

Fisiología de la quimiopercepción **olfato y gusto**

Alicia Ponte-Sucre



ACADEMIA DE CIENCIAS
FÍSICAS, MATEMÁTICAS Y NATURALES

Fisiología de la quimiopercepción: olfato y gusto

Alicia Ponte-Sucre

Fisiología de la quimiopercepción olfato y gusto



© Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, 2026
Rif: J-002485728

Publicado por la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales
Palacio de las Academias, av. Universidad, apartado postal 1421, Caracas 1010-A,
Venezuela

Colección Divulgación Científica y Tecnológica

Hecho el depósito de ley

Depósito Legal (digital): DC2026001221

ISBN (digital): 978-980-8192-03-2

Comisión Editora:

Deanna Marcano (coordinadora)

Ismardo Bonalde

Gioconda San Blas

Coordinación de edición:

Pamela Navarro

Corrección de texto:

Pamela Navarro y Deanna Marcano

Diagramación y diseño gráfico:

María Alejandra Ramírez

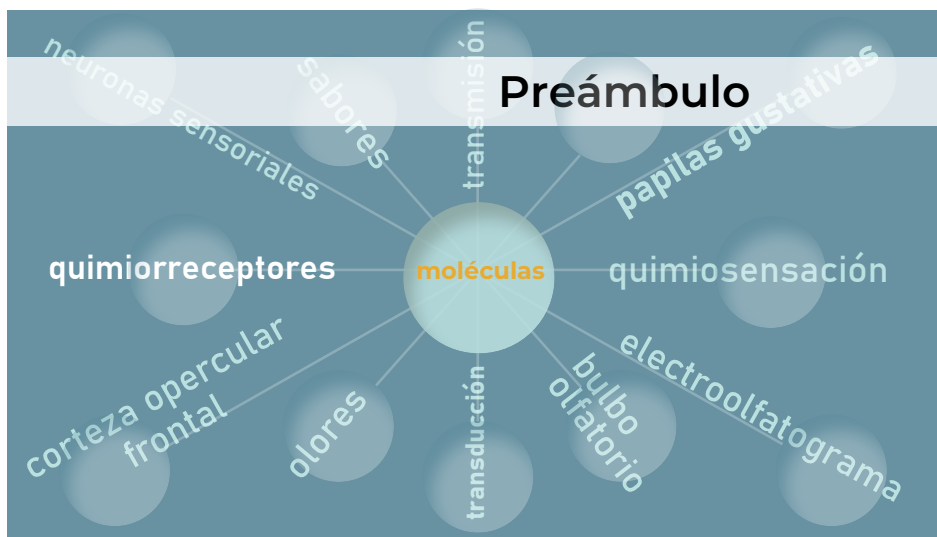
Imagen de portada:

Composición gráfica a partir de imagen generada con Gemini (IA).

Ninguna parte de esta obra puede ser modificada, pero es de libre acceso para su reproducción y transmisión en cualquier forma o por cualquier medio, siempre que ello vaya precedido con el nombre del autor y de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.

Índice general

Preámbulo	7
1. Introducción	9
1.1 Sabores y olores	9
1.2 Recepción, transducción y transmisión	10
2. Fisiología del olfato	11
2.1 Cilios. Excitación	14
2.2 Transducción y transmisión de la señal	15
2.3 Receptores celulares	17
2.4 Mecanismos de amplificación	18
2.5 Organización de la sensación olfatoria	19
2.6 Vías olfativas centrales	19
3. Fisiología del gusto	23
3.1 Estructuras del gusto: papilas y botones gustativos	25
3.2 Organización anatómica	26
3.3 Excitación, transducción y transmisión de la señal	27
3.4 Organización de la sensación gustativa. Mapa de la lengua	29
3.5 Vías gustativas centrales	30
3.6 Clasificación de los sabores	31
4. Reflexiones finales	33
Referencias	35

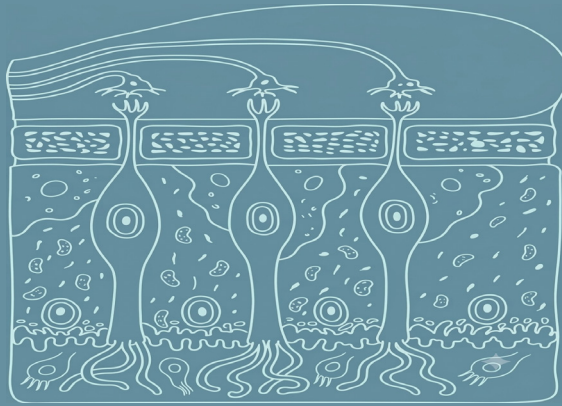


A finales del siglo XIX, la química analítica y la química orgánica comenzaron una cruzada científico-técnica nunca vista, que también invadió a la biología, hasta entonces orientada a la estructura y la anatomía. En ese momento, la interdisciplinariedad comenzó a surgir como paradigma y en este contexto se empieza a hablar sobre la quimio percepción en las figuras de los sentidos el olfato y el gusto, en los cuales la naturaleza química del estímulo es fundamental.

En el caso del olfato, podemos decir que el estímulo no tiene un origen «tangible», como ocurre con las moléculas de alimentos, que se disuelven en la saliva y se acumulan sobre la superficie de la lengua. La volatilidad es la propiedad por excelencia del olor (estímulo olfativo) y esa volatilidad no muestra intuitivamente el origen del estímulo, por lo que es complejo definirlo: ¿qué cosa emite este olor?, ¿una misma cosa puede emitir varios olores... incluso diferentes? [1].

En este breve ensayo, nos pasaremos por la fisiología de ambos sentidos, el olfato y el gusto, estableciendo su vinculación con las moléculas químicas que los estimulan y descubriendo la fascinación de su funcionalidad en la supervivencia y preservación de la vida.

1. Introducción



Los sistemas vivos son abiertos, están en intercambio continuo con el ambiente que los rodea, seleccionan sustancias químicas de las cuales depende su supervivencia, su vida. El olfato y el gusto son sistemas sensoriales que guían el comportamiento en pro de esa supervivencia del individuo, y de la especie, y muy vinculados a experiencias íntimas y emotivas de la existencia humana. La acción conjunta de disciplinas como la bioquímica, la biología molecular y la fisiología son claves en la comprensión de los mecanismos involucrados en estas sensaciones.

1.1 Sabores y olores

Ya mencionamos que los estímulos gustativos y olfativos son moléculas (compuestos químicos presentes en aromas o en alimentos) que, al disolverse parcialmente en el aire o en la saliva, entran en contacto con y son detectadas por, estructuras celulares (receptores) específicas para cada sentido. Los sentidos del gusto y el olfato detectan y responden a miles de sustancias químicas en un amplio rango de concentración [2,3].

Los humanos identificamos cuatro sabores básicos: el dulce, el ácido, el amargo y el salado, y un quinto, considerado hoy día como sabor fundamental, el denominado umami. Este último se identificó inicialmente en 1908 por el científico japonés Kikunae Ikeda estudiando un caldo de algas. Como sabor distinguible, fue ampliamente aceptado décadas después. Su sinónimo, «sabroso», se atribuye al sabor del aminoácido L-glutamato, usado en la cocina para realzar el sabor cárnico, que otorga sensación de plenitud al ingerir el alimento. Por otra parte, el sabor a grasa se ha considerado tradicionalmente como una sensación táctil. Sin embargo, estudios recientes sugieren que la grasa se percibe como

un sabor básico independiente identificado con su característica, «sabor a grasa». En este mismo orden de ideas, los carbohidratos complejos (tipo maltodextrina u oligofructosa) parecen ser detectados por receptores independientes de los sabores de los azúcares simples y que se asemejan más a los receptores que identifican los sabores grasos [4-11]. Los mecanismos de cada tipo de sustancia saborífera se explicarán posteriormente, incluyendo gran diversidad de escalas de sabores.

Los olores que sentimos son moléculas disueltas en el aire que respiramos. Es fundamental que la sustancia a ser olfateada libere moléculas al aire para ser percibida; es decir, la sustancia debe ser volátil. Y es fundamental que el organismo posea el receptor específico para que la molécula específica sea identificada [12]. Los cerca de 350 subtipos de receptores olfativos que como humanos tenemos en la mucosa olfatoria funcionan en diversas combinaciones y permiten distinguir hasta unos 10 000 olores diferentes [13]. Clasificar cada una de estas interacciones ha resultado muy cuesta arriba; en este cuadernillo intentaremos explicar su funcionamiento.

Enfatizamos que el funcionamiento de estos dos sentidos es complementario. Sus percepciones se combinan en la parte posterior de la garganta, de forma que las sensaciones distinguidas por cada sentido se complementan y permiten detectar el entorno químico, por ejemplo, de los alimentos. No podemos dejar de mencionar que la capacidad discriminatoria de olores/sabores depende de cada individuo; es una experiencia personal e individual: su fisiología, condiciones ambientales, sociales, costumbres, creencias y otras muchas características personales influyen en ella [14,15].

1.2 Recepción, transducción y transmisión

Empecemos definiendo qué son quimiorreceptores, qué es transducción y qué es transmisión.

Se llaman *quimiorreceptores* a aquellos receptores celulares o células nerviosas cuya función es detectar sustancias químicas y traducir la información que reciben en señales eléctricas que abarcan potenciales graduales. Estos, al traducirse en potenciales de acción, informan al sistema nervioso central acerca de la composición y características de las sustancias estimulantes. Los receptores gustativos y olfativos son por excelencia ejemplos de quimiorreceptores [14,15].

La *transducción* describe el proceso mediante el cual las células convierten un estímulo en una respuesta que puede ser cuantificable acorde con la intensidad del estímulo. Cuando una célula recibe un estímulo, se producen una serie de eventos, que comienzan con la interacción del estímulo, generalmente con una proteína receptora que puede estar ubicada en la superficie celular. Esta unión provoca una cascada de eventos intracelulares que se traduce en una respuesta celular específica. En todos los casos, incluyendo los receptores olfativos y gustativos, el resultado es una señal eléctrica. La *transmisión* se refiere a la transferencia de esa señal eléctrica que lleva la información pertinente acerca del estímulo a lo largo del sistema nervioso [14,15].

2. Fisiología del olfato



Los odorantes (moléculas disueltas en el aire) entran con el aire a través de la nariz; ascienden por el pasaje húmedo de las narinas; durante su paso, el aire se calienta y humidifica. La fuerza de la inspiración y la vasodilatación o vasoconstricción de los vasos sanguíneos regulan la cantidad del odorante y su velocidad de flujo. Los pasajes nasales y otras partes del sistema están protegidos por pelos diminutos que filtran el polvo y otras partículas que entran en la nariz junto con el aire que respiramos. A medida que las moléculas son transportadas por el aire, se inhalan, pasan sobre la región epitelial olfatoria y se disuelven en el moco. Estas moléculas odorantes se unen a proteínas presentes en el moco que las mantienen disueltas y ayudan a transportarlas hasta las neuronas sensoriales (**Figura 1**) [16].

El sentido del olfato es único y extremadamente poderoso. Como se indicó, los olores provenientes de las partículas transmitidas por el aire se captan al respirar. Inhalar profundamente por la nariz e inclinarse hacia la fuente de un olor lo intensifica. Los olores constituyen la clase de estímulos sensoriales más grande detectada por un sistema de transducción de señales. Solo superado por el sistema inmune.

Desde la época de Platón, el hombre se ha dedicado a tratar de clasificar los aromas y olores que lo rodean. Así, este filósofo griego los clasificó simplemente en placenteros y no placenteros. Posteriormente, en la época de Linneo se reconocían 7 tipos de olor. En 1888, el científico holandés Zwaardemaker inventó lo que hoy llamamos el olfactómetro. Hoy en día y gracias a un estudio de la Universidad Rockefeller en 2014, se demostró que el ser humano puede distinguir más de 10^{12} mezclas olfativas diferentes. Más aún,

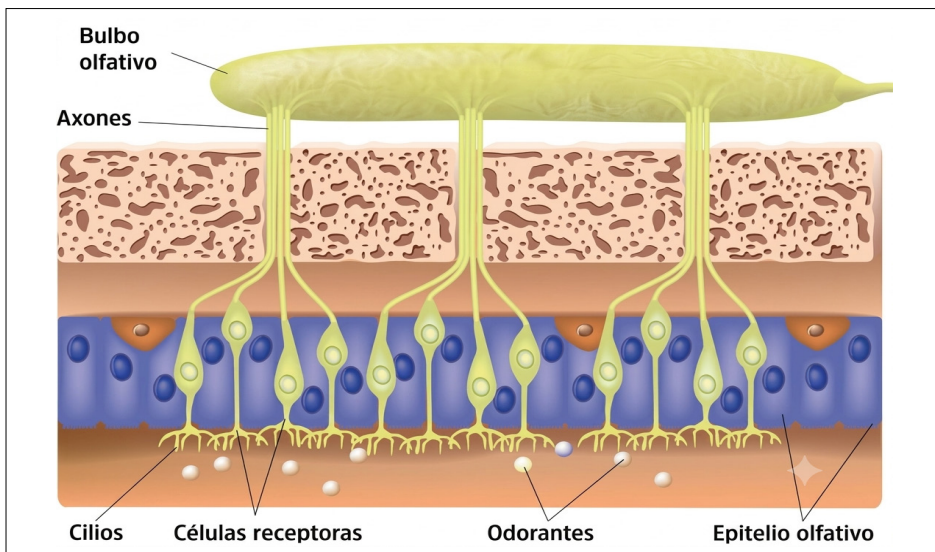


Figura 1. Epitelio olfatorio.

Fuente: <https://issuu.com/aces-digital/docs/c2-p29-los-cinco-sentidos-b7-spye/s/22828051> [17].

actualmente no se «encasillan» los olores en 7 o 9 tipos fijos, sino que se entiende el olfato como un sistema combinatorio (como un teclado de piano), donde centenas de receptores crean infinitas «melodías» de olor [13,17,18].

Debido a esta complejidad, independientemente de cómo se perciba un aroma, se propuso en 1916 una sencilla clasificación, conocida como Prisma de Henning (**Figura 2**), que postula seis aromas principales: podrido, etéreo, resinoso, quemado, fragante y a especias. Este sistema sufre constantes actualizaciones, debido a las necesidades de las empresas de perfumería o alimentaria.

Los machos de los insectos pueden detectar feromonas (substancias químicas secretadas con el fin de provocar comportamientos específicos en otros individuos de su misma especie) a concentraciones inferiores a 10^{-14} M (0,00000000000001 M); los humanos, a concentraciones de 10^{-11} M (0,00000000001 M).

El epitelio olfatorio tiene un área aproximada de 5 cm². Los

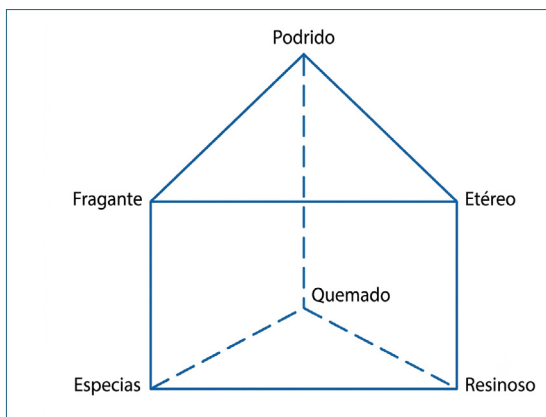


Figura 2. Prisma de Henning con la representación de los seis aromas principales.

Fuente: https://en-wikipedia-org.translate.goog/wiki/Olfactory_communication?_x_tr_sl=en&_x_tr_tl=es&_x_tr_hl=es&_x_tr_pto=tc [21].

cilios de las neuronas o células sensoriales mencionadas contienen en sus membranas estructuralmente «insertados» los receptores olfatorios especializados. Los humanos tienen unos 12 millones de receptores olfatorios que responden a diferentes olores. Solo como medida de comparación, los conejos tienen alrededor de 100 millones de receptores olfatorios, la mayoría de los perros tienen alrededor de mil millones y los sabuesos (perros criados selectivamente por su sentido del olfato) tienen alrededor de 4 mil millones de receptores olfatorios.

En el techo de la cavidad nasal se encuentra el epitelio olfatorio. El mismo está compuesto por tres tipos de células: neuronas olfativas sensoriales aferentes (**Figura 3**, arriba,

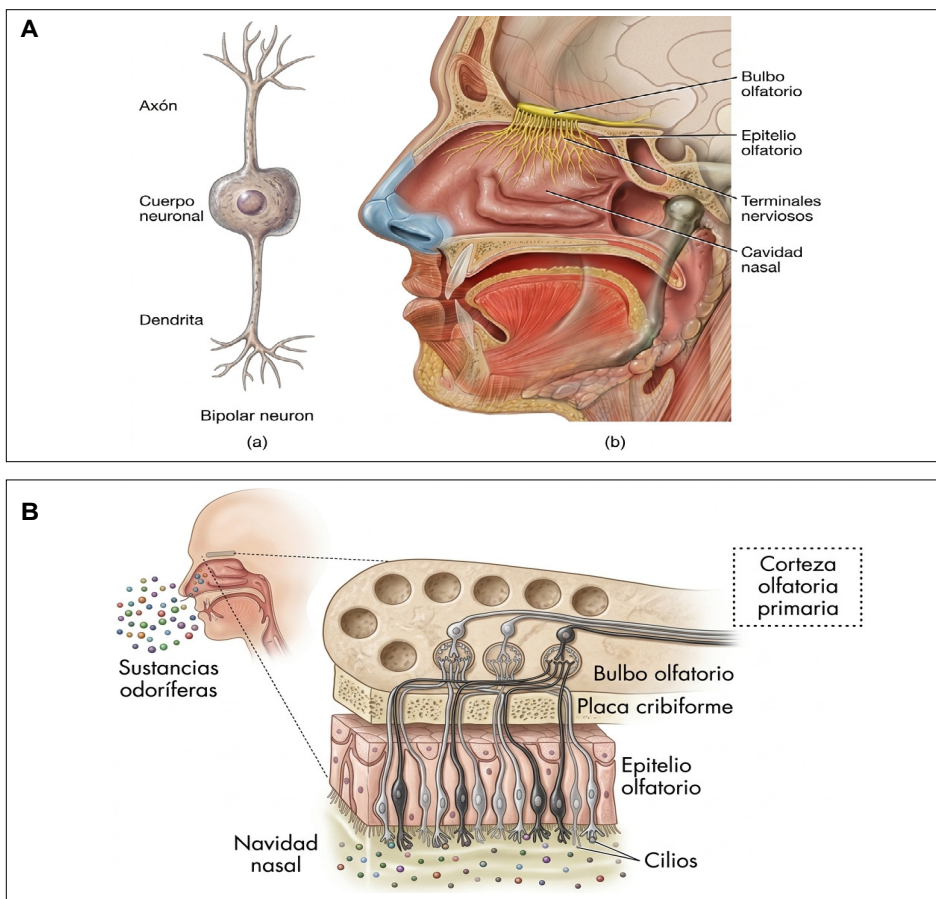


Figura 3. Izquierda arriba: representación de las neuronas olfativas sensoriales aferentes, que forman parte del epitelio olfatorio. Se les denomina bipolares, ya que tienen la dendrita y el axón emergiendo de polos opuestos de la célula. Derecha arriba: Organización anatómica del epitelio olfatorio hasta el bulbo olfatorio. Abajo: Esquema simplificado de la disposición anatómica del sistema olfatorio.

Fuente: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0185-33252012000300008&lng=es [19,20].

izquierda), células sustentaculares o células de soporte y células madre basales. Uniones estrechas entre las dendritas de las células de soporte impiden la entrada de moléculas cargadas, pero no de moléculas lipofílicas (que se disuelven en lípidos o grasas) al espacio intercelular; ayudan en la desintoxicación de olores y fagocitan desechos, siendo cruciales para mantener la salud y la regeneración del tejido olfativo junto con las células basales. Las neuronas olfatorias se caracterizan por tener un axón no mielinizado de 0,2 mm de diámetro y una sola dendrita ubicada en el polo opuesto de la salida del axón, que termina en la superficie del epitelio en una protuberancia de la que salen unos 5 a 20 cilios largos. Por ello se les denomina bipolar o pseudounipolar. Los axones no mielinizados de estas neuronas forman haces cubiertos por células gliales especiales que se denominan células envoltantes olfatorias (en inglés OEC: *Olfactory Ensheathing Cells*), con algunas características de las células de Schwann (periféricas) y otras de los astrocitos (centrales) [22]. Estas peculiares características les permiten acompañar a los axones desde el sistema nervioso periférico hasta el sistema nervioso central, algo que casi ninguna otra célula puede lograr. De hecho, las OEC son únicas y pueden cruzar la frontera entre el sistema nervioso periférico y el central (el bulbo olfatorio) sin provocar una respuesta cicatricial (gliosis) y crean un entorno favorable para la supervivencia y regeneración de los axones. Los haces se unen para formar el nervio olfatorio y llegan al bulbo olfatorio (**Figura 1**). El tejido epitelial está cubierto por una capa de moco de grosor variable donde están embebidos los cilios de las células o neuronas sensoriales [23].

La dendrita de cada neurona sensorial olfatoria se extiende desde la superficie apical del epitelio, expuesta al aire, hacia el moco que recubre la cavidad nasal (**Figura 3** arriba, derecha y abajo). El complejo odorante-proteína ya mencionado se une a su vez a receptores olfatorios ubicados en la membrana celular de los cilios de una dendrita olfativa (**Figura 1**). Estos receptores están acoplados a proteínas G que, al activarse, transducen la señal y logran el disparo de potenciales de acción en las neuronas olfativas. Este sistema de transducción, así como la organización anatómica de las vías centrales del sistema olfatorio, se explicará posteriormente [24,25].

2.1 Cilios. Excitación

Ya mencionamos que el aparato receptivo olfatorio reside en las extensiones de las dendritas sensoriales o cilios olfatorios de las neuronas sensoriales. Estos cilios son inmóviles; reiteramos, están bañados por una capa de moco de 10 a 30 nm de grosor donde los odorantes se disuelven antes de interactuar con los receptores presentes en la membrana plasmática del cilio. Las neuronas sensoriales tienen un potencial de membrana de -45 mV. Su característica particular es que responden a muchos tipos de olores y presentan patrones de frecuencia de descarga muy disímiles. Sufren recambio: en roedores, cada 30 a 60 días; en humanos, semanas o meses, aunque no hay datos precisos. Lo que sí se ha determinado es que las células denominadas basales son células madre que, al diferenciarse, originan las células sensoriales funcionales [26,27].

Eliminar los cilios disminuye, pero no bloquea completamente la sensación de olores. La llegada de un olor al epitelio requiere una presión de vapor lo suficientemente alta para que el gas entre a las narinas. La permeabilidad en agua es importante para que se disuelva en el moco, y la lipofilicidad es imprescindible para acceder a la membrana plasmática del cilio.

2.2 Transducción y transmisión de la señal

La estimulación sensorial con moléculas odorantes hace menos negativo el potencial de membrana plasmática de los cilios de la dendrita (lo acerca a 0 mV), lo que se traduce en los denominados potenciales graduales, que son resultado de corrientes despolarizantes guiadas por Na^+ y Ca^{2+} y luego por Cl^- . A nivel molecular, la unión de las moléculas odorantes a sus receptores induce la activación de una proteína G, aumentan los niveles de AMPC como resultado de ello y esto estimula la apertura de canales de Na^+ y Ca^{2+} . El Ca^{2+} entrante propicia la apertura de canales de Cl^- , y promueve la salida de Cl^- de la célula, lo que amplifica la despolarización de las corrientes despolarizantes de Na^+ y Ca^{2+} y el potencial de membrana se acerca a 0 mV [Figura 4 (registro A)]. El flujo de corriente que entra a la neurona sensorial excita al cono axonal, lo cual propicia potenciales de acción en la neurona sensorial [Figura 4 (registro B)] [25,28].

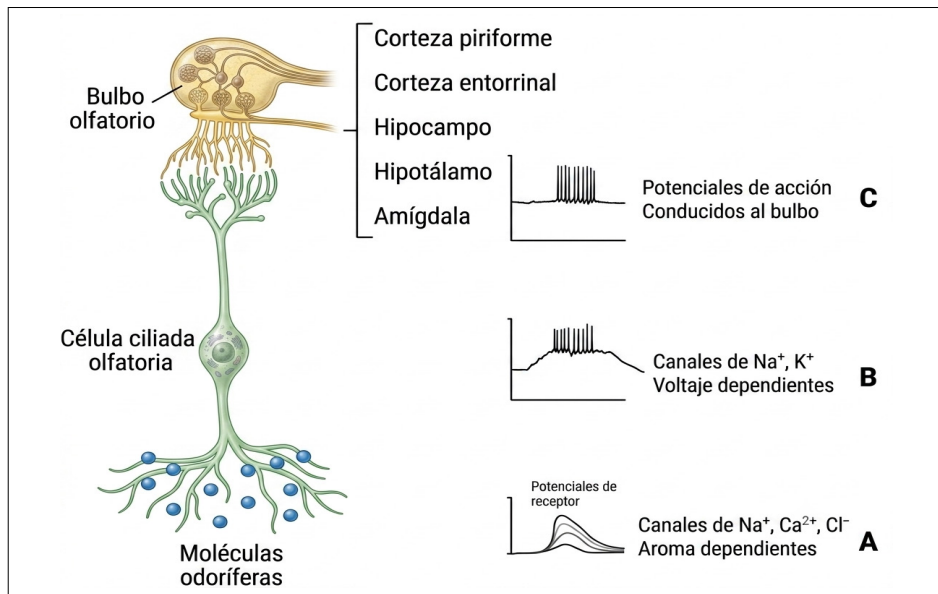


Figura 4. Transducción de la señal olfativa.

Fuente: <https://elementos.buap.mx/post.php?id=778>, Ganong, 2000 actualizado https://bio-libretextsorg.translate.google/Workbench/Human_Physiology%3A_A_Students_Open_Path_to_Understanding_the_Body/10%3A_The_Physiology_of_Sensory/10.03%3A_10.3_Chemical_Senses-Smell_and_Taste?_x_tr_sl=en&_x_tr_tl=es&_x_tr_hl=es&_x_tr_pto=tc [28].

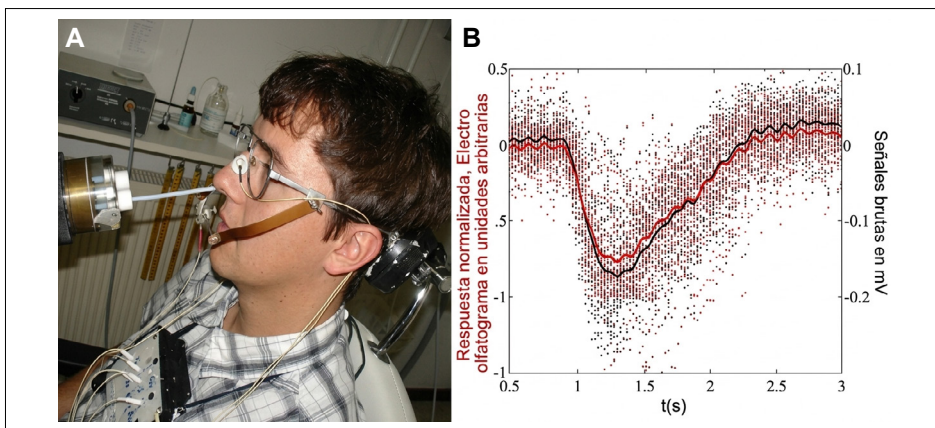


Figura 5. Configuración experimental y curvas típicas de respuesta promedio general de EOG.

A: Configuración experimental en la que se observan los electrodos de referencia en el lóbulo de la oreja y en el puente de la nariz y electrodos de tierra detrás de las orejas. El electrodo para registrar la señal eléctrica se encuentra en la cavidad nasal, fijado con un soporte. Se introdujeron estímulos odoríferos calientes y húmedos en la misma fosa nasal mediante un tubo de teflón blanco. B: Respuestas de EOG a la l-carvona (olor mentolado): Los puntos negros representan las señales obtenidas en los sujetos y su respectiva media general (curva negra, mV). Los puntos rojos representan los registros normalizados y su media general (curva roja, unidades arbitrarias).

Fuente: doi: [10.1152/jn.91321.2008](https://doi.org/10.1152/jn.91321.2008) [29].

A la sumatoria de potenciales graduales se le denomina electroolfatograma (EOG). Este representa la actividad eléctrica del epitelio olfatorio al ser expuesto a una molécula odorante (Figura 5) [29]. No es objetivo de este cuadernillo describir con detalle las características de un electroolfatograma; sin embargo, es prudente entender lo siguiente: Que su amplitud (diferencia de voltaje entre el pico máximo y la línea base que representa el potencial de reposo): a) depende de la concentración del odorante y es máxima en la superficie del epitelio; b) disminuye a medida que nos alejamos de la superficie del epitelio olfatorio, y c) disminuye en amplitud (se adapta), si el estímulo se aplica por tiempo prolongado. Además, su latencia (tiempo que transcurre hasta registrar la señal eléctrica) depende de la capacidad de los estímulos olfatorios de difundir desde la capa de moco hasta la membrana plasmática de los cilios donde se encuentran los receptores celulares, así como de la capacidad del estímulo odorífero de unirse a este receptor celular. Y finalmente, que el sistema es altamente eficiente y la señal es ampliamente amplificada, por lo cual la transducción olfatoria es altamente eficiente en términos de ganancia de señal, y estímulos débiles pueden desencadenar respuestas eléctricas medibles.

Finalmente, es notorio resaltar que todas las zonas del epitelio responden a todos los olores, aunque se detecta cierta regionalización [30].

2.3 Receptores celulares

Buck y Axel descubrieron, utilizando herramientas de biología molecular, los genes que codifican los distintos tipos de receptores olfatorios, uno de los grupos de genes más numerosos del genoma, formado por aproximadamente 1 000 genes en los mamíferos. Este hecho ha sido tan importante que, en el 2004, Linda B. Buck y Richard Axel recibieron el Premio Nobel de Fisiología o Medicina por sus descubrimientos pioneros sobre el funcionamiento del sistema olfativo.

Los receptores que resultan de los genes descritos por Buck y Axel son homólogos con receptores asociados a sistemas de amplificación tipo proteínas G. Tradicionalmente, se citaba la cifra de 10 000 olores como los que el ser humano puede percibir. Estudios recientes sugieren que el maravilloso sistema combinatorio del sistema olfatorio permite al ser humano distinguir, al menos en teoría, hasta un billón de estímulos olfativos diferentes (**Figura 6**) [13]. La estructura de estos receptores es muy característica e incluye lo siguiente (detallado en la **Figura 7**): cruzan la membrana 7 veces, guardan gran similitud (tienen motivos de secuencia homólogos) con otros miembros de la superfamilia y motivos exclusivos como el sitio de unión de ligandos, que en este caso serían las moléculas odorantes, con zonas que atraviesan la membrana (transmembrana), que son únicos (expresan una alta diversidad) consistente con la inmensa capacidad que tienen de interactuar con muchos ligandos.

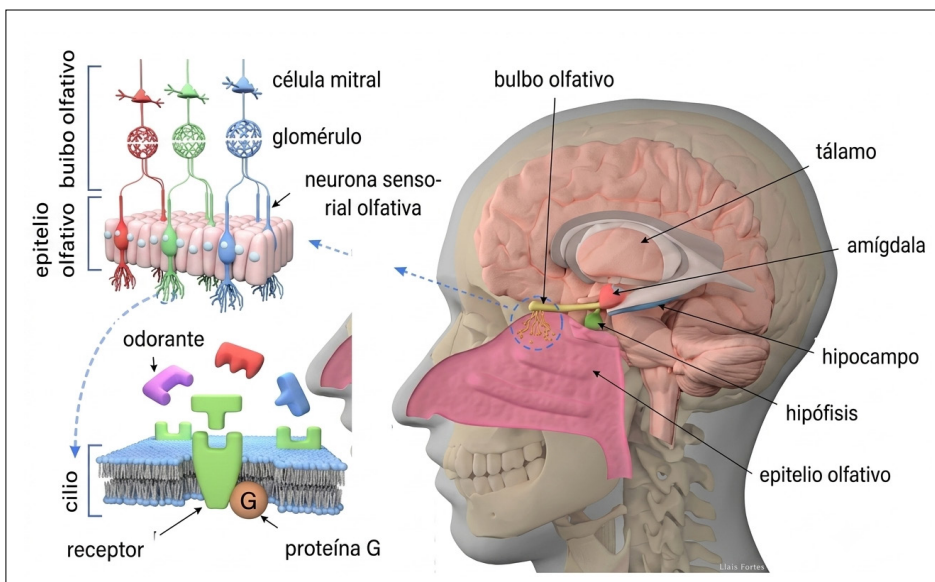


Figura 6. Receptores olfatorios en los cilios de las neuronas sensoriales en las fosas nasales.

Fuente: <https://ojo.pe/escolar/sentido-del-olfato-256832-noticia/> [30].

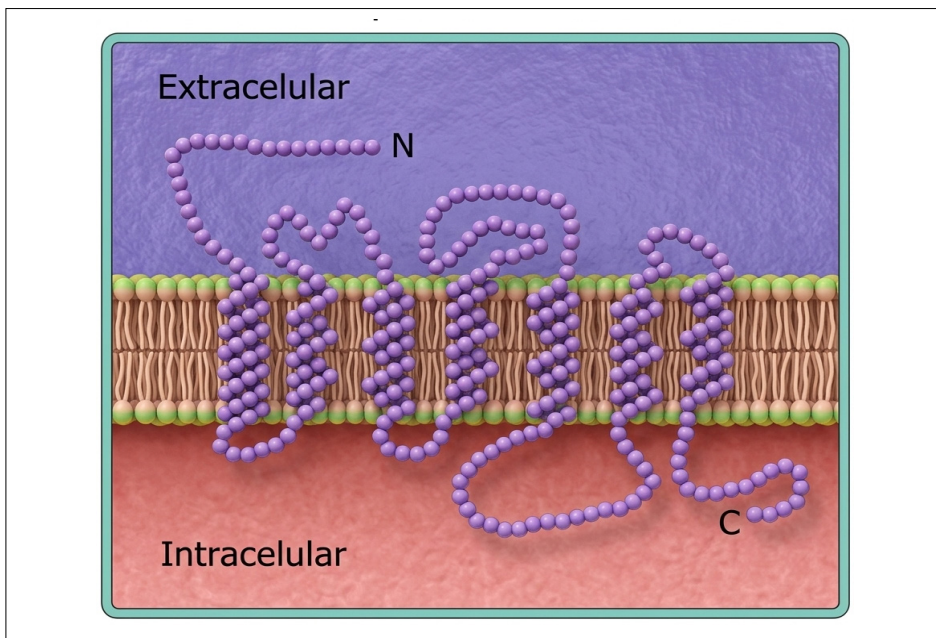


Figura 7. Estructura propuesta de los receptores olfatorios.

Fuente: <https://vitae.ucv.ve/?module=articulo&rv=99&n=3501&m=2&e=3557> [16].

En la **Figura 6** se detalla cómo en los cilios de las dendritas de las neuronas olfatorias sensoriales aferentes se ubican los receptores olfatorios acoplados a sistemas de transducción asociados a proteínas G.

Este descubrimiento ha permitido describir cómo la unión final entre el evento bioquímico y el electrofisiológico resulta de una corriente iónica amplificada por AMPc, cuya proteína G vinculada (Golf) es exclusiva del epitelio olfatorio. La adenilciclase es una enzima que permite el aumento de la concentración de AMPc. La Golf es bioquímicamente distinta de las otras formas existentes en otras células. Su característica fundamental es ser muy sensible a la activación por odorantes. El aumento de AMPc abre los canales catiónicos, permitiendo la entrada de iones Na^+ y Ca^{2+} a la célula, lo que genera el ya mencionado potencial graduado o potencial de receptor. Al alcanzar el umbral, se genera un potencial de acción que se propaga a lo largo del axón de la neurona [16].

2.4 Mecanismos de amplificación

La amplificación de las señales es esencial para la captación de estímulos débiles, en este caso para la detección de odorantes a bajas concentraciones. El sistema olfatorio usa mecanismos de amplificación que pueden resumirse como: a) la partición agua/aire de las moléculas odorantes, lo cual es particularmente importante en animales terrestres ya

que permite el traslado del odorante hasta el moco que baña a las células sensoriales; b) el área de membrana receptiva ya que la presencia de los cilios aumenta hasta 100 veces la superficie utilizada en la detección y transducción de la señal olfativa; c) la densidad de receptores celulares presentes en la superficie de los cilios; d) la existencia de mecanismos de transducción y amplificación de la señal en forma de cascadas enzimáticas vinculadas al AMPc que se activan por acción del odorante, y e) la gran convergencia neural lo que significa que hay entre 100-1000 células sensoriales aferentes por cada neurona de relevo hacia el sistema nervioso central, lo cual permite la integración de señales débiles y lograr señales detectables [31,32].

2.5 Organización de la sensación olfatoria

Ya mencionamos que el humano puede discriminar al menos entre 10 000 olores diferentes, y la memoria olfativa es extraordinaria. Los electrofisiólogos han tratado de responder a la pregunta de cuántas clases de olores hay, registrando la actividad eléctrica de unidades simples del epitelio olfatorio. Al presentar una batería de olores al epitelio, la actividad espontánea del 15 al 20 % de las células no cambia. De las que responden, todas tienen respuesta única; algunas responden a todos los olores. Por ello, agrupar los receptores de acuerdo con el olor al cual responden ha sido dificultoso. El registro en las células ubicadas a nivel del bulbo olfatorio tampoco ha arrojado resultados clarificadores en cuanto a congregar sus respuestas de acuerdo con el tipo de olor al cual responden. En conclusión, pareciera que el poder discriminatorio del sistema olfatorio proviene del procesamiento de información en tres niveles de integración: el epitelio olfatorio, donde se encuentran las neuronas olfatorias; el bulbo olfatorio, donde se recibe la información de las neuronas olfatorias; y la corteza olfatoria, donde la información recibida se integra y permite la discriminación [33,34].

2.6 Vías olfativas centrales

El axón de una neurona olfatoria se extiende desde la superficie basal del epitelio, a través de un agujero olfatorio en la lámina cribosa (**Figura 2** arriba, derecha y abajo) [19,20] del hueso etmoides, hasta el cerebro (**Figuras 4 y 8**) [22,28]. El grupo de axones emergentes llega al bulbo olfatorio en la superficie ventral del lóbulo frontal; allí hacen sinapsis y conforman el nervio olfatorio que llega a diversas regiones cerebrales en la corteza olfatoria primaria, el lóbulo temporal y el sistema límbico y el hipotálamo. El olfato es la única modalidad sensorial que no hace relevo en el tálamo antes de conectarse con la corteza cerebral.

A diferencia de otros sentidos, no hay un mapa espacial preciso entre las áreas de la mucosa olfatoria y las proyecciones de las neuronas olfatorias en el bulbo olfatorio, como es el caso del sistema somatosensorial, por ejemplo. Sin embargo, hay una organización basada en criterios no espaciales. Los axones de neuronas sensoriales asociadas con el mismo tipo de receptor convergen con precisión a un solo glomérulo. Esto crea

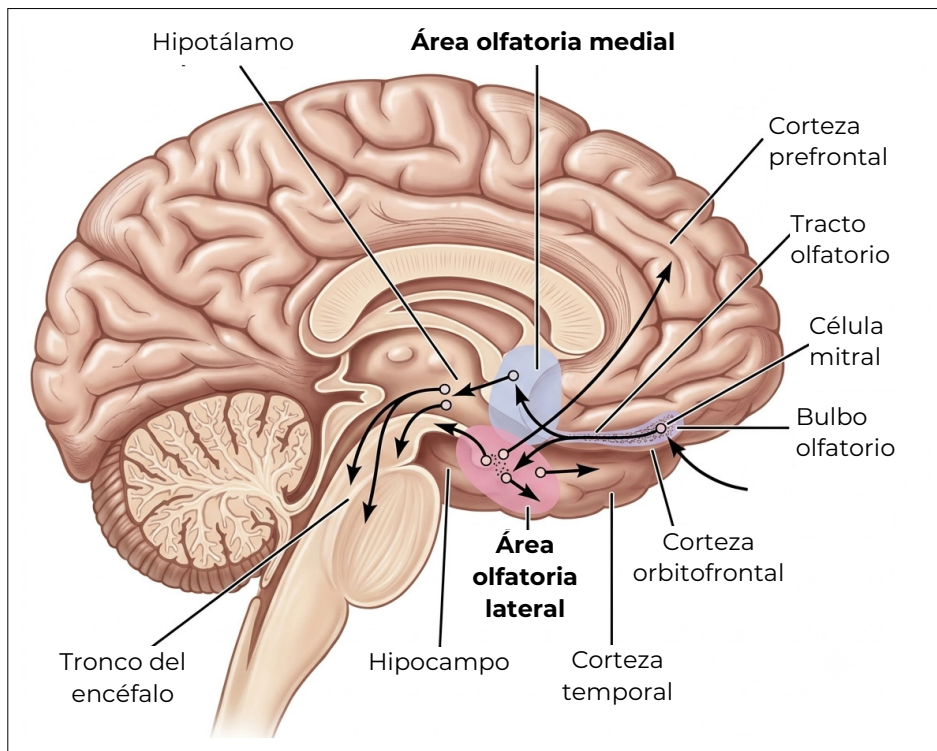


Figura 8. Vías centrales olfatorias.

Fuente: <https://tuguideaprendizaje.co/taller-el-olfato-y-sus-partes/> [21].

un mapa funcional o químico: el bulbo no está organizado por «dónde» entró el odorante, sino por el «tipo» de sustancia química estimulante [35].

El bulbo olfatorio y los centros superiores deben ser capaces de interpretar señales distintas de las mismas regiones de la mucosa como señales diferentes [35,36].

Las fibras de las neuronas sensoriales olfativas ingresan al sistema nervioso central a través de la lámina cribosa y hacen sinapsis en el bulbo olfatorio, una estructura del telencéfalo. Desde allí, la información se transmite vía el tracto olfatorio, que se divide en varias ramas. La medial proyecta hacia regiones olfatorias primitivas del telencéfalo y del sistema límbico, incluyendo núcleos septales y áreas relacionadas con el hipotálamo. Estas conexiones permiten que el olfato desencadene respuestas autonómicas y comportamientos instintivos, como la salivación ante el aroma de la comida o el rechazo inmediato ante algo descompuesto [35,36].

La otra vía corresponde a la denominada lateral del tracto olfatorio y proyecta hacia la designada corteza olfatoria primaria, integrada por regiones de la paleocorteza del lóbulo temporal, como la corteza piriforme y prepiriforme, así como porciones corticales de la amígdala. Estas áreas están estrechamente vinculadas al sistema límbico y participan

en la valoración emocional de los olores y en la formación de asociaciones basadas en la experiencia, procesos que ocurren de manera rápida y en gran medida automática. Enfatizamos que las principales conexiones olfatorias límbicas son la amígdala y la corteza entorrinal, que seguidamente proyecta al hipocampo, que participa en la memoria asociativa olfatoria, pero de forma indirecta, no como un destino primario de la vía olfatoria lateral. Enfatizamos además que, a diferencia de otros sistemas sensoriales, esta información alcanza la corteza sin un paso previo por el tálamo [35,36].

Las neuronas sensoriales olfativas del epitelio olfativo de la nariz transducen los estímulos químicos odoríferos en señales eléctricas. Estas señales se envían a la estructura cerebral correspondiente o bulbo olfatorio, que lleva a cabo las etapas iniciales del procesamiento sensorial de la olfacción. La proyección de las neuronas sensoriales olfativas al bulbo olfatorio está organizada, como ya mencionamos, en un mapa quimioespacial, donde, reiteramos, las terminaciones axónicas de las neuronas sensoriales olfativas que expresan el mismo receptor olfativo se fusionan en los mismos glomérulos [37].

El mapa de identidad olfativa entre la nariz y el cerebro se construye desde el final del desarrollo embrionario hasta el inicio de la vida posnatal; una compleja combinación de mecanismos codificados genéticamente y dependiente de los receptores olfativos que debe mantenerse activa durante la edad adulta, debido al recambio constante de las neuronas sensoriales olfativas por el entorno agresivo de algunos aromas y estímulos olfativos y a la neurogénesis continua [28].

3. Fisiología del gusto



El sabor de las comidas es el resultado de miles de años de pruebas con el sentido del gusto. De hecho, una de las sensaciones que más placer producen es la que se deriva de los sabores de los alimentos. Los alimentos entran en la boca, se experimenta un buen (o mal) sabor, se traga. Una aparente simplicidad [38].

Es importante detallar que la función del gusto en la discriminación entre alimentos nutritivos y potencialmente tóxicos no es exclusiva de los homínidos, sino que representa un mecanismo ampliamente conservado en el reino animal. Por ejemplo, los sabores amargos alertan a los animales sobre sustancias nocivas en el ambiente, especialmente toxinas presentes en las plantas. Esto ha sometido a los genes que controlan el gusto amargo a la presión de la selección natural durante eones. Las huellas de estas presiones persisten en los genes del gusto, influyendo en las preferencias alimentarias, el consumo y la salud tanto de animales como de humanos [39].

En la actualidad, los sabores básicos están más asociados con el disfrute que con la supervivencia. Nos gusta comer, y demostramos preferencias por ciertas comidas, que, aunque pueden estar influenciadas por factores evolutivos y culturales, se basan en gran medida en su sabor [40].

El gusto nos permite saborear la comida en la boca, y gracias a ello podemos decidir si comer o no lo que se nos ofrece. De hecho, durante años se ha experimentado con toda clase de sabores para hacer los alimentos más gustosos, ricos e incluso saludables, sin perder sus propiedades alimenticias.

En la prehistoria los humanos no tenían quesos, los refrescos eran impensables, ni siquiera cocinaban la carne. Lo primordial era identificar qué alimentos sabían mejor, cuáles podían ser comestibles y ser saludables [40,41].

Es más, las sensaciones asociadas al gusto: dulces, saladas, amargas y ácidas, causan controversia y son muy personales. El fundamento teórico de esta clasificación estriba en el hecho de que el gusto cumple una función protectora y de alerta frente a sustancias tóxicas y del balance de agua y sales necesarias para la supervivencia, así como frente a necesidades básicas de suplemento de energía metabólica, necesidades compartidas por la mayoría de los animales.

Al ingerir alimentos, el cerebro recibe información constante sobre eso que comemos. Los sabores de los diferentes componentes de una comida se combinan al masticar y deglutir, y cada sabor detectado por la lengua ayuda al cerebro a percibir a qué sabe lo ingerido [42].

Identificar cada uno de los sabores en una comida es una experiencia única que destaca el sabor de los alimentos. El sabor surge de la interacción entre moléculas presentes en los alimentos y las estructuras receptoras del sentido del gusto. Esta percepción se acompaña de las sensaciones de temperatura, suavidad y textura del alimento, o si el mismo es líquido o sólido.

Hay cualidades moduladoras del gusto que se asocian con péptidos específicos; estos mejoran la sensación en la boca, su consistencia y la duración del sabor (potenciación de sabor) sin tener un sabor intenso propio. A estos pertenecen los denominados sabores umami y kakumi, que fueron inicialmente identificados por los japoneses a comienzos del siglo XX. Como ya mencionamos, son ampliamente aceptados hoy en día. De igual forma, el mecanismo receptor para el sabor del agua está también descrito [42].

Estas cualidades moduladoras del gusto, en conjunto con el sabor dulce, propician la incorporación de alimentos ricos en energía. Por su parte, el amargo alerta alimentos potencialmente dañinos, y el salado y el ácido, en conjunto con el agua, actúan de forma integrada y como sistema de mantenimiento funcional del balance salino (iónico) y de agua, como respuesta a la sed.

Cada sabor o cualidad moduladora es captada por más de un tipo de receptor. Adicionalmente, los receptores deben utilizar múltiples mecanismos moleculares en la detección y distinción de los diversos compuestos, dada la complejidad de las estructuras químicas de los estímulos que dan origen a la diversidad de los sabores, especialmente al considerar que por ejemplo, los compuestos que se perciben como dulces o como amargos despliegan una diversidad química estructural muy grande, y esto, como ya mencionamos, la capacidad fina de distinguir entre ellos está asociada a muchos receptores periféricos, lo que determina que nuestra percepción de lo que llega a la boca, sea una experiencia compleja con sensaciones que se mezclan: gusto, olfato, textura, temperatura del alimento, sensibilidad, etc. [43,44].

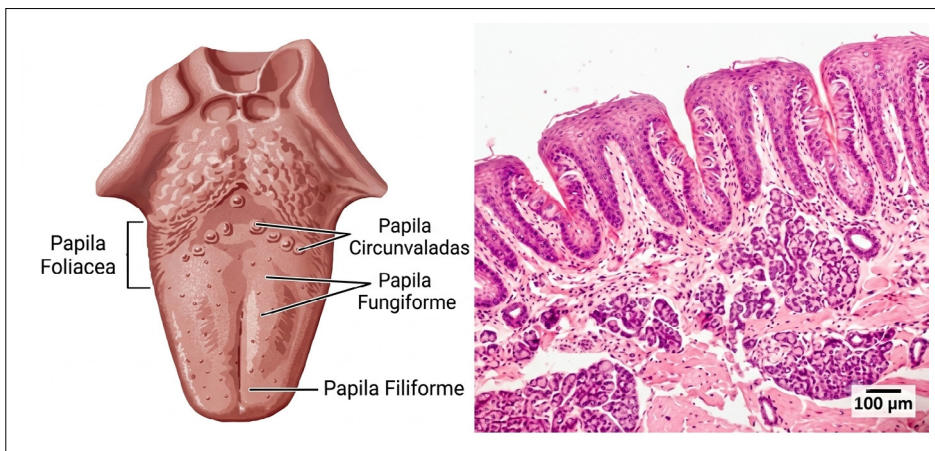


Figura 9. Izquierda: distribución de las papilas gustativas sobre la superficie de la lengua. Derecha: protuberancias típicas de las papilas foliadas.

Fuente: <https://opened.cuny.edu/courseware/lesson/793/student-old/?task=3> [19]

3.1 Estructuras del gusto: papilas y botones gustativos

Los órganos gustativos se ubican dentro de la boca (**Figura 9**). Son células gustativas que se agrupan para formar botones que a su vez se agrupan en la estructura de las papilas gustativas, que constituyen las protuberancias visibles ubicadas sobre la superficie de la lengua. Las papilas pueden ser estructuralmente distintas unas de otras [45,46].

Las filiformes, ubicadas a lo largo de la lengua, son táctiles y proporcionan fricción que ayuda a la lengua a mover sustancias; son las únicas papilas linguales que no tienen botones gustativos y, por lo tanto, no contienen células gustativas, aunque pueden intervenir en la sensación de gustos complejos en los que interviene el olfato. Por ello, su innervación es exclusivamente sensitiva (tacto, temperatura y dolor).

Las papilas fungiformes, localizadas principalmente en los dos tercios anteriores de la lengua, contienen cada una botones gustativos y receptores de presión y temperatura. Cada papila contiene entre 3 y 5 botones gustativos innervados por el nervio *chorda tympani*.

Las papilas circunvaladas contienen hasta 100 botones gustativos y forman una «V» cerca del margen posterior de la lengua y están innervadas por el nervio glossofaríngeo.

Las papilas contienen, además, células de sostén y células basales que eventualmente pueden transformarse en células gustativas dado el constante recambio que sufren las mismas.

Las células gustativas de los botones gustativos, agrupados dentro de las papilas, detectan las cinco modalidades de sabores básicos: salado, dulce, ácido, amargo, kaku-mi-umami y a grasas, al responder cuando el estímulo entra en contacto con ellas. Los

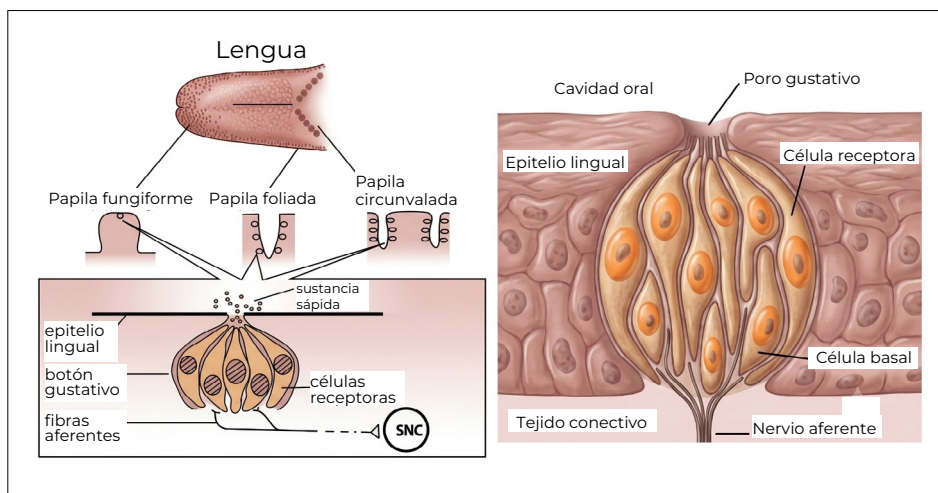


Figura 10. Organización de una papila (izquierda) y un botón (derecha) gustativo.

Fuente: https://es.wikipedia.org/wiki/Papilas_gustativas, <https://www.uv.mx/eneurobiologia/en/vols/2013/7/LRubio/HTML.html> [46,47].

procesos posteriores de transducción y transmisión nerviosa envían las señales correspondientes al cerebro [40-42].

El epitelio que cubre la superficie dorsal de la lengua no es penetrado fácilmente por las sustancias químicas aplicadas a su superficie. La facilidad de penetración se relaciona directamente con la solubilidad de la sustancia en lípidos y medios acuosos, como explicaremos posteriormente.

En general, la inervación depende entonces de la zona de la lengua: los 2/3 anteriores están inervados por el nervio lingual (tacto, temperatura, rama del nervio mandibular, V3), y el tercio posterior está inervado por el nervio glossofaríngeo (IX) [43].

3.2 Organización anatómica

Un botón gustativo es un espacio funcional constituido por células (40 a 50) receptoras y células basales, oscuras, intermedias y claras, colocadas en forma de frasco (**Figura 10**). Posee un poro gustativo que limita la difusión hacia y desde el epitelio que lo rodea. Esta misma disposición de células estrechamente vinculadas favorece la conexión paracrina (en la cual una célula secreta moléculas de señalización e induce cambios en las células receptoras gustativas). En el ápice de las células receptoras gustativas se extienden muchas microvellosidades (**Figura 10**) que están expuestas a la cavidad oral, en contacto con la saliva que cubre la lengua y que interactúan con las moléculas a ser degustadas. Además, las uniones estrechas existentes entre las células: a) favorecen la acumulación de la sustancia química saborizante en la zona apical de las células sensoriales, y b) promueven la conectividad lateral entre las células receptoras gustativas en un botón gustativo. El

resultado es que gran parte del procesamiento de la señal gustativa ocurre en el botón en sí mismo. Las células gustativas del botón están inervadas en su base, medio por el cual transmiten y reciben información hacia y desde el sistema nervioso central (**Figura 10**). Cada fibra nerviosa que proviene del sistema nervioso central se divide en ramas cada vez más finas antes de inervar muchas papilas y muchas células sensoriales dentro de cada botón de cada papila [46,47].

Debido a su uso continuo, las células de los botones se desgastan y se reemplazan continuamente por células hijas epiteliales que rodean al botón gustativo. Como mencionamos, estas tienen diversos nombres: basales, oscuras, intermedias y claras, dependiendo de su grado de diferenciación, el cual está asociado a una menor actividad celular y una mayor capacidad sensitiva frente a los sabores. Al diferenciarse, las células funcionan 8 días, al cabo de los cuales son reemplazadas por nuevas células. Esto indica que la integridad del botón se mantiene, aunque las células se reemplazan continuamente. Las células gustativas degeneradas son eliminadas por fagocitosis (macrófagos) o apoptosis, o emergen hacia el espacio bucal y son eliminadas a nivel de la mucosa oral [48].

3.3 Excitación, transducción y transmisión de la señal

Las células gustativas, al igual que otros receptores sensoriales, utilizan canales iónicos concentrados en el ápice de las células y receptores químicos, ambos presentes en la membrana plasmática de la célula, para comenzar el proceso de percepción de sabor. La distribución preferencial de estos canales refleja sus actividades funcionales. Múltiples tipos de canales de K^+ y Na^+ se han descrito en estas células sensoriales. Una diversidad que parece reflejar la variedad de moléculas que estimulan la sensación de sabor.

Ya definimos que la transducción se refiere al proceso mediante el cual las células convierten un estímulo en una respuesta. En el caso del sentido del gusto, la transducción de la señal involucra la interacción directa del estímulo químico (molécula saborizante) con las microvellosidades expuestas en la superficie de las células ubicadas en los botones gustativos [49].

La **Figura 11** muestra en detalle los sistemas de transducción involucrados en la detección de los sabores salados, ácidos o agrios, amargos y dulces. En los cuatro casos, los estímulos gustativos específicos (1) inducen la activación de muchos sistemas intracelulares (2) que inician la percepción del sabor.

Los iones Na^+ producto de la disociación del $NaCl$ responsable de los sabores salados entran a la célula receptora a través de canales de Na^+ , despolarizan la membrana. Estos canales de Na^+ son distintos de los canales de Na^+ dependientes de voltaje que median la activación de los potenciales de acción. Los estímulos ácidos (arriba a la derecha), asociados a la presencia de H^+ , ejercen sus efectos a través de dos mecanismos, entrando a través de canales selectivos para H^+ e interactuando con canales de K^+ abiertos en reposo y bloqueándolos. En ambos casos, la membrana se despolariza.

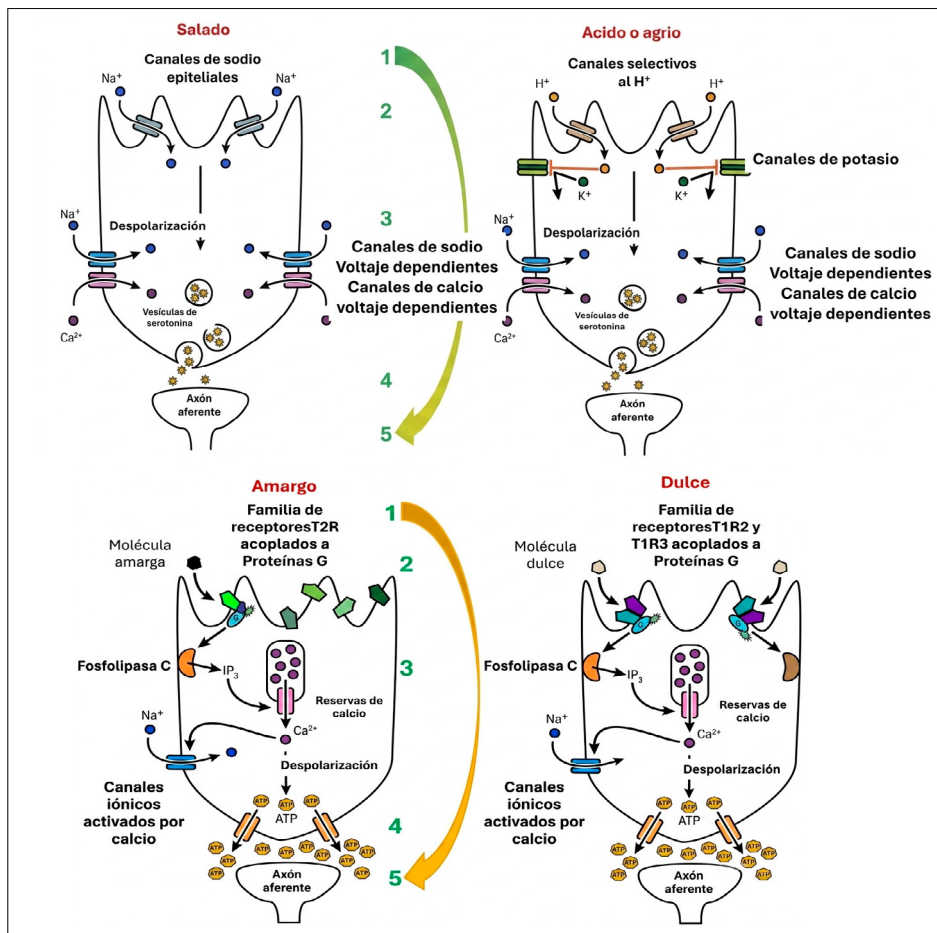


Figura 11. Procesos de transducción de la sensación de sabor.

Fuente: https://espanol.libretexts.org/Bookshelves/Salud/Farmacologia_y_Neurociencia/Fundamentos_de_la_Neurociencia_%28Henley%29/04%3A_Sistemas_sensoriales/4.07%3A_Gusto [49].

Algunos sabores amargos y las sensaciones dulces, así como el umami, necesitan la mediación de unas estructuras proteicas especializadas que ya mencionamos, los receptores vinculados a proteínas G, y mecanismos de segundos mensajeros (abajo).

El mecanismo de acción en los sabores amargos generalmente involucra una vía de señalización inhibitoria, donde los niveles intracelulares de AMPc se reducen. Al unirse a los receptores T2R, los sabores amargos activan las proteínas G (tipo gustducina o Gi_2), que activa una fosfodiesterasa, que degrada de forma específica el AMPc, reduciendo así su concentración y liberando los canales suprimidos por nucleótidos cíclicos para despolarizar la célula. Por otra parte, muchos sabores amargos interactúan directamente con receptores acoplados a proteínas G, activan una fosfolipasa C, mecanismo que se

traduce en la producción de inositol trifosfato (IP_3), segundo mensajero que provoca un aumento del Ca^{2+} intracelular. Dos reflexiones tienen lugar en este momento: 1) la amplia variedad de estructuras químicas que evocan sabor amargo no es sorprendente el empleo de diversos mecanismos de transducción, y 2) en el caso del sabor amargo, una fosfodiesterasa y no la adenilato-ciclase, constituye la proteína efectora de la ruta de señalización, cumpliendo el rol más importante.

La consecuencia de estas acciones es que la célula se despolariza, evento que activa la liberación de neurotransmisores (3) que a su vez activan a la neurona sensorial que transmite los impulsos hacia el sistema nervioso central (4,5).

Otros mecanismos de segundos mensajeros se han descrito para edulcorantes, y para los sabores ácidos se indica que los protones bloquean un canal de K^+ que mantiene el potencial de reposo y produce la despolarización de la célula, entre otros. Finalmente, aminoácidos como la L-prolina o la L-arginina activan canales catiónicos inespecíficos.

Hemos visto que los estímulos gustativos producen en la célula receptora una despolarización cuya amplitud es proporcional a la intensidad del estímulo y que induce la liberación del neurotransmisor que excita la neurona aferente (**Figura 11**). Esta excitación (potenciales de acción) se transmite al sistema nervioso central. La frecuencia con la que se producen estos potenciales de acción transfiere información acerca de la intensidad del estímulo. La cualidad del estímulo queda entonces codificada en la especificidad de los receptores y de la vía nerviosa que lleva esa información a estructuras superiores.

Las características del proceso de transducción y transmisión de la señal gustativa pueden resumirse de esta manera: a) El potencial de membrana en reposo de las células sensoriales del gusto es de -50 mV; b) la sensación gustativa está asociada a una despolarización de hasta aproximadamente -45mV; c) el potencial de receptor se produce al estimular algún receptor sensorial. Su amplitud codifica la intensidad del estímulo. La cualidad o modalidad del estímulo queda codificada por el tipo de receptor activado; d) la amplitud del potencial es proporcional a la intensidad del estímulo; e) cada fibra nerviosa aferente responde a los 4 sabores básicos con una frecuencia de potenciales característica, lo cual implica que su sensibilidad no es exclusiva, sino preferencial, y f) la discriminación de los sabores se realiza básicamente a nivel central. Esto se aclara en un párrafo más adelante. [49].

3.4 Organización de la sensación gustativa. Mapa de la lengua

En 1901, David P. Hänig describió por primera vez la regionalización de sabores en la lengua al notar variaciones en la sensibilidad gustativa. Su hipótesis fue malinterpretada por Edwin G. Boring en 1942 y esta malinterpretación se desmintió científicamente en 1974 por Virginia Collings. Sus estudios confirmaron que las papilas gustativas detectan todos los sabores en la lengua, aunque con sensibilidad diferencial. Así, por ejemplo, existe una correlación entre la densidad de papilas fungiformes y la sensibilidad al sabor

salado. Para los sabores ácidos, las papilas gustativas (preferencialmente fungiformes y foliadas) de la lengua, ubicadas a ambos lados de la parte posterior de la misma, parecen ser estimuladas con mayor sensibilidad. Finalmente, los saborizantes dulces (preferiblemente detectados en la punta de la lengua, donde se ubican preferentemente las papilas filiformes y fungiformes), amargos (preferiblemente detectados en la parte posterior de la lengua, donde se ubican las papilas circunvaladas y foliadas) y umami necesitan, como vimos, un proceso más complejo para excitar las neuronas adecuadas y transmitir la señal gustativa. Es de hacer notar que las papilas filiformes no detectan ningún sabor, su función es mecánica. En conclusión, podemos decir que toda la lengua es capaz de percibir los cinco sabores. Esto permite concluir que hay receptores gustativos para cada sabor presentes en toda la superficie lingual. Sin embargo, algunas regiones de la lengua tienen un umbral ligeramente inferior para responder a algunos sabores en comparación con otras. Recalcamos entonces que los niveles de sensibilidad varían para cada sabor en las diferentes zonas de la lengua. La parte frontal tiene el umbral más bajo para los sabores dulce, salado y umami; los laterales, para los sabores ácidos; y la parte posterior, para los sabores amargos. Esto significa entonces que no es preciso asignar un sabor específico a una sola región de la lengua.

Lo que está claro es que existe ambigüedad acerca de la afirmación de quienes apoyan la existencia de un mapa lingual rígido, cuya validez depende de la afirmación específica sobre las propiedades espaciales del gusto. La investigación neurocientífica de las últimas décadas ha demostrado inequívocamente que los receptores sensoriales para las diferentes cualidades gustativas se encuentran, de hecho, a lo largo de toda la lengua.

¿Cómo sabe entonces nuestro cerebro qué sabores percibir? La solución se ha dado a conocer como «código de líneas etiquetadas»: cada célula receptora y sus axones gustativos aferentes responden principalmente a un tipo de sustancia gustativa. Por ejemplo, las células especializadas para la sensación de sabores amargos solo expresan receptores que reconocen este sabor y solo se activan con moléculas que se perciben como amargas, es decir, las regiones de la corteza gustativa solo se activan cuando la estimulación ha ocurrido con una sustancia amarga. La identidad del estímulo se infiere directamente a partir de las neuronas que se encuentran activas.

Una pequeña parte de las células gustativas también utiliza la codificación poblacional, lo que significa que más de una sustancia gustativa puede activar parte de las células gustativas y así la percepción se basa en una combinación de múltiples células, cada una con una respuesta diferente. Sin embargo, la mayor parte de la información se codifica mediante líneas etiquetadas en la célula gustativa.

3.5 Vías gustativas centrales

La información de las papilas gustativas hace relevo en el núcleo del tracto solitario, específicamente el núcleo gustativo; luego hace un segundo relevo en el tálamo antes de entrar a la corteza cerebral, tal y como se muestra en la **Figura 12**.

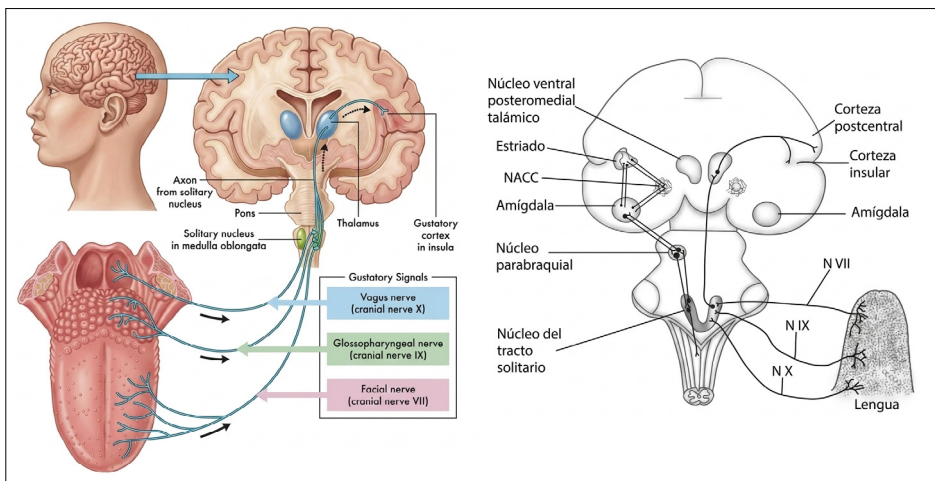


Figura 12. organización de las vías gustativas.

Fuente: <https://www.udocz.com/apuntes/810404/vias-gustativas>, <https://www.uv.mx/eneurobiologia/en/vols/2013/7/LRubio/HTML.html> [49].

La información de las papilas gustativas hace escala en el tálamo antes de entrar a la corteza cerebral. A diferencia de otros sistemas, las vías nerviosas transcurren del mismo lado del cuerpo de forma ipsilateral, es decir, del mismo lado del cuerpo y no contralateral como suele suceder. Los nervios facial, glosofaríngeo y vago inervan la mayoría de los botones y papilas gustativas de los primates. Los cuerpos celulares de las neuronas que conforman estos nervios están ubicados en los ganglios petroso superior y nodoso. Las fibras aferentes transcurren hasta el tallo cerebral y terminan en el núcleo del tracto solitario ipsilateral (**Figura 12**). Todas las fibras del nervio hacen sinapsis en el núcleo gustativo, y de allí se establece relevo hasta el tálamo [50].

Del tálamo, la neurona de tercer orden proyecta a la corteza insular anterior y a la corteza opercular frontal. La corteza parietal puede participar en integración multisensorial, pero no pertenece a la corteza gustativa primaria.

3.6 Clasificación de los sabores

¿Cómo se transforman entonces los cinco sabores básicos en la miríada de sensaciones gustativas complejas que experimentamos al comer? El olfato, la vista y el tacto desempeñan un papel fundamental en este evento, es decir, en la percepción del sabor; la información surge de la información de los sistemas sensoriales indicados antes en la corteza orbitofrontal, ubicada en el lóbulo frontal, que se asocia a los aspectos placenteros y gratificantes de la comida [51-54].

Lo que sí es cierto es que la percepción del gusto varía considerablemente entre individuos, influyendo notablemente en las preferencias y la selección de alimentos, y por ende, en el estado nutricional y la salud. Estas diferencias individuales parecen en parte

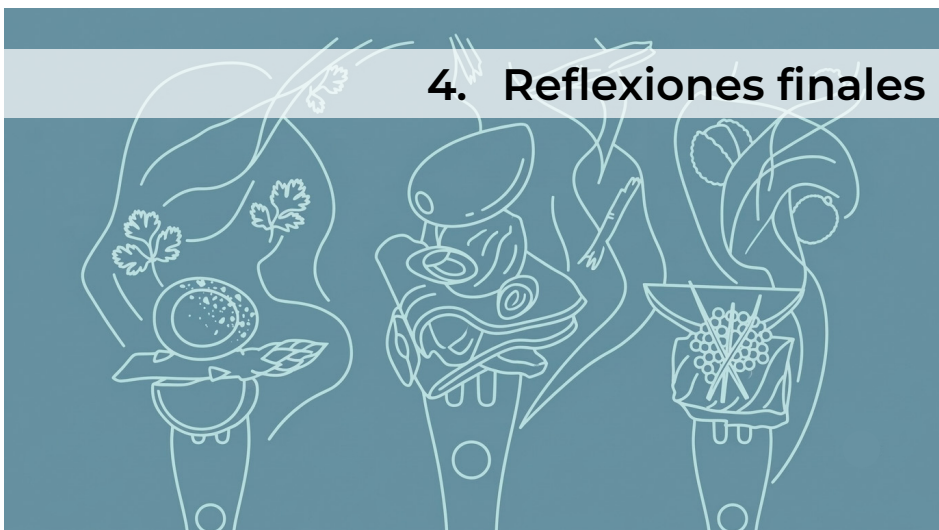
deberse a diferencias genéticas en los receptores del gusto. De hecho, por ejemplo, la diversidad alélica del gen que codifica el receptor del sabor amargo TAS2R38 permite explicar la mayoría de las diferencias fenotípicas en la percepción del sabor a propiltiouracilo (PROP). Interesante es hacer notar que el polimorfismo en el gen de la gustina, una proteína salival que actúa como factor trófico de las papilas gustativas, puede interactuar con las variantes del receptor TAS2R38 y modula la capacidad del gusto por PROP al impactar la densidad y supervivencia de las papilas fungiformes.

La detección de los sabores parece involucrar la combinación de los 4 sabores fundamentales mencionados (dulce, salado, amargo y ácido) más el más reciente, que incluye el umami. Para cada uno de los fundamentales se ha establecido una escala de intensidad subjetiva, en la que se establece como unidad de sabor a una sustancia específica. Así, el índice 1 para el dulce se asigna al azúcar, a la quinina para el amargo, al cloruro de sodio (sal común) para el salado y al ácido clorhídrico para el sabor ácido. La fructosa, por ejemplo, tiene un índice de 1,7; la maltosa tiene un índice de 0,45; la estevia, entre 2 y 3; la estricnina y la atropina, entre los sabores amargos, presentan índices de 2,1 y de 0,13, respectivamente; el cloruro de potasio, de 0,6 del salado, y el ácido cítrico, de 0,6 en el sabor ácido.

Finalmente, y de forma muy breve, hablemos del sabor del agua. La percepción del agua y la regulación hídrica involucran mecanismos sensoriales y centrales complejos, que no dependen exclusivamente del sistema gustativo, como lo es la sed. Junto con el sabor salado, la necesidad de agua tiene un rol fundamental y polariza la decisión de aceptar o rechazar un alimento de acuerdo con las necesidades momentáneas del sistema. Además, dispara arreglos hormonales que anticipan cambios futuros de balance hídrico y salino con ajustes que se inician en el sentido del gusto, incluso antes de que la comida se absorba en el intestino.

De hecho, los «sabores» atribuidos al agua en humanos y las percepciones gustativas asociadas a ella dependen en gran medida de los estímulos de sabor que sirvan como una preadaptación (qué alimento y qué sabor se ingiere antes de tomar agua). Si es con saliva, son planos y blandos, dulce si la preadaptación es con ácidos; más aún, si el medio preadaptativo es sacarosa o sal, el agua se detecta con «sabor» amargo o ácido. Las evidencias fisiológicas sugieren que el agua es insípida y no posee una cualidad propia; a adicionalmente, aún no existe consenso fisiológico claro de cuál(cuáles) receptores o canales podrían estar involucrados.

4. Reflexiones finales



Una de las formas más antiguas de percibir el mundo que rodea a los organismos vivos es a través de los estímulos químicos [55]. Las moléculas que conforman el mundo químico que rodea a los organismos suelen distribuirse de forma diferencial, produciendo gradientes de concentración en el entorno, los cuales asumen espacios en dos o tres dimensiones dependiendo de sus propiedades fisicoquímicas. Los gradientes mencionados son útiles al organismo que necesita detectarlos para generar una respuesta; emiten información útil que permite identificar y localizar la fuente, concentración y naturaleza del estímulo al integrar la información química del estímulo. Los sentidos químicos (gusto y olfato) detectan estos estímulos y clásicamente se ha considerado que son dos sentidos químicos diferentes, e incluso más recientemente se habla de cuatro. Al hablar de cuatro, se incluye la quimioestesia, definida como aquella que está relacionada con la sensibilidad de la piel y de las mucosas a determinados compuestos químicos que activan receptores que median el dolor, el tacto y la percepción térmica, y la vomerolfacción, mediada por el órgano vomeronasal u órgano de Jacobson, órgano sensorial olfativo auxiliar presente en muchos animales, que contiene neuronas sensoriales que detectan estímulos químicos y se utiliza principalmente para detectar feromonas, mensajeros químicos que transmiten información entre individuos de la misma especie. En este cuadernillo nos hemos referido exclusivamente al olfato y al gusto, sin dejar de resaltar la importancia de los otros dos [56-58].

Evidencias recientes además indican una compleja interacción entre receptores y ligandos involucrados en la detección de estímulos químicos y físicos que sugiere una visión de los sentidos mucho más interconectada. De hecho, hoy en día se propone la

unificación de todas las modalidades quimiosensoriales dentro de un marco teórico integral que se opone a la nomenclatura actual [59-62]. Es decir, que existe una vasta y difusa variedad de modos de comunicación química que podría denominarse colectivamente «quimiosensación», la cual parte de interacciones entre ligandos y receptores, ambas, entidades químicas con una inmensa variedad estructural en la naturaleza. Esto sugiere que ha llegado el momento de abandonar la diferenciación entre los sentidos químicos y plantear preguntas sobre las formas complejas, matizadas e interconectadas en que una gran variedad de sustancias químicas constituye señales de vital importancia para la supervivencia. Al final, esto significa que abordamos un tema en constante evolución y sobre el cual debemos hablar sin dogmatismos [63].

Comentario final

La eusocialidad, descrita como el nivel más alto de organización social en el reino animal, se caracteriza por: la división del trabajo en castas (reproductores y no reproductores), el cuidado cooperativo de las crías y la convivencia de varias generaciones en un mismo nido. Es excepcionalmente rara en mamíferos; sus mecanismos fisiológicos no se comprenden completamente. Las ratas topo desnudas (*Heterocephalus glaber*) –oriundas de África– son un ejemplo de eusocialidad y su reproducción se limita a una única reina, con las demás hembras infértiles.

Mientras se editaba este libro, la prestigiosa revista *Nature* publicó un artículo que identifica una señal química en las reinas de las ratas desnudas, capaz de regular la jerarquía reproductiva, el miristato de isopropilo [64]. Esta molécula es volátil y se difunde por el aire, pero no desaparece enseguida; puede seguir presente durante unas 24 horas, se encuentra en concentraciones elevadas en las reinas y está prácticamente ausente en los animales que no se reproducen. Neuronas olfativas periféricas y centrales detectan el miristato de isopropilo. Su acción despierta conductas de evitación, altera los niveles de prolactina y progesterona, y consecuentemente, inhibe la reproducción. Los autores describen que la administración diaria de miristato de isopropilo a una colonia sin reina impidió la sucesión a una nueva reina; su retirada desencadenó agresividad y competencia reproductiva hasta lograr una nueva reina.

Los animales que viven bajo tierra, como las ratas desnudas, deben confiar en sus receptores sensoriales químicos y auditivos, preferencialmente, ya que son incapaces de percibir apropiadamente estímulos visuales. Esas otras señales por percibir, entre ellas las olfativas, son extremadamente importantes. Los hallazgos descritos por el grupo de Khallaf y colaboradores (2026) resaltan la relevancia que una señal química olfativa tiene en la mediación de la supresión reproductiva en una colonia de mamíferos, destacan la importancia fundamental de las sensaciones olfativas y permiten establecer vínculos entre la eusocialidad de los insectos y la de los mamíferos. El próximo paso, naturalmente, se orienta hacia la identificación y caracterización del receptor celular asociado. Como nota al margen, el miristato de isopropilo se usa en perfumería para fijar olores al reducir la velocidad de evaporación de las fragancias.

Referencias

- [1] Altner, H. y Boeckh, J. Taste and Smell. En Human Physiology, first edition, Ed. Schmidt, R. and Thews, G. Springer-Verlag, Berlin (1989). pp. 307-313.
- [2] Biga, L.M., Bronson, S., Dawson, S., Harwell, A., Hopkins, R., Kaufmann, J, LeMaster, M., Matern, P., Morrison-Graham, K., Oja, K., Quick, D., Runyeon, J., Stax, O. Anatomy & Physiology 2e. Smell. https://open-oregonstate-education.translate.google/anatomy2e/chapter/smell/?_x_tr_sl=en&_x_tr_tl=es&_x_tr_hl=es&_x_tr_pto=tc. Anatomy & Physiology 2e Copyright © 2025, Oregon State University. licensed under a Creative Commons Attribution-Share Alike 4.0 International License, except where otherwise noted.
- [3] Boundless Anatomy and Physiology. Taste and Olfaction https://university-pressbooks-pub.translate.google/test456/chapter/taste-and-olfaction/?_x_tr_sl=en&_x_tr_tl=es&_x_tr_hl=es&_x_tr_pto=tc Copyright © by Lumen Learning is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, except where otherwise noted.
- [4] Lapis TJ, Penner MH, Lim J. Humans Can Taste Glucose Oligomers Independent of the hT1R2/hT1R3 Sweet Taste Receptor. *Chem Senses* **41** (9), 755-762 (2009). doi: [10.1093/chemse/bjw088](https://doi.org/10.1093/chemse/bjw088).
- [5] Lim J, Pullicin AJ. Oral carbohydrate sensing: Beyond sweet taste. *Physiol Behav.* 2019 Apr 1;202:14-25. doi: [10.1016/j.physbeh.2019.01.021](https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2019.01.021).
- [6] Yoshida R, Ninomiya Y. Mechanisms and Functions of Sweet Reception in Oral and Extraoral Organs. *Int J Mol Sci.* **25** (13), 7398 (2024). doi: [10.3390/ijms25137398](https://doi.org/10.3390/ijms25137398). PMID: 39000505; PMCID: PMC11242429.
- [7] López Ortiz, N.C. El gusto por el sabor salado. *Perspect Nut Hum* [Internet]. [cited 2026 Jan 13]; **16** (1), 99-109 (2014). Available from: http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0124-41082014000100008&lng=en.
- [8] Running CA, Craig BA, Mattes RD. Oleogustus: The Unique Taste of Fat. *Chem Senses* **40** (7), 507-16 (2015). doi: [10.1093/chemse/bjv036](https://doi.org/10.1093/chemse/bjv036).
- [9] Shanmugamprema D, Muthuswamy K, Subramanian G, Ponnusamy V, Krishnan V, Subramaniam S. Fat taste signal transduction and its possible negative modulator components. *Prog Lipid Res.* **79**, 101035 (2020). doi: [10.1016/j.plipres.2020.101035](https://doi.org/10.1016/j.plipres.2020.101035).
- [10] Jaime-Lara RB, Brooks BE, Vizioli C, Chiles M, Nawal N, Ortiz-Figueroa RSE, Livinski AA, Agarwal K, Colina-Prisco C, Iannarino N, Hilmi A, Tejeda HA, Joseph PV. A systematic review of the biological mediators of fat taste and smell. *Physiol Rev.* **103** (1), 855-918 (2023). doi: [10.1152/physrev.00061.2021](https://doi.org/10.1152/physrev.00061.2021).
- [11] Gaillard D, Kinnamon SC. New evidence for fat as a primary taste quality. *Acta Physiol (Oxf)* **226** (1) e13246 (2019). doi: [10.1111/apha.13246](https://doi.org/10.1111/apha.13246).
- [12] Sistema olfatorio de vertebrados. <https://www.uv.es/ramo/quimio/OLFATOVert.pdf>.
- [13] Bushdid, C., Magnasco, M.O., Vosshall, L.B., Keller, A. Humans can discriminate more than 1 trillion olfactory stimuli. *Science* **343** (6177), 1370-2. (2014) doi: [10.1126/science.1249168](https://doi.org/10.1126/science.1249168) PMC3680351
- [14] Los cinco sentidos. <https://issuu.com/aces-digital/docs/c2-p29-los-cinco-sentidos-b7-sp-ye/s/22828051>.

- [15] Buck, L., Fireslein, S., Margolski, R. Olfaction and taste in vertebrates, molecular organization and strategies underlying chemosensory pathways. En *Basic Neurochemistry*, second edition, Ed. Siegel, G., Agranoff, B., Albeis, R., Molinoff, P. Elsevier, N. Y. (1996). pp.157-182.
- [16] Bubis, J. ¿Cómo olemos? *Vitae* Abril-Junio N°46, (2011). <https://vitae.ucv.ve/?module=articulo&rv=99&n=3501&m=2&e=3557>.
- [17] Buck, L.B. Smell and taste: the chemical senses. En *Principles of Neural Science*, fourth edition, Ed. Kandel, E., Schwartz, J., Jessell, T. Elsevier, N.Y., (2000). pp. 625-645.
- [18] El Cedazo. Los sistemas receptores 14: Sistema sensorial del olfato. <https://eltamiz.com/elcedazo/2017/10/21/los-sistemas-receptores-14-sistema-sensorial-del-olfato/>.
- [19] Taste and Smell Reception and Transduction <https://opened.cuny.edu/courseware/lesson/793/student-old/?task=3>.
- [20] Solís-Chagoyán Héctor, Domínguez-Alonso Aline, Calixto Eduardo, Benítez-King Gloria. El cultivo de precursores neuronales del epitelio olfatorio: Un modelo para estudiar la neurofisiopatología de la esquizofrenia. *Salud Ment* [revista en la Internet]. [citado 2026 enero 13] 35 (3), 241-246 (2012). Disponible en: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0185-33252012000300008&lng=es.
- [21] Comunicación olfativa. https://en-wikipedia-org.translate.goog/wiki/Olfactive_communication?_x_tr_sl=en&_x_tr_tl=es&_x_tr_hl=es&_x_tr_pto=tc.
- [22] El olfato y sus partes. Guía de aprendizaje. <https://tuguideaprendizaje.co/taller-el-olfato-y-sus-partes/>.
- [23] Dorrego-Rivas A, Grubb MS. Developing and maintaining a nose-to-brain map of odorant identity. *Open Biol.* 12 (6), 220053 (2022). doi: 10.1098/rsob.220053. Epub 2022 Jun 29. PMID: 35765817; PMCID: PMC9240688.
- [24] Firestein, S. A noseful of odor receptors. *TINS* 14, 270-272 (1991).
- [25] Breer, H. y Sheperd, G. Implications of the NO/cGMP system for olfaction. *TINS* 16, 5-10 (1993).
- [26] Instituto de Investigación Sanitaria del Complejo Hospitalario de Aragón. El olfato: un sentido extraordinariamente preciso <https://www.iisaragon.es/el-olfato-un-sentido-extraordinariamente-preciso/#>. 22 marzo, 2022.
- [27] Ganong, W.F. Olfato y gusto. En *Fisiología médica*. 17.ª edición Ed. W. Ganong. El Manual Moderno (2000). pp. 203-210.
- [28] Elíosa León, H.R. Silva Gómez, A.B. El olfato y su trascendencia evolutiva en los vertebrados. *Elementos* 130, 3-10 (2023). <https://elementos.buap.mx/post.php?id=778>.
- [29] Lapid H, Seo HS, Schuster B, Schneidman E, Roth Y, Harel D, Sobel N, Hummel T. Odorant concentration dependence in electroolfactograms recorded from the human olfactory epithelium. *J. Neurophysiol.* 102(4), 2121-30 (2009). doi: 10.1152/jn.91321.2008. Epub 2009 Aug 5. Erratum in: *J Neurophysiol.* 102 (6), 3780 (2009). PMID: 19657081.
- [30] ¿Qué es el sentido del olfato y para qué sirve? <https://ojo.pe/escolar/sentido-del-olfato-256832-noticia/?ref=ojr>.

- [31] Libiano, Javier Esteban. Neurociencia del olfato en neurorrehabilitación: ¿Cómo codifica el cerebro los olores? <https://neuronup.com/estimulacion-y-rehabilitacion-cognitiva/neurociencia-del-olfato-en-neurorrehabilitacion-como-codifica-el-cerebro-los-olores/> 15 de octubre de 2024.
- [32] Kang N, Koo J. Olfactory receptors in non-chemosensory tissues. *BMB Rep* **45**, 612-622 (2012). https://www.researchgate.net/publication/233787858_Kang_N_Koo_JOlfactory_receptors_in_non-chemosensory_tissues_BMB_Rep_45612-622/figures?lo=.
- [33] Mignot C, Schunke A, Sinding C, Hummel T. Olfactory adaptation: recordings from the human olfactory epithelium. *Eur Arch Otorhinolaryngol.* **279** (7),3503-3510 (2022). doi: [10.1007/s00405-021-07170-0](https://doi.org/10.1007/s00405-021-07170-0). Epub 2021 Dec 18. PMID: 34921612; PMCID: PMC9130158.
- [34] Menini Anna, Lagostena Laura y Boccaccio Anna. Olfato: De las moléculas odorantes a la corteza olfativa. *Fisiología* **19** (3), 101-104 (2003). <https://doi.org/10.1152/nips.1507.2003>.
- [35] Instituto de Rehabilitación Neurológica de Vithas. El sentido del olfato y las emociones. <https://irenea.es/blog-dano-cerebral/el-sentido-del-olfato-y-las-emociones/> enero 4, 2016.
- [36] Kaeppler, K., Mueller, F. Odor Classification: A Review of Factors Influencing Perception-Based Odor Arrangements. *Chemical Senses* **38** (3), 189–209 (2013). <https://doi.org/10.1093/chemse/bjs141>.
- [37] Mora-Novaro, O.A. y Sánchez-Criado, J.E. Fisiología del olfato. En *Fisiología humana*, Segunda edición. Ed. Tresguerras, J.A.F. Interamericana Mc.Graw Hill, N.Y. (2000). pp. 272-284.
- [38] El gusto en los vertebrados. <https://www.uv.es/ramo/quimio/GustoVert.pdf>.
- [39] Rubio-Navarro, L., Torrero, C., Regalado, M., Salas, M. Desarrollo de la discriminación a los sabores. *Neurobiología*, vol 1, ISSN 2007-3054, Centro de Investigaciones Cerebrales Universidad Veracruzana.
- [40] Hay más de 5 tipos de sabores, ¿los conoces? <https://pypclinic.com/dental/tipos-de-sabores/>.
- [41] Parra, S (Editor). El inabarcable universo de los sabores o tu imposibilidad de distinguir Pepsi de Coca Cola. https://www.xatakaciencia.com/biologia/el-inabarcable-universo-de-los-sabores-o-tu-imposibilidad-de-distinguir-pepsi-de-coca-cola_7 de febrero de 2010.
- [42] Melis M, Tomassini Barbarossa I. Taste Perception of Sweet, Sour, Salty, Bitter, and Umami and Changes Due to L-Arginine Supplementation, as a Function of Genetic Ability to Taste 6-n-Propylthiouracil. *Nutrients* **9** (6), 541 (2017). doi: [10.3390/nu9060541](https://doi.org/10.3390/nu9060541). PMID: 28587069; PMCID: PMC5490520.
- [43] Gil-Loyzaga, P. y Gallego, A. Fisiología del receptor y la vía gustativa. En *Fisiología humana*, Segunda edición. Ed. Tresguerras, J.A.F. Interamericana Mc. Graw Hill, N.Y. (1993). pp.285-295.
- [44] Kinnamon, S. y Cummings, T. Chemosensory transduction mechanisms in taste. *Ann. Rev. Physiol.* **54**, 715-731 (1992).
- [45] Lingual papillae. https://en.wikipedia.org/wiki/Lingual_papillae#/media/File:Papillae_foliatae.jpg.
- [46] Papilas gustativas https://es.wikipedia.org/wiki/Papilas_gustativas.

- [47] Rubio-Navarro L, Torrero C, Regalado M, Salas M. Desarrollo de la discriminación a los sabores. *Eneurobiología*. **4**, 3 (2013).
- [48] Spence C. The tongue map and the spatial modulation of taste perception. *Curr Res Food Sci*. **18** (5), 598-610 (2022). doi: [10.1016/j.crfs.2022.02.004](https://doi.org/10.1016/j.crfs.2022.02.004). PMID: 35345819; PMCID: PMC8956797.
- [49] Sistemas Sensoriales. https://espanol.libretexts.org/Bookshelves/Salud/Farmacologia_y_Neurociencia/Fundamentos_de_la_Neurociencia_%28Henley%29/04%3A_Sistemas_sensoriales/4.07%3A_Gusto.
- [50] Contreras, M. Vía gustativa. <https://www.udocz.com/apuntes/810404/vias-gustativas>.
- [51] Jo Adetunji, ¿cómo podemos entrenar el olfato para hacer una cata? <https://theconversation.com/como-podemos-entrenar-el-olfato-para-hacer-una-cata-173046>. 7 de diciembre de 2021.
- [52] Lund, C. Taste, smell and flavour: How it all works https://www-healthyfood-com.translate.google.advice/taste-smell-and-flavour-how-it-all-works/?_x_tr_sl=en&_x_tr_tl=es&_x_tr_hl=es&_x_tr_pto=tc.
- [53] Mollo E, Boero F, Peñuelas J. Taste and smell: a unifying chemosensory theory. *The Quarterly Review of Biology* **97** (2), 69-94 (2022).
- [54] When Senses Mingle: The Connection Between Taste and Smell <https://askthescientists.com/es/linking-taste-smell/>.
- [55] González, C., Obeso, A. y Rocher, A. Quimiorreceptores internos y externos. En *Manual de neurociencia*, primera edición, Ed. Delgado, J.M., Ferrús, A., Mora, F., Rubia, F.J., Síntesis, Madrid. (1998). pp. 615-633.
- [56] Sprouse S. Making Sense of Your Five Senses <https://askthescientists.com/es/senses/>.
- [57] Sublime Oils. El sentido de los recuerdos. Fisiología del Olfato https://sublimeoils.com/la-importancia-del-olfato-conexion-con-las-emociones-y-recuerdos/?srsltid=AfmBOoQO-vYH2ZJjDmDGFPv5SM-EwDalnWTI84z_dKiojFYhlzW4cOvC8l. Ene 14, 2021.
- [58] Mapa mental del Olfato <https://www.goconqr.com/mapamental/20106968/olfato>.
- [59] Sheperd, G. (Sensory transduction: entering the mainstream of membrane signaling. *Cell*. **67** (5), 845-51 doi: [10.1016/0092-8674\(91\)90358-6](https://doi.org/10.1016/0092-8674(91)90358-6). PMID: 1959132.
- [60] Santiago Ramon y Cajal por Cajal y la Ciencia. santiagoramonycajal.org. El olfato antes y después de Cajal <https://santiagoramonycajal.org/2025/03/14/el-olfato-antes-y-despues-de-cajal/> 14 de marzo de 2025
- [61] Yusyp, X., Ravera, M. El sentido del Gusto <https://www.monografias.com/trabajos14/el-gusto/elgusto>.
- [62] Lancet, D. Vertebrate olfactory reception. *Ann. Rev. Neurosci*. **9**, 329-355 (1986).
- [63] Breslin PA. An evolutionary perspective on food and human taste. *Curr Biol*. May 6;23(9):R409-18. doi: [10.1016/j.cub.2013.04.010](https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.04.010). (2013).
- [64] Khallaf MA, Hart DW, Luo W, Murad F, Cybis Pereira F, Mendez-Aranda D, Hagenah N, Rossi A, Bégay V, Okrouhlik J, Krautwurst D, Ngalameno MK, Ganswindt A, Barker AJ, Šumbera R, Knaden M, Pezet S, Woehler A, Hansson BS, Bennett NC, Lewin GR. A queen odour mediates reproductive suppression in a eusocial mammal. *Nature* Jul 15 (2026). doi: [10.1038/s41586-026-10772-5](https://doi.org/10.1038/s41586-026-10772-5). Epub ahead of print. PMID: 42457958.



Alicia Ponte-Sucre

Profesora titular e investigadora, coordinadora del Laboratorio de Fisiología Molecular de la Cátedra de Fisiología del Instituto de Medicina Experimental (IME), perteneciente a la Escuela de Medicina Luis Razetti de la Facultad de Medicina de la Universidad Central de Venezuela (UCV), e investigadora visitante en la Universidad de Würzburg, Alemania. Es Individuo de Número de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Profesora del Postgrado de Ciencias Fisiológicas y Farmacología (UCV). Miembro fundador y vicepresidenta de la Junta Directiva de la Fundación Universitaria Fundadiagnóstica y está incluida en: The World Who's Who of Women, 1996, 1999; International Directory of Distinguished Leadership, 1997; Woman of the Year 1997, 2000, 2008; Outstanding People of the 20th Century, 1998; International Who's Who of Professional and Business Women, 2001, 2003; Top 100 Educators, 2008, Who's Who in Science and Engineering, 2011. Sus investigaciones se centran en los mecanismos moleculares asociados al desarrollo de resistencia a drogas y descripción de nuevos fármacos en parásitos unicelulares. Mantiene relaciones internacionales con Alemania y Gran Bretaña, y países de América Latina. Es además, expresidenta de la Junta Directiva y excoordinadora del Consejo Consultivo de la Asociación Cultural Humboldt, Caracas, Venezuela. Actualmente, se desempeña como presidenta de Acfiman, periodo 2026-2027.