

**EL SENTIDO DEL OLFATO EN LOS MAMÍFEROS: ESTADO DE LA
CUESTIÓN Y PERSPECTIVAS PARA LOS ESTUDIOS
INTERLINGÜÍSTICOS DE LEXICALIZACIÓN¹**

Benamí Barros García

(Centro Ruso de la Universidad de Granada, Universidad de Granada)

bbarros@ugr.es

Francisco Claro Izaguirre

(Departamento de Psicobiología, UNED)

fcoclaro@psi.uned.es

Fecha de recepción: 12-4-2017 / Fecha de aceptación: 15-12-2017

RESUMEN:

Si nos viéramos obligados a renunciar a uno de los sentidos, es muy probable que pensáramos en el olfato como una de las mejores opciones. Esta postura, no del todo carente de base, refleja la priorización en los humanos de ciertos sentidos frente al olfato, algo que ha repercutido claramente en el panorama científico. El presente artículo supone una revisión del estado de la investigación sobre el olfato. Partiendo de la experiencia perceptiva olfatoria en los mamíferos, prestaremos especial atención a ciertas cuestiones difusas, algo marginadas o recientemente reavivadas. Elaboraremos una recapitulación de cómo acontece la percepción física del olor en los mamíferos para avanzar, en humanos, a lo largo del camino que hace del estímulo olfativo una experiencia sensorial consciente que puede expresarse lingüísticamente. Haremos especial hincapié en nuevos datos sobre la comprensión del olfato que ayudan a conocer ciertos mecanismos y patrones significativos para el entendimiento de cómo se procesa la información sensorial.

¹ Este trabajo de investigación se presenta en el marco del proyecto de investigación FFI2014-56617-P "Calidad de la interpretación y aspectos no verbales", financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad de España.

Palabras clave: Olfato; lenguaje; estudios interculturales; lexicalización; percepción sensorial.

ABSTRACT:

Faced with the need to give up one of our senses, it is highly probable that we would think about olfaction as one of the best options. This stance, not absolutely groundless, reflects how humans prioritize some senses over olfaction, which has clearly bore consequences on the scientific landscape. This paper presents a review of the state of the art on olfaction research. Setting out from the olfactory sensory experience in mammals, we will pay special attention to some dim questions, somewhat marginalized or recently revisited, that can help us illuminate the lexicalization processes across cultures. We will elaborate on a revision of how smell physical perception takes place in mammals, moving forward to human olfactory perception and down the path that makes the olfactory stimulus a conscious sensory experience that can be expressed in words. We will focus particularly on new data about our understanding of olfaction that describe certain mechanisms and patterns relevant to understand how sensory information is processed.

Keywords: Olfaction; language; cross-cultural studies; lexicalization; sensory perception.

1. Psicobiología y *loci* del olfato

El olfato es un sentido químico cuya función consiste en detectar moléculas volátiles u *odoríferos* desprendidas de animales, plantas y otros objetos del ambiente con la finalidad de establecer su significación biológica (alimento, tóxico, pareja o rival sexual, etc.) y facilitar así la elección entre acercarse o alejarse de esos objetos. El olfato es el más antiguo y anatómicamente más conservado de los sentidos en los vertebrados. En particular se puede decir que el esquema básico de procesamiento del olfato en el sistema nervioso se conserva a lo largo de todos los vertebrados y, tal

vez debido a que en los humanos el grado de incidencia del olfato sobre la experiencia sensorial parece alejado del potencial de otros sentidos como la visión o el oído, en nuestra especie ha solido ser considerado como un vestigio del pasado. Esta consideración generó durante años que el olfato tuviera escasa representación en el panorama científico, y cambió en la década de los 90 a partir de los estudios sobre la familia de genes que codifica los receptores olfativos en ratas (Buck y Axel, 1991) y de la organización del sistema olfatorio en el epitelio y el bulbo olfatorio (Mombaerts y cols., 1996; Malnic y cols., 1999) que llevó a sus autores, Linda Buck y Richard Axel, a ganar el premio Nobel de medicina o fisiología en 2004. Ese hito supuso un impulso en la investigación del olfato desde diferentes perspectivas, desde moleculares hasta antropológicas pasando por las anatómicas y fisiológicas, e incluyendo el estudio de la presión evolutiva y del nicho ecológico en la comprensión de esta singular experiencia sensorial.

En la mayoría de las especies de mamíferos existen dos sistemas olfatorios, el principal y el accesorio o vomeronasal. El sistema olfatorio accesorio o vomeronasal, cuyos receptores se encuentran en el órgano vomeronasal, envía sus proyecciones al bulbo olfatorio accesorio y, desde allí y sin relevo talámico o cortical, a la amígdala y el núcleo de la estría terminal, estructuras subcorticales del sistema límbico que proyectan a su vez al hipotálamo, y su función consiste en la detección de odoríferos escasamente volátiles, entre los que se encuentran algunas feromonas (pero hay feromonas que son detectadas por el sistema olfatorio principal) que determinan cambios fisiológicos y comportamentales normalmente relacionados con la interacción social y la reproducción. En humanos adultos el sistema olfatorio accesorio es vestigial (Smith, Laitman y Bhatnagar, 2014), razón por la cual en este trabajo atenderemos sólo al sistema olfatorio principal. Para una revisión del sistema olfatorio vomeronasal se puede consultar Halpern, 1987.

Las estructuras neurales del sistema olfatorio principal comprenden los receptores olfatorios, localizados en el epitelio olfativo, que envían fibras nerviosas al bulbo olfatorio como primera estación de relevo neural y, a partir de ahí, proyecciones a la corteza cerebral y al sistema límbico.

La percepción olfatoria se inicia con la disolución de las moléculas volátiles en la mucosa del epitelio olfativo, en cuya parte más externa y expuesta al contacto con el entorno se encuentran los cilios de las neuronas sensoriales olfatorias y, en esos cilios, los receptores olfatorios. Las neuronas sensoriales olfatorias tienen la excepcional capacidad de regenerarse, y una vida media de unos treinta días. La unión de los estímulos olfatorios u odoríferos con los receptores conduce a una sucesión de eventos moleculares y electrofisiológicos que determinan, en primer lugar, la transducción del estímulo olfatorio en señal eléctrica, que viaja después a través de los axones de las neuronas sensoriales, que constituyen el nervio olfativo o primer par craneal, hasta las dendritas de las células mitrales y empenachadas que se agrupan en los glomérulos, estructuras esféricas localizadas la capa más superficial del bulbo olfatorio.

De este modo, los glomérulos del bulbo olfatorio constituyen la primera estación en el recorrido de la información olfatoria hacia los centros superiores del cerebro. Aquí es donde se produce el primer relevo sináptico y donde la información conducida por los axones de las neuronas sensoriales se organiza estructurada en patrones únicos, siendo esta característica la que posibilita y determina la extraordinaria capacidad y agudeza de los mamíferos para el reconocimiento y discriminación de olores. Porque hay que insistir en que los mamíferos y, en particular el ser humano, tiene una extraordinaria carga genética dedicada al olfato (Axel, 2005), muy por encima de la que se observa para los demás sentidos.

En este punto, vamos a hacer un breve comentario sobre algunos de los momentos cruciales y de inflexión en la investigación sobre el olfato de los años noventa y, en particular, en lo relativo al estudio de cómo se produce la comunicación entre el epitelio y el bulbo olfatorio. Uno de los primeros pasos determinantes hacia la comprensión del funcionamiento de la quimiodetección se produjo, como se mencionó antes, con la identificación de los receptores olfatorios por Buck y Axel (1991). En concreto, con el afán de "comprender de qué modo las moléculas permiten a la mucosa nasal y al cerebro percibir los olores" (Axel, 2005: 32) y asumiendo que los receptores olfatorios pertenecían a la gran familia de receptores acoplados a proteína G (una clase de receptores con una

estructura típica que cruza la membrana siete veces, que están insertados en las membranas celulares de diferentes tejidos del organismo y sirven para detectar moléculas fuera de la célula y generar distintas respuestas dentro de la célula), según habían constatado investigaciones previas, demostraron, entre otras cosas, la existencia de una familia multigénica para codificar los receptores, que establecieron en unos 1000 genes para receptores olfatorios diferentes en la rata y el ratón y, posteriormente se supo, aproximadamente 350 en los humanos. La gran cantidad de genes dedicados al olfato podía estar señalando la altísima capacidad de detección y discriminación de olores en los mamíferos y, en consecuencia y a pesar de lo que se pensaba, en humanos. Seguidamente se plantearon cómo el cerebro era capaz de identificar los odorantes a partir de los tipos concretos de receptores olfatorios activados ante tamaña cantidad de receptores. Se trataba de buscar la piedra angular de la mayoría de los mecanismos neuronales, es decir, localizar los patrones de activación. De entre las hipótesis plausibles, comprobaron, primero, que cada neurona sensorial olfatoria podía expresar solo un gen de receptor (“una neurona, un tipo de receptor”); segundo, que cada receptor se activaba ante múltiples odorantes y cada odorante activaba una combinación específica de receptores; tercero, que cada tipo de receptor olfatorio se expresa en una zona entre varias del epitelio olfativo, pero de forma aleatoria dentro de esa zona, por lo que la disposición de los receptores activados en el epitelio ante un odorífero concreto difícilmente podría servir para representarlo y discriminarlo entre los otros miles de odoríferos posibles; y, cuarto y como consecuencia de no haber encontrado patrones más definidos a nivel del epitelio, demostraron que el patrón de actividad variaba de forma consistente en el bulbo olfatorio según los diferentes odoríferos. Esto último se tradujo en el conocimiento de que todas las neuronas sensoriales en las que se expresa el mismo tipo de receptor olfatorio proyectan sus axones exclusivamente hacia uno o dos glomérulos específicos del bulbo olfatorio ipsilateral al epitelio –de la fosa nasal izquierda o derecha- donde están localizadas esas neuronas, de forma que el patrón de activación de los distintos glomérulos constituiría una suerte de código de barras para cada olor. La enorme capacidad combinatoria de este modelo para reconocer odorantes de los receptores junto a la convergencia de estos en los

glomérulos del bulbo olfatorio podría explicar la capacidad humana para detectar más de diez mil odorantes y para discriminar, sobre todo en personas entrenadas, entre miles de ellos (Buck y Bargmann, 2013). Puesto que los glomérulos con los que conecta cada tipo de célula sensorial están topográficamente definidos, en el bulbo olfatorio se representaría una suerte de mapa sensorial organizado que serviría para la identificación y discriminación de los odoríferos por los centros superiores del cerebro en la formación de la experiencia olfatoria.

A partir del bulbo olfatorio la situación se torna más difusa, como era de esperar debido a que nos aproximamos cada vez más a los centros superiores del cerebro en los que el estímulo u odorífero genera la experiencia subjetiva o el pensamiento. Los axones de las células mitrales y empenachadas de los glomérulos del bulbo olfatorio constituyen el tracto olfatorio que proyecta a cinco áreas corticales: a) el núcleo olfatorio anterior, que conecta los bulbos olfatorios de ambos lados del cerebro a través de la comisura anterior; b) el tubérculo olfatorio, que conecta con el núcleo dorsomedial del tálamo, y éste con la corteza orbitofrontal; c) la corteza piriforme, que es la mayor área cortical de proyección del tracto olfatorio y conecta, también a su vez, con el tálamo dorsomedial, la corteza orbitofrontal y la corteza entorrinal; d) el núcleo cortical de la amígdala, que envía proyecciones hacia regiones hipotalámicas; y e) la corteza entorrinal, que conecta con el hipocampo.

Las proyecciones corticales del olfato constituyen el paleocórtex o corteza olfativa, que se caracteriza por ser filogenéticamente más antiguo que las regiones neocorticales donde proyectan los otros sistemas sensoriales. Además, y en contraste también con los demás sistemas sensoriales, estas proyecciones corticales primarias se alcanzan sin un relevo talámico previo. La corteza orbitofrontal constituye la corteza olfativa secundaria, se piensa que su actividad da lugar a la percepción olfativa consciente y, en contraste con las proyecciones a la corteza olfativa primaria, las proyecciones que la alcanzan sí han tenido relevo talámico en el núcleo dorsomedial. La parte del sistema que se dirige hacia estructuras límbicas, como la amígdala cortical o la corteza entorrinal, estaría dedicada a los aspectos afectivos de la percepción olfativa y, en última instancia, a

través de las conexiones hacia el hipocampo y regiones hipotalámicas, participaría en la formación de memorias y en conductas motivadas, como las reproductoras o la ingesta, y en procesos fisiológicos asociados a éstas.

La intervención de estas áreas subraya la importancia y necesidad de concebir la experiencia olfatoria en cuanto experiencia expandida, a saber, asociada, cuanto menos, a los circuitos y redes neuronales de la memoria, placer, comportamiento y emoción. Normalmente, a las resultantes de esta interacción y/o solapamiento entre circuitos se les conoce como funciones superiores del olfato (*high olfactory functions*) (Bastir et al., 2011).

Desde enfoques centrados en el estudio de lesiones o disfunciones (anosmia, hiperosmia, fantosmia, etc.) de las capacidades olfatorias (para una revisión: Doty y Kamath, 2014), en el impacto de la práctica y entrenamiento para aumentar la capacidad para discriminar olores (Royet et al, 2013) o en la relación entre olfato y atención (para una revisión de estos dos últimos ámbitos, Sela y Sobel, 2010), se han ido vertiendo resultados de importancia que complementan el conocimiento y, por qué no decirlo, también las lagunas, de la anatomía y topología de los sistemas olfatorios, de la integración en los circuitos neuronales de funciones cognitivas superiores y respuestas emocionales y comportamentales, así como de la magnífica habilidad de los humanos para el reconocimiento y discriminación de olores. Por ejemplo, ya en la década de los ochenta, se cifró en un 7% la diferencia en concentración entre dos odoríferos que los humanos pueden diferenciar (para una revisión, Sela y Sobel, 2010) y se sentaron las bases para la diferenciación por sexo en cuanto a la habilidad olfatoria, mostrando las mujeres, por norma general, una mayor habilidad olfatoria, habilidad que, según se comenzó a demostrar en los años ochenta, decrece con la edad, generalmente a partir de los 40 años. Los trabajos sobre las feromonas en aquella época en gran medida posibilitaron líneas recientes como el poder de los olores subliminales y, en general, el condicionamiento del comportamiento, la capacidad cognitiva, el estado de ánimo y los juicios de valor mediante olores (para una revisión, Sela y Sobel, 2010). Todas estas contribuciones han dado muchos frutos, aunque a día de hoy sigue siendo difuso el conocimiento de los mecanismos que subyacen en la interacción (por otro lado, distintiva) entre el olfato y la emoción. En

concreto, resulta muy sugestiva la conexión entre los estados ansioso-depresivos y el olfato: a día de hoy sabemos que los altos niveles de ansiedad pueden inducir a la identificación de un estímulo olfatorio que anteriormente se percibía como neutral en desagradable (Krusemark, 2013), así como que la disfunción del epitelio olfativo en ratas muestra correlación positiva con niveles exagerados de comportamiento ansioso (Yates, 2012).

En la actualidad son muchos los debates que siguen abiertos en torno al olfato (para una revisión del estado de la cuestión a principios del milenio, Firestein, 2001): por un lado, se intenta profundizar en lo que Axel y Buck comenzaron a plantear en los años 90, es decir, la comprensión de los receptores olfativos, topografía y *loci* del olfato, etc.; por otro, se intenta comprender la evolución, funcionamiento y niveles de integración, interacción y dependencia a nivel molecular, anatómico, psicobiológico y cultural. Son muchos los datos con los que contamos en los últimos años, habiéndose producido aportaciones de enorme trascendencia. A continuación dedicaremos unas líneas a matizar lo expuesto hasta el momento, a la vez que nos centraremos en un par de cuestiones atractivas, curiosas y potencialmente fructíferas para futuras investigaciones.

2. La investigación actual sobre el olfato en mamíferos: cifras y letras

2.1. ¿Qué creemos haber aprendido y qué queremos saber?

Aunque sujeta a muchos matices de diversa índole, sirve de buen ejemplo para comprender la dinámica de las investigaciones sobre el olfato la tabla sobre el volumen de publicaciones que aporta Doty (2015) en el prefacio a la monumental tercera edición del *Handbook of Olfaction and Gustation*. Sí nos parece apropiado resaltar que la investigación sobre el olfato se ha intensificado en la última década (Gross, 2015; para una lúcida y diáfana revisión en español: Morgado, 2012), muy posiblemente debido al impulso que supuso la concesión del premio Nobel a Axel y Buck en un, quizá, tardío año 2004 (Mullol i Miret, 2004). Son muchas las líneas en las que se trabaja en la actualidad y que están arrojando datos importantes para la comprensión del olfato.

Uno de los objetivos prioritarios consistiría en comprender en profundidad la existencia y funciones de los, así llamados, subsistemas (paralelos) del olfato. Existen varias propuestas elaboradas mediante diferentes técnicas de observación y medición (entre otros, Munger et al., 2010; Pérez-Gómez et al., 2015; en el caso concreto de los circuitos neuronales del bulbo olfatorio, Nagayama, Homma e Imamura, 2014; o en el de sus microcircuitos e interneuronas, Gilra y Bhalla, 2015), que, a buen seguro, no solo contribuirán a la localización y explicación de los múltiples subsistemas que parecen intervenir en el procesamiento de la información olfatoria, sino también a la identificación de las conexiones y redes neuronales que conforman los sistemas olfatorios como eslabones de un extenso engranaje que alcanza, al menos, centros superiores de la corteza y el sistema I. En esta misma línea están contribuyendo enormemente los estudios sobre lesiones olfatorias (para una revisión actual, Schofield, Moore y Gardner, 2014; Doty y Kamath, 2014) y los estudios sobre los circuitos de retroalimentación (*feedback*), siendo este último uno de los ámbitos más productivos en cuanto a la comprensión del olfato como experiencia expandida o fenómeno integral. Aunque tendrán que ser replicados en futuras investigaciones, las propuestas en torno al papel de las proyecciones de *feedback* hacia el bulbo olfatorio empiezan a arrojar luz sobre la función de la corteza piriforme como puerta de entrada en la corteza olfatoria y sobre la importancia del núcleo olfatorio anterior como área cortical multifuncional (Rothermel y Wachowiak, 2014). Uno de los datos que nos resulta más atractivo en este sentido es la revelada dependencia de estas proyecciones con respecto al estado de la mente (Keller, 2011), sobre todo en lo que concierne a la atención y en el hecho de que, en parte de forma similar a lo que ocurre en los otros sentidos, si no hay atención al estímulo olfatorio, no hay consciencia olfativa de él. La interrelación olfato-atención ha constituido durante largo tiempo un terreno resbaladizo, como perfectamente detallaron Sela y Sobel (2010).

A nivel molecular, encontramos numerosas contribuciones (para una revisión de la biología molecular del olfato, DeMaria y Ngai, 2010; para un enfoque más orientado hacia la neurobiología del olfato, Malnic, Gonzalez-Kristeller y Gutiyama, 2010) que tratan la característica regeneración de las

neuronas sensoriales olfativas con el fin de comprender la neurogénesis como mecanismo, en parte, diferenciador del olfato con respecto a otros sistemas sensoriales (para una revisión minuciosa, Yovanovich, 2012) y como directamente relacionado con un proceso extendido a nivel celular a medida que sucede el envejecimiento (para una minuciosa revisión, Brann y Firestein, 2014).

Otra de las fabulosas características del olfato ha sido planteada en no menos estudios gracias a la cada vez más clara comprensión de la evolución del sistema olfatorio en los vertebrados y mamíferos²: parece existir lo que algunos llaman *huella digital olfatoria* (Secundo et al., 2015), es decir, una suerte de unicidad olfatoria para cada individuo, según la cual cada individuo no solo expresa un grupo de genes de receptores olfatorios prácticamente único, sino que experimenta una percepción olfatoria también única. La intención sería reconstruir una especie de registro del genoma olfatorio según el patrón olfatorio exhibido por cada individuo. No hay dos narices funcionalmente iguales, podríamos decir, y esto posibilita la identificación unívoca del dueño de cada nariz según el patrón olfatorio que muestre. El análisis de esta huella digital olfatoria permitiría predecir características genéticas ligadas al olfato, así como, según apuntaremos a continuación, a ciertos mecanismos de regulación del sistema inmunológico. Si bien los métodos deben ser contrastados, la idea que sugieren no deja de ser coherente con otras propuestas aparecidas en diversos ámbitos (huella digital lingüística, usada en Lingüística forense, estudios de autoría, etc., aunque sujeta a grandes debates, o, también, el patrón emocional individual o modo de pensamiento individual del que se suele partir en Psicología clínica, entre otras). El principal problema que encontramos al respecto es que en el caso concreto de la investigación citada los investigadores se basan en una tarea de asociación de odoríferos con etiquetas lingüísticas, y, dada la compleja interrelación olfato-lenguaje y su más que posible dependencia de factores ecológico-culturales, parece razonable presuponer que el carácter individual identificado pudiera estar condicionado en parte por el propio patrón individual de interpretación

² Recientemente se ha publicado una sugestiva revisión de la evolución del sistema olfatorio basada en las contribuciones, dibujos e ideas de Ramón y Cajal al respecto (Figueres-Oñate, Gutiérrez y López-Mascaraque, 2014).

semántica, repertorio léxico y otros factores de tintes *algo sinestésicos*. Además de cifrar en 34 olores, 35 descriptores y unas 5 horas lo necesario para identificar el patrón olfatorio individual de cada persona, los autores encuentran datos que apoyan la idea de que podría establecerse y predecir cierta correlación entre la huella digital olfatoria, es decir, la percepción olfatoria y el sistema inmunológico (en concreto, al complejo mayor de histocompatibilidad, HLA), lo que, en caso de encontrar una contrastación positiva en posteriores estudios, podría suponer, según los propios autores, un gran avance en la detección temprana de ciertas disfunciones, entre las que se podría aventurar a situar la enfermedad de Alzheimer y el Párkinson, dada la importancia advertida en años recientes del deterioro olfatorio en ambas. Ahora bien, el hecho de que cada persona tenga un patrón olfatorio distinto y distintivo no debería generar demasiada sorpresa si pensamos que la experiencia olfatoria (y, por tanto, el hecho de decir el reconocimiento e identificación de olores) es una experiencia expandida, mucho más allá de los receptores olfatorios y de las neuronas sensoriales olfativas y, por tanto, sujeto a variaciones individuales (para una revisión de las variaciones genómicas y diversidad fenotípica en el olfato humano: Hasin-Brumshtein, Lancet y Olender, 2009). Huelga destacar en este mismo sentido que recientemente se ha postulado que el ser humano, lejos de los 10000 olores que, tradicionalmente, parecía capaz de reconocer y discriminar, podría tener la habilidad de discriminar al menos un trillón de estímulos olfatorios (Bushdid et al., 2014). Este dato se obtuvo mediante test psicofísicos de discriminación mixta de olores, combinando entre diez y treinta componentes de una colección de 128 moléculas odoríferas y, como tal, se espera que suponga el límite inferior de la capacidad humana de discriminación de olores. Sin embargo, la ausencia de literatura sobre el tema y las restricciones propias a este tipo de métodos sugieren que se tome con cautela un número que situaría la teórica capacidad humana para la discriminación de olores, según los propios autores, muy por encima de la que tiene para discernir colores o tonos³.

³ En este punto parece plausible plantear este hecho como consecuencia lógica de la gran carga genética dedicada al olfato, así como el enorme número de receptores olfatorios comparado con el número de células funcionalmente equivalentes en otros sentidos como la visión.

Tampoco hay consenso en cuanto al funcionamiento y funciones del sistema olfatorio accesorio o vomeronasal con respecto al sistema olfatorio principal, aunque se suele asumir su conexión con el control de respuestas y comportamientos sociales no mediados por centros corticales superiores. El estado actual de la cuestión en el olfato humano no deja de ser intrigante, puesto que de los numerosos candidatos a ser identificados como feromonas, que serían detectadas por el sistema olfatorio principal (en humanos el órgano vomeronasal sería vestigial), solo parece cumplir con suficientes requisitos la secreción de las glándulas areolares del pezón, que, producida por la madre durante la lactancia, parece estimular no solo a sus propios hijos, sino a todos los niños en edad de lactancia (para una revisión de la postura que aboga por la detección de feromonas en humanos a través del sistema olfatorio principal, Wyatt, 2015).

Igualmente interesantes son las investigaciones que se llevan a cabo desde enfoques centrados en el estudio de la evolución del sistema olfatorio y, en concreto, de las áreas implicadas en la percepción del estímulo oloroso como algo físico. Se realizan estudios comparativos entre especies (entre otros muchos, Boniface y Jameela, 2011) o de corte filogenético. Se presta especial atención al tamaño del bulbo olfatorio y a la correlación entre el volumen de diferentes áreas y estructuras implicadas en la percepción olfatoria. En estos ámbitos se ha avanzado considerablemente, desde aquellas primeras investigaciones en las que se postulaba el número de receptores olfatorios presentes en el ser humano, perros, etc., pasando por aquellas que hacen hincapié en los principios y circuitos altamente "conservados" a lo largo del proceso evolutivo (tanto en vertebrados, mamíferos como primates) (entre otros, Ache y Young, 2005), hasta llegar a las que defienden que el volumen del cerebro de los mamíferos pudo haberse incrementado durante la evolución para poder desarrollar un sentido del olfato (y del tacto) más preciso (Rowe, Macrini y Luo, 2011).

Estrechamente relacionado con lo anterior, vamos a detenernos en una de las preguntas que planteábamos en la Introducción: ¿influye el tamaño de mi nariz en mi olfato? La aparente ingenua cuestión remite a un debate bastante actual en torno a las correlaciones entre el volumen de las estructuras del olfato y del encéfalo y, en particular, a la correlación entre el

volumen del bulbo y epitelio olfativo y la capacidad para discriminar olores. Si bien, en general, parece que la correlación entre el volumen del bulbo olfatorio y el volumen del cerebro varían según las necesidades olfativas de cada especie a lo largo de la evolución, alcanzando un 1.95% de proporción en el perro frente al 0.03 en humanos y el 0.77 en cabras (Boniface y Jameela, 2011), las variaciones en el volumen del bulbo olfatorio (muy inestable entre diferentes especies) parecen depender no tanto de factores alométricos y genéticos (que sin duda tienen su impacto) como a factores relacionados con el nicho ecológico. Así, por ejemplo, en estudios con 58 especies de peces cartilagosos se ha demostrado una independencia alométrica del volumen del bulbo olfatorio con respecto al volumen total del cerebro, siendo mucho mayor el volumen del bulbo en aquellos con un marcado comportamiento migratorio o hábitat muy concreto (tiburones de las profundidades), lo que incide en la idea de que las variaciones en las diferencias de volumen de esta estructura y, consecuentemente, de las capacidades olfatorias serían más bien el resultado de adaptaciones funcionales que filogenéticas (Yopak, Lisney y Collin, 2015). Otros estudios con pájaros han mostrado resultados similares sobre la importancia de los factores alométricos, filogenéticos y ecológicos (Corfield et al., 2015).

Desde un punto de vista general (entre otros, Niimura y Nei, 2006), el volumen del bulbo y del epitelio olfativo no parecen depender del tamaño de la nariz, aunque este sí podría guardar proporción con el número de receptores olfativos. Convendría, en ese mismo sentido, profundizar en la correlación entre el tamaño de la nariz y el volumen de mucosa, determinando el grado de incidencia que esta pueda tener en la capacidad olfatoria, punto sobre el que han hecho hincapié diversas investigaciones basadas en lesiones o disfunciones olfatorias (Doty y Kamath, 2014). Parece que el bulbo olfatorio del *Homo sapiens*, por ejemplo, es un 12% mayor que el de los neandertales, al mismo tiempo que la nariz del hombre actual se ha ido haciendo cada vez más pequeña (Bastir et al., 2011), variaciones posiblemente explicables desde la comprensión del impacto de las presiones del nicho ecológico y el contexto⁴. Así, pues, la variabilidad del

⁴ No hemos abordado aquí, por limitaciones de espacio, el extraordinario campo que se abre si comparamos la proporción entre genes y pseudogenes dedicados al

tamaño de distintas estructuras del sistema olfatorio, también las variaciones por sexo y la dependencia de las capacidades olfatorias con respecto al envejecimiento y estilo de vida, son temas de actualidad que irán comprendiéndose mejor a medida que avance el conocimiento tanto de la biología molecular como de la psicobiología del olfato.

2.2. Formas de decir los olores: olfato y lenguaje

Concluiremos este breve recorrido a lo largo de algunas de las líneas de investigación actuales sobre el olfato con una de las cuestiones que, a buen seguro, opondrá mayor resistencia a ser descifrada en los próximos años. Nos referimos a la interrelación entre olfato y lenguaje y, más concretamente, entre la experiencia olfatoria y la expresión lingüística. La problemática de la inefabilidad de los olores en humanos ha sido recientemente revitalizada gracias al empuje de los enfoques de corte relativista sobre el modo en que el lenguaje deja entrever la forma en que pensamos. En lo que se refiere al olfato, es sabido que los humanos, a pesar de su espectacular precisión y destreza para el reconocimiento e identificación de olores, no son especialmente hábiles a la hora de codificarlos lingüísticamente (para una revisión actual en español, Barros García y Claro Izaguirre, 2015), ni siquiera los profesionales, como sería el caso de los catadores de vino (Croijmans y Majid, 2015, 2016). Si bien dijimos anteriormente que la práctica ayudaba a ampliar el potencial de discriminación de olores, todo parece apuntar a que la inefabilidad de los olores es una realidad incluso para los más entrenados.

Estudios antropológicos de décadas precedentes y contribuciones recientes desde la psicología experimental y los estudios interculturales han subrayado la existencia de lenguas y culturas que parecen no responder a los patrones occidentales de ausencia de léxico olfatorio y priorización de otros sentidos en cuanto a expresión lingüística y repertorio léxico. Si bien en prácticamente todas las culturas conocidas son los verbos referidos a la visión los que dominan entre los relacionados con experiencias sensoriales (San Roque et al., 2015), existen algunas que tienen una orientación claramente marcada hacia los fenómenos del olfato. Entre otras, el jahai,

olfato en diferentes especies y que directamente parece remitir a factores de índole funcional más que filogenética (Malnic, Gonzalez-Kristeller y Gutiyama, 2010).

maniq (Majid y Burenhult, 2014; Wnuk y Majid, 2014), el totonaco (Enríquez Andrade, 2004), el samoano y otras cuantas lenguas muestran un grado de lexicalización de la experiencia olfatoria especialmente alto, siendo significativo que estas culturas se orienten y sustenten de forma clara y constante en la percepción de olores. En estas lenguas se supera claramente la metonimia producto por productor tan extendida en la lexicalización del olfato en las culturas occidentales (Peirsman y Geeraerts, 2006).

La mayor parte del léxico olfatorio deriva de expresiones sinestésicas o metafóricas (Plumacher y Holz, 2007; De Valk et al., 2016), lo que, unido a la todavía precaria comprensión de la integración e interacción de los circuitos neuronales del olfato y los del lenguaje, supone un escollo importante a la hora de avanzar en este ámbito. No obstante, desde un punto de vista neurobiológico, se han lanzado algunas propuestas interesantes para tratar de identificar los sustratos neuronales del porqué de las asociaciones de los olores con la expresión lingüística (entre otros, Olofsson et al., 2014), también desde otros modelos, así llamados, neurosemióticos (Chernigovskaya y Arshavsky, 2007). En cualquier caso, creemos que los mayores avances se han producido precisamente desde enfoques fundamentalmente lingüísticos y, sobre todo, desde aquellos que se han centrado en el análisis de la expresión metafórica. La concepción del lenguaje como ventana con excelentes vistas al cerebro es una premisa que está dando grandes frutos en este caso particular. Así, por ejemplo, si bien las metáforas de la percepción han sido sólidamente documentadas en un gran número de lenguas (para una revisión, Antuñano, 2012; San Roque et al., 2015; Fernández Jaén, 2012), solo recientemente se ha prestado especial atención al dominio del olfato. A día de hoy se suelen recopilar como metáforas conceptuales del olfato sospechar es oler, sentir/adivinar es oler, investigar es oler, seguir la pista es oler, despreciar es oler, profetizar es oler, no enterarse es no oler (Antuñano, 2011), a las que Fernández Jaén (2012) añade recordar es oler, que nos parece especialmente atractiva dada la supuesta capacidad del olfato para remontarnos en el tiempo hacia memorias antiguas. En este punto diremos, brevemente y siguiendo a Morgado (2012), que el olfato probablemente no

tiene mayor capacidad para la evocación de memorias que otros sentidos, a pesar de lo que se suele creer. Es más, entendemos que su aparente mayor capacidad podría deberse a que la experiencia olfatoria parece definirse en términos de una suerte de sinestesia, por lo que cierto estímulo olfatorio podría simplemente ayudar a recuperar imágenes multisensoriales con las que el potencial evocativo fuese mayor que en las imágenes definidas de una forma *más unisensorial*.

Si recuperamos las hipótesis lingüísticas sobre la lexicalización del olfato, nos encontramos con que es frecuente proponer ejemplos en los que se contraponen los sentidos y matices de ver, oír y oler. A nuestro juicio, huelga resaltar que el significado pragmático es una variable especialmente dependiente del nicho ecológico, por lo que los diferentes matices responderían a una desviación con respecto a la construcción estándar o usual. De esta manera, *me olí que me ibas a dejar tirado* y *vi que me ibas a dejar tirado* tienen una marcada diferencia a nivel de significado, pero, en el caso específico con *tú*, quizá mayores diferencias en cuanto a restricciones, digamos, gramático-ecológicas o de uso; es decir, la probabilidad de ocurrencia de *oler* es mucho mayor en este escenario con *tú* que en el mismo escenario pero con otra persona distinta al *tú*: *me olí que me iba a dejar tirado* y *vi que me iba a dejar tirado*. Aquí la frecuencia de ocurrencia de *oler* y *ver* dependen casi exclusivamente del grado de conocimiento o percepción: cuanto más clara, mayor la probabilidad de codificar el sentido mediante el verbo *ver*⁵.

Resulta curiosa la expresión *tener algo en la punta de la nariz* (Lawless y Engen, 1977) para referirse a algo que es difícil recuperar del todo, es decir, lograr la expresión lingüística de una memoria. Creemos que refleja muy bien el problema de la inefabilidad de los olores que, si bien no parece ser una incapacidad universal, sí es lo bastante frecuente, distintiva y, en parte, contradictoria con la amplia habilidad para la discriminación de olores, como para seguir investigando aspectos que puedan revelar datos sobre la interrelación entre el olfato y el lenguaje.

⁵ Fernández Jaén (2012) realiza una cuidada recapitulación de los significados y usos del verbo oler en español, aunque no coincidamos con la premura con la que extrae algunas conclusiones: ente otras, la de que esencialmente activa conceptualizaciones en las que el perceptor no ejerce ningún control.

3. A modo de conclusión

El olfato es un tema especialmente productivo de cara a la comprensión de un vasto número de mecanismos y fenómenos psicobiológicos de enorme relevancia para avanzar en la comprensión del desarrollo, evolución y funcionamiento del cerebro, así como de la interconexión entre lo externo y lo interno. Al fin y al cabo, la realidad puede ser definida como las diferentes interpretaciones que derivan de la convivencia de lo que está dentro de los límites anatómicos del individuo y lo que está fuera, con sus fluctuaciones, vaivenes, caricias y exabruptos. Como suele ocurrir en Psicobiología, comprender el olfato es una forma de comprendernos a nosotros mismos, razón suficiente para dedicarle todos los esfuerzos y recursos posibles.

La investigación sobre el olfato, en general, se encuentra en un momento de esplendor. La concesión del Nobel en Fisiología o Medicina en 2004 a Richard Axel y Linda Buck supuso un espaldarazo, un reconocimiento oficial, para la reivindicación del olfato como objeto prioritario de investigación. La trascendencia para la comprensión general del funcionamiento y evolución del cerebro de ciertos descubrimientos sobre la biología molecular, arquitectura y funcionamiento de los componentes, elementos y áreas implicadas en la experiencia olfatoria, ha impulsado investigaciones de calidad que, a buen seguro, darán mayor número de frutos cuando, pasados algunos años, puedan ser replicadas en nuevas investigaciones. En cualquier caso, no nos cabe duda de que, en el arduo camino hacia la comprensión del cerebro y bajo esa espada de Damocles que supone el *hard problem* (a pesar de encomiables propuestas como la de Mori et al., 2013 o Keller, 2011, sobre la consciencia olfatoria), podemos afirmar que el estudio del olfato está ayudando a avanzar hacia esa escurridiza frontera donde la actividad cerebral relacionada con la percepción olfatoria se transforma en experiencia consciente. Si la década de los 90 derivó en una base sólida para la biología y química del olfato, en los últimos diez años estamos avanzando de la mano de la Psicobiología del olfato hacia modelos globales que se aproximan cada vez más a la comprensión de las causas y consecuencias de la evolución del sentido del olfato en los mamíferos, así como de su desarrollo, características y

funciones en relación y/o comparación con el resto de sistemas sensoriales y otras funciones cognitivas, comportamentales y emocionales (entre otros, Bestgen, Schulze y Kuchinke, 2015) o, dicho de otro modo, en relación con el marco general e integrador de cómo acontece en términos cognitivos y neuronales la interacción entre el ser y el mundo.

En este último sentido, confiamos en que los estudios de corte intercultural e interlingüísticos sigan aportando datos sobre cómo diferentes culturas y lenguas conceptualizan la experiencia olfatoria de manera distinta, sobre sus repertorios léxicos y metafóricos en torno al dominio del olfato y, en suma, datos que continúen incidiendo en la idea de cómo el lenguaje puede servir de puerta de acceso para la comprensión de ciertas particularidades y propiedades del olfato. Todo esto contribuirá a conseguir un mejor grado de profundización en cuestiones no solo relacionadas con el olfato, sino con la experiencia sensorial y, en suma, en la bella y ardua tarea de comprender cómo sucede la comunicación entre el individuo y el medio, cómo y en qué términos se desarrolla el diálogo entre el mundo interior y el mundo exterior, si acaso esta distinción es pertinente.

BIBLIOGRAFÍA

Ache, B. W. y Young, J. M. (2005). Olfaction: diverse species, conserved principles. *Neuron*, 48, pp. 417-430.

Axel, R. (2005). Biología molecular de la olfacción, *Temas IyC*, 39, Disponible en: <http://www.investigacionyciencia.es/revistas/temas/numero/39/biologia-molecular-de-la-olfaccin-6387>

Barros García, B. y Claro Izaguirre, F. (2015). Cada lengua en su olfato: ¿es realmente torpe el hombre nombrando olores?, *Ciencia Cognitiva*. Disponible en: <http://medina-psicologia.ugr.es/cienciacognitiva/?p=1037>

Bastir, M., Rosas, A., Gunz, P., Peña-Melian, A., Manzi, G., Harvati, K., Kruszynski, R., Stringer, C. y Hublin, J-J. (2011). Evolution of the base of the brain in highly encephalized human species. *Nature Communications*, 2:588. doi:10.1038/ncomms1593.

Bestgen, A.K, Schulze, P., y Kuchinke, L. (2015). Odor Emotional Quality Predicts Odor Identification. *Chem Senses*, 40, pp. 517-523.

Boniface, M. K. y Jameela, H. (2011). *Comparative Morphometry of the Olfactory Bulb, Tract and Stria in the Human, Dog and Goat. International Journal of Morphology*, 29(3), pp. 939-946. Disponible en: <http://www.scielo.cl/pdf/ijmorphol/v29n3/art47.pdf>

Brann, J.H. y Firestein, S.J. (2014). A lifetime of neurogenesis in the olfactory system. *Frontiers in Neuroscience*, 8, pp. 182. doi: 10.3389/fnins.2014.00182.

Buck, L., y Axel, R. (1991). A novel multigene family may encode odorant receptors: A molecular basis for odor recognition. *Cell*, 65, pp. 175–87.

Buck, L.B. y Bargmann, C.I. (2013). Smell and taste: The chemical senses. En Kandel, E.R., Schwartz, J.H., Jessell, T.M., Siegelbaum, S.A. y Hudspeth, A.J. (eds.). *Principles of neural science*, 5, New York: McGraw-Hill, pp. 712-735,

Bushdid, C., Magnasco, M.O., Vosshall, L.B., Keller, A. (2014). Humans can discriminate more than 1 trillion olfactory stimuli. *Science*, 343, pp. 1370–1372. doi: 10.1126/science.1249168.

Chernigovskaya, T. V., Arshavsky, V. V. (2007). Olfactory and visual processing and verbalization: Cross-cultural and neurosemiotic dimensions. En: Plumacher, M., Holz, P. (eds.), *Speaking of Colors and Odors*, Amsterdam-Philadelphia: John Benjamins, pp. 227-239.

Corfield, J. R., Price, K., Iwaniuk, A. N., Gutierrez-Ibañez, C., Birkhead, T., y Wylie, D. R. (2015). Diversity in olfactory bulb size in birds reflects allometry, ecology, and phylogeny. *Frontiers in Neuroanatomy*, 9 (102). <http://doi.org/10.3389/fnana.2015.00102>

Croijmans, I., y Majid, A. (2015). Odor naming is difficult, even for wine and coffee experts. En: Noelle, D. C., Dale, R, Warlaumont, A.S., Yoshimi, J., Matlock, T., Jennings, C.D., Maglio, P.P. (eds.), *Proceedings of the 37th Annual Meeting of the Cognitive Science Society (CogSci 2015)*. Austin :

Cognitive Science Society, pp. 483-488. Disponible en: <https://mindmodeling.org/cogsci2015/papers/0092/index.html>.

Croijmans, I., y Majid, A. (2016). Not all flavor expertise is equal: The language of wine and coffee experts. *PLoS One*, 11(6): e0155845. doi:10.1371/journal.pone.0155845.

DeMaria, S., Berke, A. P., Van Name, E., Heravian, A., Ferreira, T., y Ngai, J. (2013). Role of a Ubiquitously Expressed Receptor in the Vertebrate Olfactory System. *The Journal of Neuroscience*, 33(38), pp. 15235–15247. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2339-13.2013>.

De Valk, J. M., Wnuk, E., Huisman, J. L., & Majid, A. (2016). Odor–color associations differ with verbal descriptors for odors: A comparison of three linguistically diverse groups. *Psychonomic Bulletin & Review*, 1-9.

Doty, R. L., y Kamath, V. (2014). The influences of age on olfaction: a review. *Frontiers in Psychology*, 5(20). <http://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00020>

Doty, R.L. (ed.) (2015). *Handbook of Gustation and Olfaction* (3rd ed.). New York: Marcel Dekker.

Enríquez Andrade, H.M. (2004). La categorización de los olores en totonaco. *Dimensión Antropológica*, 30, pp. 103-126.

Fernández Jaén, J. (2012): *Semántica cognitiva diacrónica de los verbos de percepción física del español*. Tesis doctoral inédita, Alicante: Universidad de Alicante.

Figueres-Oñate, M., Gutiérrez, Y. and López-Mascaraque, L. (2014). Unraveling Cajal's view of the olfactory system. *Frontiers in Neuroanatomy*, 8(55). doi: 10.3389/fnana.2014.00055

Firestein, S. (2001) How the olfactory system makes sense of scents. *Nature*, 413, pp. 211–218.

Gilra, A, Bhalla, U.S. (2015) Bulbar microcircuit model predicts connectivity and roles of interneurons in odor coding. *PLoS One*. doi: **10**:e0098045

Gross, M. (2015). Our sense of smell at the crossroads, *Current Biology*, 25, 5, pp. R173–R176. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2015.02.029>.

Halpern, M. (1987). The organization and function of the vomeronasal system. *Annual review of neuroscience*, 10(1), pp. 325-362.

Hasin-Brumshtein, Y, Lancet, D, Olender, T. (2009). Human olfaction: from genomic variation to phenotypic diversity. *Trends Genet*, 25, pp. 178-184

Ibarretxe-Antuñao, I. (2011). Metáforas de la percepción: una aproximación desde la lingüística cognitiva. En: Santibáñez, C. y Osorio, J. (eds.), *Recorridos de la metáfora: mente, espacio y diálogo*. Concepción: EUDEC. Disponible en: <http://www.unizar.es/linguisticageneral/articulos/Ibarretxe-Chile-metáforas-09.pdf>

Keller, A. (2011). Attention and Olfactory Consciousness. *Frontiers in Psychology*, 2(380). doi: 10.3389/fpsyg.2011.00380

Krusemark, E.A., Novak, L., Gitelman, D., y Li, W. (2013). When the sense of smell meets emotion: Anxiety-state--dependent olfactory processing and neural circuitry adaptation. *Journal of Neuroscience*, 33, pp. 15324-15332.

Lawless, H. y Engen, T. (1977). Associations to odors: interference, mnemonics, and verbal labeling. *J. Exp. Psychol. Hum. Learn.*, 3, pp. 52–59.

Majid, A., y Burenhult, N. (2014). Odors are expressible in language, as long as you speak the right language. *Cognition*, 130(2), pp. 266-270.

Malnic, B., Hirono, J., Sato, T., y Buck, L. B. (1999). Combinatorial receptor codes for odors. *Cell*, 96(5), pp. 713-723.

Malnic, B., Godfrey, P.A., y Buck, L.B. (2004). The human olfactory receptor gene family. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 101, pp. 2584-2589.

Malnic, B., Gonzalez-Kristeller, D.C., y Luciana, M. (2010). Odorant receptors. In: Gutiyama Menini, Anna y National Library of Medicine (2010). *The neurobiology of olfaction*. Boca Raton (FL): CRC Press. Disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK55985/>

Mombaerts, P., Wang, F., Dulac, C., Chao, S. K., Nemes, A., Mendelsohn, M., y Axel, R. (1996). Visualizing an olfactory sensory map. *Cell*, 87(4), pp. 675-686.

Morgado, I. (2012). *Cómo percibimos el mundo: una exploración de la mente y los sentidos*. Barcelona: Ariel.

Mori K., Nagao, H., Yoshihara, Y. (1999). The olfactory bulb: coding and processing of odor molecule information. *Science*, 286, pp. 711–715.

Mori, K., Manabe, H., Narikiyo, K. y Onisawa, N. (2013). Olfactory consciousness and gamma oscillation couplings across the olfactory bulb, olfactory cortex, and orbitofrontal cortex. *Frontiers in Psychology*, 4 (743). doi: 10.3389/fpsyg.2013.00743

Mullol i Miret, J. (2004). El olfato y sus receptores. La historia de un Nobel. *Acta otorrinolaringológica española*, 55, 10, pp. 452-456.

Munger, S.D., Leinders-Zufall, T. and Zufall, F. (2009) Subsystem organization in mammalian olfaction. *Ann Rev Physiol*. 71, pp. 115-140.

Munger, S.D., Leinders-Zufall, T., McDougall, L. Cockerham, R.E., Schmid, A., Wandernoth, P., Wennemuth, G., Biel, M., Zufall, F., Kelliher, K.R. (2010). An olfactory subsystem that detects carbon disulfide and mediates food-related social learning. *Curr Biol.*, 20, pp. 1438-1444.

Nagayama, S., Homma, R. y Imamura, F. (2014). Neuronal organization of olfactory bulb circuits. *Frontiers in Neural Circuits*, 8(98). doi: 10.3389/fncir.2014.00098.

Niimura, Y., y Nei, M. (2006). Evolutionary dynamics of olfactory and other chemosensory receptor genes in vertebrates. *Journal of Human Genetics*, 51(6), pp. 505–517. <http://doi.org/10.1007/s10038-006-0391-8>

Olofsson, J. K., Hurley, R. S., Bowman, N.E., et al. (2014) A designated odor-language integration system in the human brain. *Journal of Neuroscience*, 34, pp. 14864-14873. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2247-14.2014

Peirsman, Y. y Geeraerts, D. (2006). Metonymy as a Prototypical category. *Cognitive Linguistics*, 17(3), pp. 269-316.

Pérez-Gómez, A., Bleymehl, K., Stein, B, Pyrski, M., Birnbaumer, L., Munger, S.D., Leinders-Zufall, T., Zufall, F., Chamero, P. (2015). Innate predator odor aversion driven by parallel olfactory subsystems that converge in the ventromedial hypothalamus. *Current Biology*, 25(10), pp. 1340-1346. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2015.03.026>

Plumacher, M. y P. Holz (Eds) (2007). *Speaking of Colors and Odors*. Amsterdam: John Benjamins.

Rothermel, M. y Wachowiak, M. (2014). Functional imaging of cortical feedback projections to the olfactory bulb. *Front. Neural Circuits*, 8(73). doi: 10.3389/fncir.2014.00073

Rowe, T. B., Macrini, T. E., y Z.-X. Luo. 2011. Fossil evidence on origin of the mammalian brain. *Science*, 332, pp. 955-957. doi: 10.1126/science.1203117.

Royet, J.-P., Plailly, J., Saive, A.-L., Veyrac, A., y Delon-Martin, C. (2013). The impact of expertise in olfaction. *Frontiers in Psychology*, 4(928). <http://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00928>

San Roque, L., Kendrick, K. H., Norcliffe, E., Brown, P., Defina, R., Dingemanse, M., Dirksmeyer, T., Enfield, N. J., Floyd, S., Hammond, J., Rossi, G., Tufvesson, S., Van Putten, S., y Majid, A. (2015). Vision verbs dominate in conversation across cultures, but the ranking of non-visual verbs varies. *Cognitive Linguistics*. doi: 10.1515/cog-2014-0089

Schofield, P. W., Moore, T. M., y Gardner, A. (2014). Traumatic Brain Injury and Olfaction: A Systematic Review. *Frontiers in Neurology*, 5(5). <http://doi.org/10.3389/fneur.2014.00005>

Secundo, L., Snitz, K., Weissler, K. et al. (2015). Individual olfactory perception reveals meaningful nonolfactory genetic information. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(28), pp. 8750-8755. doi: 10.1073/pnas.1424826112

Sela, L. y Sobel, N. (2010). Human olfaction: a constant state of change-blindness. *Experimental Brain Research*, 205(1), pp. 13-29.

Smith, T. D., Laitman, J. T., y Bhatnagar, K. P. (2014). The shrinking anthropoid nose, the human vomeronasal organ, and the language of anatomical reduction. *The Anatomical Record*, 297(11), pp. 2196-2204.

Wnuk, E., y Majid, A. (2014). Revisiting the limits of language: The odor lexicon of Maniq. *Cognition*, 131(1), pp. 125-138.

Wyatt TD (2015). The search for human pheromones: the lost decades and the necessity of returning to first principles. *Proc. R. Soc. B.* <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.2994>

Yates, D. (2012). Sensory systems: The smell of anxiety. *Nature Reviews Neuroscience* 13(448). doi:10.1038/nrn3278.

Yopak, K.E., Lisney, T.J., Collin, S.P. (2015). Not all sharks are "swimming noses": variation in olfactory bulb size in cartilaginous fishes. *Brain, Structure and Function*, 220, pp. 1127-1143.

Yovanovich, C.A.M. (2012). *Potencial neurogénico del epitelio olfatorio en un modelo de degeneración neuronal masiva: Dinámica celular, factores tróficos y adquisición de funcionalidad*. Tesis doctoral. Buenos Aires: Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_5173_Yovanovich.pdf