

Comunicación química en primates

Ana Lilia Cerda Molina*
Ricardo Mondragón Ceballos*
Vicente Díaz Sánchez**

Summary

The mammalian olfactory system is specialized for the perception of chemical compounds that regulate a number of functions. The pheromone is the chemical compound most used among species, its effects being either physiological or behavioral, depending on the message transmitted and the context in which it is perceived.

Chemical communication by pheromone in mammals is important for regulating reproductive processes and affecting social interactions within populations. Mammals' most active pheromones are usually found in urine and vaginal secretions. These chemical compounds are perceived via the olfactory epithelium and the vomeronasal organ, which have neural connections with different brain nuclei associated with reproductive regulation and emotions. Yet, it remains controversial whether pheromones are present in Old World anthropoids and humans. Although in other primates, such as prosimians and New World monkeys, chemical communication is acknowledged in territorial marking, conspecific recognition and socio-sexual behavior. There is still disagreement if in catarrhines, pongids and humans, pheromones participate in sexual attraction. First, because these primates have a small olfactory region, both nasal and neural, when compared to the rest of the mammals. And second, because to date the functionality of the vomeronasal organ, seemingly specialized in pheromone perception in mammals, is considered vestigial in catarrhine monkeys and apes. Some recent works provide evidence that in humans such organ is not vestigial, as it was considered, being a specialized structure in the perception of pheromones which are able to promote sex-dependent physiological changes.

Key words: Chemical communication, pheromones, primates, olfactory system.

Resumen

El sistema olfatorio de los mamíferos se ha especializado en la percepción de componentes químicos que regulan una gran diversidad de funciones. Uno de los componentes químicos que más utilizan las distintas especies es la feromona, cuyos efectos se pueden encontrar en el ámbito fisiológico o conductual, dependiendo del mensaje que se emita y del contexto en el cual se perciba.

El uso de las feromonas en la comunicación química de los mamíferos tiene importantes funciones reguladoras de procesos reproductivos, que pueden afectar las interacciones

sociales dentro de las poblaciones. Las feromonas que más emplean los mamíferos se encuentran en la orina y en las secreciones vaginales. La percepción de estos componentes químicos se lleva a cabo por el epitelio olfatorio y el órgano vomeronasal, que establecen conexiones neurales con diferentes núcleos cerebrales vinculados con la regulación del proceso reproductivo y las emociones. Sin embargo, hay controversia sobre la presencia de las feromonas en los antropoides del Viejo Mundo y en los seres humanos. En los primates, como los prosimios y los monos del Nuevo Mundo, se acepta su función en las conductas de marcaje territorial, en el reconocimiento entre conspecificos y en la conducta sociosexual. En los primates catarrinos, en los póngidos y en los seres humanos se ha generado controversia sobre la participación de las feromonas en la atracción sexual. En primer lugar, debido a que esos grupos de primates muestran una disminución de la región olfatoria, tanto nasal como cerebral, en comparación con el resto de los mamíferos. En segundo lugar, porque hasta ahora no se ha demostrado la funcionalidad del órgano vomeronasal, supuestamente especializado en la percepción de las feromonas en los demás mamíferos, que se considera como vestigial en los monos catarrinos y en los simios. Hay algunos trabajos sobre los seres humanos que muestran que dicho órgano no es completamente vestigial, como se consideraba, sino que es una estructura especializada en la percepción de feromonas, capaz de promover cambios fisiológicos dependientes del sexo.

Palabras clave: Comunicación química, feromonas, primates, sistema olfatorio.

El significado de la comunicación

Los organismos no viven aislados, sino que tienen una gran variedad de formas para comunicarse entre ellos y con el medio ambiente. Esto les proporciona diferentes beneficios: en la búsqueda del alimento, en las migraciones, para detectar a los depredadores, para encontrar una pareja y reproducirse, etc. (Stoddart, 1976; Slater, 1988). En la etología, la comunicación se entiende como la transmisión de información de un emisor a un receptor, en forma de mensajes y con un código determinado, que implica una señal discernible y un canal específico que la conduzca. De esta forma, la señal se convierte en la estructura que adquiere el mensaje para transmitirse a través del medio ambiente como canal (Mondragón-Ceballos, 1994).

La comunicación animal es un proceso complejo que se ha moldeado en el transcurso de la evolución, por lo que está vinculado al desarrollo anatómico y fisiológico de las especies. A su vez, esto ha permitido que un organismo sea capaz de distinguir en un entorno heterogéneo aquellas señales que le son relevantes para su supervivencia (Albone, 1984).

* Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente, Dirección de Neurociencias, Departamento de Etología y Bioterio. Calz. México-Xochimilco 101, San Lorenzo Huipulco, Tlalpan, 14370, México, D.F.

**Instituto Nacional de la Nutrición Salvador Zubirán.

Primera versión: 14 de diciembre de 1999

Segunda versión: 28 de agosto de 2000

Aceptado: 13 de octubre de 2000

Los tipos de comunicación se clasifican de acuerdo con los órganos de los sentidos, que son el medio para percibir la información. De manera general, se pueden reconocer dos tipos de señales en la comunicación animal: las físicas y las químicas. Dentro de las físicas se pueden citar las visuales, las táctiles y las auditivas. Las químicas están vinculadas con la producción de sustancias emitidas al medio ambiente, y se distinguen dos tipos: las aleloquímicas, responsables de la transmisión de la información entre los individuos de diferentes especies, y las homeoquímicas, también denominadas feromonas, que son percibidas por los individuos de la misma especie (Karlson y Lüscher, 1959; Rogel, 1978; Singer, 1991; Mondragón-Ceballos, 1994). A diferencia de los insectos, que utilizan estructuras como las antenas para captar las sustancias volátiles del medio, los mamíferos han desarrollado un sistema olfatorio con una gran capacidad de discriminación (Díaz y col., 1998). Por lo tanto, a la disciplina que estudia la comunicación química en los mamíferos se le denomina semioquímica. Las sustancias por medio de las cuales los organismos interactúan e intercambian información en un ambiente común se designan como semioquímicos (Regnier, 1971).

La definición de feromona; sus funciones biológicas y sociales

Las feromonas, del griego *pheren* "transferir" y *hormon* "excitar" (Rogel, 1978), son componentes químicos que pueden ser o no de naturaleza volátil y que facilitan una respuesta específica conductual o fisiológica en el individuo que la percibe (Singer, 1991; Mondragón-Ceballos, 1994). Martin (1980), ha sugerido que las feromonas solamente deben incluir aquellos compuestos aislados que muestren ser especie-específicos y que promuevan funciones conductuales y endocrinas claras y obvias.

El término se derivó a partir del estudio de los insectos, con la identificación de sustancias volátiles liberadas por las hembras, y que sirven como atrayentes sexuales para el macho (Singer, 1991). En los mamíferos resulta más compleja la definición, debido a que en este grupo intervienen otros factores de tipo ambiental, social, visual y táctil. De acuerdo con sus efectos, las feromonas de los mamíferos pueden clasificarse en *liberadoras*, que inducen una respuesta conductual inmediata, y en *promotoras*, las cuales no promueven un efecto inmediato, es decir, una manifestación conductual aparente, pero sí una respuesta endocrina tardía (Aron, 1979). Esta última acción es la más estudiada en los mamíferos.

La función de las feromonas depende, entre otras cosas, de su estructura química, propiedades físicas, tipo de órgano o glándula que las produce, de su interacción con el órgano blanco y, evidentemente, de sus efectos sobre el individuo (Albone, 1984). Singer (1991) sugiere que la finalidad de las feromonas es ser una señal de reconocimiento entre conespecíficos y un atrayente sexual. Sin embargo, pueden citarse varias funciones promotoras, es decir, que afectan la fisiología reproductiva y evocan conductas esenciales para

que se lleve a cabo la cópula. Algunas de ellas son las conductas de marcaje territorial (Asa y col., 1985; Taylor y col., 1987), el bloqueo de la preñez (Bruce, 1961), la aceleración o el retraso de la pubertad (Colby y Vandenberg, 1974), la inducción o supresión del estro (Whitten, 1959) y la sincronización de los ciclos menstruales (Stern y McClintock, 1998).

Además de estas funciones biológicas, se ha sugerido que las feromonas participan en la estimulación del comportamiento socio-sexual asociado al proceso reproductivo y, por lo tanto, en el control parcial de la conducta reproductiva de los vertebrados (Signoret, 1991; Díaz y col., 1998). La conducta socio-sexual se refiere a una actividad que es estimulada por, o ejerce sus efectos, en otro miembro de la misma especie, para iniciar un vínculo sexual dentro del contexto social del grupo (Mayagoitia, 1989). Por ejemplo, entre los primates, las marmosetas y los tamarinos viven en grupos familiares, donde sólo la hembra dominante es reproductivamente activa, aun en presencia de otras jóvenes, las cuales pueden tener la ovulación temporalmente inhibida. Esta inhibición es, en parte, efecto de las secreciones anogenitales de la hembra sexualmente activa (Savage y col., 1988). Esta supresión socio-sexual desempeña un papel relevante en la conformación de los grupos familiares y en el establecimiento de las parejas sexuales.

Aunado a las secreciones vaginales, otro de los productos químicos al que se le atribuye una función importante en la regulación de la actividad socio-sexual de los grupos de mamíferos, es la orina. Esta sustancia proporciona una particular y eficaz fuente de olores, y tiende a promover, en los conespecíficos, respuestas tanto promotoras como liberadoras, dependiendo del tipo de orina y del mensaje. En el ratón casero, por ejemplo, la orina que se emite en diferentes situaciones contiene feromonas con distintos mensajes. En caso de peligro, se emite una feromona de alarma, que puede inducir en el individuo un estado fisiológico temporal de estrés. En otro contexto, el macho puede liberar una feromona que induce al estro en las hembras (Jones y Nowell, 1974).

Las evidencias experimentales muestran la flexibilidad para modular socialmente la fertilidad y la conducta reproductiva de los individuos mediante la comunicación química por feromonas. Así, la orina de los ratones macho, a los que se les administró testosterona, estimula el crecimiento uterino en las hembras juveniles, en comparación con las que olfatearon orina de los machos que no tenía esa hormona (Bronson y Coquelin, 1980).

Estas funciones ejercidas por las feromonas pueden considerarse desde un punto de vista adaptativo. Por ejemplo, en el caso del bloqueo de la preñez, la emisión de feromonas por otros individuos tendría un valor adaptativo en los grupos con alta densidad de población, debido a que es más efectivo bloquear la preñez temprana, a tener una cría que sea devorada por los otros miembros del grupo tras todo el esfuerzo energético que implica el embarazo (Bronson y Coquelin, 1980). La emisión de señales químicas también está muy vinculada con la selección sexual y la elección de pareja en los seres humanos (Gangeted y Thornhill, 1998), lo cual se describirá en la sección correspondiente.

La comunicación química en los mamíferos no-primates

En los mamíferos la comunicación química es un importante regulador social y de la reproducción. Las funciones más importantes vinculadas al reconocimiento individual y del grupo son el marcaje territorial y el del ámbito hogareño. Este marcaje se hace dependiendo de la especie, depositando en sitios específicos del medio, sobre el cuerpo de otro animal o sobre su propio cuerpo, secreciones provenientes de las glándulas exócrinas, de heces fecales, de orina o vaginales (Albone, 1984). Un ejemplo muy común es el marcaje territorial con orina o heces fecales de los roedores mientras están en movimiento. La hembra del hámster produce en sus secreciones vaginales una feromona no volátil y de naturaleza proteica, que estimula la conducta sexual del macho, de aquí que se le ha llamado afrodisina (Macrides y col., 1984; Singer y col., 1986).

Por otro lado, algunos de los semioquímicos utilizados para el marcaje pueden ejercer efectos sobre el proceso reproductivo de las hembras y promover efectos intrasexuales, es decir, entre los miembros del mismo sexo. Por ejemplo, los ratones macho emiten vocalizaciones de cortejo en respuesta a las señales derivadas de la orina de la hembra, pero no de un macho (Wysocki y col., 1982). Además, las feromonas también provenientes de la orina de los machos pueden inhibir el desarrollo sexual de otros machos más jóvenes, y así ganar su acceso sobre las hembras. De forma similar, las feromonas de las hembras, cuando están en grupo, pueden retrasar el proceso de ovulación (Davies y Bellamy, 1972). Esos efectos promotores ocurren por medio de la inhibición de la secreción de gonadotropinas (FSH y LH) que regulan el proceso de la ovulación y de la espermatogénesis. Debido a estos efectos, Coquelin y col. (1984), sugieren que la presencia de un macho adulto es crucial para la propia regulación de la pubertad y para la organización de la población.

Asimismo, las glándulas prepuciales producen semioquímicos que se usan para la identificación individual. Es bien sabido que en la rata, las madres lamen la región anogenital de las crías para reconocerlas. También se ha observado que las madres se ven más atraídas hacia las mezclas de olor procedentes de las glándulas prepuciales de los machos que de las hembras (Moore y Samonte, 1986). Los cobayos utilizan sustancias químicas provenientes de las glándulas perineales como señal de reconocimiento de conoespecíficos, y son capaces de discriminar entre los dominantes y los subordinados, así como de sus propios olores (Eisthen y col., 1987).

Los mensajes químicos también son importantes para los lobos (*Canis lupus*), quienes utilizan la orina, las heces fecales y las secreciones anales para marcar sus territorio, mientras que las secreciones vaginales y las prepuciales comunican el estado reproductivo (Asa y col., 1985, 1986). Otro mamífero que emplea las señales químicas durante las interacciones sexuales es el elefante asiático (*Elephas maximus*). Los machos de estas especies despliegan conductas peculiares cuando se encuentran en celo, estado que las hembras son capaces de reconocer en las señales químicas emiti-

das en la orina. Así las hembras prefieren olfatear la orina de los machos dominantes que se encuentran en celo, que la de los subordinados (Schittle y Rasmussen, 1999).

La comunicación química de los primates

Desde el siglo pasado, Darwin, en su obra *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (1871), ya había planteado la importancia de los olores en la comunicación química de los organismos, principalmente los provenientes de la región genital y anal, en la atracción sexual y durante las interacciones sociales. Posteriormente, a principios del siglo XX, John Noland Mackenzie planteó la existencia en los seres humanos de una relación entre el sentido del olfato y la actividad genital, con el análisis de la estructura del tejido eréctil nasal y su analogía con el tejido eréctil del pene, con lo que se inició un amplio campo de estudio sobre la percepción de los olfactantes y sus efectos sobre la conducta y fisiología reproductivas (Serby y Chobor, 1992).

La comunicación química en los primates no-humanos se presenta principalmente durante las interacciones socio-sexuales (Seller, 1987). Se ha observado, que durante el periodo reproductivo, las hembras comunican al macho su estatus hormonal y su receptividad mediante diversas señales morfológicas, conductuales y químicas (Butler, 1974). En respuesta, se ha demostrado que por medio de esas señales los machos tienen la habilidad de discernir la condición endocrina de la hembra (Michael y Keverne, 1968; Michael y col., 1976; Smith y Abbott, 1998). Así, en los macacos es frecuente observar que los machos llevan a cabo constantes inspecciones olfatorias de la región anogenital de las hembras antes de decidir o no comenzar una cópula (Blaffer y Whitten, 1987). El hecho de que el interés sexual de los machos aumente cuando las hembras se encuentran en fases periovulatorias, sugiere la existencia de feromonas o de sustancias químicas que funcionan como atrayentes para el macho (Linnankoski y col., 1981). Estas evidencias hacen pensar que en los monos catarrinos, la olfacción también es un medio esencial para comunicar información acerca del estatus sexual de la pareja. No obstante, algunos autores opinan que la especialización anatómica y fisiológica en la comunicación por feromonas es más común en los prosimios, los calitricidos y algunos miembros de la familia Cebidae. Mientras que para los catarrinos, los póngidos y los seres humanos la comunicación química por medio de feromonas no es importante. Una explicación es que estos primates son especies microsomáticas, es decir, que sus componentes olfatorios son de menor proporción en relación con el tamaño del cerebro (Stensaas y col., 1991).

Los sitios más comunes para producir sustancias químicas en los primates son los órganos exudativos, como las glándulas sudoríparas o sebáceas de la piel (axilares, inguinales, prepuciales, bulbouretrales, etc.) y las glándulas mamarias. También utilizan la orina o las heces fecales, que al pasar por la uretra o el canal anal, respectivamente, pueden mezclarse con secreciones glandulares y así adquirir un olor característico

(Seller, 1987; Dixon, 1998). Algunos primates tienen otras estructuras glandulares especializadas que producen químicos altamente volátiles y de fuerte olor, que funcionan como feromonas y que les permiten identificar algunas características individuales, como el sexo, el rango de dominancia, la edad y el estatus hormonal (Seller, 1987; Cruz y col., 1998). Estas estructuras productoras de componentes químicos pueden estar ubicadas en la cabeza, en la región esternal, en el abdomen o en la parte anterior de la pierna, pero comúnmente se localizan en la región anogenital (Cruz y col., 1998). La estructura y la funcionalidad de los órganos glandulares pueden variar entre las especies, por ejemplo, los lorísidos, aunque poseen formaciones glandulares de marcaje territorial característica de los prosimios, no presentan esta conducta de marcaje (Seller, 1987).

Se sabe de los efectos de las feromonas en algunos prosimios (Schilling y Perret, 1987), en los monos del Nuevo Mundo (Smith y Abbott, 1998) y en la especie más estudiada del Viejo Mundo, el mono rhesus (*Macaca mulatta*) (Michael y Keverne, 1968, 1970). Estos se resumen a continuación.

El lemur ratón (*Microcebus murinus*), un prosimio de hábitos nocturnos, ha mantenido un desarrollo notable del sistema sensorial y de los patrones de conducta que intervienen en la comunicación química. En este primate se ha observado que la conducta de marcaje por medio de la orina del macho es más activa en la estación reproductiva, la cual coincide con la concentración más elevada de testosterona sérica (Schilling y Perret, 1987). Por otra parte, Smith y Abbott (1998) encontraron que las hembras de las marmosetas comunes de la especie *Callithrix jacchus*, poseen compuestos químicos en sus secreciones vaginales que le permiten al macho discriminar entre las diferentes fases del ciclo ovulatorio. Pero, además, se ha observado que los machos son capaces de identificar el estatus social de las hembras, aumentando su comportamiento de inspección genital en las que pertenecen a rangos dominantes y se encuentran en la fase periovulatoria.

Michael y Keverne (1968) expusieron a los machos de los monos rhesus a hembras ovariectomizadas, y observaron que tenían poco interés sexual. Sin embargo, cuando a las hembras se les indujo la receptividad sexual con tratamiento de estrógenos aplicados directamente en la piel de la región genital (con lo que se produjo el hinchamiento y la coloración rojiza característica de la fase receptiva en los macacos) los machos mostraron interés sexual, copularon con las hembras y presentaron eyaculación. Más aún, cuando a estas hembras se les aplicaron secreciones vaginales de otras hembras intactas, pero tratadas con estrógenos, los machos respondieron inmediatamente, aumentando la actividad copulatoria y eyaculatoria. A las sustancias contenidas en las secreciones vaginales de estos monos, que tienen la propiedad de estimular el interés del macho aunque falten otras señales por parte de la hembra, se les ha denominado *copulinas* (Michael y col., 1970).

Los principales componentes activos de estas copulinas, inducidas por la administración de estrógenos, han sido extraídos e identificados por medio de técnicas cromatográficas. De todos sus componentes,

los ácidos alifáticos (acético, propanoico, metilpropanoico, butanoico y metilbutanoico) fueron los activos en la estimulación de la conducta sexual del macho (Curtis, 1971; Goldfoot y col., 1978). Como la pared de la vagina está desprovista de glándulas, es probable que estos ácidos provengan de las bacterias que metabolizan el glucógeno para formar ácido láctico y todos los demás ácidos alifáticos (Junqueira y col., 1977), los cuales podrían ser responsables de la síntesis de estas feromonas. Además, estos compuestos son muy similares a los descritos en las mujeres (Michael y col., 1976), lo que muestra que hay una similitud entre los grupos emparentados filogenéticamente.

Estudios en los seres humanos

La idea de que los seres humanos producen compuestos químicos que actúan como feromonas, ha despertado el interés pero también controversia, entre la comunidad científica. En 1878, Broca estuvo entre los científicos dedicados al estudio del sistema olfatorio en los seres humanos, y escribió acerca de la importancia de los olores durante su comportamiento sexual. De hecho, aún persiste la idea de que entre las razas negras hay mayor sensibilidad olfatoria debido a que poseen olores corporales más fuertes (Harrington y Rosario, 1992). De acuerdo con Freud (1985, citado por Harrington y Rosario, 1992), se han reprimido los olores corporales en la comunicación entre los seres humanos, como parte de un proceso normal de evolución intelectual. Además, Freud sugirió que cuando no hay esta represión olfatoria se presentan problemas psicológicos, como la perversión sexual.

Actualmente están surgiendo trabajos que pretenden mostrar la funcionalidad del sistema olfatorio para detectar las feromonas como atrayentes sexuales y como reguladores de procesos reproductivos (Stern y McClintock, 1998; Monti-Bloch y col., 1998). Stern y McClintock (1998) mostraron que en las mujeres había un adelanto de la secreción preovulatoria de gonadotropinas cuando fueron expuestas a componentes químicos inodoros provenientes de glándulas axilares de otras mujeres que se encontraban en la fase folicular tardía. Contrariamente, cuando los componentes procedieron de la fase ovulatoria, los fenómenos neuroendocrinos se retrasaron, de manera que el ciclo se alargó. Esto parece explicar el hecho de que las mujeres, al compartir una misma habitación, normalmente sincronizan su ciclo menstrual (McClintock, 1971, 1984).

Por otra parte, hay evidencias que muestran que las feromonas influyen en las preferencias sexuales de las mujeres, lo cual cambia con el ciclo menstrual. Por tal motivo, se ha sugerido que las feromonas pueden desempeñar un papel en la elección de pareja. Gangestad y Thornhill (1998) mostraron que las mujeres que se encontraban cerca de la ovulación prefirieron el olor de las camisas de los hombres bilateralmente simétricos, aunque cuando se encontraban en las fases de baja fertilidad no mostraban diferencias entre los simétricos y asimétricos. Los mismos autores sugieren que estos cambios en las preferencias sexuales de las mujeres pudieron ser diseñados por la selección natural como

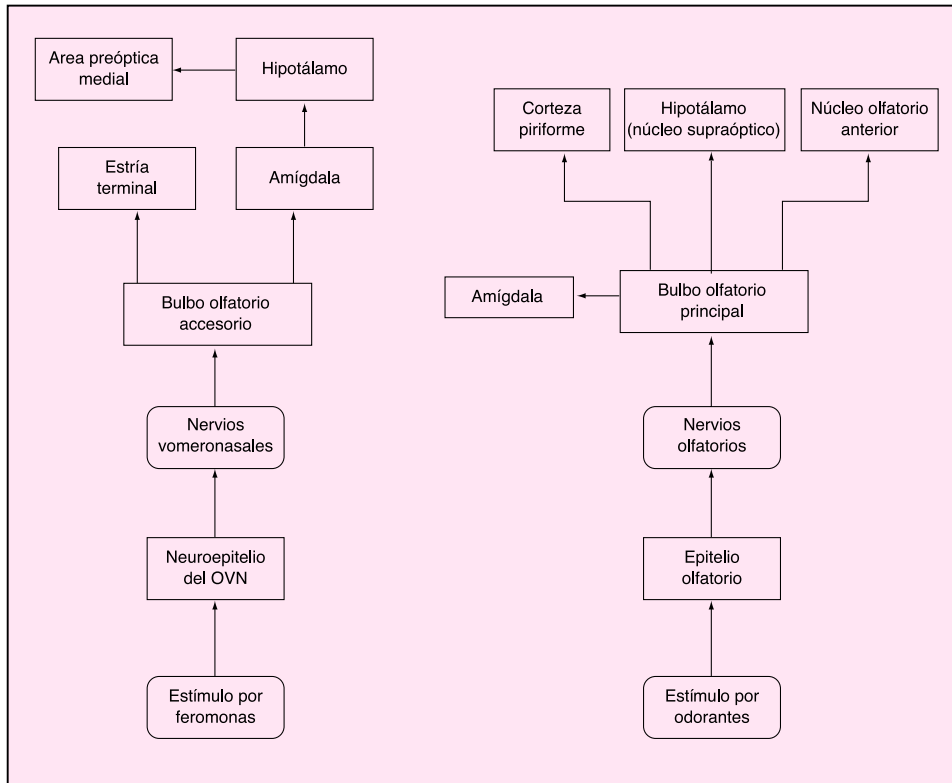


Figura 1. En esta figura se muestra que el sistema vomeronasal procesa la información proveniente de feromonas vía el bulbo olfatorio accesorio, a diferencia de la información percibida por el epitelio olfatorio, que es enviada al cerebro por conexión con el bulbo olfatorio principal. Se muestran también algunos centros del sistema nervioso central de procesamiento de los mensajes olfatorios, para cada sistema de percepción.

un mecanismo para aumentar la probabilidad de recibir la inseminación de un hombre que proporcione beneficios genéticos a su descendencia. Además, el que las mujeres muestren sensibilidad olfatoria a sustancias como el androstenol, proveniente del sudor del hombre, muestra que la comunicación química, relacionada a la atracción heterosexual de los seres humanos, no ha sido abolida por completo (Jones, 1997; Thornhill y Gangestad, 1999).

Estos hallazgos han permitido plantear el posible uso de las feromonas en la investigación médica y farmacológica, en los tratamientos relacionados con los padecimientos durante los ciclos menstruales; incluso se ha planteado la posibilidad de usar feromonas para el tratamiento de enfermedades como la anorexia nerviosa y la bulimia (Díaz y col., 1998).

Percepción, vías neuroanatómicas y eventos neuroendócrinos asociados a la comunicación química

La percepción de los componentes químicos que intervienen en la comunicación de los mamíferos, se lleva a cabo por dos órganos: el epitelio olfatorio principal (EOP), cuya regulación central se establece mediante una conexión con el bulbo olfatorio principal (BOP), y el órgano vomeronasal (OVN), conectado directamente con el bulbo olfatorio accesorio (BOA). Ambos sistemas olfatorios, detectan y procesan químicos del medio

ambiente que proporcionan la información necesaria para la supervivencia (Morrison y Constanzo, 1992). En general, para que se lleve a cabo la discriminación de los olores, se requiere que la molécula del olfante se una a su receptor específico localizado en el epitelio olfatorio, para después enviar la información a diferentes centros corticales cerebrales para su procesamiento (Mombaerts y col., 1996).

Embriológicamente, el OVN se desarrolla a partir de la placoda olfatoria medial como un componente anatómicamente separado del sistema olfatorio. Probablemente ésta sea la razón de que las neuronas del epitelio olfatorio y del OVN utilicen mecanismos de transducción y vías neurales diferentes (Stensaas y col., 1991). La información percibida por los receptores del OVN es enviada a centros del sistema límbico por los nervios vomeronasales que hacen relevo en el BOA, de donde se proyectan fibras eferentes que llegan principalmente a la amígdala. De este centro se extienden fibras nerviosas que se dirigen por la estría terminal a la porción media del núcleo del mismo nombre. El núcleo medio cortical de la amígdala también emite fibras que viajan por el haz ventroamigdalino hacia el área preóptica media y a los núcleos ventromedial y arcuato del hipotálamo. Esta vía hace suponer que es posible la modulación de las funciones hormonales de la hipófisis, a partir de señales químicas que actúan en el OVN. A diferencia del BOA, el BOP establece conexiones a la corteza cerebral, por lo que está muy vinculada con los efectos emocionales

y con el control de la actividad motora de las regiones viscerales y somáticas (McLean y Shipley, 1992). Las rutas neurales de ambos sistemas pueden verse esquemáticamente en la figura 1 (Meredith, 1991; Dorries, 1992; Meyer y Rastogi, 1999).

Ya se ha mencionado que las señales químicas modulan los estados neuroendocrinos y la conducta de muchos mamíferos. La mayoría de los efectos neuroendocrinos está vinculada con la secreción de gonadotropinas y, por lo tanto, con la reproducción. Actualmente, muchos estudios se han encaminado a dilucidar la participación del sistema olfatorio principal y del accesorio, en la percepción de las feromonas, y hasta qué punto afectan los niveles hormonales y la conducta. Algunos autores han planteado que la mayoría de las respuestas neuroendocrinas a las señales químicas son mediadas por el OVN, y las conductuales por el BOP (McLean y Shipley, 1992). Sin embargo, esto no está completamente aceptado, ya que parece depender de la especie. Por ejemplo, Signoret (1991) describió en la oveja una feromona proveniente de la lana del macho que induce en la hembra la secreción de LH y la ovulación. Este efecto parece no ser mediado por el OVN, ya que la lesión del órgano no interrumpe el efecto neuroendocrino. Por otra parte, en los cobayos adultos disminuyó la conducta de inspección ante las secreciones vaginales de la hembra cuando se les eliminaba el órgano vomeronasal desde temprana edad (Eisthen y col., 1987).

Singer (1991) planteó que la funcionalidad del BOP está más generalizada en los químicos volátiles del medio ambiente, y esto lo ha asociado a las circunstancias en las que los indicios químicos fueron aprendidos, mientras que el BOA es sensible a las moléculas que no son volátiles. Por esta razón, el mismo autor ha sugerido que para que un mensaje olfatorio sea percibido por el órgano vomeronasal, se requiere del contacto directo con la fuente emisora, como se ha mostrado en el hámster. La hembra de este roedor secreta una feromona vaginal, la afrodisina, que únicamente ejerce efectos sobre la conducta copulatoria del macho cuando hay contacto nasal con el sitio en donde fue depositada.

En los estudios de primates del Nuevo Mundo y prosimios se ha establecido que el OVN percibe las feromonas, mientras que al resto de las moléculas de los odorantes las percibe el EOP. No obstante, este hecho aún está en discusión en el caso de los catarrinos y de los humanos, debido a que se piensa que en los adultos, el órgano vomeronasal presenta una estructura anatómica vestigial (Meredith, 1991).

Actualmente se sabe que el OVN está bien desarrollado en el grupo de los lemures y en el de los platirrininos (Jordan, 1972). En estas especies, el órgano se ubica bilateralmente en la cavidad nasal como una estructura tubular, en la parte posterior de la mucosa del séptum y en el paladar. De ambos lados consiste en un ducto del epitelio estratificado, con células olfatorias y ciliadas que están rodeadas de glándulas, vasos sanguíneos, nervios y por una cápsula cartilaginosa llamada cartílago vomeronasal. El ducto vomeronasal, que en otras especies como la de los roedores, se comunica directamente con la cavidad nasal, en los lemures y los platirrininos se comunica con el ducto incisivo a través del cual establece conexión con la cavidad oral y na-

sal. En los monos pertenecientes al grupo de los catarrinos se ha descrito que el OVN está ausente, aunque aún se conserva el cartílago vomeronasal y el ducto nasopalatino, si bien su importancia biológica no se ha esclarecido (Jordan, 1972; Maier, 1997).

Mediante estudios de microscopía en los seres humanos, se ha visto que la parte sensorial del OVN la componen células neuroepiteliales bipolares que están provistas de microvellosidades y que presentan actividad eléctrica ante los estímulos químicos (Meyer y Rastogi, 1999; Díaz y col., 1998). De esta manera, Monti-Bloch y Grosser (1991) plantearon que el OVN es funcional en los seres humanos y mostraron que la percepción de las feromonas puede ser por la vía de este órgano. Estos autores evaluaron los potenciales eléctricos en los receptores del OVN y del EOP en respuesta a las feromonas sintéticas en sujetos voluntarios. Encontraron que en ambos sexos, el OVN, pero no el EOP, presentó actividad eléctrica en respuesta a las feromonas. De igual manera, Jennings-White (1995) sometió a pruebas olfatorias a varios sujetos, para evaluar por medio de un electrograma la actividad eléctrica del OVN y la del EOP en la percepción de feromonas humanas y de otras especies. Sus resultados mostraron que el OVN presentó actividad eléctrica cuando se sometió a feromonas como el estratetraenol de origen femenino y la androstadienona de origen masculino, mientras que para el resto de los componentes no hubo respuesta. Contrariamente, el EOP mostró actividad ante las feromonas de origen animal, pero no para las de origen humano. Posteriormente, Monti-Bloch y col. (1998) mostraron que al exponer a los hombres a la feromona sintética pregna-4, 20-dien-3, 6-diona, la concentración de la LH, la FSH y la testosterona, fueron menores a la de los hombres que no fueron expuestos. Los autores sugieren que la feromona puede actuar en la activación de estructuras hipotalámicas que modulan la secreción de otras hormonas, como la hormona liberadora de las gonadotropinas (GnRH), la que, a su vez, modula la secreción de la LH y la FSH en la hipófisis (Fiber y Swann, 1996; Kelliher y col., 1998).

Con estos experimentos se puede corroborar la especificidad de las feromonas, y ofrecen una posibilidad para pensar que en los humanos, el OVN aun es funcional, así como la comunicación química por medio de feromonas. En el caso de los miembros del grupo de los catarrinos y los póngidos sólo se tienen las evidencias histológicas para asegurar que es vestigial, debido a que no se han hecho estudios similares a los llevados a cabo en el humano.

Dimorfismo sexual

Muchos estímulos olfatorios son más significantes para un sexo que para el otro, o pueden afectar diferencialmente a ambos sexos, de manera que se pueden provocar cambios fisiológicos en un sexo y no en el otro. A partir de este hecho, se han encontrado estructuras cerebrales sexualmente dimórficas que responden diferencialmente en el macho y en la hembra a un determinado estímulo por feromonas (Dorries, 1992; Fiber y Swann, 1996). Este hecho puede estar vinculado a

las diferencias sexuales en la organización neural de las vías que regulan la conducta sexual y que están influenciadas por las hormonas sexuales esteroideas (Segovia y Guillamón, 1996). En el macho del hámster se ha mostrado que la afrodissina estimula la subdivisión magnocelular del núcleo medial preóptico, la porción media del núcleo de la estria terminal y la amígdala (Dorries, 1992; Fiber y Swann, 1996). Al respecto, se ha sugerido que los núcleos de la estria terminal y la amígdala desempeñan un papel importante en la regulación del comportamiento de inspección e interés sexual, mientras que el núcleo medial preóptico regula la conducta copulatoria. Estos efectos, además de ser promovidos por la acción de las feromonas, parecen estar modulados por las hormonas esteroideas, principalmente por la testosterona y los estrógenos, que están vinculados directamente con la diferenciación sexual del cerebro durante la fase embrionaria de desarrollo (Fiber y Swann, 1996). En el experimento de Jennings-White (1995) también se muestra que los hombres son sensibles al estratetraenol, y las mujeres a la androstadienona, lo que muestra que las feromonas humanas también pueden ser sexo-específicas y, por lo tanto, haber un dimorfismo sexual a nivel cerebral.

Conclusiones

La comunicación química comprende un amplio espectro de funciones en los mamíferos, que van desde el marcaje territorial hasta la elección de una pareja. Las feromonas son de las sustancias más importantes en la comunicación química entre los individuos de la

misma especie. A pesar de que en algunos mamíferos se ha comprobado que la percepción de estas sustancias altera la conducta y la fisiología del individuo, en algunos primates, como los monos del Nuevo Mundo, los simios y los humanos, aun existen controversias sobre su funcionalidad. De la misma manera, hay controversia sobre la exclusividad del OVN en la percepción de las feromonas, y acerca de su existencia en los humanos y en los monos del Viejo Mundo.

Sin embargo, los primates usan mucho la comunicación química, y ésta está fuertemente influenciada por las interacciones sociales y por los ciclos hormonales. Asimismo, la comunicación por feromonas se utiliza dentro de un contexto socio-sexual, ya que el proceso reproductivo en estas especies se ve muy afectado por la organización del grupo. No obstante, se han llevado a cabo muy pocos estudios sobre la influencia de las feromonas en la conducta sexual de los primates, debido a las controversias antes mencionadas.

Los trabajos hasta ahora realizados en los humanos muestran la existencia de un OVN funcional en la percepción de las feromonas, cuyos efectos parecen ocurrir tanto si el individuo está o no consciente de la detección del compuesto, ya que se ha descrito que los atrayentes en su mayor parte son inodoros.

El hecho de que durante mucho tiempo se considerara que en el humano, el OVN era vestigial, y pese a que en la actualidad haya trabajos que muestren que puede ser funcional, sugiere, por pura inercia filogenética, que no se puede descartar la presencia de un OVN en las demás especies de primates.

REFERENCIAS

1. ALBONE ES: *Mammalian Semiochemistry: the Investigation of Chemical Signals Between Mammals*. John Wiley & Sons Ltd., Londres, 1984.
2. ARON C: Mechanisms of control of the reproductive function by olfactory stimuli in female mammals. *Physiol Rev*, 59(2):229-284, 1979.
3. ASA CH, MECH L, SEAL U: The use of urine, faeces, and anal gland secretions in scent-marking by a captive wolf (*Canis lupus*) pack. *Animal Behavior*, 33:1034-1036, 1985.
4. ASA CH, SEAL U, PLOTKA E, LETELLIER M, MECH L: Effect of anosmia on reproduction in male and female wolves (*Canis lupus*). *Behavioral Neural Biology*, 46:272-284, 1986.
5. BRONSON F, COQUELIN A: *The Modulation of Reproduction by Priming Pheromones in House Mice: Speculations on Adaptive Function*. En: Müller D, Silverstein R (eds.). *Chemical Signals*. Plenum Publishing Corporation, 243-265, Londres, Nueva York, 1980.
6. BRUCE H: Time relations in the pregnancy block induced in mice by strange males. *J Reprod Fert*, 2:138-142, 1961.
7. BUTLER H: Evolutionary trends in primate sex cycles. En: Kargel B. *Contributions to Primatology*, 3:14-22, 1974.
8. BLAFFER S, WHITTEN P: Patterning of sexual activity. En: Smuts B, Seyfarth D, Wrangham R, Struhsaker T (eds.). *Primate Societies*. University of Chicago Press, 370-384, Chicago, 1987.
9. COLBY D, VANDENBERG JG: Regulatory effects of urinary pheromones on puberty in the mouse. *Biol Reprod*, 11:268-273, 1974.
10. COQUELIN A, CLANCY A, MACRIDES F, NOBLE E, GORSKI R: Pheromonally induced release of luteinizing hormone in male mice: involvement of the vomeronasal system. *J Neurosci*, 4:2230-2236, 1984.
11. CRUZ Y, MARTINEZ-GOMEZ M, VILLALPANDO I, DRUMMOND H, HUDSON R: El MHC en la elección de pareja: ¿realidad biológica o artefacto? En: Martínez-Gómez M, Velázquez-Moctezuma J (eds.). *Bases Neurobiológicas y Ecológicas de la Conducta*. UAT, UAM, UV, UNAM, 91-116, México, 1998.
12. CURTIS R: Identification of primate sexual pheromones and the properties of synthetic attractants. *Nature*, 232:396-398, 1971.
13. DARWIN CH: *La Expresión de las Emociones en los Animales y en el Hombre*. Alianza Editorial, 1-5, Madrid, 1984.
14. DAVIES V, BELLAMY D: The olfactory response of mice to urine and the effects of gonadectomy. *J Endocrinol*, 55:1-20, 1972.
15. DIAZ V, MORALES A, QUIROGA C, MONTI-BLOCH L, JENNINGS-WHITE C, BERLINER D: Feromonas en el humano: redescubriendo el sexto sentido. En: Velázquez-Moctezuma J (ed.). *Biología de la Reproducción*. UAM, 441-457, México, 1998.
16. DIXON A: *Primate Sexuality*. Oxford University Press, 143,183, Oxford, Nueva York, 1998.
17. DORRIES K: Sex differences in olfaction in mammals. En: Serby M, Chobor K (eds.). *Science of Olfaction*. Springer-Verlag, 245-275, Nueva York, 1992.
18. EISTHEN H, WY SOCKI CH, BEAUCHAMP G: Behavioral responses of male guinea pigs to conspecific chemical signals following neonatal vomeronasal organ removal. *Physiology & Behavior*, 41:445-449, 1987.
19. FIBER J, SWANN J: Testosterone differentially influences sex-specific pheromone-stimulated fos expression in limbic regions of syrian hamsters. *Hormones Behavior*, 30:455-476, 1996.

20. GANGESTAD S, THORNHILL R: Menstrual cycle variation in women's preferences for the scent of symmetrical men. *Proc R Soc Lond B*, 265:927-933, 1998.
21. GOLDFOOT A, ESSOCK S, ASA C, THORNTON J, LESHNER A: Anosmia in male rhesus monkey does not alter copulatory activity with cycling females. *Science*, 199: 1095-1096, 1978.
22. HARRINGTON A, ROSARIO V: Olfaction and the primitive: nineteenth-century medical thinking on olfaction. En: Serby M, Chobor K (eds.). *Science of Olfaction*. Springer-Verlag, 3-27, Nueva York, 1992.
23. JORDAN J: The vomeronasal organ (of Jacobson) in primates. *Folia Morphologica* (Warsz.) 31:418-432, 1972.
24. JENNINGS-WHITE C: Perfumery and the sixth sense. *Perfumer & Flavorist*, 20, 1995.
25. JONES R, NOWELL N: The urinary aversive pheromone of mice: species, strain and grouping effects. *Animal Behavior*, 22:187-191, 1974.
26. JUNQUEIRA L, CARNEIRO J, CONTOPOULOS A: *Histología Básica*. 2da. California Lange Medical Publications, 446, 1977.
27. KARLSON P, LÜSCHER M: "Pheromones" a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183:155-156, 1959.
28. KELLIHER K, CHANG Y-M, WERSINGER S, BAUM M: Sex difference and testosterone modulation of pheromone-induced neuronal fos in the ferret's main olfactory bulb and hypothalamus. *Biology Reproduction*, 59:1454-1463, 1998.
29. LINNANKOSKI I, HYTÖNEN Y, LEINONEN L, HYVÄRINEN J: Determinants of sexual behavior of *Macaca arctoides* in a laboratory colony. *Archives Sexual Behavior*, 10:207-222, 1981.
30. MACRIDES F, CLANCY A, SINGER A, AGOSTA W: Male hamster investigatory and copulatory responses to vaginal discharge: an attempt to impart sexual significance to an arbitrary chemosensory stimulus. *Physiol Behav*, 33: 627-632, 1984.
31. MAIER W: The nasopalatine duct and the nasal floor cartilages in catarrhine primates. *Z Morph Anthropol*, 81(3):289-300, 1997.
32. MARTIN I G: "Homeochemic", intraspecific chemical signal. *J Chemical Ecology*, 6: 517-519, 1980.
33. MAYAGOITIA L: Preferencias de ratones machos y hembras por olores de conespecíficos. Comparación entre cuatro cepas. Tesis Doctoral, Fac. de Psicología, UNAM, 3-9, México, 1989.
34. McLEAN J, SHIPLEY M: Neuroanatomical substrates of olfaction. En: Serby M, Chobor K (eds.). *Science of Olfaction*. Springer-Verlag, 126-171, Nueva York, 1992.
35. McCLINTOCK M: Menstrual synchrony and suppression. *Nature*, 291: 244-245, 1971.
36. McCLINTOCK M: Estrous synchrony: modulation of ovarian cycle length by female pheromones. *Physiol Behav*, 32:701-705, 1984.
37. MEREDITH M: Sensory processing in the main and accessory olfactory systems: comparisons and contrasts. *J Steroid Biochem Molec Biol*, 39:601-614, 1991.
38. MEYER D, RASTOGI R: Olfaction and reproduction. En: Knobil E (ed.). *Encyclopedia of Reproduction*. Academic Press, 3:45-456, Nueva York, 1999.
39. MICHAEL R, BONSALL R, ZUMPE D: Evidence for chemical communication in primates. *Vitamins Horm*, 34:137-185, 1976.
40. MICHAEL R, KEVERNE E: Pheromones and the communication of sexual status in primates. *Nature Lond*, 218:746-749, 1968.
41. MOMBARTS P, WANG F, DULAC C, CHAO S, NEMES A, MENDELSON M, EDMONSON J, AXEL R: Visualizing an olfactory sensory map. *Cell*, 87:675-686, 1996.
42. MONDRAGON-CEBALLOS R: Zoosemiótica y cognición. En: Díaz J (ed.). *La Mente y el Comportamiento Animal: Ensayos en Etología Cognitiva*. UNAM, Fondo de Cultura Económica, 75-90, México, 1994.
43. MONTI-BLOCH L, GROSSER B: Effect of putative pheromones on the electrical activity of the human vomeronasal organ and olfactory epithelium. *J Steroid Biochem Molec Biol*, 39:573-582, 1991.
44. MONTI-BLOCH L, DIAZ-SANCHEZ V, JENNINGS-WHITE C, BERLINER L: Modulation of serum testosterone and autonomic function through stimulation of the male human vomeronasal organ (VNO) with pregna-4, 20-diene-3, 6-dione. *J Steroid Biochem Molec Biol*, 65: 237-242, 1998.
45. MOORE C, SAMONTE B: Preputial glands of infant rats (*Rattus norvegicus*) provide chemosignals for maternal discrimination of sex. *J Comparative Psychology*, 100:76-80, 1986.
46. MORRISON E, CONSTANZO R: Morphology and plasticity of the vertebrate. En: Serby M, Chobor K (eds.). *Science of Olfaction*. Springer-Verlag, 31-50, Nueva York, 1992.
47. REGNIER: Olfactory epithelium. Semiochemical: structure and function. *Biology Reproduction*, 4:309-326, 1971.
48. ROGEL M: A critical evaluation of the possibility of higher primate reproductive and sexual pheromones. *Psychological Bulletin*, 85(4):810-830, 1978.
49. SAVAGE A, ZIEGLER T, SNOWDON CH: Sociosexual development, pair formation, and mechanisms of fertility suppression in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *American J Primatology*, 14:345-359, 1988.
50. SCHILLING A, PERRET M: Chemical signals and reproductive capacity in a male prosimian primate (*Microcebus murinus*). *Chemical Senses*, 12(1):143-158, 1987.
51. SCHUTLE B, RASMUSSEN L: Signal-receiver interplay in the communication of male condition by Asian elephants. *Animal Behavior*, 57:1265-1272, 1999.
52. SCOTT J: Observation. En: Sabeok T (eds.). *Animal Communication*. Indiana University Press, 3-14, Bloomington, 1968.
53. SEGOVIA S, GUILLAMON A: Searching for sex differences in the vomeronasal pathway. *Hormones Behavior*, 30:618-626, 1996.
54. SELLER A: Communication by sight and smell. En: Smuts B, Seyfarth D, Wrangham R, Struhsaker T (eds.). *Primate Societies*. University of Chicago Press, 433-439, Chicago, 1987.
55. SERBY M, CHOBOR K: Introduction. En: Serby M, Chobor K (eds.). *Science of Olfaction*. Springer Verlag, 18-19, Nueva York, 1992.
56. SIGNORET J: Sexual pheromones in the domestic sheep: importance and limits in the regulation of reproductive physiology. *J Steroid Biochem Molec Biol*, 39:639-645, 1991.
57. SINGER A: A chemistry of mammalian pheromones. *J Steroid Biochem Molec Biol*, 39:627-632, 1991.
58. SINGER A, MACRIDES F, CLANCY A, AGOSTA A: Purification and analysis of a proteinaceous aphrodisiac pheromone from hamster vaginal discharge. *J Biol Chem*, 261:13323-13326, 1986.
59. SLATER P: Introducción a la etología. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, 190-194, México, 1988.
60. SMITH T, ABBOTT D: Behavioral discrimination between circumgenital odor from peri-ovulatory dominant and anoovulatory female common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American J Primatology*, 46:265-284, 1998.
61. STENSAAS L, LAVKER R, MONTI-BLOCH L, GROSSER B, BERLINER D: Ultrastructure of the human vomeronasal organ. *J Steroid Biochem Molec Biol*, 39:553-560, 1991.
62. STERN K, McCLINTOCK M: Regulation of ovulation by human pheromones. *Nature*, 12:177-179, 1998.
63. STODDART D: Mammalian odours and pheromones. *Studies in Biology*, 73:1-19, Gran Bretaña, 1976.
64. TAYLOR G, BARTKO G, FARR S: Gonadal hormones and conspecific marking in male rats. *Hormones Behavior*, 21:234-244, 1987.
65. THORNHILL R, GANGESTAD S: The scent as symmetry: a human sex pheromone that signals fitness? *Evolution Human Behavior*, 20:175-201, 1999.
66. WYSOCKI C, NYBY G, WHITNEY G, BEACHAUMP G, KATS Y: The vomeronasal organ: primary role in mouse chemosensory gender identification. *Physiol Behav*, 29:315-327, 1982.
67. WHITTEN W: Occurrence of anoestrus in mice caged in groups. *J Endocrinol*, 18:102-107, 1959.