

**FISIOLOGÍA DE LA AUDICIÓN Y EL
EQUILIBRIO**

**FISIOLOGÍA DE LOS SENTIDOS QUÍMICOS:
GUSTO Y OLFATO**

Dra. Carolina Bianchi

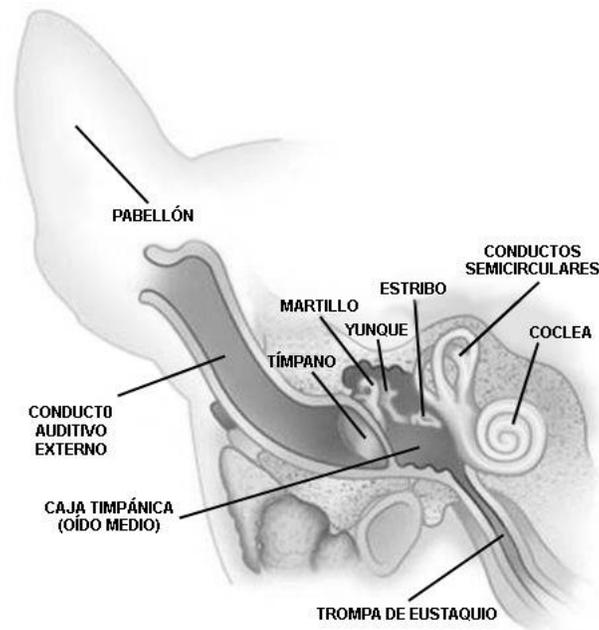
JTP, Área de Endocrinología

Facultad de Ciencias Veterinarias, UNCPBA, Tandil

Fisiología de la Audición

Anatomía funcional del oído de los mamíferos

En el oído de los mamíferos se pueden distinguir tres partes: el oído externo, el oído medio y el oído interno.



El oído externo está constituido por el pabellón auditivo y por el conducto auditivo externo. La función del mismo consiste en conducir el sonido hacia la parte interna del oído, proteger las estructuras internas del oído de cuerpos extraños y de variaciones ambientales de temperatura y humedad, así como también contribuir a la localización espacial de los sonidos.

El oído medio que se sitúa en una cavidad del hueso temporal denominada caja del tímpano se comunica con el oído externo a través del tímpano y con la cóclea en el oído interno a través de la ventana oval y redonda. Además se comunica con la faringe por las trompas de Eustaquio y las bolsas gurgurales (presentes sólo en el equino). En el interior del mismo se encuentra la cadena de huesecillos, martillo, yunque y estribo que se encargan de la transmisión del sonido desde el oído externo hasta la cóclea.

Anclado en el centro de la membrana timpánica se encuentra el mango del martillo que en su extremo articula con el yunque, el cual a su vez articula con la cabeza del estribo. La base del estribo se apoya sobre la ventana oval, donde las ondas sonoras se conducen al oído interno, más precisamente al interior de la cóclea.

Del mango del martillo tira hacia adentro el músculo tensor del tímpano que se encarga de mantener tensa la membrana timpánica de manera que todas las vibraciones sonoras se transmitan al martillo lo que no ocurriría si la membrana se encontrara poco tensa.

Por otro lado, el músculo estapedio que se inserta en el estribo tira desde éste hacia el exterior, produciendo una fuerza que se contrapone a la del músculo tensor del tímpano, lo que permite proteger a la cóclea de vibraciones muy fuertes, enmascarar ruidos de

muy baja frecuencia en ambientes muy ruidosos y disminuir la sensibilidad a la propia voz.

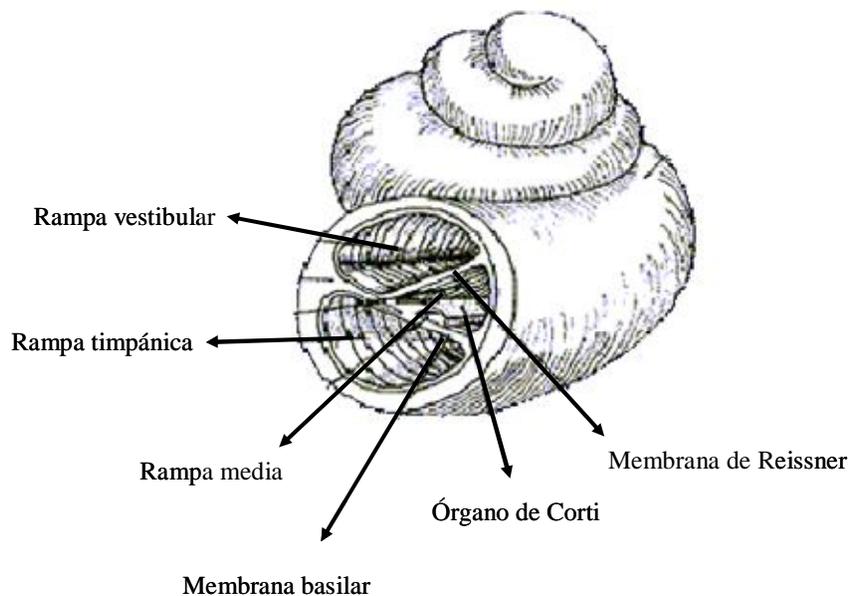
El oído interno está localizado en el interior de una cavidad en el hueso temporal, lo que conforma el laberinto óseo, por dentro del mismo se ubica el laberinto membranoso y en el interior de éste se encuentran las estructuras relacionadas con la audición (cóclea) y con el equilibrio (aparato vestibular).

La cóclea

La cóclea es un sistema de conductos enrollados en forma de caracol que consta de tres tubos unidos por sus lados. Cuando se hace un corte transversal de la misma se pueden distinguir tres sectores:

1. La rama vestibular
2. La rama media
3. La rama timpánica

Las rampas vestibular y media se encuentran divididas a través de la membrana de Reissner (también llamada membrana vestibular). Esta membrana es muy delgada y se mueve fácilmente por lo que no provoca la obstrucción del paso de las vibraciones sonoras desde la rama vestibular a la rama media. Por tanto, en todo lo concerniente a la conducción del sonido se consideran como una única rama. La importancia de la membrana de Reissner reside en mantener un líquido diferente en la cámara media. Las rampas media y timpánica se encuentran separadas por la membrana basilar sobre la cual se apoya el órgano de Corti. Cada una de estas rampas están llenas de líquido, en las rampas más externas, vestibular y timpánica, se encuentra la perilinfa, un líquido que se caracteriza por su bajo contenido en K^+ y alto contenido en Na^+ . En contraposición, la rama media está llena de un líquido denominado endolinfa, el cual contiene una elevada concentración de K^+ y una baja concentración de Na^+ exactamente al revés que la perilinfa.



Estímulos auditivos

El sonido, el estímulo para la audición, es una onda mecánica producida por la vibración de un cuerpo, que se propaga en un medio elástico (sólido, líquido o gaseoso). Consisten en ondas de presión que se propagan como ondas sonoras constituyendo los diversos sonidos. Su velocidad de propagación depende del medio en el que se propaga, aumentando con la temperatura y la altitud.

El sonido puro viene definido por la frecuencia y la intensidad. La frecuencia es el número de vibraciones por unidad de tiempo y se expresa en hercios (Hz). El campo tonal humano está comprendido entre 20 y 16000 Hz, denominándose infrasonidos o ultrasonido a las vibraciones de frecuencia inferior o superior respectivamente.

La intensidad representa la energía que transporta la onda sonora. La intensidad es proporcional a la densidad del medio, a la velocidad de propagación y al cuadrado de la amplitud y de la frecuencia sonora.

La fonorrecepción es un caso particular de mecanorrecepción y estrictamente es la capacidad de detección de estímulos vibratorios que se interpretan como sonidos, por lo tanto los fonorreceptores son mecanorreceptores sensibles a los estímulos sonoros.

Transmisión del sonido

Las ondas sonoras viajan por el interior del oído externo, llegando hasta la membrana timpánica y haciéndola vibrar con una frecuencia y una amplitud igual a la del sonido. Estas vibraciones se transmiten al sistema de huesecillos, provocando un movimiento del martillo que se transmite al yunque y de éste al estribo. El estribo se encarga de transmitir las vibraciones a través de la ventana oval hacia la perilinfa del oído interno. El movimiento de la base del estribo hacia adentro hace que el líquido avance por las rampas vestibular y media, mientras que el movimiento hacia fuera hace que el líquido retroceda.

Como las paredes que rodean a la cóclea son óseas, una vez que el estribo se mueve hacia adentro contra la ventana oval y provoca el movimiento del líquido se produce un abombamiento de la ventana redonda hacia fuera para compensar el aumento de la presión.

El efecto inicial que se logra con el movimiento del estribo es el abombamiento de la membrana basilar en dirección de la ventana redonda, generándose una onda que viaja por toda la membrana basilar. Esto es posible debido a que la membrana basilar está compuesta por miles de fibras basilares sujetas por uno de sus extremos pero no por sus extremos distales, lo que le permite a la misma vibrar en respuesta al movimiento que provoca el sonido.

Una característica de estas ondas es que cada onda se fortalece cuando llega a la porción de la membrana basilar que tiene una frecuencia similar a la de la frecuencia sonora.

Por ejemplo, una onda sonora de alta frecuencia recorre una corta distancia por la membrana basilar antes de extinguirse. Una onda sonora de frecuencia media realiza la mitad del recorrido y luego desaparece y una onda sonora de muy baja frecuencia recorre prácticamente la totalidad de la membrana basilar antes de extinguirse.

Otra característica de la propagación de las ondas sonoras es que se propagan rápidamente en la porción inicial de la membrana basilar pero cada vez lo hace más despacio a medida que se acerca al vértice de la cóclea. Esto permite que las ondas sonoras principalmente las de altas frecuencias se separen bien unas de otras y se puedan distinguir sus diferentes frecuencias.

Órgano de Corti

El órgano de Corti es el órgano receptor que genera impulsos nerviosos en respuesta a la vibración de la membrana basilar. Como se dijo anteriormente, el órgano de Corti se encuentra apoyado sobre la membrana basilar acompañando el movimiento de la misma.

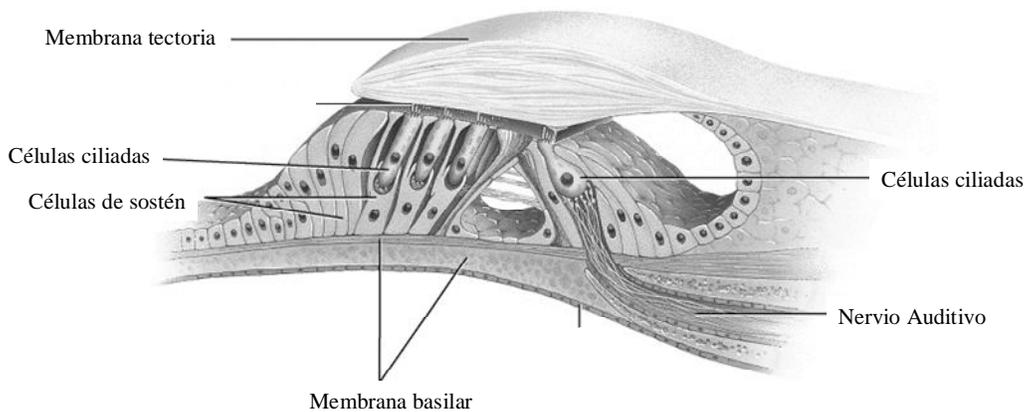
Los receptores sensoriales del órgano de Corti son dos tipos de células ciliadas:

1. Las células ciliadas externas
2. Las células ciliadas internas

La base y los lados de ambas células hacen sinapsis con las terminaciones nerviosas de la rama auditiva del nervio vestibulococlear (8^{vo} par craneal). Las fibras nerviosas de estas terminaciones se dirigen al ganglio espiral de Corti, sus axones conforman al nervio auditivo y a través de éste la información llega a los diferentes niveles del Sistema Nervioso Central.

Las células ciliadas poseen en su extremo apical cilios de muy pequeño calibre, llamados estereocilios, los mismos son estructuras rígidas que van haciéndose cada vez más largos hacia uno de sus extremos y las puntas de los más cortos se unen a través de un filamento delgado al estereocilio adyacente más largo. Estos estereocilios están introducidos dentro de la membrana tectoria de la rampa media.

Cuando la membrana basilar vibra se produce un movimiento hacia uno u otro lado de la membrana tectoria lo que provoca la inclinación de los cilios. Cuando los cilios se inclinan hacia el lado de los más largos, se produce la apertura de canales de cationes, entrando principalmente K^+ y en menor medida Ca^{++} y se produce la despolarización de la célula. Cuando los cilios se doblan en sentido contrario, se hiperpolarizan por lo que generan un potencial de receptor alternante en la célula ciliada. Este a su vez, estimula las terminaciones nerviosas cocleares que hacen sinapsis con la base de las células ciliadas. Se cree que un neurotransmisor de acción rápida es liberado por las células ciliadas en estas sinapsis durante la despolarización. Es posible que la sustancia transmisora sea el glutamato, pero no está totalmente comprobado.



Transmisión del sonido hacia el SNC – Vía auditiva

Las fibras nerviosas que parten del ganglio espiral de Corti llegan a los núcleos cocleares ventral y dorsal (en la parte superior del bulbo raquídeo). En este punto, todas las fibras hacen sinapsis y las neuronas de segundo orden pasan principalmente hacia el lado opuesto del tronco encefálico para terminar en el núcleo olivar superior, mientras que algunas fibras continúan ipsilateralmente y terminan en el núcleo olivar superior del mismo lado. La vía continúa y asciende por el lemnisco lateral y algunas fibras de segundo orden terminan en el núcleo del lemnisco lateral. Muchas pasan de largo y continúan hacia el colículo inferior, donde terminan casi todas. A partir de aquí la vía pasa al núcleo geniculado medial en el tálamo donde todas las fibras realizan sinapsis nuevamente. Finalmente, la vía continúa a través de las radiaciones auditivas hacia la corteza auditiva localizada en la circunvolución superior del lóbulo temporal.

Las señales de ambos oídos se transmiten por las vías de ambos lados del encéfalo. Al menos tres puntos del tronco encefálico se producen entrecruzamientos entre las dos vías:

1. A nivel del cuerpo trapezoide
2. Entre los dos núcleos de los lemniscos laterales
3. En la comisura que conecta los dos colículos inferiores.

De la vía auditiva parten también algunas fibras colaterales que parten del haz auditivo y van al sistema reticular activante del tronco encefálico y descienden hacia la médula espinal para activar todo el sistema nervioso en respuesta a sonidos muy fuertes. Otras colaterales van al vermis del cerebelo que se activa también instantáneamente frente a un ruido repentino.

Corteza auditiva

La corteza auditiva se encuentra localizada en el lóbulo temporal específicamente en el plano supertemporal de la circunvolución superior del lóbulo temporal.

La corteza auditiva esta dividida en dos áreas:

1. La corteza auditiva primaria
2. La corteza de asociación auditiva

La corteza auditiva primaria es excitada directamente por proyecciones provenientes desde el cuerpo geniculado medial, mientras que las áreas de asociación auditivas son excitadas secundariamente por impulsos procedentes de la corteza auditiva primaria así como también desde las áreas de asociación talámicas adyacentes al cuerpo geniculado medial.

Señales centrífugas

Se han encontrado vías retrógradas en cada uno de los niveles del sistema nervioso central desde la corteza auditiva hasta la cóclea. La vía final va desde el núcleo olivar superior hasta las propias células ciliadas del órgano de Corti. Estas fibras retrógradas son inhibitorias. Permitirían dirigir la atención a sonidos con determinadas cualidades mientras rechaza a los de otra cualidad.

Conducta auditiva en las especies domésticas

Las principales funciones conductuales de la audición son la detección de sonidos ambientales (incluidos los del depredador y de la presa) y la comunicación con la misma especie. Funciones conductuales menos comunes de la audición son la comunicación con otras especies, como las señales de amenazas y la ecolocalización para cacería y navegación.

Los animales domésticos, generalmente, no dependen del sonido para cazar o eludir depredadores. En estas especies, el sonido desempeña una función más importante en el mantenimiento del contacto entre padres y crías, la comunicación sexual, la alerta de peligro y la amenaza de adversarios, así como la definición y la defensa del territorio. Los perros, por ejemplo, emplean una amplia variedad de sonidos con propósitos sociales como el establecimiento de jerarquías. En los cerdos, parece que los sonidos producidos por las crías desempeñan una función en el amamantamiento y el gruñido rítmico de cortejo producido por el cerdo puede estimular la receptividad de la hembra.

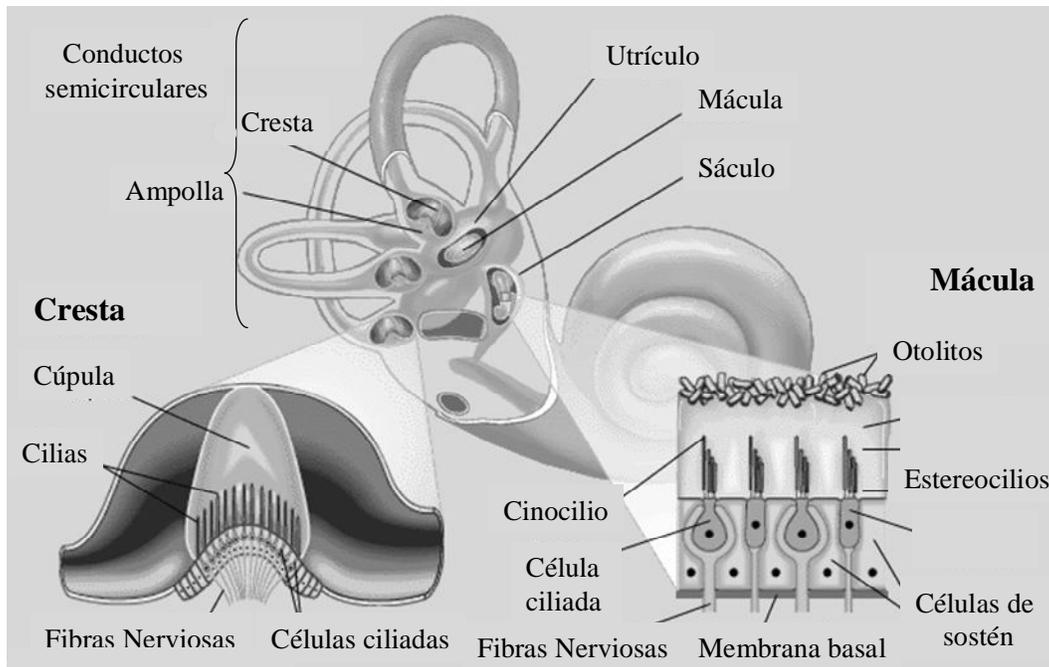
Fisiología del Equilibrio

La función del sistema vestibular es traducir las fuerzas de gravedad y movimiento en señales neurológicas que el cerebro utiliza para conocer la posición de la cabeza en el espacio, y para coordinar sus movimientos con los reflejos motores responsables de la postura, y de la estabilidad de los ojos.

El aparato vestibular es el órgano que detecta las sensaciones del equilibrio. Está formado por un sistema de conductos, los conductos semicirculares y dos cámaras: el utrículo y el sáculo.

Localizada dentro de cada una de las cámaras se encuentra una estructura denominada mácula. La mácula del utrículo se encuentra en el plano horizontal y desempeña su función en la orientación de la cabeza con respecto a la dirección de la fuerza gravitacional cuando el animal o la persona se encuentra en pie. La mácula del sáculo se encuentra ubicada en el plano vertical y ejerce su función cuando el animal o la persona se halla tumbada.

La mácula está cubierta por una capa gelatinosa donde se hallan embebidos varios cristales de carbonato de calcio, denominados estatoconias u otolitos. Debajo de esta masa gelatinosa se encuentran células ciliadas y células de sostén. La base y los lados de las células ciliadas hacen sinapsis con terminaciones nerviosas que conforman el nervio vestibular.



Cada célula ciliada contiene diminutos cilios denominados estereocilios y en uno de sus extremos un cilio de mayor longitud denominado cinocilio. Cada uno de ellos está unido al adyacente más largo a través de diminutos filamentos como así también al cinocilio. Cuando la cabeza cambia de dirección, el peso de las estatoconias hace que los estereocilios y el cinocilio se inclinen hacia el lado de éste, produciéndose la apertura de canales de conducción de iones positivos, la célula se despolariza y se produce un potencial de acción que es transmitido a las fibras nerviosas adyacentes y finalmente por el nervio vestibular hacia el Sistema Nervioso Central. Contrariamente, cuando los estereocilios se inclinan hacia el lado opuesto, es decir, hacia el lado de los más pequeños se produce el cierre de estos canales de conducción y la hiperpolarización celular.

En cada una de las máculas existen células ciliadas orientadas en diferentes sentidos, de manera que sólo algunas se inclinan cuando la cabeza se mueve hacia delante, otras cuando se mueve hacia atrás, otras cuando se mueve hacia un costado u hacia otro.

Función de los conductos semicirculares

Los conductos semicirculares son tres conductos ubicados entre sí formando un ángulo de 90° denominados: anterior, posterior y lateral, de manera que representan los tres planos del espacio. Cada conducto posee un engrosamiento en uno de sus extremos, la ampolla llena de endolinfa. Además en cada ampolla se encuentra una estructura denominada cresta acústica, que en su parte superior posee una masa gelatinosa que es la cúpula. En la misma se proyectan los pequeños cilios de las células ciliadas las cuales tienen una conformación similar a las células de la mácula. Cada célula ciliada posee también estereocilios que aumentan de longitud hacia uno de sus lados y un cinocilio más largo en uno de sus extremos.

De esta manera, cuando la cabeza rota provoca el movimiento del líquido desde los conductos hacia la ampolla lo que provoca el deslizamiento de la cúpula hacia un lado u otro dependiendo de la dirección del movimiento del líquido.

El movimiento de la cúpula hacia el lado del cinocilio provoca la inclinación de los estereocilios hacia este mismo lado y la apertura de canales de conducción de aniones que provocan la despolarización de la célula y la generación de un potencial de acción. Cuando la cúpula se inclina hacia el lado opuesto se produce el cierre de estos canales y la hiperpolarización de las células.

Transmisión de la vía del equilibrio hacia el Sistema Nervioso Central

La mayor parte de las fibras nerviosas vestibulares terminan en los núcleos vestibulares ubicados en la unión del bulbo raquídeo y la protuberancia. Sin embargo, algunas fibras pasan por los mismos sin hacer sinapsis hacia los núcleos reticulares del tronco encefálico y hacia los núcleos fastigiales y a los lóbulos floclonodulares del cerebelo, los cuales recibirían información proveniente de los conductos semicirculares. Las fibras que terminan en los núcleos vestibulares hacen sinapsis y envían fibras de segundo orden al cerebelo y otras fibras de segundo orden hacia los haces vestibuloespinales y al fascículo longitudinal medial y a otras áreas del tronco encefálico, en particular a los núcleos reticulares. La vía primaria para los reflejos del equilibrio comienza en los nervios vestibulares y pasa cerca de los núcleos vestibulares y del cerebelo. Luego, se envían las señales a los núcleos reticulares del tronco encefálico y en sentido descendente por la médula espinal a través de los haces vestibuloespinales y reticuloespinales. Las señales hacia la médula gobiernan la interrelación entre la facilitación y la inhibición de los músculos anti gravitatorios controlando así el equilibrio.

Las señales transmitidas en dirección ascendente por el tronco encefálico desde los núcleos vestibulares y el cerebelo a través del fascículo longitudinal medial originan movimientos correctores de los ojos. Las señales también van hacia arriba hasta la corteza cerebral terminando en el centro cortical primario del equilibrio, localizado en el lóbulo parietal en el fondo de la cisura de Silvio.

Los núcleos vestibulares se dividen en cuatro:

1. Los núcleos vestibulares superior y medial los cuales reciben información de los conductos semicirculares y envían señales por el fascículo longitudinal medial para la corrección del movimiento de los ojos y a través del haz vestibuloespinal medial para producir los movimientos adecuados de cabeza y cuello que colaboran con el movimiento del equilibrio.
2. El núcleo vestibular lateral que recibe información del utrículo y el sáculo y envían señales para el control del movimiento del cuerpo a través del haz vestibuloespinal lateral.
3. El núcleo vestibular inferior que recibe información de los conductos semicirculares y del utrículo y envía información ascendente hacia el cerebelo y la formación reticular.

Reflejo vestíbulo – ocular

El reflejo vestíbulo – ocular representa una acción refleja sencilla que controla los movimientos oculares para proporcionar un campo visual estable al mover la cabeza. La rotación de la cabeza se percibe por los canales semicirculares y la información viaja por el nervio vestibular a los núcleos vestibulares, los cuales a su vez, se proyectan directamente al núcleo oculomotor para el control de los músculos oculares lo que completa el arco reflejo.

El propósito del reflejo vestíbulo – ocular es mantener una imagen visual estable en la retina durante los movimientos de la cabeza. El punto de ajuste es la actividad retiniana

generada por la imagen visual. Este sistema de control retroalimenta a los núcleos vestibulares para modificar la actividad refleja y asegurar la respuesta deseada. El cerebelo funciona como un mecanismo de detección de errores y de reajuste, desempeña una función clave como integrador de la acción motora, con un efecto principal de proporcionar estabilidad a la actividad motora. En el reflejo vestíbulo – ocular, el cerebelo recibe, de la retina, información relacionada con el movimiento de la imagen visual. Entonces el cerebelo modifica o reajusta el arco reflejo para mantener una imagen retiniana estable.

Sentidos químicos: Olfato y Gusto

Los sentidos químicos se dividen en olfacción u olfato y degustación o gusto. La olfacción se caracteriza por una sensibilidad a sustancias volátiles en dilución extrema, mientras que el gusto se caracteriza porque sus receptores requieren de un mayor contacto con el estimulante químico.

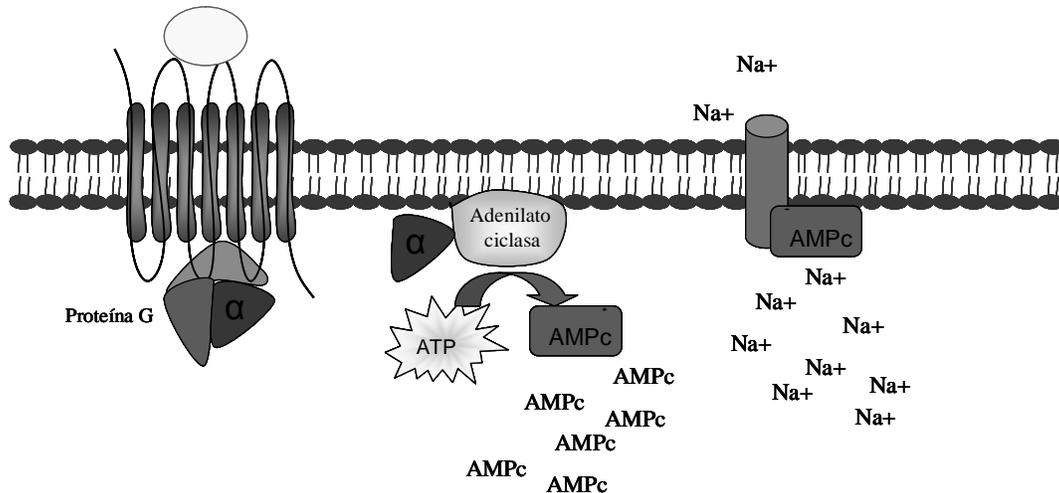
Olfato

Membrana olfativa

La membrana olfativa se localiza en la porción dorsocaudal de la cavidad nasal. Está constituida por células olfatorias que son las receptoras de las sustancias odoríferas y por células de sostén. Las células olfatorias son células bipolares derivadas del sistema nervioso central y poseen en el extremo mucoso pelos olfatorios (o cilios) que se proyectan hacia el moco que recubre la superficie interna de la cavidad nasal. Además, en la membrana basal se hallan gran cantidad de pequeñas glándulas mucosas, las glándulas de Bowman que secretan moco hacia la superficie de la membrana olfatoria.

Percepción de los olores

Las sustancias odoríferas al hacer contacto con la membrana olfativa primero se difunden por el moco para poder ponerse en contacto con los cilios de las células olfativas que son los encargados de reaccionar frente a los olores del ambiente que estimulan a las células olfatorias. Al ponerse en contacto se unen a un receptor de membrana proteico que atraviesa siete veces la membrana citoplasmática. La sustancia odorífera se une a la porción del receptor que se dobla hacia el exterior. Dicho receptor en su parte interna tiene acoplada una proteína G, compuesta por tres subunidades. Al unirse la sustancia provoca un cambio conformacional que lleva al desprendimiento de la subunidad alfa que activa a una enzima, la adenilato ciclasa, que está unida al interior de la membrana ciliar, la cual convierte a varias moléculas de adenosín trifosfato en adenosín monofosfato cíclico (AMPc). El AMPc activa un canal de Na^+ que permite el ingreso del Na^+ extracelular hacia el interior de la célula, los cuales hacen más positivo el interior, excitan a la célula y generan el potencial de acción.



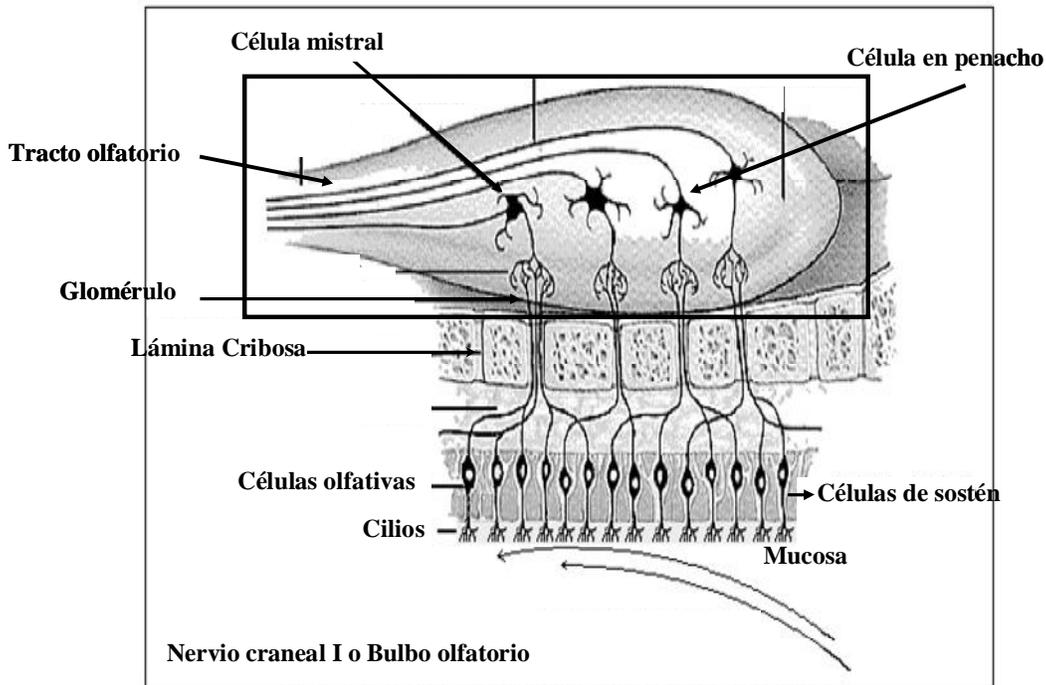
Factores físicos

Además del mecanismo químico básico mediante el cual se estimulan las células olfatorias, varios factores físicos afectan el grado de estimulación de las células de la membrana olfativa. Las moléculas deben ser volátiles que son las únicas que pueden inhalarse por las fosas nasales. Sin embargo, esta relación no es perfecta, ciertas sustancias como el amizcle, son de baja volatilidad, sin embargo se caracterizan por presentar un olor intenso. Además las sustancias deben ser, al menos, ligeramente hidrosolubles para atravesar la barrera acuosa del moco que recubre a la membrana olfativa y deben ser ligeramente liposolubles porque los constituyentes lipídicos de la membrana del cilio repelen de los receptores proteicos de la membrana las sustancias olorosas no liposolubles.

Bulbo olfatorio

El bulbo olfatorio denominado también I par craneal aunque parece un nervio, actualmente se sabe que es una porción de tejido cerebral que posee una dilatación bulbosa en su extremo que es el bulbo olfatorio el cual se encuentra sobre la lámina cribosa que separa la cavidad nasal de la cavidad cerebral.

La lámina cribosa posee perforaciones a través de las cuales pasan los axones provenientes de la membrana olfativa. Estos axones terminan en estructuras llamadas glomérulos donde realizan sinapsis con las dendritas de las células mitrales o de las células en penacho, los cuales envían sus axones hacia el Sistema Nervioso Central a través del haz olfatorio. Actualmente, se cree que cada uno de los glomérulos se encargarían de responder a olores diferentes.



Haz olfatorio

El haz olfatorio en el cerebro se divide en dos áreas:

1. El área olfatoria medial que es la más antigua situada en las porciones mediobasales del encéfalo delante del hipotálamo. Dentro de la cual los más importantes son los núcleos septales. Esta área tiene que ver con las respuestas más primitivas frente a los olores como son la salivación y el lamido.
2. El área olfatoria lateral que es la más moderna, desde el punto de vista evolutivo, compuesta por la corteza piriforme, prepiriforme y la porción cortical de los núcleos amigdalinos. Además llegan señales al sistema límbico principalmente el hipocampo, teniendo función en el aprendizaje frente a diversos olores.
3. Una vía más reciente, observada en primates y en el humano se ha descrito en los últimos años. La misma pasa por el tálamo, llegando a los núcleos talámicos dorsomediales y de allí se dirige al cuadrante posterolateral de la corteza orbitofrontal. Esta área se cree que contribuye al análisis conciente del olor.

Diferencias entre especies

Existen diferencias muy grandes en el tamaño relativo de las estructuras olfatorias y en la capacidad para detectar olores entre las especies. Animales muy sensibles, como los perros, se denominan macrosmáticos mientras que animales que detectan olores, pero en apariencia son mucho menos sensibles, como algunas especies de aves, se llaman microsmáticos. Algunos animales, como los mamíferos marinos carecen por completo de un aparato olfatorio, no pueden oler y se les denomina anósmicos.

Generalmente, se acepta que el tamaño del bulbo olfatorio en relación con el resto del cerebro es un buen indicio de qué tan sensible es un animal a los olores.

Es probable que la mayoría de los animales domésticos sean bastantes sensibles a los olores. Sin embargo, existen muy pocos estudios comparativos de la sensibilidad

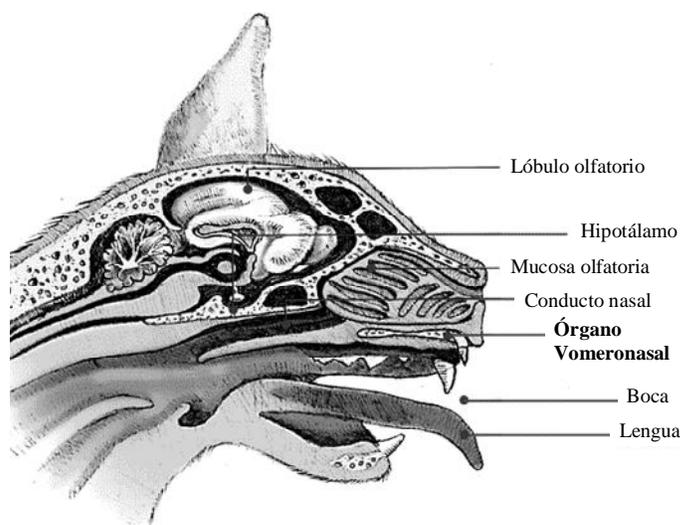
olfatoria en las especies, excepto en perros, ratas y humanos, de modo que no se pueden hacer comparaciones precisas.

El sentido del olfato es sumamente importante para la adaptación del animal a su medio ambiente, y presenta varias funciones:

- Es fundamental para la percepción de algunos sabores
- Participa en la comunicación entre animales de la misma y de diferente especie, teniendo un papel destacado en la regulación de la reproducción y del comportamiento social de numerosas especies de mamíferos.
- La repulsión hacia ciertos olores desagradables permite evitar, en algunos casos, la ingestión de sustancias potencialmente venenosas.

Órgano vomeronasal

Este órgano consiste en una estructura par con forma de saco ciego localizada en la porción anterior del septo nasal. Debido a su localización se cree que participa en la percepción de moléculas de gran tamaño no volátiles. Las células receptoras del órgano vomeronasal son similares a las del sistema olfatorio principal, con la excepción de la falta de procesos ciliares presentando microvellosidades hacia la zona mucosa. Los axones de las células receptoras se agrupan formando los nervios vomeronasales que se dirigen hacia el bulbo olfatorio accesorio o bulbo vomeronasal, el cual es una región diferenciada del bulbo olfatorio. La vía vomeronasal se proyecta a los núcleos mediales de la amígdala, donde hace sinapsis con neuronas que terminan en el área preóptica medial del hipotálamo. Actualmente, se cree que el órgano vomeronasal está relacionado con la percepción de feromonas, desempeñando funciones importantes en la regulación de la conducta sexual y en otras conductas sociales. Es común que los animales tengan atracción por y reciban estimulación sexual de señales químicas producidas por individuos del sexo opuesto. Se ha demostrado que el reconocimiento individual, la preservación de la díada madre – cría, la provocación de la agresión y el establecimiento del dominio, ocurren mediante señales olfatorias.



Gusto

La función del gusto se asocia por lo general con la ingestión de alimentos. Una función muy importante del gusto es su efecto en la digestión y probablemente en el metabolismo. Tanto el gusto como el olfato sirven como porteros que determinan qué alimentos entran en el tubo digestivo. De hecho, se sabe que la información sensitiva puede iniciar la ingestión de alimentos y estimular el flujo salival.

Sensaciones principales del gusto

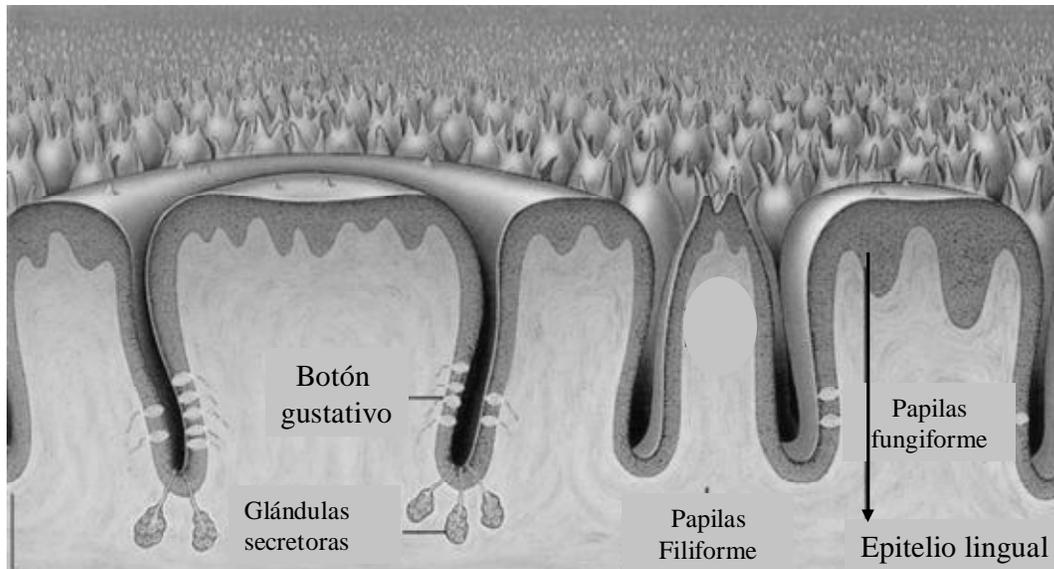
Una suposición común es que los animales comparten las mismas sensaciones de gusto que los humanos. Para los humanos, las sensaciones de gusto se clasifican en agrio, salado, dulce y amargo, mientras que para los animales, sería más adecuado dividirlos en agradable, desagradable e indiferente. Sin embargo, para comparar respuestas de diferentes especies animales con las de los humanos es necesario basarse a dichas divisiones.

El sabor agrio está producido por ácidos y la intensidad de la sensación es proporcional al logaritmo de las concentraciones de hidrogeniones. El sabor salado está provocado por las concentraciones en el alimento de las sales ionizadas, principalmente los cationes y en menor medida los aniones. El sabor dulce, en cambio, no está producido por una sola clase de sustancias químicas sino que se da, por ejemplo, por la presencia de determinadas sustancias orgánicas como azúcares, glicoles, alcoholes y aldehídos entre otros. Y el sabor amargo está determinado también por varias clases de sustancias la mayoría orgánicas pero principalmente sustancias de cadena larga que contienen nitrógenos y los alcaloides.

El botón gustativo y su función

El botón gustativo se compone de células de sostén llamadas células sustentaculares y otras células gustativas. Las células gustativas se regeneran continuamente por división mitótica a partir de las células epiteliales circundantes. Las puntas externas de las células gustativas se disponen alrededor de un diminuto poro gustativo y desde la punta de cada célula sobresalen varias microvellosidades o pelos gustativos hacia el interior del poro gustativo. Entretejido con las células gustativas se halla un entramado de varias fibras nerviosas gustativas que son estimuladas por las células receptoras del gusto. Bajo la membrana celular próxima a las fibras se forman muchas vesículas que contienen una sustancia transmisora que se liberaría a través de la membrana para excitar a las terminaciones de las fibras nerviosas en respuesta a la estimulación del gusto.

Algunos estudios han demostrado que cada botón gustativo suele responder sólo a uno, de los cuatro estímulos primarios del sabor cuando la sustancia de ese sabor está en baja concentración. Sin embargo, a concentraciones elevadas la mayoría de las papilas pueden excitarse.



Estimulación de los botones gustativos

La membrana de la célula gustativa está cargada negativamente en el interior. La aplicación de una sustancia con sabor sobre las vellosidades gustativas provoca una pérdida parcial de este potencial negativo, con lo cual la célula se despolariza. La disminución del potencial es proporcional al logaritmo de la concentración de la sustancia estimulante. Las sustancias estimulantes reaccionan con las vellosidades gustativas a través de la unión de los agentes químicos con receptores moleculares proteicos que sobresalen por la membrana de la vellosidad. Esto provoca la apertura de canales iónicos, que permiten el paso de los iones de Na^+ al interior de la célula y la despolarización. Luego, los agentes químicos van siendo gradualmente arrastrados por la saliva con lo que se elimina el estímulo. El tipo de receptor proteico de cada vellosidad gustativa determina el tipo de sabor que desencadenará la respuesta. El nervio gustativo transmite una potente señal inmediata, y una señal continua más débil que dura mientras el botón gustativo esté expuesto al estímulo gustativo.

Transmisión de las señales gustativas

Los impulsos gustativos provenientes de los dos tercios anteriores de la lengua pasan primero al quinto nervio, después siguen por la cuerda del tímpano hasta el nervio facial, y finalmente, hacia el tracto solitario en el tronco encefálico. Las sensaciones gustativas provenientes del tercio posterior de la lengua y de otras regiones posteriores de la boca se transmiten por el nervio glossofaríngeo también hasta el tracto solitario. Unas pocas señales gustativas se transmiten hasta el tracto solitario desde la base de la lengua y de otras partes de la región faríngea por medio del nervio vago. Todas las fibras gustativas hacen sinapsis en los núcleos del tracto solitario y envían neuronas de segundo orden a una pequeña área del núcleo ventral posteromedial del tálamo. Desde el tálamo se mandan neuronas de tercer orden hasta el extremo inferior de la circunvolución poscentral en la corteza parietal, donde se incurva para adentrarse en la cisura de Silvio y en el área operculoinsular adyacente. Todo esto se halla lateral, ventral y rostral a la zona de la lengua en el área somática I.

Diferencias entre especies

Las aves domésticas presentan una indiferencia general para las sensaciones gustativas primarias amarga y dulce. Por otra parte, las aves rechazan las soluciones con una concentración alta de sales, de tal forma que no ingieren soluciones salinas con concentraciones superiores a su capacidad de eliminación de sal, aunque presentan una alta tolerancia para soluciones alcalinas y ácidas.

En el caso de los rumiantes, la mayoría de los estudios se han realizado en terneros, los cuales son indiferentes a soluciones de sacarinas, las cuales son agradables para el hombre y roedores. Sin embargo, eligen soluciones de sacarosa que resultan insípidas para el hombre. Asimismo, los terneros presentan una amplia tolerancia para soluciones ácidas y alcalinas y para las soluciones con una alta concentración de sales.

Los gatos no muestran una preferencia especial por los compuestos considerados como dulces y evitan ciertos azúcares a altas concentraciones. Tanto los gatos domésticos como salvajes prefieren soluciones de proteína hidrolizadas o de aminoácidos al agua destilada.

En el caso de los perros, éstos aceptan o al menos toleran, la presencia de azúcares o sustancias edulcorantes en su dieta, si bien en muchos casos rechazan a la sacarina.

El cerdo responde a las soluciones que contienen sacarosa, e incluso seleccionan soluciones de sacarina excesivamente dulces para el humano. Se han publicado casos de intoxicaciones salinas en esta especie, sin embargo, si tienen disponibilidad de agua pura, estos animales no consumen cantidades letales de sal.

Bibliografía

Fisiología de los animales domésticos de Dukes. M.J. Swenson y W.O. Reece compiladores. 2^{da} Edición (1999). Editorial UTEHA, Noriega editores

Fisiología Veterinaria. A. García Sacristán. 1^{ra} Edición (1995). Editorial Interamericana. Mc Graw –Hill.

Tratado de Fisiología Médica. A.C. Guyton y J.E. Hall. 9^{na} Edición (1997). Editorial Interamericana. McGraw – Hill.

Fisiología Médica. F.G. Ganong. 15^{ta} Edición (1996). Editorial El Manual Moderno, S.A. de C.V.

Best & Taylor Bases Fisiológicas de la Práctica Médica. M.A. Dvorkin y D.P. Cardinali directores. 13^{ra} Edición (2003). Editorial Médica Panamericana.