

La cara. Aspectos funcionales I – Neurofisiología. Los sentidos químicos

Taymer Enrique Castro Cruz, Luis Felipe Romero Moreno, María Alejandra Valencia Fernández, Andrés Leonardo Fuentes Francia

Estudiantes de medicina, Grupo de Trabajo Estudiantil en Morfología Vitruvio, Facultad de Medicina, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C, Colombia.

tecastroc@unal.edu.co; lfromerom@unal.edu.co; mavalenciaf@unal.edu.co; alfuentesf@unal.edu.co

PRESENTACIÓN

El *Grupo de Trabajo en Morfología Vitruvio* es un colectivo de estudiantes de la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional de Colombia que desde hace algunos años ha venido preocupándose y trabajando por el estudio de la anatomía. El primer fruto de esas preocupaciones y de ese trabajo es una extensa y completa guía para el estudio de la cara, dirigida a los estudiantes de Medicina, que será publicada en varias entregas en **MORFOLIA**.

El Editor

LA CARA - ASPECTOS FUNCIONALES I

NEUROFISIOLOGÍA

Los sentidos químicos

Los sentidos del gusto y del olfato nos permiten distinguir los alimentos indeseables o incluso mortales de aquellos otros que nos resultan agradables de comer y benéficos. En gran variedad de especies animales el olfato permite reconocer la proximidad de otros animales y la diferenciación de individuos entre sus congéneres. Además se debe destacar el lazo entre los sentidos químicos y las funciones emocionales y conductuales primitivas de nuestro sistema nervioso.

Todos los sentidos químicos: el olfato, el gusto y el sistema quimiosensitivo trigeminal, contribuyen a la percepción de las moléculas transmitidas por el aire o solubles provenientes de otras fuentes. Los seres humanos y otras especies animales confían en esta información para llevar a cabo comportamientos tan variados como la atracción, la repulsión, la reproducción, la alimentación y evitar situaciones potencialmente peligrosas.

Sentido del gusto

La importancia del gusto radica en que permite a una persona escoger los alimentos en función de sus deseos y a

menudo según las necesidades metabólicas y nutricionales de los tejidos corporales. El gusto constituye sobre todo una función de las papilas gustativas que se encuentran distribuidas en distintas regiones anatómicas de la boca, pero con frecuencia el sentido del olfato también contribuye poderosamente en la percepción de los sabores; además, las sensaciones gustativas son complementadas por información sobre la textura de los alimentos enviada por los receptores táctiles de la boca y puede ser modificada por estimulación de receptores de dolor por sustancias como la pimienta.

Histología de las papilas gustativas

La lengua es un órgano muscular ubicado en el piso de la boca. Contribuye a colocar el alimento entre los dientes durante la masticación y desempeña un importante papel en la deglución y la articulación de los sonidos; además, el sentido del gusto está localizado principalmente en la lengua.

La masa principal de la lengua se encuentra formada por musculatura esquelética y células adiposas. La lengua presenta una porción móvil, el cuerpo de la lengua, y una porción fija, la raíz. La superficie dorsal de su cuerpo está dividida por un surco en forma de V, el surco lingual o terminal.

El cuerpo de la lengua tiene un aspecto característico, ya que por delante del surco lingual o terminal se puede apreciar un gran número de prominencias que corresponden a las papilas linguales; a su vez, la raíz de la lengua muestra prominencias de mayor tamaño e

irregularidad en su superficie. Estas papilas se encuentran formadas por un núcleo de tejido conectivo recubierto por epitelio plano estratificado y por su forma se clasifican en cuatro tipos:

Papilas filiformes: Son las más abundantes y de menor tamaño (2-3 mm de largo), sus extremos son ahusados y apuntan hacia atrás, el epitelio queratinizado que las recubre confiere a la lengua un color grisáceo.

Papilas fungiformes: Se encuentran dispersas entre la masa de papilas filiformes y en menor proporción que éstas. Su nombre se debe a la forma de hongo que las caracteriza; su núcleo de tejido conectivo está ricamente vascularizado, el epitelio que las recubre está escasamente queratinizado. En el epitelio en la parte superior de la papila se encuentran corpúsculos gustativos aislados.

Papilas caliciformes: Se ubican en hilera por delante de las ramas divergentes del surco terminal, por lo general en número de diez. Estas papilas son las de mayor tamaño en la lengua y se encuentran deprimidas con respecto a la superficie de ésta, y rodeadas por una invaginación circular. El epitelio no se encuentra queratinizado y en la superficie se observan abundantes corpúsculos gustativos orientados hacia la invaginación que rodea la papila. En el fondo de este surco desembocan los conductos de las glándulas serosas de Von Ebner.

Papilas foliadas: Están ubicadas hacia atrás en los bordes de la lengua, a cada lado. En la superficie de las papilas

foliadas hay numerosos corpúsculos gustativos.

Los **corpúsculos gustativos** se encuentran en mayor proporción en las papilas, pero también es posible encontrarlos en el paladar, los pilares del velo palatino, la faringe y la laringe. Los corpúsculos gustativos son cuerpos ovales o alargados de color claro que se extienden perpendiculares a la membrana basal hasta una pequeña cavidad ubicada en la superficie del epitelio plano estratificado, *el poro gustativo*. El corpúsculo gustativo se compone de aproximadamente 50 células alargadas que se organizan en capas una sobre otra y que convergen con sus extremidades apicales hacia el poro gustativo. Se ha logrado diferenciar cuatro tipos celulares, que posiblemente sean distintos estadios de un mismo tipo celular: las **células básales** son células madre que dan origen a **células oscuras**, que a su vez se diferencian en **células intermedias** que preceden a las **células claras**. Las células intermedias, oscuras y claras poseen microvellosidades apicales que se proyectan a una cavidad llena de glucoproteínas ubicada justo por debajo del poro gustativo. Cada corpúsculo gustativo es inervado por numerosas fibras aferentes, cada fibra nerviosa inerva, en promedio, unos 5 corpúsculos gustativos.

Percepción del gusto

Sobre la base del acuerdo general entre las culturas se clasifican las percepciones gustativas en cinco sensaciones gustativas primarias: salado, ácido, amargo, dulce y umami (de la palabra japonesa para delicioso). Sin embargo, una persona

puede percibir cientos de sabores distintos, se supone que todos ellos resultan de la combinación en distintas proporciones de las sensaciones gustativas primarias; aún así, siguen existiendo limitaciones para este sistema de clasificación ya que las personas experimentan sensaciones gustativas que podrían considerarse como elementales entre las que se incluyen astringencia, picante, grasa, almidón y distintos gustos metálicos.

No obstante, aún cuando el “código gustativo”, definido por las cinco clases de gusto elementales, no se conoce por completo, estos gustos corresponden a distintas clases de receptores en subgrupos de células gustativas. Por lo tanto, la percepción del gusto está íntimamente relacionada con la biología molecular de su transducción. La mayoría de los estímulos gustativos son sustancias hidrófilas solubles en la saliva, como ejemplo encontramos el NaCl, aminoácidos esenciales como el glutamato, azúcares como la glucosa y ácidos como el ácido cítrico.

Sabor ácido: La intensidad de esta sensación gustativa es aproximadamente proporcional al logaritmo de la concentración del ion hidrógeno en la sustancia estimulante, por esto entre más ácido sea un alimento mayor se vuelve dicha sensación.

Sabor salado: Este sabor lo producen las sales ionizadas y se debe especialmente a la concentración del ion sodio. Los cationes de las sales son los mayores responsables de esta sensación, pero los

aniones también contribuyen en menor medida.

Sabor dulce: La mayoría de las sustancias que generan el sabor dulce son compuestos orgánicos y no es atribuible a una sola clase de sustancias químicas. Son ejemplos de productos que la producen: los azúcares, glicoles, alcoholes, aldehídos, cuerpos cetónicos, amidas, ésteres, ciertos aminoácidos y algunas proteínas pequeñas.

Sabor amargo: Al igual que con el sabor dulce, esta sensación no está causada por un grupo específico de sustancias y la mayoría de las que lo originan son de origen orgánico. Dos clases particulares tienen una mayor probabilidad de causar sensaciones de sabor amargo: las sustancias orgánicas de cadena larga que contienen nitrógeno y los alcaloides. El sabor amargo cuando se da con una gran intensidad produce protrusión de la lengua y otras reacciones de protección que impiden la ingestión, esta es una función de gran importancia, pues muchas sustancias tóxicas presentes en vegetales son alcaloides.

Sabor umami: Es el sabor dominante de los alimentos que contienen L-glutamato, como las carnes y el queso curado. Un receptor para el L-glutamato puede estar relacionado con uno de los receptores glutamatérgicos expresados en las sinapsis neuronales del cerebro. Sin embargo, aún no están claros los mecanismos moleculares exactos responsables del sabor *umami*.

Recepción y transducción del sabor

Las células bipolares del gusto tienen dos estructuras especializadas con gran

significado funcional: microvellosidades que están en contacto con la cavidad oral y sinapsis con las fibras sensoriales nerviosas. Los receptores del gusto se encuentran ubicados en las microvellosidades y al unirse con una molécula que lo estimule inicia una cascada de transducción que activa la sinapsis y causa la excitación de la fibra nerviosa.

Diferentes tipos de proteínas como los canales iónicos, enzimas, canales activados por ligando y canales relacionados con proteína G, sirven de receptores para las sensaciones gustativas primarias.

El principal inductor del **sabor salado** es el ion sodio cuyo principal receptor es ENaC, al igual que los demás receptores de este tipo que se distribuyen en diferentes regiones del cuerpo, los que se localizan en la cavidad oral pueden ser inhibidos por la amilorida. Sin embargo, este bloqueo es incompleto en la cavidad oral, lo que conduce a pensar que existen otra clase de receptores que influyen en la producción de este sabor. La entrada de Na^+ en los receptores ENaC induce la liberación de glutamato en la sinapsis lo que despolariza a las neuronas aferentes circundantes.

Los protones producen el **sabor ácido**. Los receptores ENaC permiten la entrada de protones y es posible que en parte contribuyan en la producción del sabor ácido. Aunque es posible la participación de un canal catiónico activado por hiperpolarización por un nucleótido cíclico conocido como HCN.

El **sabor umami** se debe a la activación del receptor metabotrópico tronco para

glutamato, mGluR4, los ligandos de este receptor son ribonucleótidos de purina como el IMP y el GMP que se encuentran en los alimentos. Se desconoce aún la forma en que estos producen la despolarización.

El **sabor amargo** es originado por muchos compuestos que no tienen relación entre ellos; al principio se consideró que había un receptor para el sabor amargo relacionado con la proteína G gustductina; sin embargo, existen muchos receptores relacionados con proteína G (familia T2R) que se estimulan con sustancias amargas y se encuentran en las células receptoras gustativas.

Las sustancias con **sabor dulce** también actúan sobre receptores relacionados con la gustductina y al igual que los receptores para el sabor amargo activan el metabolismo de los nucleótidos cílicos y del fosfato de inositol.

Sentido del olfato

En los seres humanos el olfato se considera el sentido menos agudo. Obviamente, la capacidad olfatoria de algunos animales es mayor. Esto muestra que en muchas especies exista una mayor cantidad de neuronas en los receptores olfatorios y un área proporcionalmente más grande del encéfalo anterior dedicada al olfato. A pesar de esto, el olfato constituye un fenómeno subjetivo que no puede estudiarse en los animales inferiores, lo que lo convierte en el menos conocido de nuestros sentidos.

Membrana olfatoria

En el ser humano, la mucosa olfatoria representa un área de aproximadamente

2cm² en cada mitad del techo y de las partes superiores del tabique y los cornetes superiores. En el epitelio encontramos tres tipos celulares: células olfatorias, células basales y células de sostén; estas últimas contienen pigmentos que le dan un color pardo amarillento a la mucosa.

Las **células olfatorias** son neuronas bipolares con una dendrita dirigida hacia la superficie y un axón hacia el sistema nervioso central. El núcleo está rodeado por una cantidad regular de citoplasma, es redondeado y se localiza en una posición intermedia entre los núcleos de las células basales y las de sostén. La dendrita forma un ensanchamiento al llegar a la superficie del epitelio que se conoce como bulbo olfatorio; desde este, parte un número variable de cílios que se extienden paralelas a la superficie epitelial incluidas en una gruesa capa de mucina, que reaccionan a las sustancias aromáticas que se disuelven en la mucosa. Las cílios son inmóviles y sólo cumplen con la función de aumentar la superficie para la percepción de aromas. El axón es muy delgado y parte desde la zona basal al núcleo, en el tejido conectivo subepitelial los axones forman haces que atraviesan la superficie de la lámina cribosa del hueso etmoides, luego se agrupan en unos 20 haces visibles a simple vista, los filetes olfatorios, que en conjunto se denominan nervio olfatorio (1er par craneal).

Las **células de sostén** contienen abundantes organelos. Separan las células olfatorias, los núcleos son ovalados y se ubican en la región luminal del epitelio; alrededor de éste se encuentra la mayor

cantidad del citoplasma de la célula. En las partes laterales, las células se encuentran unidas por complejos de unión y desde la superficie apical parten numerosas microvellosidades que se mezclan con las cillas de las células olfatorias.

Las **células basales** constituyen células madre pluripotenciales que pueden sufrir mitosis y dar origen a cualquiera de las formas celulares maduras, son células pequeñas ubicadas en la base del epitelio. El tejido conectivo de la lámina propia contiene las glándulas de Bowman, serosas, cuyos conductos excretores desembocan en la superficie del epitelio olfatorio. Estas secreciones contribuyen a lavar las sustancias aromáticas que se acumulan en la mucosa del epitelio.

Percepción olfatoria en los seres humanos

El sistema olfatorio cuenta con la particularidad de que no se han encontrado relaciones simplificadoras para las sustancias que lo estimulan. En la década de 1950 John Amoore desarrolló un sistema de clasificación donde dividió a los olores en algunas clases sobre la base de su calidad percibida y su estructura molecular: olor picante, floral, a almizcle, a alcanfor, a menta, a éter y pútrido.

Esta clasificación se sigue usando aún hoy día de forma cotidiana; sin embargo, esta clasificación sigue siendo totalmente empírica.

En realidad la mayoría de los olores naturales son producidos por la mezcla de varias moléculas odoríferas; no obstante, estos olores son experimentados como una percepción única, lo que se

convierte en una cualidad notable de la olfacción humana. Si bien algunos otros animales son superiores en sus capacidades olfatorias, los humanos tienen la particularidad de ser muy buenos distinguiendo algunas moléculas en particular. El rango de sensibilidad a los olores es muy amplio y depende de las propiedades físicas, como la liposolubilidad y presión de vapor, de las sustancias. En general, los umbrales de identificación de las sustancias odoríferas disminuyen a medida que aumenta la liposolubilidad de la molécula.

Transducción de las señales olfatorias

La maquinaria celular y molecular para originar y transmitir las señales olfatorias se encuentra concentrada en las cillas de las células olfatorias. Las moléculas que originan señales se unen a receptores específicos sobre las superficies externas de los cilios, esta unión puede ocurrir directamente o a través de proteínas en el moco que se encargan de unir la sustancia al receptor. Como mínimo dos vías de segundos mensajeros median el proceso de transducción de la señal:

- Las neuronas receptoras contienen una proteína G específica del sistema olfatorio, que activa una adenilato ciclase específica de este sistema. El incremento resultante en el AMPc abre un canal que permite el ingreso de Na^+ y Ca^{2+} , despolarizando así la neurona. Esta despolarización, amplificada por una corriente de Cl^- activada por Ca^{2+} , es conducida pasivamente desde los cilios hasta el cono

axónico de la neurona donde se generan y transmiten los potenciales de acción.

- En otra vía de señalización, las sustancias odoríferas activan un canal ligado a una proteína G distinta a la ya mencionada, la cual a su vez activa una Fosfolipasa C (PLC), que conduce a su vez a un aumento en el Trifosfato de Inositol (IP3). El incremento de IP3 produce apertura de canales de Ca^{2+} y el consecuente aumento de la concentración de éste en el interior de la célula. Las sustancias odoríferas con distintas cualidades activan diferencialmente estas dos vías de segundos mensajeros.

Receptores odoríferos

Las moléculas receptoras odoríferas presumiblemente generan la mayor parte de la transducción de señales olfatorias. Entre 1000 y 2000 genes identificados a partir de una biblioteca de DNAC han definido una familia de receptores odoríferos. Las moléculas receptoras olfatorias son homólogas de una familia grande de receptores ligados a proteína G que incluyen los receptores beta adrenérgicos y la opsina de los bastones.

Quimiorrecepción trigeminal

El tercero de los sistemas quimiorreceptivos importantes, el sistema quimiosensitivo trigeminal, presenta neuronas nociceptivas polimodales y sus axones en el nervio trigémino (V P.C) y, en menor medida, neuronas nociceptivas cuyos axones se encuentran en los nervios glosofaríngeo y vago. Estas neuronas y

sus terminaciones, se caracterizan por ser activadas por sustancias químicas clasificadas como irritantes, lo que le da la capacidad de alertar al organismo de estímulos químicos potencialmente perjudiciales que se ingirieron, respiraron o entraron en contacto con el rostro. Son ejemplo de estas sustancias contaminantes del aire (dióxido de azufre), amoníaco, etanol, ácido acético, dióxido de carbono (en bebidas gaseosas), mentol y la capsaicina (encontrado en los ajíes picantes).

La información quimiosensitiva trigeminal proviene del rostro, el cuero cabelludo, la córnea y las membranas mucosas de las cavidades oral y nasal y se transmite a través de las ramas oftálmica, maxilar y mandibular del nervio trigémino. Los axones aferentes que llevan la información apuntan hacia el componente espinal del núcleo trigeminal, que transmite información hasta el núcleo ventral posteromedial del tálamo y desde allí hasta la corteza somatosensitiva y áreas corticales que procesan la irritación y dolor faciales.

Muchas sustancias consideradas como sustancias irritantes pueden ser percibidas como olores o sabores; sin embargo, las concentraciones umbrales para la quimiorrecepción trigeminal son mucho mayores que para el gusto o el olfato. Así, el NaCl 0,1 M tiene gusto salado, pero el NaCl 1 M se percibe como una sustancia irritante. La exposición a sustancias irritantes desencadena distintas respuestas fisiológicas mediadas por el sistema quimiosensitivo trigeminal. Entre ellas se incluyen un aumento de la salivación, vasodilatación, lagrimeo,

secreción nasal, sudoración, disminución de la frecuencia respiratoria y broncoconstricción. Por lo general estas reacciones son protectoras, ya que

diluyen el estímulo e impiden la inhalación o la ingestión de una cantidad mayor de la sustancia irritante.

Referencias bibliográficas

Artículos

1. Lindemann, B. Receptors and transduction in taste, *Nature*, Vol. 413, pp. 219-225, 2001.
2. Van der Bilt, A.; et. al. Oral physiology and mastication, *Physiology & Behavior*, Vol. 89, No. 1, pp. 22-27, 2006.

Libros

1. Purves, D.; et. al. "Sentidos Químicos" En: *Neurociencia*. 3^a Edición. Editorial Médica Panamericana, Madrid, España, cap.14, pp. 369-403, 2007.
2. Geneser, F. "Aparato Digestivo" en: *Histología*. 3^a Edición. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, Argentina, cap. 18, pp. 466-75, 2000.
3. Geneser, F. "Aparato Respiratorio" en: *Histología*. 3^a Edición. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, Argentina, cap. 19, pp. 535-37, 2000.
4. Guyton, A.; Hall, J. "Los sentidos químicos: gusto y olfato" en: *Tratado de fisiología médica*. 11^a Edición. Elsevier, Madrid, España, cap. 53, pp. 663-70, 2006.