

13

Olfatto



13

Olfaction

- La fisiologia del sistema olfattivo
- Dalla chimica all'olfatto
- Studi psicofisici sul sistema olfattivo, Identificazione e adattamento
- Edonismo olfattivo
- Olfatto, Memoria e Emozioni

13

Olfactory Physiology

Le sensazioni olfattive sono dette odori.

- Gli stimoli che elicitano le sensazioni olfattive sono composti chimici chiamati odoranti (odorants)
- Non tutte le sostanze chimiche sono però degli odoranti!!!
- Per essere percepite attraverso l'olfatto le molecole devono essere volatili, piccolissime e idrofobiche. Comunque, alcune sostanze che rispettano i requisiti sopra esposti non sono comunque degli odoranti. Un esempio è il gas naturale (metano) ed un suo derivato il monossido di azoto.

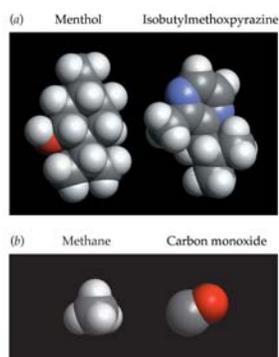
13

Olfactory Physiology

Non confondetevi, l'odore di uova marce che sentite in presenza di una perdita di gas in uno spazio chiuso (tipo in casa) è dovuto al fatto che le compagnie fornitrici aggiungono un composto chimico chiamato tertiary-butyl mercaptan in modo che il pericolo possa essere avvertito!

13

Odorants



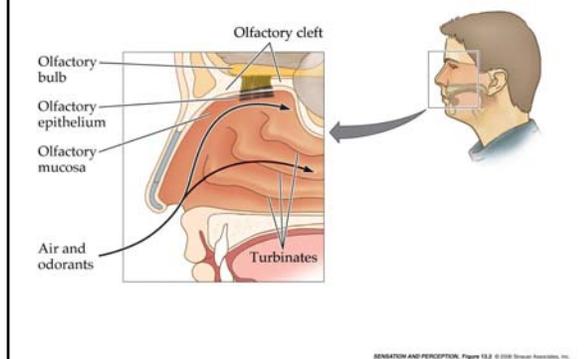
13

Olfactory Physiology (cont'd)

- L'apparato olfattivo umano è come quello tattile e gustativo ma a differenza di quello visivo e acustico incorporato in un organo che principalmente serve ad un altro scopo.
 - Il fine principale del naso è infatti quello di filtrare, riscaldare, umidificare l'aria che respiriamo
 - Comunque nel naso sono presenti delle piccole creste chiamate turbine che creano turbolenza nell'aria che respiriamo che fanno in modo che ogni volta che respiriamo una piccola folata di aria passi attraverso una struttura posta sopra le turbine: la fessura olfattiva (olfactory cleft)

13

The Nose



13

Olfactory Physiology (cont'd)

L'aria che attraversa la fessura olfattiva giunge su una membrana mucosa giallastra chiamata: Epitelio Olfattivo

- L'epitelio olfattivo è la retina del naso.
- Ognuno di noi dispone di due epitelii olfattivi a circa 7 cm dalle narici che misura da 3 a 5 cm² (a seconda delle dimensioni del vostro naso).

13

Olfactory Physiology (cont'd)

Nell'epitelio olfattivo possono essere trovate tre tipi di cellule:

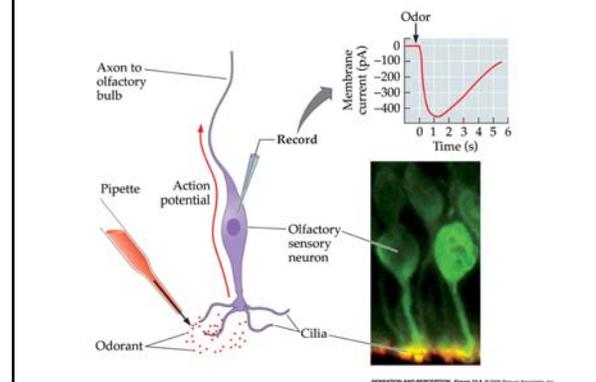
1. Cellule di supporto cells
2. Cellule basali
3. Neuroni olfattivi sensoriali (OSNs)

I neuroni olfattivi sensoriali sono piccoli neuroni con ciglia che si sporgono dal muco che coprono l'epitelio olfattivo. Queste ciglia che sono effettivamente i dendriti dei OSNs contengono i Recettori Olfattivi (ORs)

--- Interazioni tra questi recettori e gli odoranti attivano una cascata di eventi biochimici ---

13

Olfactory Sensory Neuron



13

Olfactory Sensory Neuron

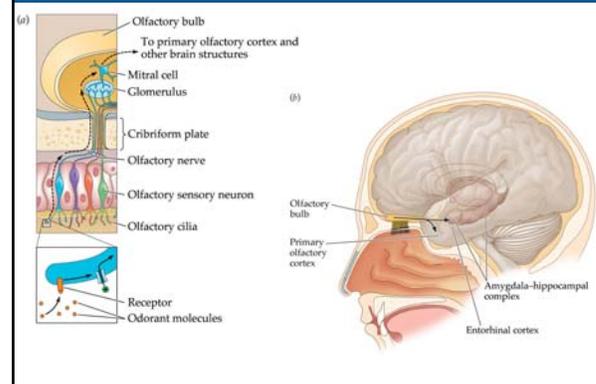
Il potenziale di azione creato dai recettori olfattivi è trasmesso attraverso gli assoni dei neuroni sensoriali olfattivi sino a raggiungere il bulbo olfattivo

Servono circa 7- 8 molecole di odorante per dare vita ad un potenziale di azione da parte dei recettori olfattivi

E circa 40 di queste impulsi nervosi affinché si ottenga una percezione cosciente dell'odore in questione

13

Olfactory Perception Pathway



13

Olfactory Sensory Neuron

Gli umani posseggono circa 20 milioni di recettori olfattivi, solo il sistema visivo ne ha un numero maggiore

I cani da caccia però arrivano ad averne fino a 220 milioni

Nonostante questo i ricercatori sono oggi propensi a credere che umani e cani possano sentire lo stesso numero di odori dei cani soltanto che questi li sentirebbero anche a concentrazioni infinitamente più piccole di quelle per noi necessarie.

13

Olfactory Sensory Neuron

Comunque, gli assoni dei neuroni sensoriali olfattivi opposta a quella dove si trovano le ciglia, passano attraverso una fine apertura la cui morfologia ricorda quella di un setaccio chiamata placca cribriforme (cribriform plate).

Un colpo molto forte all'altezza della fronte può provocare la rottura della placca cribriforme e di conseguenza la rottura dei fragili neuroni olfattivi.

Questa condizione in cui diviene impossibile la percezione di qualsivoglia odore è chiamata: ANOSMIA!

13

Olfactory Physiology (cont'd)

- La perdita dell'olfatto (Anosmia o cecità agli odori) può provocare deficits molto importanti:
 - Al senso del gusto
 - Alla capacità di prendere coscienza di determinati pericoli, non solo nel caso classico di una fuga di gas ma anche perché anche alcune malattie neurodegenerative (Azheimer o Parkinson) che possono iniziare a mostrare i loro effetti dalla perdita dell'olfatto

13

Olfactory Physiology (cont'd)

Gli assoni dei neuroni sensoriali olfattivi dopo aver attraversato la placca cribriforme si uniscono insieme a formare il nervo olfattivo (nervo cranico I) e raggiungono il bulbo olfattivo.

Ricordatevi che a differenza degli altri sistemi sensoriali che avete sino ad ora studiato, l'olfatto è IPSILATERALE

13

Olfactory Physiology (cont'd)

Le strutture del sistema nervoso centrale che analizzano le informazioni olfattive che ricevono dai bulbi olfattivi sono:

- La corteccia olfattiva
- Il complesso amigdal-ippocampale
- La corteccia entorinale

Tutte queste strutture fanno parte di una rete neurale conosciuta come SISTEMA LIMBICO il quale riveste un ruolo fondamentale negli aspetti legati all'emozioni e alla memoria

13

Olfactory Physiology (cont'd)

Le cellule recettoriali olfattive sono diverse da tutti gli altri recettori sensoriali, queste infatti non sono protette da nessuna struttura e sono connesse direttamente al cervello

- E.g., i recettori visivi sono protetti dalla cornea, i recettori acustici dal timpano, le papille gustative sono implementate nella papilla
- Per questa ragione molte medicine possono essere inalate
- I neuroni sensoriali sono tra i più sottili e lenti neuroni di tutto il corpo.
- Quindi ci vuole molto più tempo a percepire gli odori rispetto agli altri tipi di percetti (circa 400 ms contro i soli 45 perché la corteccia visiva registri una immagine)

13

Olfactory Physiology (cont'd)

A parte i circa 500 ms necessari perché un odore venga registrato ce ne vogliono poi altrettanti perché si possa coscientemente percepirlo. Questo fatto delinea la sottile linea rossa fra percezione e sensazione:

- Si parla di sensazione quando l'odore è rivelato a livello neurale
- Si parla di percezione quando si diviene coscienti dell'aver percepito un odore

13

Olfactory Physiology (cont'd)

- Le basi genetiche dei recettori olfattivi:
 - Nel 1991 Buck and Axel (Premi Nobel!) mostrarono che nel genoma sono presenti circa 1000 diversi geni per i recettori olfattivi ognuno che codifica per un unico tipo di recettore olfattivo
 - Sorprendentemente tutti i mammiferi mostrano una considerevole quantità di geni che non funzionano, le cui proteine cioè non vengono mai prodotte. Negli umani questa percentuale è altissima 60-70%
 - Teoria del compromesso visione-olfatto. Specie di scimmie con visione tricromatica (Vecchio continente e 1 nel nuovo mondo) hanno il 30% di pseudogeni mentre le scimmie del nuovo mondo (visione bicromatica) solo il 18%
 - Via olfatto per far posto alla visione!!!

13

Olfactory Physiology (cont'd)

- The feel of scent:
 - Gli odoranti possono stimolare il sistema somatosensoriale attraverso nocicettori polimodali (recettori per tatto, dolore e temperatura)
 - Queste sensazioni sono veicolate dal nervo trigeminale (nervo cranico V) che è anche responsabile per le lacrime versate a tagliare le cipolle o per gli starnuti provocati dall'annusare il pepe.
 - Molto spesso è impossibile distinguere fra la sensazioni olfattive veicolate dal nervo cranico I e quelle somatosensoriali veicolate dal nervo cranico V (Es. benzina)

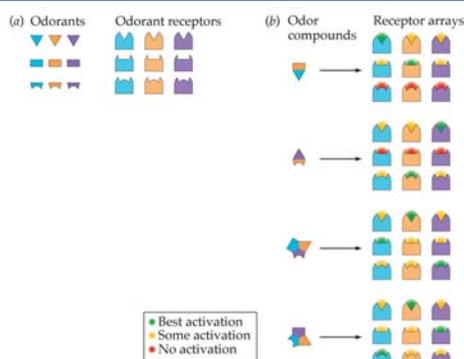
13

From Chemicals to Smells

- Le teorie proposte per la percezione olfattiva:
 - Teoria del pattern della forma: I vari odori sarebbero determinati dalla congrua corrispondenza di forma fra gli odoranti e i recettori olfattivi. Questa è in effetti la teoria biochimica dominante.
 - Il pattern specifico di attivazione dei recettori determinerebbe quale odore viene percepito

13

Presumed Odorant-Receptor Binding



13

Presumed Odorant-Receptor Binding

Una teoria alternativa a quella del pattern della forma è la teoria delle vibrazioni. A causa della struttura atomica ogni molecola ha una caratteristica frequenza di vibrazione, questa determinerebbe l'odore di quella sostanza.

L'ideatore di questa teoria Luca Turin ha affermato che infatti molecole che per la loro morfologia vibrano alla stessa maniera hanno anche lo stesso odore ma i suoi risultati non sono stati confermati da studi indipendenti

La teoria delle vibrazioni ha in effetti molti problemi a spiegare due diversi fatti

13

From Chemicals to Smells (cont'd)

- Anosmia selettiva:
 - Deficit per la percezione di uno specifico composto con invece una normale capacità a percepire altre sostanze
 - Per esempio, il 50% della popolazione ha un deficit selettivo per il composto di androstenone che è la caratteristica chimica del sudore di ascella!!!
 - Del restante 50% la metà lo percepisce come un odore floreale dolce muschiato mentre la restante metà come odore di urina
 - La cosa interessante è che i soggetti possono essere allenati a percepire il composto di androstenone e questo non può essere spiegato dalla teoria delle vibrazioni.

13

From Chemicals to Smells (cont'd)

La teoria del pattern di forma può invece spiegare la anosmia selettiva ipotizzando che nel 50% di persone che inizialmente non percepiscono l' androstenone, i recettori per tale composto non sono attivi (magari codificati da pseudogeni).

E' però noto che una pressione ambientale (come una presentazione ripetuta dello stesso stimolo) può attivare alcuni geni che erano invece precedentemente disattivati

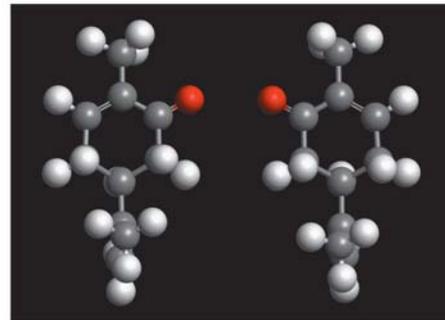
13

From Chemicals to Smells (cont'd)

- Un'altra lacuna della teoria delle vibrazioni è quella di non poter spiegare i diversi odori associati ad alcune sostanze chiamate Stereoisomeri.
 - Gli stereoisomeri sono molecole con una immagine speculare l'una dell'altra. Sebbene siano formate dagli stessi atomi (e quindi vibrano nella stessa identica maniera) queste possono odorare in maniera completamente diversa
 - Es: d- e l-carvone che sa di cumino (una spezia) nel primo caso e di menta verde nel secondo

13

Stereoisomers



d-carvone

l-carvone

REINSTATON AND REINSTATON, Figure 10.8 © 2004 Sinauer Associates, Inc.

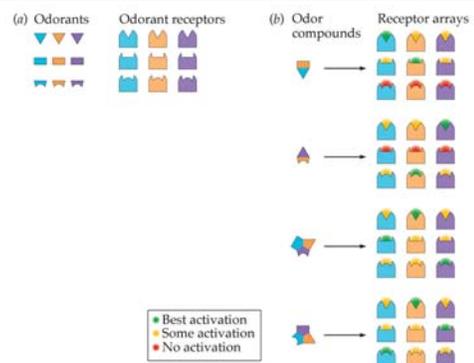
13

From Chemicals to Smells (cont'd)

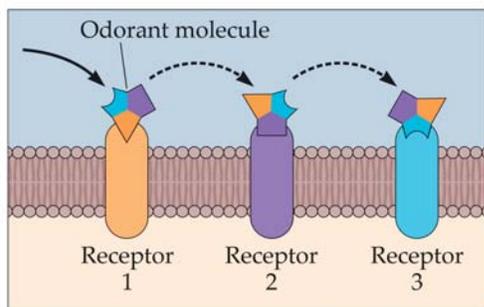
- L'importanza dei patterns:
 - Come possiamo distinguere così tanti odori se i geni che codificano per i recettori olfattivi sono solo circa 1000 ed il 60-70% neppure codifica davvero?
 - Abbiamo già visto che un modo potrebbe essere quello di analizzare il pattern di attivazione attraverso più di un recettore olfattivo [Step to figure →](#)
 - Dobbiamo notare ora però che anche l'intensità di un odore cambia quali recettori risponderanno ad esso. Questa è in effetti la spiegazione di come mai odori a concentrazioni diverse hanno odori totalmente diversi
 - Un altro codice potrebbe poi riguardare le sequenze temporali di attivazioni dei recettori

13

Presumed Odorant-Receptor Binding


REINSTATON AND REINSTATON, Figure 10.7 © 2004 Sinauer Associates, Inc.

13 Hypothetical Role of OR Receptor Activation



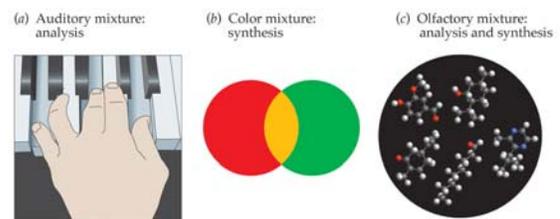
13 From Chemicals to Smells (cont'd)

- Miscela di odori:
 - Molto raramente fuori dai laboratori ci capita di percepire “odori puri” poiché di solito siamo esposti a miscele di odori
 - Come analizziamo i componenti di una miscela di odori?
- Ci sono due possibilità:
1. Analisi
 2. Sintesi

13 From Chemicals to Smells (cont'd)

- Analisi: Un esempio di un processo di analisi può essere preso dall'acustica dove per esempio si è in grado di scomporre le note componenti un accordo (Mix acustico di tre note)
- Sintesi: un esempio di processo di sintesi può essere preso dalle miscele di colori per cui sommando una luce verde e una rossa (si parla qui di sintesi ADDITIVA) si ottiene una bella luce gialla

13 Synthesis



13 Synthesis

Per quanto riguarda l'olfatto si pensa che per la maggior parte di noi il processo più importante sia quello di sintesi (prendiamo ad esempio l'inoquivocabile odore di bacon che è formato però da più di 1000 diverse molecole!)

Questo non toglie però che soggetti addestrati e quindi esperti (profumieri, sommeliers, ecc...) siano anche capaci di un eccellente processo di analisi

13 From Chemicals to Smells (cont'd)

- Immaginazione olfattiva:
 - Gli umani hanno una scarsa abilità nel rievocare immagini olfattive
 - In effetti è anche molto raro che si sognino degli odori
 - Secondo studi recenti ricordare un odore non riattiva le aree olfattive come invece ricordare una immagine fa con quelle visive.

13 Olfactory Psychophysics, Identification, and Adaptation

- La psicofisica della percezione olfattiva: deteazione, discriminazione e riconoscimento

DETEZIONE

- Quanta stimolazione odorosa è necessaria affinché possiamo percepire la presenza di un odore?
- La soglia di deteazione olfattiva dipende invero da molti fattori
- Per esempio, molecole con lunghe catene di carbonio (vaniglia) sono più facili da percepire rispetto alle catene di carbonio corte come l'acetone

13 Olfactory Psychophysics, Identification, and Adaptation

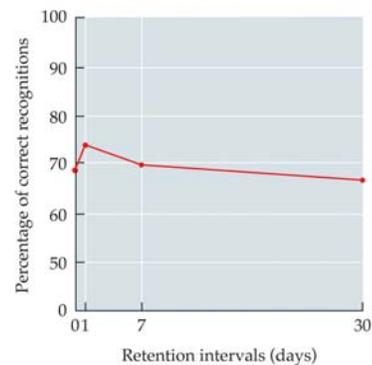
- Le donne hanno generalmente soglie più basse (e quindi sensibilità più alta) degli uomini specialmente durante il ciclo mestruale ma contrariamente al credo popolare, la loro sensibilità NON aumenta nel periodo della gravidanza

13 Olfactory Psychophysics, Identification, and Adaptation

Discriminazione

- I professionisti possono distinguere fino a 100,000 odori diversi (e.g., profumieri professionisti o sommelier)
- Notate bene però che discriminare non vuol dire riconoscere (poter determinare se l'odore l'avete o no già sentito prima). Per il riconoscimento sono necessarie quantità di odoranti quasi tre volte superiori!
- Una nota interessante riguarda poi la durata del riconoscimento olfattivo: il ricordo di odori è stabile e duraturo anche a distanza di giorni, mesi e anche anni

13 Odor Recognition Retention



13 Olfactory Psychophysics, Identification, and Adaptation (cont'd)

- Identificazione
 - L'identificazione è un passo successivo nel processo di riconoscimento.
 - Esso consiste nell'etichettare verbalmente un odore, compito per niente facile
 - "Fenomeno della punta del naso" corrispettivo (ma non del tutto) del fenomeno della punta della lingua in visione.
 - A differenza del fenomeno in visione non abbiamo una conoscenza implicita dettagliata del nome del profumo che stiamo cercando però possiamo avere una idea di come comportarci con esso: es. qualcosa che si può mangiare o no

13 Olfactory Psychophysics, Identification, and Adaptation (cont'd)

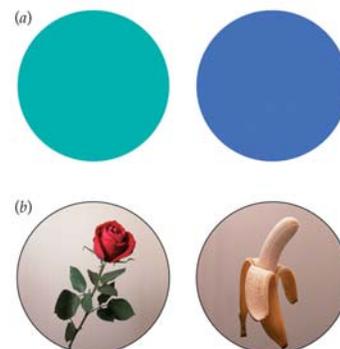
Uno dei motivi del perché l'identificazione è così complessa è che in tutti i linguaggi conosciuti sono poche le parole deputate alla descrizione di odori (aromatico, fragrante, pungente) perché infatti non dovrebbero essere considerate quelle prese dagli oggetti odoranti come Floreale o Fruttato.

13 Olfactory Psychophysics, Identification, and Adaptation (cont'd)

Possibili spiegazioni per la disconnessione olfatto-linguaggio sono che:

1. Le informazioni olfattive a differenza delle altre modalità viste fin qui non trasmettono al talamo che è un'area importante anche per il linguaggio
2. Molte delle analisi olfattive sono fatte dall'emisfero destro, quello meno specializzato nel linguaggio
3. Possibile competizione fra elaborazioni olfattive e linguistiche

13 Description of Colors vs. Odors

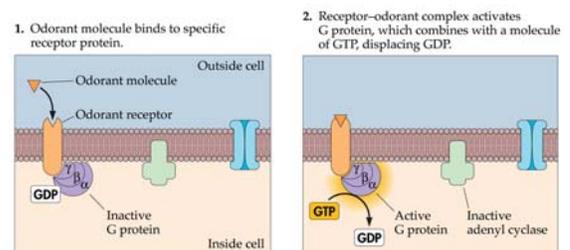


13 Olfactory Psychophysics, Identification, and Adaptation (cont'd)

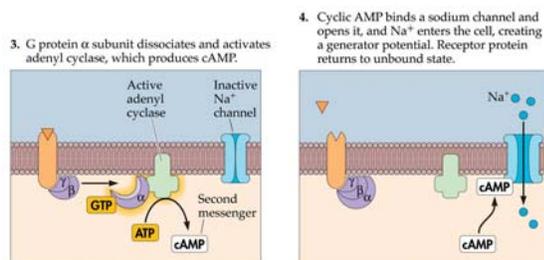
• Adattamento:

- La sensazione degli odori è essenzialmente un cambiamento a livello dei recettori
- Dopo una prolungata esposizione ad un odore però il sistema si adatta e smette di rispondere: Es di chi entra dal forno e poi ci rimane per un po' di tempo
- Quindi anche il processo di adattamento sarà mediato a livello recettoriale. Il processo richiede una esposizione di circa 15-20 minuti ma può essere anche più rapido.
- Curioso è l'effetto del cross adattamento per cui l'esposizione ad un odore A può farci adattare anche ad un odore diverso B. Questo capita spesso in profumeria se si sentono molti profumi di seguito anche con fragranze diverse
- Pochi minuti di non stimolazione bastano a resettare il processo

13 Pathway for Odorant Molecule-Odorant Receptor Binding (1)



13 Pathway for Odorant Molecule-Odorant Receptor Binding (2)



13 Olfactory Psychophysics, Identification, and Adaptation (cont'd)

• Abituazione cognitiva

- Dopo una lunga esposizione ad un odore la capacità di percepire quell'odore diminuisce drasticamente
- Esempio: Lavoratori del tessile che sono costantemente esposti all'acetone hanno soglie per esso molto più alte che per altre sostanze se paragonati a soggetti-controllo. Un altro esempio è l'odore che percepiamo nella nostra casa dopo che manchiamo per un po'
- Diversamente dall'adattamento i vogliono settimane per annullare l'effetto dell'abituazione cognitiva!

13 Olfactory Psychophysics, Identification, and Adaptation (cont'd)

- Tre possibili meccanismi coinvolti nell'abituazione cognitiva:
 1. I recettori olfattivi che si ritirano all'interno delle loro cellule durante l'adattamento potrebbero allungare il loro tempo di riciclo dopo una esposizione continua
 2. Le molecole odoranti potrebbero essere assorbite nel flusso sanguigno dando vita ad un adattamento continuo
 3. Fattori cognitivi emozionali potrebbero giocare un ruolo importante

13 Olfactory Psychophysics, Identification, and Adaptation (cont'd)

- L'importanza dell'attenzione
 - Non è possibile usare il senso dell'olfatto quando siamo addormentati tanto che anche stimolazioni olfattive intense non producono risvegli o variazioni nei tracciati EEG di soggetti addormentati in stadio profondo (2,3 o REM)
 - Poiché l'olfatto è un senso strettamente veicolato dall'attenzione e questa è disattivata durante il sonno, quando dormiamo non possiamo odorare nessuna sostanza

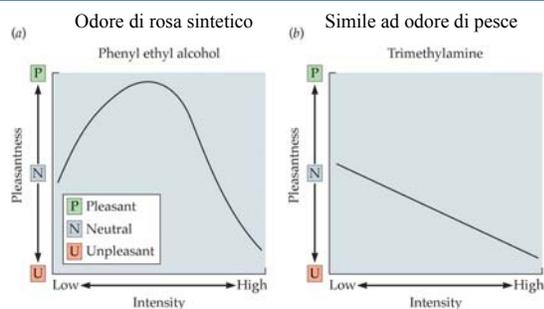
13 Olfactory Hedonics

- Edonismo olfattivo:
 - La dimensione edonistica della percezione olfattiva. Questa è tipicamente misurata su tre dimensioni:
 1. Gradevolezza (Ovvio!)
 2. Familiarità
 3. Intensità

13 Olfactory Hedonics (cont'd)

- Familiarità ed intensità:
 - Tendiamo a percepire come piacevoli odori che abbiamo già odorato precedentemente. Addirittura alcuni odori piacevoli vengono percepiti come familiari anche se non li siamo mai incontrati prima
 - L'intensità è invece una dimensione interessante perché mostra una relazione "particolare" con la dimensione del gradimento di un odore

13 Odorant Pleasantness vs. Intensity



13 Olfactory Hedonics (cont'd)

- Nature or nurture (Apprendimento o innatismo)?
 - Sono le risposte edonistiche all'olfatto innate o apprese. Su questo tema c'è un grosso dibattito
 - Quel che si sa è che bambini molto piccoli non mostrano preferenze fra odori che normalmente vengono definiti come disgustosi (odore e feci) e quelli che sono normalmente definiti piacevoli (odore di banane).
 - In più è noto che bambini partoriti da madri che utilizzano spesso sostanze da odori molto forti (fumo, alcool, aglio) mostrano delle preferenze per questi odori
 - In più studi fra popolazioni con background culturali diversi mostrano che non esiste un odore universalmente definito come good or bad. Es, i masai si mettono letame di vacca sui capelli come ornamento!!!
 - Il pentagono non è riuscito a produrre un odore repellente per tutti i gruppi / gruppi etnici!

13

Olfactory Hedonics (cont'd)

Dal punto di vista dell'adattamento evolutivo, si evince una differenza fra animali specialisti e animali generalisti

- Animali specialisti vivono in ambienti ben specifici e quindi hanno un numero limitato predatori o forme di cibo. Per loro avere preferenze olfattive implementate a livello neurale (hardware) è vantaggioso, è una caratteristica adattativa. Alcuni scoiattoli della California mostrano comportamenti difensivi anche la prima volta che percepiscono l'odore di un loro predatore, il serpente a sonagli (costa ovest) ma non quando sentono l'odore di un serpente della costa EST
- Per animali generalisti questo vantaggio non c'è ed è più adattativo aver sviluppato un sistema di avversione agli odori modificabile tramite apprendimento

13

Olfactory Hedonics (cont'd)

- Due ammonimenti riguardo la teoria dell'apprendimento dell'associazioni olfattive:
 - Gli odori che irritano il nervo trigeminale possono elicitarne risposte dolorose e tutti gli umani hanno un senso innato ad evitare il dolore!
 - Ci sono potenzialmente infinite possibilità nell'espressione dei geni (e nella non espressione degli pseudogeni) in ogni singolo individuo che possono portare per esempio ad una impossibilità a percepire certi odori

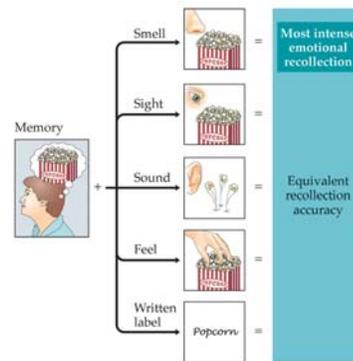
13

Olfaction, Memory, and Emotion

- Sono gli odori i migliori cues per la memoria?
 - Altre modalità possono elicitarne ricordi altrettanto accuratamente (e.g., visione, tatto, gusto)
 - Però i ricordi elicitati da informazioni odorose sono molto più salienti e quanto riguarda il livello emozionale
 - L'emozione e la capacità rievocazione di ricordi elicitate dagli odori portano alla falsa impressione che queste memorie siano particolarmente accurate

13

Memory Cues



13

Olfaction, Memory, and Emotion (cont'd)

- Corteccia orbitofrontale:
 - E' qui che l'olfatto è analizzato ma questa è anche l'area per l'assegnazione di valenze affettive (giudizi edonistici)
 - Gli umani sono fra i pochi animali che hanno specializzato altri sensi (vista, udito) come mezzi per sopravvivere nel loro ambiente. L'olfatto però ha in essi mantenuto la stessa caratteristica binaria "mi piace non mi piace" che rende la sua funzione simile a quella della dimensione emozionale: vai verso ciò che ti piace, rifuggi ciò che non ti piace
 - In questa ottica il sistema emozionale umano potrebbe essere una versione cognitiva astratta del sistema comportamentale motivazionale degli altri animali guidati dall'olfatto