

## CAPÍTULO 19: INTRODUCCIÓN A LOS SISTEMAS SENSORIALES. EL GUSTO Y EL OLFATO

### Introducción

La selección natural ha "diseñado" mecanismos biológicos sensibles a diferentes tipos de energía relevantes para la supervivencia y la reproducción: son los **órganos sensoriales** también llamados **sentidos**. Los sentidos son las vías por las que los datos de la realidad circundante acceden y afectan al sistema nervioso de las especies. Es esencial saber que cualquiera que sea la información que un organismo con sistema nervioso recoja, siempre la va a codificar en forma de impulsos nerviosos. Así que el sonido, la luz, el dolor, el frío o el calor o cualquier otro tipo de estimulación que pueda influir sobre la conducta para poder hacerlo, tiene que haber sido transformada en impulsos eléctricos neuronales; en muchos casos, los cambios eléctricos graduales ocasionados sobre el receptor sensorial (**los receptores sensoriales y la trasducción**) determinan cambios en la frecuencia normal de disparo de las neuronas sensoriales, lo cual es también una forma de codificar la información sensorial.

### Introducción a la Psicobiología del los sentidos

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

#### El Modelo E-O-R (19.1)

Las relaciones entre el Ambiente (E) y la Conducta (R) no son automáticas ni constantes, sino que, están mediatizadas por el Organismo (O). La conducta es una función del ambiente en tanto en cuanto afecta al organismo. La vía a través de la cual los estímulos llegan al organismo, esencialmente al SNC, y influyen sobre la conducta, son los receptores sensoriales o sentidos. En el SNC, los estímulos son codificados y procesados para, finalmente, resultar una salida (output) que unas veces será de carácter motor y otras de tipo endocrino (Respuesta Fisiológica) y las más de las veces una combinación de respuestas motoras y fisiológicas. Los cambios fisiológicos, también pueden actuar como estímulos en la medida en que existen receptores para ellos y pueden influir sobre la conducta. (FIG A Pág.795).

### Tipos de Energía Estimular: la Modalidad Sensorial

La estimulación sensorial es el aspecto físico - material de los estímulos, su **modalidad** (luz, sonido, etc.) y se puede delimitar en función de unas características físicas: **frecuencia, amplitud** o intensidad, etc. No todas las energías afectan al comportamiento. No todas las energías codifican en forma de impulsos nerviosos cada una de las energías existentes, el por qué unas si y otras no depende de la adaptación biológica (ver Tabla 19.1) Por ejemplo, el pez perro detecta las mínimas distorsiones para alcanzar a sus presas, o los murciélagos a través de la ecolocalización dirigen el vuelo y

localizan a presas; los perros tienen muy desarrollado el olfato y poco la vista y las aves al revés; El sistema nervioso debe ser capaz de codificar la procedencia, intensidad y duración de las energías.

La transformación de las diferentes modalidades energéticas o tipos de energía en impulsos nerviosos llevada a cabo por los receptores sensoriales se llama **trasducción sensorial**. El problema a la hora de proporcionar información sobre las diferentes modalidades sensoriales es que todas ellas son codificadas en términos de impulsos nerviosos, que, son iguales unos a otros. Concretamente J. Müller propuso la llamada **ley de las energías nerviosas específicas** que venía a decir que las vías nerviosas estimuladas por cada modalidad estimular específica transportaban una energía nerviosa específica. Esto es lo que hoy por hoy se denomina **ley de líneas marcadas** donde la modalidad sensorial depende de a que parte del SNC lleguen los impulsos nerviosos y no de cuál haya sido la energía estimular. Es decir, si se estimulan las vías visuales las sensaciones serán visuales, auditivas sensaciones de sonido, etc. Hay que tener en cuenta que los receptores sensoriales están especialmente "sintonizados" con la modalidad sensorial o tipo de energía a la cual responden normalmente, ya que están "diseñados" de una forma que es muy difícil estimularlos con energías que no les sean propias. Por lo tanto, cada receptor necesita del **estímulo adecuado** para responder a un estrecho margen de un tipo determinado de energía. En la naturaleza suele ser muy difícil estimular vías sensoriales con estímulos no apropiados, así es como se explica la paradoja de las líneas marcadas.

### Los Receptores Sensoriales y la Trasducción

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 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 de receptor** si se trata de un receptor no neuronal. En este segundo caso, este cambio de potencial tiene que llegar a afectar a la neurona sensorial con la que haga sinapsis la célula receptora no neuronal, donde ocasionará un potencial generador que, si llega a alcanzar el valor del umbral en el cono axónico de la neurona sensorial, provocará un potencial de acción sensorial alcanzará el SNC.<sup>1</sup>

Todas las modalidades sensoriales tienen que generar un potencial generador en las neuronas sensoriales, directamente o a través de la acción de los receptores especializados sobre la neurona sensorial aferente. Hay modalidades sensoriales (Visión o Audición) que producen tanto potencial

---

<sup>1</sup> A veces, se identifica potencial generador con la despolarización graduada que alcanza el cono axónico de la neurona sensorial, considerándose todo lo demás potencial receptor.

generador como receptor; mientras que otras (Tacto, Calor, Dolor o receptores propioceptivos) se sirven sólo de potenciales generadores.

En algunos casos, (visión) la estimulación de los receptores sensoriales no provoca en sí la generación de potenciales de acción en las neuronas sensoriales (células ganglionares), ya que estas neuronas sensoriales están constantemente disparando, sino que los potenciales de receptor (conos y bastones) ocasionan un cambio en la frecuencia de disparo de esas neuronas sensoriales.

### La Cuantificación de la Energía Estimular: Codificación de la Intensidad (o Amplitud) del Estímulo

Dos son las posibilidades con que cuentan las neuronas sensoriales para codificar la intensidad del estímulo: 1. Un **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 sensorial transmite. (Fig. 19.1). 2. El **Código Poblacional** o de **fraccionamiento según rango** consiste en que la intensidad se codifica mediante la frecuencia de impulsos nerviosos y mediante la consideración del 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. 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, mientras que unas responden a estimulaciones muy débiles, otras sólo lo hacen cuando la estimulación es intensa o muy intensa. El SN está programado para interpretar el aumento en la tasa de impulsos nerviosos y el disparo de neuronas con un umbral cada vez más alto como indicios evidentes de estimulaciones cada vez más intensas.

#### La Psicofísica (Cuadro 19.2)

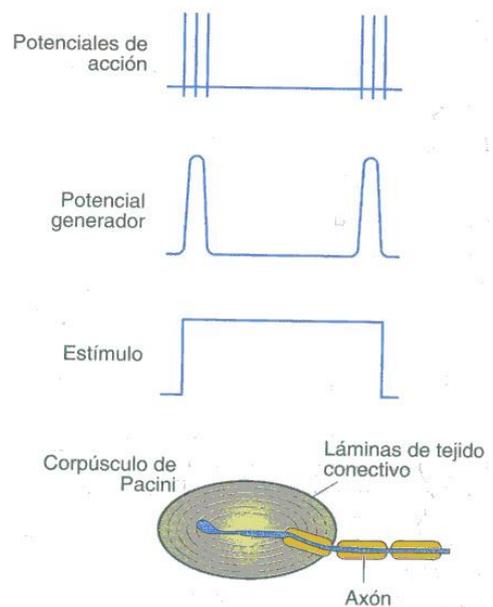
Las diferentes modalidades sensoriales guardan una estrecha relación causa/efecto (en condiciones normales) con el tipo de energía estimular. Ahora nos vamos a centrar en la codificación de la intensidad o amplitud de la estimulación y vamos a tratar de comprobar si también hay una relación de causa/efecto entre la intensidad de la estimulación física y la intensidad de la sensación y si esa relación es proporcional o no: este es el objetivo de la **Psicofísica**. Las estimulaciones sensoriales de muy baja intensidad no producen ninguna respuesta del receptor, eso no quiere decir que no haya energía, sino que no es suficiente para producir sensación: si el receptor no se ve afectado, es imposible que el sujeto informe de ninguna 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. así que operativamente se define como la intensidad mínima detectada el 50% de las veces. Una cosa es el umbral sensorial individual y otra el umbral de respuesta del receptor sensorial. En el primer caso se trata de una respuesta psicológica y en el segundo de una respuesta fisiológica. El segundo concepto de psicofísica es el de **umbral diferencial** o la capacidad para discriminar entre dos estímulos de intensidad diferente. La detección de diferencias entre dos estimulaciones no depende de la diferencia absoluta, sino de la intensidad de las estimulaciones que se pretende diferenciar.

## Codificación de la Duración y la Localización de la Estimulación

### La duración de la estimulación

Si la intensidad de la estimulación no es percibida de una manera absolutamente fidedigna, cabe plantearse si lo es la duración y la procedencia de esa estimulación. Se van a esbozar algunas reglas generales del funcionamiento de los sentidos. Un fenómeno bastante habitual es el de la disminución incluso desaparición de la sensación aún cuando la estimulación sensorial siga teniendo la misma intensidad (presión táctil, olores, sabores,...) Cuando esta reducción se explica por la fisiología de los receptores sensoriales se denomina **adaptación sensorial**; mientras que se llama **habitución**, cuando los receptores siguen respondiendo de la misma manera, pero el individuo deja de responder a la estimulación; es un tipo de aprendizaje no asociativo.

Unos receptores son más fidedignos que otros tanto en lo que se refiere a la codificación de la intensidad de la estimulación como a su duración. El caso más característico es el de los receptores de presión táctil asociados a los corpúsculos de Pacini (Fig. 19.2) Estos receptores solo responden con potenciales de acción al principio y al final de la estimulación, dejando de hacerlo el resto del tiempo. Esta reducción de la respuesta sensorial a pesar de mantenerse la estimulación es lo que se conoce como **adaptación sensorial**. Normalmente obedece a cambios fisiológicos



de la membrana del receptor consistentes en la inactivación de los canales de entrada de iones positivos ( $\text{Na}^+$  o  $\text{Ca}^{2+}$ ) o apertura de canales dependientes de  $\text{Ca}^{2+}$  que sólo permiten salida de iones  $\text{K}^+$ . Unos receptores sensoriales se adaptan muy rápidamente, los que reciben el nombre de **receptores fásicos**, mientras que otros tardan mucho en adaptarse o no se adaptan en absoluto (como los receptores del dolor), estos reciben el nombre de **tónicos**. Los receptores fásicos informan esencialmente de cambios en la estimulación, mientras que los tónicos están diseñados para proporcionar información más realista, más fidedigna, sobre aspectos de la realidad, como el equilibrio, el dolor, el grado de tensión que esta sufriendo un tendón, etc. (Fig. 19.3)

### La Localización de la Estimulación: Campos Receptivos e Inhibición Lateral

La ubicación o localización de la estimulación se basa en la organización estructural de los receptores sensoriales, es decir, en el modo como se relacionan los receptores con las diferentes zonas centrales de

procesamiento de la información que recogen. Ej.: hay zonas de la piel cuyos receptores cutáneos de la presión están repartidos de tal forma que dos estimulaciones simultáneas aplicadas en dos puntos distintos pero próximos son sentidos como una única estimulación, mientras que en otras zonas, si son discriminadas, son sentidas como distintas. Esto se explica por la mayor densidad de receptores en unos sitios que en otros (en los dedos de las manos más que en las palmas).

Al igual que ocurre con la modalidad sensorial, el origen de la estimulación está codificado por *líneas marcadas*, ya que existe una correspondencia entre cada punto de la piel y zonas determinadas de la corteza de proyección sensorial. La actividad fisiológica de una neurona sensorial resulta modificada por la estimulación de los receptores que contacten con ella: es lo que se conoce como **Campo receptivo**. Este concepto no se circunscribe a los receptores o a las neuronas sensoriales, sino que también habla del campo receptivo de las neuronas de relevo sensorial de segundo o de tercer orden. (Fig. 19.4)

La interacción entre campos receptivos próximos explica el fenómeno de **inhibición lateral**. Es una observación bien contrastada en la que percibimos mejor los cambios en la intensidad de la estimulación sensorial o zonas de contraste: coloración de los animales para mimetizarse con el paisaje Ej.: osos polares. La facilidad para detectar contrastes entre fondo y figura se explica, al menos en parte, por inhibición lateral. En la Fig. 19.5 se puede observar que en la zona gris clara parece que hubiera una banda vertical blanca más intensa, y en la parte gris oscura tenemos la impresión de que hay una más oscura. Vemos en la gráfica Fig. 19.5B que no hay un paralelismo entre la intensidad real y la percibida. Este fenómeno se explica por inhibición lateral, donde la estimulación de un campo receptivo no sólo excita a la neurona sensorial sino que simultáneamente inhibe a las zonas que ocupan campos receptivos próximos. Tal y como se representa en la Fig. 19.6 el gris claro se ve más claro porque esa es la zona donde hay menos inhibición lateral, mientras que la banda más oscura del lado gris parece más oscura porque es la zona donde la inhibición lateral es máxima.

Hay una relación entre campos receptivos, inhibición lateral y frecuencia de los impulsos de las neuronas sensoriales: la codificación de la intensidad de un estímulo dado es el resultado de la interacción entre la propia magnitud de ese estímulo y la magnitud de los demás estímulos que puedan estar incidiendo simultáneamente en el campo receptivo de esa neurona; por eso, la intensidad codificada de un estímulo no siempre es directamente proporcional a la intensidad de ese estímulo.

(Cuadro 19.3 Los quimiorreceptores)

## 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 esófago y la epiglotis, que cierra la laringe para evitar que nos atragantemos. Según la especie podremos comprobar la presencia de receptores gustativos en sitios tan diferentes como las patas (artrópodos), las antenas (caracoles), tentáculos (pulpo),...

### La lengua, las Papilas y los Botones Gustativos

En el caso de la especie humana y los vertebrados en general, estas células receptoras se hayan insertas en los **botones gustativos**. (Fig. 19.7) Los Botones del gusto de la lengua no se distribuyen de modo uniforme, sino que se concentran en la superficie anterior 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 por papilas). Cada tipo se ubica en diferentes zonas de la lengua (Fig. 19.8)

Una de las razones por las que percibimos más rápidamente cierto tipo de sensaciones gustativas, 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 (Fig. 19.8B), lo que hace preciso paladear para conseguir que las sustancias estimulantes del gusto se mezclen con la saliva y alcancen los intersticios de las papilas donde están los botones. El umbral para cada uno de los cuatro sabores básicos es mas bajo en unas zonas que en otras de la lengua (Fig. 19.8)

Las células gustativas 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 receptores de *células claras*, y también células *basales, oscuras e intermedias*. La integridad de los botones gustativos depende de su inervación: si se seccionan los nervios que conectan los botones gustativos con el encéfalo, estos desaparecerán al cabo de algunos días y sólo vuelven a surgir cuando el nervio se ha regenerado. Una particularidad de las células receptoras del gusto es que tienen una vida breve y que están siendo constantemente reemplazadas por otras que, entran en él y se van diferenciando convirtiéndose primero en células basales para posteriormente convertirse en receptores gustativos (Fig. 19.7)

## La Trasducción Gustativa

Existen 4 cualidades gustativas, **dulces, saladas, ácidas y amargas**, a las que cabe añadir el glutamato monosódico, el *umami*. Hay muchas sustancias químicamente diferentes que producen sensaciones gustativas similares.

El sentido de gusto permite "analizar" lo que comemos antes de que afecte a nuestro organismo, *a priori* es resultado de la selección natural, el gusto sirve para *distinguir lo que es bueno para comer (y sobrevivir) de lo que no lo es*, o sea, qué sustancias exógenas es bueno incorporarlas y qué sustancias serán nocivas para el funcionamiento del organismo. Ya que en función de su sabor optamos por ingerir o no una determinada sustancia y en mayor o menor grado nos predice de su toxicidad.

La **trasducción gustativa** o *interacción entre el estímulo y su receptor, interacción que, en última instancia, acaba dando lugar a una señal nerviosa*. Son las sensaciones que sentimos en la boca cuando comemos. Podemos decir que puede establecerse un paralelismo entre los mecanismos moleculares de los quimiorreceptores bacterianos (Cuadro 19.3) y la trasducción gustativa en los animales: tanto en un caso como en otro, se ha podido demostrar la existencia de proteínas receptoras de membrana cuya interacción con determinadas sustancias genera respuestas celulares, en el caso de las bacterias, respuestas de acercamiento o alejamiento de la fuente de estímulo químico, en el caso de los receptores gustativos de los animales, respuestas de despolarización subsecuente a la apertura o cierre de los canales de Sodio (Na<sup>+</sup>), Potasio (K<sup>+</sup>) o Calcio (Ca<sup>2+</sup>) semejantes a los de las neuronas. Esta despolarización, graduada de todo o nada, produce liberación de un neurotransmisor químico en la sinapsis con las neuronas sensoriales que discurren por los pares craneales VII, IX, X. Las sustancias se ligan a las microvellosidades de los receptores, lo que provoca un cambio en la conformación de determinadas proteínas de la membrana y como consecuencia de ello un cambio de la permeabilidad de la membrana. Las microvellosidades son estructuras lipoproteicas (todas las membranas celulares) por lo cual es posible que existan puntos donde las sales, los ácidos e incluso las moléculas orgánicas, puedan unirse e interactuar con ellas. Como las fuerzas de ligamiento son débiles, las interacciones entre las sustancias estimulantes del gusto y sus receptores están constantemente sometidas a la influencia del medio en que se producen: concentración de la sustancia, presencia de otras sustancias, composición de la saliva, etc. (Tabla 19.2)

El sabor de un alimento es la suma o la multiplicación de un conjunto de sensaciones gustativas a las que se añaden otras de tipo táctil (textura, humedad, temperatura) y oloroso. El sabor tiene su origen y causa en alguna de las propiedades de alguna de las moléculas de los alimentos o sustancias que nos metemos en la boca. Parece que hay cualidades gustativas esenciales y parece que se está de acuerdo de que el dulce, lo salado, el

ácido y lo amargo son los sabores básicos. Hoy por hoy los sabores no pueden entenderse en términos de los 4 básicos, de ser así sería la excepción. La excepción más aceptada es la del glutamato monosódico *Umami* ("sabor delicioso"), puesto que parece que hay un receptor específico para esta sustancia.

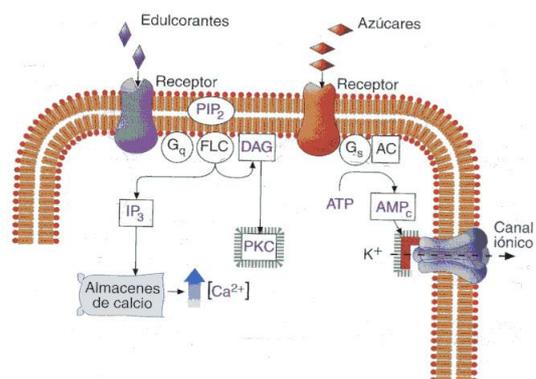
Los receptores gustativos interactúan con las sustancias químicas para codificar las sensaciones gustativas. Los receptores gustativos funcionan de forma similar a las neuronas en la medida en que las sustancias estimulantes actúan sobre receptores de la membrana, bien abriendo canales iónicos, bien activando receptores proteínicos que inician una cascada metabólica responsable de la activación de segundos mensajeros (según el tipo de sabor, el mecanismo será uno u otro); en ambos casos, el resultado final es la despolarización de la célula y la liberación de neurotransmisor en la sinapsis entre el receptor y la neurona sensorial aferente.

### Lo Dulce

La glucosa tiene un sabor dulce y este azúcar es la fuente de energía de los seres vivos. También son dulces otros monosacáridos como la fructosa, manosa y galactosa o los disacáridos como la sucrosa y la lactosa. Algunos aminoácidos tienen sabor a dulce, glicina. Efectivamente, los aminoácidos sirven como fuente para la producción de ATP (energía), pero sobre todo utilizarse como elementos básicos para la síntesis de proteínas. (Tabla 19.3)

La sacarina también es dulce pero no alimenta en absoluto, y hay animales que tienden a ella, pero los receptores gustativos no están preparados para detectar el valor nutritivo de los alimentos por un sabor dulce.

Hay evidencias que apuntan a la existencia de al menos un receptor de la membrana responsable del sabor dulce. El proceso de trasducción sensorial de este sabor implica una despolarización de la célula receptora. Esta despolarización puede ser una consecuencia del cierre del canal dependiente del voltaje de Potasio  $K^+$ , que esta totalmente abierto. El cierre de este canal es el resultado de la acción del AMPc: el receptor, estimulado por una sustancia dulce, activa la enzima adenilatociclasa, que cataliza la síntesis del AMPc. Al parecer, los edulcorantes artificiales, Ej.: sacarina, utilizan otro mecanismo vía inositol trifosfato ( $IP_3$ ). Éstos activan la fosfolipasa C (FLC) produciendo los segundos mensajeros inositol trifosfato ( $IP_3$ ) y dactiglicerol (DAG). El  $IP_3$  hace que se libere calcio de los almacenes intracelulares, mientras que el DAG, tiene otro tipo de efecto.

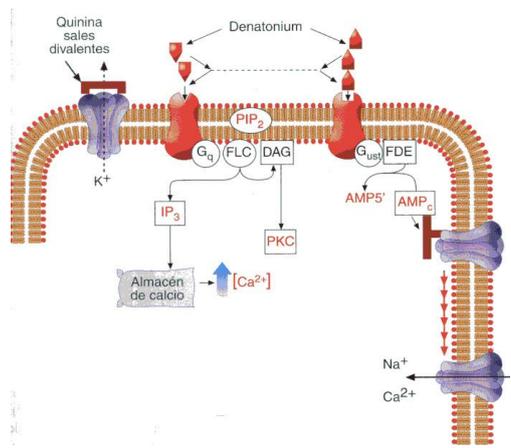


### Lo amargo

El sabor amargo es un indicio (más o menos acertado) de que las sustancias que así saben pueden ser venenosas. Entre las sustancias que dan sabor

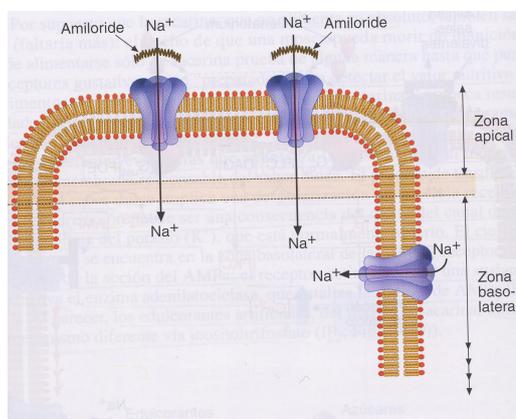
amargo están los alcaloides como la estricnina, solanina y brucina, muy venenosas y la quinina, cocaína, nicotina y cafeína. Los individuos y especies que evitan los alcaloides (detectados por su sabor) han sobrevivido mas y han dejado más descendencia que los que no poseían esa capacidad.

Otras sustancias amargas de origen vegetal son los glicósidos, derivados de otros azúcares y los diterpenos. La urea, el ácido pícrico, el sulfato de magnesio y el oxido de calcio también son amargos. La sustancia más amarga parece que es el *denatonium*. Las sustancias de sabor amargo actúan sobre las células receptoras de varias maneras. Mientras que la **quinina** se limita a despolarizar la membrana apical bloqueando los canales de potasio  $K^+$ , impidiendo que este ion salga de la célula, el **denatonium**, sustancia especialmente amarga, activa dos tipos de proteína *G*, la gustductina ( $G_{gust}$ ) y otra trasducina ( $G_q$ ). La gustducina inhibe la producción de AMPc vía activación de la fosfodiesterasa (FDE), lo cual elimina el bloqueo habitual de los canales de Sodio ( $Na^+$ ) y Calcio ( $Ca^{2+}$ ). Por otro lado, el denatonium provoca despolarización de la célula receptora al activar la trasducina ( $G_q$ ). Lo que provoca la síntesis del segundo mensajero inositol trifosfato ( $IP_3$ ), catalizada por la fosfolipasa C (FLC) y, consecuentemente la salida de  $Ca^{2+}$  de los almacenes intracelulares.



### Lo Salado

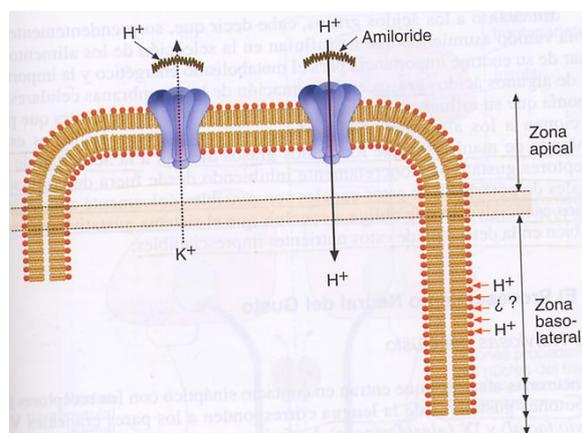
Las únicas sustancias con un sabor puramente salado son el Cloruro Sódico (ClNa) y el Cloruro de Litio (CLi). La transducción del sabor salado parece ser el resultado del paso de iones a través de canales catiónicos independientes de voltaje presentes en la membrana apical de las células receptoras. El paso de estos iones (cargados eléctricamente) altera el potencial eléctrico de las células receptoras, lo que provoca la liberación de un neurotransmisor. En el caso de la sal común (ClNa) es el sodio ( $Na^+$ ) el ion que, al penetrar en la célula receptora, produce su despolarización; el *amiloride*, que bloquea este canal y simultáneamente esta sustancia bloquea parcialmente el sabor de las sales de sodio. El catión de sodio es el causante del sabor salado. El sodio también puede entrar por canales específicos basolaterales.



### Lo Ácido

El sabor ácido es consecuencia de las alteraciones en los canales iónicos de la parte apical de la membrana receptora. Lo más probable es que sea el ion de Hidrogeno ( $H^+$ ) el causante de dicho sabor: al bloquear la salida espontánea y habitual de los iones de potasio ( $K^+$ ) induce a la despolarización de la célula receptora. Sin embargo, el valor del pH no predice la intensidad de la acidez. En algunos casos, como ocurre con los ácidos orgánicos, el anión favorece la unión del  $H^+$  al canal de potasio; es por eso por lo que algunos ácidos orgánicos de pH mayor

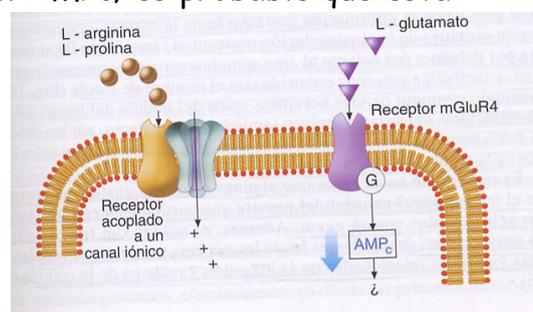
(menos ácidos químicamente) resultan ser más ácidos de sabor que otros de pH más bajo. En algunas especies se da interacción entre los receptores de lo ácido y lo salado. Los ácidos generan el sabor a ácido por el efecto que los protones ( $H^+$ ) ejercen sobre la membrana. Al parecer, pueden ser de dos tipos, bien por una acción despolarizadora



directa, al entrar por canales específicos sensibles al *amiloride*, bien al bloquear canales de  $K^+$ . Es posible y probable que los protones penetren también por la membrana basolateral de las células receptoras.

### La Estimulación de los Receptores Gustativos por Aminoácidos y Ácidos Grasos

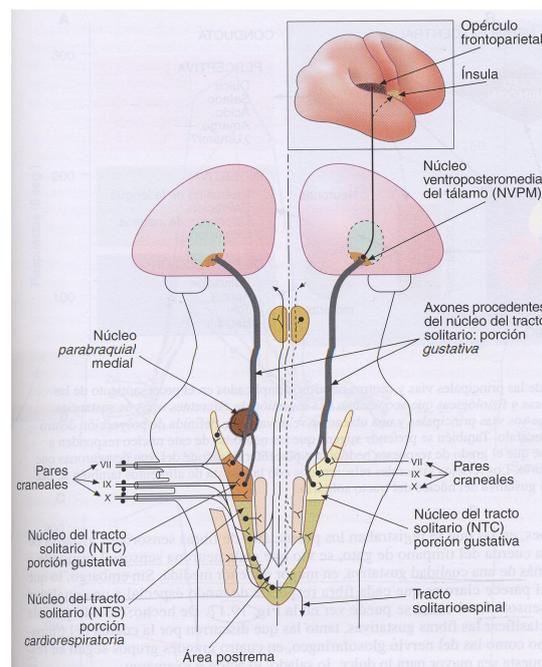
En los mamíferos, los aminoácidos son percibidos como dulces o amargos (normalmente, los L-isómeros son dulces y los D-isómeros amargos). Existe, un aminoácido, el L-glutamato, que actúa a través de un mecanismo específico mediado por la proteína G: la unión del Glutamato al receptor provoca una reducción del AMPc. Investigaciones recientes están poniendo de manifiesto que los ácidos grasos afectan a la actividad de los receptores gustativos, concretamente inhibiendo desde fuera determinados canales de potasio ( $K^+$ ): estos canales son sensibles sólo a los ácidos grasos esenciales, lo que obliga a concluir que el sistema gustativo participa en la detección de estos nutrientes imprescindibles. El L -glutamato, a lo que parece actúa a través de un mecanismo específico mediado por una proteína G: la unión del glutamato al receptor provoca la reducción del AMPc; es probable que esta sea la vía de la sensación gustativa del *umami*. Por su parte, las observaciones experimentales en receptores gustativos de siluros, han probado la existencia de receptores asociados a canales catiónicos activados por aminoácidos como la prolina y arginina.



## El procesamiento Neural del Gusto

### Vías Nerviosas del Gusto

Las neuronas aferentes entran en contacto sináptico con las células receptoras del sabor en una estructura especializada, los botones gustativos, se agrupan dentro de las **papilas gustativas**. Los receptores gustativos hacen sinapsis con neuronas sensoriales de los pares craneales VII, IX (botones gustativos) y X (faringe). Estos tres nervios craneales proyectan ipsilateralmente sus axones hasta hacer sinapsis en el llamado **núcleo del tracto solitario (NTS)**. Las neuronas del NTS que recogen las aferencias gustativas, agrupadas en el **núcleo gustativo del tracto solitario** proyectan, ipsilateralmente en su mayoría, al tálamo (a la región parvocelular del núcleo ventroposteromedial) (NVMP). 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 la ínsula. Un segundo conjunto de vías nerviosas salen del núcleo del tracto solitario hacia estructuras del sistema límbico involucradas en la alimentación y la regulación autonómica.



Algunas neuronas gustativas proyectan sobre el **núcleo parabraquial del puente** que participa en reflejos autonómicos relacionados con el gusto. Además el núcleo del tracto solitario envía proyecciones descendentes hacia los núcleos motores que regulan respuestas viscerales relacionadas con la ingestión y el rechazo de la comida. (Fig. 19.16)

### Codificación Neural de los Sabores

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. Esto es lo que se conoce como **Teoría de las líneas marcadas**. No puede decirse que cada neurona sensorial resulte única y exclusivamente estimulada por un único tipo de estímulo gustativo. Cada neurona sensorial responde a más de una cualidad gustativa, en mayor o menor medida. Sin embargo, cada fibra responde de modo especial a una cualidad sensorial (Fig. 19.17).

Otro dato que apoya la especificidad relativa de las fibras gustativas es que cada fibra responde especialmente a una de las cuatro cualidades gustativas

básicas, es que hay una separación espacial entre las zonas de proyección sensorial de las cualidades gustativas en el SNC; todo esto apoyaría en cierta medida la teoría de codificación por **líneas marcadas** o **vías específicas**. La especificidad es relativa ya que cada fibra responde a más de una cualidad.

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 SNC. Parece ser que la codificación gustativa puede valerse de ambos sistemas: 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 a ese sabor con la actividad de las líneas aferentes que responden a otros sabores.

### **Funciones Biológicas del Gusto**

La **fase cefálica** 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 las investigaciones ha permitido demostrar que estos factores cefálicos correlacionan con la calidad de la comida.

Hay otros hechos que permiten demostrar que el gusto sirve a la función de seleccionar adecuadamente la dieta, son lo que se conoce como **hambres específicas (HE)** y el fenómeno comportamental denominado **aversión gustativa (AG)**.

La selección natural es la responsable de que la gratificación por ingerir alimentos que contienen elementos esenciales de los que el organismo está falto sea mayor que cuando se ingieren estos mismos alimentos en situaciones normales de dieta equilibrada. (Resumen Pág. 825)

### **El Olfato**

El olfato, a diferencia del gusto, participa en funciones biológicas distintas de las propiamente relacionadas con la comida: la comunicación entre el macho y la hembra suele iniciarse por vía olfativa, al menos en las especies privadas de lenguaje hablado.

Esta capacidad olfativa permite, detectar, identificar y discriminar una amplia gama de olores (incluso a nosotr@s) y podemos sentir la presencia de sustancias olorosas en concentraciones de unas pocas millonésimas.

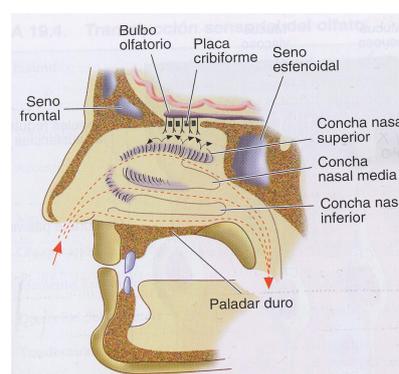
Las **feromonas** son unas sustancias olorosas específicas, capaces de señalar y provocar cambios fisiológicos en los congéneres.

## Anatomía Funcional

Las sustancias olorosas lo son porque algunas de sus moléculas se esparcen por el aire y entran en contacto con los receptores sensoriales 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 muchos mamíferos, el acceso es directo porque los receptores se encuentran en la vía de paso del aire hacia los pulmones, mientras que en el hombre, la mucosa olfatoria, donde se encuentran los receptores, está ligeramente apartada de esa vía por lo que, respirando normalmente sólo un 5 y un 10% del aire pasa cerca de la mucosa olfatoria. Realizamos repetidas y breves inspiraciones ("esnifar") para facilitar el acceso del aire a la parte alta de la cavidad nasal.

### La Cavidad Nasal

La cavidad nasal humana, consta de 2 huecos a ambos lados del séptum nasal, cuyas paredes, ampliamente irrigadas y con capacidad secretoria regulada por el S.N.A, presentan tres o cuatro pliegues que dificultan el paso franco del aire permitiendo que se humedezca y caliente antes de llegar a los pulmones. Sólo en el techo del pliegue superior hay receptores olfativos, insertos en la mucosa olfatoria.



### La Mucosa Olfatoria

La mucosa olfatoria humana alcanza una superficie de  $2\text{cm}^2$  y la densidad de los receptores olfatorios viene a ser de unos 30000 por  $\text{mm}^2$ , muy poco en comparación con otras especies.

La mucosa olfatoria consta de receptores olfativos, células de sostén y células basales. Los receptores sensoriales son las **neuronas del epitelio olfativo de la cavidad nasal**. Este epitelio olfatorio está cubierto por una capa de **mucus** de grosor variable (Fig. 19.19). Las células de soporte presentan microvellosidades, en tanto que los receptores proyectan **cilios** hacia el interior de la capa mucosa. Parece ser que la interacción entre sustancias odoríferas y sus receptores tiene lugar en estos **cilios**, dentro de la capa de mucus que los recubre. El **mucus**, segregado por las glándulas de Bowman, que también producen el pigmento amarillo característico de la mucosa olfatoria (pituitaria amarilla), participa en el proceso receptor, haciendo que las moléculas olorosas se muevan más despacio, debido a su viscosidad. Actúan de filtro para proteger el epitelio y seleccionando las moléculas estimulables en función de sus propiedades de hidrosolubilidad: cualquier sustancia olorosa tiene que ser relativamente hidrosoluble para entrar en la capa mucosa y liposoluble para interactuar con la membrana de los receptores: cuanto mayor es la liposolubilidad,

mayor es su capacidad de estimular a los receptores. En este mucus hay proteínas ligadoras de odoríferos (PLO), algunas de las cuales son específicas para transportar feromonas (PLF: proteínas ligadoras de feromonas).

### *Las Neuronas Receptoras Olfatorias*

Los receptores olfatorios son neuronas bipolares con una proyección dendrítica hacia la superficie de la mucosa olfatoria donde se engrosa (knob olfatorio) y proyecta sus cilios, y una proyección axónica en su polo opuesto (Fig. 19.19) que atravesando el hueso craneal a través de la capa cribiforme, conecta ipsilateralmente con el bulbo olfatorio (Fig. 19.21).

### *La Codificación Neural del Olor*

La cualidad olorosa de cualquier sustancia que la tenga es una consecuencia de las propiedades moleculares de dicha sustancia. Las interacciones entre neuronas olfativas y sustancias olorosas son del tipo de las que se dan entre el receptor neuronal y el neurotransmisor (Tabla 19.4), solo que en este caso, el neurotransmisor puede ser cualquier molécula proveniente del medio ambiente que es capaz de activar los receptores de las neuronas olfatorias, receptores que son de tipo proteínico y su estructura es codificada genéticamente. A diferencia del gusto, no ha sido posible determinar cuáles son los olores básicos, o que estructura molecular determina cada una de las sensaciones olfativas básicas. Los estudios psicofísicos han aportado algunos intentos de clasificación: se han propuesto: siete olores o aromas básicos o primarios, de cuya combinación derivarán todos los demás: **etéreo, frutal, floral, canforáceo, menta, pútrido y acre**. Esta clasificación y las demás se han mostrado insatisfactorias porque no han conseguido relacionar unívocamente las características de la estructura molecular con la cualidad sensorial, ni se ha demostrado correspondencia entre olores básicos y respuesta fisiológica. De todas formas, en la cualidad olfativa de una sustancia juegan un papel capital sus propiedades estereoquímicas (estructura molecular tridimensional).

Los receptores olfatorios responden generando potenciales graduados que se difunden pasivamente por el soma celular hasta alcanzar el segmento proximal del axón, donde se genera un potencial de acción cada vez que alcanza el umbral de disparo. La trasducción olfativa se inicia en los cilios de las neuronas receptoras. La frecuencia de los potenciales de acción depende de la concentración de la sustancia olorosa; sin embargo una exposición prolongada, da lugar a una **adaptación sensorial**, tal y como ocurre en los receptores gustativos.

Algunos de estos potenciales graduados (generadores) parecieren ser consecuencia de la apertura de canales iónicos específicos para el Sodio ( $\text{Na}^+$ ). Puesto que la potencia relativa de las sustancias odoríferas para producir potenciales de acción correlaciona con su capacidad para activar la

adenilato ciclasa, ésta es uno de los mecanismos de la trasducción olfativa: el AMPc resultantes es el responsable de la apertura de los canales de sodio. La adenilato ciclasa es especialmente activada por sustancias de tipo frutal, floral o herbáceo, (Fig. 19.20) sustancias agradables. Un segundo mecanismo de acción de sustancias odoríferas parece depender de la apertura de los canales de Calcio ( $Ca^{2+}$ ) (Cuadro 19.4)

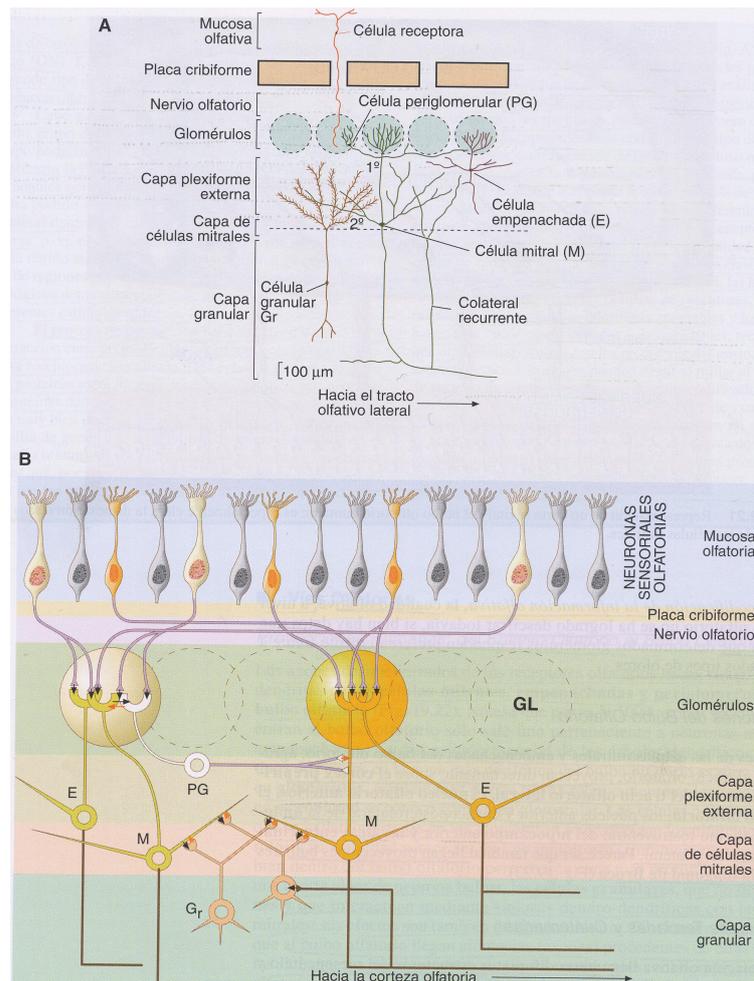
La potencia odorífera de una sustancia depende de su hidro- o liposolubilidad y de su afinidad por una molécula conocida como **proteína ligadora de odoríferos (PLO)** (ver Fig. A Cuadro 19.4): es probable que la PLO se una y transporte a través de la capa de mucus las moléculas no hidrosolubles de forma que puedan llegar a interactuar con receptores de la membrana de los cilios de las neuronas olfatorias. Esta sustancia es específica de la mucosa olfatoria y es segregada por la glándula nasal lateral, también conocida como glándula Steno. Otra función de la PLO 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** (Fig. 19.22)

La disposición espacial de los árboles dendríticos de estos tipos de células en la zona más periférica del bulbo olfatorio es muy definida, en **glomerulos**, el área es conocida como **área glomerular**. Las células periglomerulares, se hallan insertadas en los glomerulos, interconectan los diferentes glomerulos y su actividad parece ser de tipo inhibitorio. Dentro del bulbo olfatorio pero en unca 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 también son de tipo inhibitorio. Al bulbo olfatorio llegan aferencias (axones) procedentes de otras estructuras del sistema nervioso central (fibras comisurales, laterales



del núcleo olfatorio anterior, y otras fibras centrífugas originadas en la banda diagonal de Broca y la formación reticular) concretamente las células granulares y periglomerulares: estas conexiones podrían modular la actividad del bulbo olfatorio.

La *codificación de la información olfativa*, la cualidad olfativa, no se ha logrado descifrar todavía, si bien hay datos que apuntan a que determinados glomerulos responden preferentemente frente a determinados tipos de olores.

### *Proyecciones del Bulbo Olfatorio*

Los axones de las células mitrales y empenachadas del bulbo olfatorio, agrupados en el tracto olfatorio, proyectan 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 áreas **entorrinales** dorsomedial y lateral. También llegan proyecciones bulbares a la **banda diagonal de Broca**. (Fig. 19.23)

### *Proyecciones Terciarias y Cuaternarias*

La información olfativa llega hasta diferentes estructuras del mesencéfalo y del diencefalo a través de diferentes vías paralelas.

### Vías Tálamo - Corticales

Sus aferencias no hacen relevo en el tálamo antes de alcanzar el neocórtex. Sin embargo, esto no es del todo cierto, ya que las fibras olfativas del córtex piriforme y otras procedentes de la amígdala hacen sinapsis en el núcleo dorsomedial del tálamo. La información olfativa recogida en el tálamo se proyecta a nivel consciente. También se han registrado potenciales evocados asociados a estímulos olfativos en el área cortical de proyección gustativa.

### Vías Hipotalámicas, Hipocámpicas y Habenulares

\*Fibras del **córtex piriforme**

y del **tubérculo olfatorio**, que discurren por **haz prosencefálico medial**,  
(algunas)Fibras de la **amígdala**

↓  
proyectan sobre

**el hipotálamo,**

\*El área **entorrinal** proyecta sobre **el hipocampo**.

\*Otras fibras olfativas del **núcleo olfatorio** proyectan sobre **la habenula**

### Vías Reticulares

Algunas neuronas de la **formación reticular mesencefálica** *responden a estimulaciones puramente olfativas* y que algunas de esas neuronas *reciben aferencias procedentes de áreas olfativas*, concretamente de la **amígdala**, vía **haz prosencefálico medial**. Los estímulos olorosos también son capaces de provocar reacciones de orientación y alerta, reacciones que están mediadas por la formación reticular.

Las **proyecciones orbitofrontales** son las *responsables de la discriminación olfativa*, mientras que las **límbicas** serán las *responsables del importante componente afectivo que contienen los olores*.

### Funciones Biológicas del Olfato

El olfato colabora con el gusto en el control de lo que respiramos e ingerimos desempeñando un papel relevante en la aversión a determinadas sustancias asociadas a su subsecuente ingestión (aversión gustativa). El olfato juega un papel protagonista en el despliegue de la conducta sexual de casi todos los mamíferos, incluido el hombre, así como en otros procesos de comunicación intraespecíficos: conducta maternal, filial, agresiva, marcado del territorio reconocimiento individual y familiar,...

En experimentos se ha demostrado que si las hembras pierden sus ciclos hormonales no captan la atención de los machos para la reproducción, estos no se les acercan. Si es el macho el que pierde su capacidad olfativa también perdían su interés sexual por las hembras.

La secreción de las feromonas depende de la testosterona. Las **feromonas 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**. Es posible que algunos olores florales mimeticen el olor de las feromonas sexuales de insectos. Parece ser que las feromonas afectan directamente a la secreción de hormonas hipotálamicas e hipofisarias del eje hipotálamo - hipofisario - gonadal. (Fig. 19.24)

Los machos también ven afectados sus niveles hormonales de testosterona por la presencia de feromonas femeninas, aparte del atractivo que tienen esas feromonas para los machos (Fig. 19.25)

En muchos mamíferos existe además una segunda vía olfativa cuyas neuronas sensoriales se hallan en el **órgano vomeronasal u órgano de Jacobson**. Esta segunda vía canaliza la influencia sensorial de las *feromonas*, que provocan respuestas fisiológicas y comportamentales muy definidas, tal y como se ha descrito. Esta estructura tiene un área de proyección especializada, el **bulbo olfatorio accesorio**, (Fig. 19.23<sup>a</sup> y 19.26) que se haya justo detrás del bulbo olfatorio principal. Las aferencias del órgano vomeronasal llegan al bulbo olfatorio accesorio.

Una lesión en esta área en machos sin experiencia sexual afecta suprimiendo la misma, y en machos con experiencia deteriorándola.

En hembras, una lesión en esta área provoca un deterioro de su capacidad para exhibir **lordosis**.

Las proyecciones límbicas del sistema olfatorio humano pueden explicar el efecto que las feromonas tienen en nuestra especie: se ha descrito que las mujeres que viven juntas tienden a ovular a la vez, que la capacidad olfativa en esta fase aumenta,...Los procesos fisiológicos involucrados en la

reproducción modulados por el sistema olfatorio se encuentran en la Fig. 19.27. (Resumen Pág. 839)