste en el conjunto de reflejos digestivos que se ponen en marcha al estimularse los receptores sensoriales, especialmente el olfato y el gusto, junto con otros receptores sensoriales de la boca y del cerebro. El resultado de diversas investigaciones ha permitido demostrar que estos factores cefálicos correlacionan especialmente con la calidad de la comida: a mejor comida mayor amplitud de los reflejos cefálicos.

Hay otros hechos que permiten demostrar que efectivamente, el gusto sirve bastante bien a la función de seleccionar adecuadamente la dieta. Son fundamentalmente dos: lo que se conoce como **hambres específicas (HE)** y el fenómeno comportamental llamado **aversión gustativa (AG)**.

El hambre específica es la inclinación hacia un determinado tipo de dietas ricas en un determinado compuesto, debido a la carencia del organismo del contenido de esa misma dieta.

La aversión gustativa, por su parte, consiste en que un animal aprende a evitar una comida determinada si en alguna ocasión su ingestión vino seguida al cabo de minutos o incluso horas, de sensaciones desagradables como mareos o vómitos.

EL OLFATO

El olfato a diferencia del gusto, participa en funciones biológicas distintas de las propiamente relacionadas con la comida.

Anatomía funcional

Las sustancias olorosas lo son porque algunas de sus moléculas se esparcen por el aire y entran en contacto con los receptores olfativos, **las neuronas receptoras olfatorias o receptores olfatorios**. La vía aérea que siguen las moléculas hasta entrar en contacto con los receptores del olfato difiere según la especie. En el hombre, la mucosa olfatoria, que es donde se encuentran los receptores, está ligeramente apartada de esa vía por lo que, respirando normalmente, sólo entre un 5 y un 10% del aire pasa cerca de esa mucosa.

La cavidad nasal

La cavidad nasal humana consta de dos huecos a ambos lados del séptum nasal, cuyas paredes, ampliamente irrigada y con capacidad secretora regulada por el sistema nervioso autónomo, presentan tres o cuatro pliegues el paso franco del aire permitiendo que se humedezca y caliente antes de llegar a los pulmones. Pues bien, sólo en el techo del pliegue superior hay receptores olfativos, insertos en la mucosa olfatoria.

La mucosa olfatoria

Alcanza una superficie de entre 2 y 4 cm² y la densidad viene a ser entre 6 y 12 millones de receptores.

La mucosa olfatoria consta de receptores olfativos, células de sostén y células basales. Este epitelio está cubierto por una capa de **mucus** de grosor variable.

Las células de soporte presentan microvellosidades, es tanto que los receptores proyectan **cilios** (ramificaciones finas de la única dendrita de los receptores olfativos) hacia el interior de la capa de mucosa. El **mucus**, segregado por la glándulas de Bowman, que también producen el pigmento amarillo característico de la mucosa olfatoria (pituitaria amarilla) participa en el proceso receptor, entre otras cosas, haciendo que las moléculas olorosas se muevan más despacio, debido a su viscosidad, además de actuar de filtro.

Las neuronas receptoras olfatorias

Los receptores olfatorios son neuronas bipolares con una proyección dendrítica hacia la superficie de la mucosa olfatoria donde se engrosa y proyecta sus cilios, y una proyección axónica en su polo opuesto que, atravesando el hueso craneal conecta con el bulbo raquídeo. A diferencia de las neuronas normales, los receptores olfatorios se regeneran, produciéndose nuevos receptores cada 60 días por diferenciación de las células basales.

La codificación neural del olor

A diferencia del gusto, no ha sido posible determinar cuáles son los olores básicos, o lo que es lo mismo, qué estructura molecular determina cada una de las sensaciones olfativas básicas. Los estudios psicofísicos han propuesto siete olores o aromas básicos, de cuya combinación se derivarían todos los demás: **etéreo, frutal, floral, canforáceo, menta, pútrido y acre**.

La frecuencia de los potenciales de acción depende de la concentración de la sustancia olorosa; sin embargo, una exposición prolongada da lugar, a una reducción en la frecuencia de los potenciales hasta niveles relativamente bajos: es lo que se conoce como **adaptación sensorial**, idéntica a la que ocurre en los receptores gustativos.

El proceso de trasducción tiene su origen y causa en la interacción entre las moléculas odoríferas y algún tipo de proteína receptora de membrana. Se ha visto que la potencia odorífera de una sustancia no sólo depende de su hidrosolubilidad, sino también de su afinidad por una molécula de tipo proteínico conocida con el nombre de **proteína ligadora de odoríferos (PLO)**: es segregada por la glándula nasal lateral, también conocida como glándula de Steno. Otra posible función podría ser actuar de filtro protector impidiendo que la mucosa olfatoria sufra una concentración excesiva de sustancias.

Vías olfatorias

Proyecciones primarias: del epitelio olfatorio al bulbo olfatorio

Los axones desmielinizados de los receptores olfatorios hacen sinapsis con las dendritas de las **células mitrales, empenachadas y periglomerulares** del **bulbo olfatorio**. La disposición espacial de los árboles dendríticos de estos tipos de células en la zona más periférica del bulbo olfatorio es muy definida, en **glomérulos**, así llamados por su forma relativamente redondeada: al área en su conjunto se conoce como área glomerular. También dentro del bulbo olfatorio, pero en una capa más profunda, se encuentra una cuarta clase de neurona bulbar, **las células granulares**, que no tienen axones y que interactúan mediante sinapsis dendro-dendríticas con las células mitrales: sus efectos son también de tipo inhibitorio.

Proyecciones del bulbo olfatorio

Los axones de las células mitrales y empenachadas del bulbo olfatorio, agrupados en el tracto olfatorio, proyectan directamente sobre el **córtex prepiriforme**, el **núcleo del tracto olfatorio lateral**, el **núcleo olfatorio anterior**, el **tubérculo olfatorio**, los núcleos anterior y corticoposterolateral de **la amígdala**, el extremo rostroventral del **hipocampo** anterior y las área **entorrinales**.

Proyecciones terciarias y cuaternarias

Son **las vías tálamo-corticales, vías hipotalámicas, hipocámpicas y habenuales, y las vías reticulares**.

Funciones biológicas del olfato

A destacar el comportamiento sexual, prueba de ello son las sustancias secretadas como las **feromonas que son sustancias odoríferas portadoras de información o mensajeros químicos cuya captación por un receptor puede desencadenar en él determinados procesos fisiológicos o promover conductas específicas**.

