Òrgan de Jacobson

Autor:
Data de publicació: 13-06-2016

.

L'òrgan vomeronasal (OVN), o òrgan de Jacobson és un auxiliar olfactiu òrgan sensorial que es troba en molts animals vertebrats . Va ser descobert per Frederik Ruysch (c. 1638-1731) i més tard per Ludwig Jacobson el 1813. [1]

Durant el desenvolupament embrionari, es forma del nas (olfacte) placoda , en la vora anterior de la placa neural (nervi cranial zero). Es tracta d'un quimiorreceptorés òrgan que està completament separat de la cavitat nasal part del temps, sent tancat en una càpsula separada òssies o cartilaginoses que s'obre a la base de la cavitat nasal. És una forma de mitja lluna tubular i es van dividir en dues parelles, separades per l'envà nasal. És la primera transformació del sistema olfactiu accessori , després que els estímuls químics anar al bulb olfactiu accessori , i després als objectius de la amígdala i el nucli del llit de l'estria terminal , que en el projecte de convertir als hipotàlem .

L'òrgan vomeronasal és útil sobretot per a detectar les feromones , els missatgers químics que transmeten informació entre els individus de la mateixa espècie. Igual que amb altres sistemes olfactius, missatges químics són detectats per la seva unió a G receptors acoblats a proteïnes . Les neurones dels receptors de VNO expressa de tres famílies, anomenat V1R [2], V2R [3][4][5], i l'FPR.[6][7] Els receptors són diferents els uns dels altres i de la gran família de receptors en el sistema olfactiu principal. [8] L'evidència mostra que el VNO respon als senyals no volàtil, que estimulen les neurones receptores.

La seva presència en molts animals, ha estat àmpliament estudiada i la importància que el sistema vomeronasal per al paper de la reproducció i el comportament social (a través de la influència en l'hipotàlem anterior) s'ha demostrat en molts estudis. La seva presència i funcionalitat en els éssers humans va ser controversial, encara que la majoria dels estudis coincideixen en l'òrgan involuciona durant el desenvolupament fetal. Molts dels gens essencials per a la funció de VNO a animals (com TRPC2[9]) no són funcionals en els éssers humans.[10] La comunicació química sembla ocórrer entre éssers humans, però això no significa òrgan vomeronasal humà és funcional. [11]

Contingut

1 Estructura
2 Funció
3 epiteli sensorial i receptors
4 En animals
5 Estudis de comportament

5.1 En els éssers humans

6 Referències

Estructura

L'òrgan de Jacobson és a la base de la cavitat nasal. Es divideix en dos, es divideix pel septe nasal, amb dues parts de forma allargada en forma de mitja lluna. Es troba envoltat en una càpsula òssia o cartilaginosa que s'obre a la base de la cavitat nasal. Les neurones receptores de l'òrgan vomeronasal tenen axons que viatgen des del l'òrgan al bulb olfactori accessori o, com també es coneix, el bulb vomeronasal. Aquests receptors sensorials es localitzen en la superfície medial còncava del lumen. La superfície lateral, convexa de la llum està coberta de cèl·lules no sensorials ciliades, on també hi ha les cèl·lules basals. En la part dorsal i ventral del lumen són les glàndules vomeronasal, que s'omplen la llum vomeronasal de líquid. Adossats al costat del lumen són vasos sanguinis que es dilaten o contrauen per bombar el lumen.

Funció

En els mamífers, les neurones sensorials de l'òrgan vomeronasal detecten els senyals químics volàtils, el que requereix contacte físic directe amb la font de l'olor. Cal destacar que alguns aromes actuen com a senyals de comunicació química (feromones) d'altres individus de la mateixa espècie. A diferència del bulb olfactiu principal, que envia senyals neuronals de l'escorça olfactiva, l'òrgan vomeronasal envia senyals neuronals del bulb olfactiu accessori i després a la amígdala i en última instància, l'hipotàlem. Atès que l'hipotàlem és un important centre neuroendocrí (que afecten els aspectes de la fisiologia de la reproducció i el comportament, així com altres funcions com la temperatura corporal), això pot explicar com les olors influeixen en el comportament agressiu i l'aparellament. Per exemple, en molts vertebrats, els senyals nerviosos del cervell passen la informació sensorial al hipotàlem sobre els canvis estacionals i la disponibilitat d'una parella. Al seu torn, l'hipotàlem regula l'alliberament de les hormones reproductives necessàries per a la reproducció. [12] Cal assenyalar que algunes feromones són detectades pel principal sistema olfactiu . [13]

epiteli sensorial i receptors

El VNO és una forma de mitja lluna tubular i es van dividir en dues parelles, separades pel septe nasal . La mitja lluna llum s'alinea amb els receptors de les neurones a la part còncava medial i està ple de líquid de les glàndules de VN. Hi ha neurones VN estan aïllades de la cavitat nasal i per tant aïllat del corrent d'aire que passa durant la respiració normal. Això significa que un estímul requereix l'activació de la bomba vascular, que és lateral a la llum. La zona medial, còncava de la llum s'alinea amb un epiteli pseudoestratificat que té tres tipus principals de cèl·lules: les cèl·lules receptores, cèl·lules de sustentació i cèl·lules basals. Les cèl·lules de suport es troben a la membrana superficial, mentre que les cèl·lules basals es troben a la membrana basal, a prop de la no sensorials de l'epiteli. Les cèl·lules sensorials vomeronasal es formen en el olfacte placoda juntament amb altres neurones sensorials de l'olfacte. Es troben en un epiteli sensorial i se separen de l'epiteli olfactori, folra una cavitat allargada (lumen) dins de la càpsula òssia que tanca l'òrgan. Un conducte prim, que s'obre a la base de la cavitat nasal en l'interior de la fossa nasal, és l'única via d'accés per als productes químics estimulants.[14] Les neurones sensorials vomeronasal comunicar-se amb l'hipotàlem per canviar la funció neuroendocrina. Aquests receptors sensorials són G-receptors acoblats a proteïnes , i es refereixen sovint com feromones receptors ja que els receptors vomeronasal s'han relacionat amb la detecció de les feromones. Les neurones receptores tenen apical microvellositats els axons s'uneixen per formar els nervis que van de VN dels parells de bulbs olfactoris de la bulb olfactori principal , entrant a la cara dorsal posterior a través de la AOB. Hi ha hagut tres diferents G-receptors acoblats a proteïnes identificades en el OVN, cada un troba en les diferents regions. Aquests són V1Rs i V2Rs i FPRs. V1Rs, V2Rs i FPRs receptors 7M transmembrana que no estan estretament relacionats amb els receptors odorífers s'expressa en el neuroepiteli olfactori principal. [15]

Receptors V1, V1Rs, estan lligats a la proteïna G, G?i2 . Estan ubicats al compartiment apical del VNO i un NH2 terminal relativament curts i tenen una seqüència de la diversitat en els seus grans dominis transmembrana . Receptors V2, V2Rs, estan lligats a la proteïna G, G?o . Aquests tenen molt extracelular NH2 terminals que es creu que el domini d'unió de les molècules de feromones, i es troben en el compartiment basal del VNO. V2R gens es poden agrupar en quatre famílies diferents, anomenades A - D. Família V2Rs C són molt diferents de les altres famílies i que s'expressen en les neurones més basal del VNO.

Les neurones sensorials de l'òrgan vomeronasal actuen sobre una via de senyalització diferent a la de les neurones sensorials del sistema olfactiu principal. L'activació dels receptors estimlates fosfolipasa C que al seu torn s'obre el canal de ions TRPC2 [17] [18] . Després de la estimulació activat per les feromones, IP3 la producció s'ha demostrat que augmenta en les membranes de VNO en molts animals, mentre que la adenilat ciclasa i monofosfat d'adenosina cíclic (AMPc), els principals molècules de senyalització de transducció del sistema olfactori principal, romanen inalterats. Aquesta tendència s'ha demostrat en molts animals, com el hàmster , el porc , la rata i la serp de lliga després de la introducció de les secrecions vaginals o seminals en el medi ambient.

V1Rs i V2Rs se suggereixen per ser activats per lligands diferents o feromones. L'evidència que les proteïnes Gi i Go s'activen a l'estimulació a través de feromones diferents admet.

Proteïnes Gi s'activen a l'estimulació amb olors lipofíliques .Proteïnes Go d'altra banda és activada per proteïnes no volàtil, com els principals proteïnes de l'orina dels ratolins. [16][17]
Moltes neurones vomeronasals són activades per substàncies químiques en l'orina. Alguns dels compostos actius són esteroides sulfatats.[18] La detecció dels tipus i quantitats dels diferents esteroides sulfatats transmet informació sobre l'estat fisiològic de l'animal que ha orinat, i per tant, pot servir com una senyal honest.

Estudis recents han demostrat una nova família de receptors del pèptid formil , com les proteïnes en les membranes OVN dels ratolins, la qual cosa apunta a una relació filogenètica propera dels mecanismes de senyalització que s'utilitza en l'olfacte i la quimiotaxi. [19]

En animals
El sistema vomeronasal funcional es troba en molts animals, incloent totes les serps i llangardaixos, a més de molts mamífers, com ratolins, rates , elefants , vaques , gossos , gats , cabres i porcs. Les serps usen aquest òrgan per detectar preses, traient la llengua per recollir les olors i el tacte a la inauguració de l'òrgan, quan la llengua es retreu. L'òrgan està ben desenvolupat en estrepsirins, primats com els lèmurs i loris, [20]desenvolupat en diversos graus en els micos del Nou Món , i subdesenvolupats en micos del Vell Món i els micos . [21]

Alguns mamífers, especialment els felins i els ungulats, utilitzeu un moviment facial característic anomenat resposta de flehmen directa a la inhalació de compostos d'aquest òrgan. L'animal aixeca el cap després de trobar l'olor, arrufa el nas en aixecar els llavis, i deixa de respirar momentàniament. El comportament del reflex de Flehmen s'associa amb l'especialització anatòmica, i els animals que el comportament flehmen present han papil incisiva i els conductes que connecten la cavitat oral per al l'òrgan de Jacobson, que es troben darrere de les dents. No obstant això, els cavalls són l'excepció, que presentin resposta flehmen, però no tenen una comunicació entre el incisiu conducte nasal i la cavitat oral. Sovint es poden observar gats domèstics fent aquest gest quan examinen una olor que els interessa.

Estudis de comportament
Kudjakova et al. realitzaren estudis exploratoris sobre el comportament de les rates de raça pura a les que havia extirpat l'òrgan de Jacobson. [22]L'estudi va mostrar que la conducta exploratòria de les rates amb l'òrgan de Jacobson extirpat fou significativament diferent entre els dos grups de rates experimentals. Aquests resultats suggeriren que la remoció del VNO eliminat les rates experimentals a partir de la informació social important. Això es veu en la reducció de l'activitat exploratòria en l'animal experimental i el menor nombre d'espècies específiques de les reaccions.

Un altre estudi realitzat per Beauchamp et al. investigà el paper de l'òrgan de Jacobson en el comportament dels porcs mascle de Índies social.[23] La meitat del porc sistemes d'Índies vomeronasal es van retirar, mentre que l'altra meitat es van sotmetre a cirurgies falses amb els seus sistemes vomeronasal intacte. Les troballes suggereixen que l'òrgan de Jacobson en el porc domèstic d'Índies és necessari per al manteniment de la capacitat de resposta normal a les olors del sexe. No obstant això, "si no, d'altres sistemes sensorials són capaços de mantenir un comportament sexual normal, en condicions de laboratori."

Aquests estudis demostren la importància del comportament del sistema vomeronasal en les xarxes dels animals socials i les activitats quotidianes. La importància del sistema vomeronasal al paper de les xarxes socials i la reproducció s'ha demostrat en molts estudis.

En els éssers humans
s'han realitzat Molts estudis per determinar si hi ha una presència real de VNO en els éssers humans adults. Trotier et al. .[24] estimen que al voltant del 92% dels subjectes que no tenien la cirurgia septal tingut almenys un VNO intacte. Kjaer i Fisher Hansen , d'altra banda, ,[25] ,[25] declaren que l'estructura de VNO desaparegut durant el desenvolupament fetal com ho fa per alguns primats. [26] No obstant això, Smith i Bhatnagar (2000) [27] afirmaren que Kjaer i Fisher Hansen , simplement es va perdre l'estructura de fetus grans. Va guanyar (2000) van trobar evidència d'una VNO en 13 dels seus 22 cadàvers (59,1%) i en 22 dels seus 78 pacients vius (28,2%).[28] Tenint en compte aquestes troballes, alguns científics han argumentat que hi ha un VNO en adults els éssers humans. .[29][30] Tanmateix, la majoria dels investigadors han tractat d'identificar la inauguració de l'òrgan vomeronasal en els éssers

humans, en lloc d'identificar l'estructura tubular epitelial si mateix. [31]Així, s'ha argumentat que aquests estudis, l'ús de l'observació macroscòpica mètodes, de vegades han perdut o mal identificat l'òrgan vomeronasal [21].

Entre els estudis que utilitzen mètodes de microanatómicas, no hi ha evidència informar que els éssers humans tenen actives les neurones sensorials com els sistemes de treball vomeronasal d'altres animals. [32]A més, no hi ha evidència fins a la data que suggereix la presència dels nervis i axó connexions entre les cèl·lules sensorials dels receptors existents que puguin ser al OVN humà adult i el cervell.[33] De la mateixa manera, no hi ha proves d'un bulb olfactori accessori en els éssers humans adults, ,[34] i els gens clau involucrats en la funció de VNO a altres mamífers tenen pseudogeneized d'éssers humans. Per tant, mentre que la presència d'una estructura en els éssers humans adults és motiu de debat, una revisió de la literatura científica per Tristram Wyatt conclou, "la majoria al camp ... són escèptics sobre la possibilitat d'un OVN funcional en els éssers humans adults en les proves actuals. " [35]

Referències

Jacobson, L. (1813). Anatomisk Beskrivelse over et nyt Organ i Huusdyrenes Næse. Veterinær=Selskapets Skrifter [in Danish] 2,209–246.

Dulac C, Axel R. A novel family of genes encoding putative pheromone receptors in mammals. Cell. 1995 Oct 20;83(2):195-206.

Herrada G, Dulac C. A novel family of putative pheromone receptors in mammals with a topographically organized and sexually dimorphic distribution. Cell. 1997 Aug 22;90(4):763-73.

Matsunami H, Buck LB. A multigene family encoding a diverse array of putative pheromone receptors in mammals. Cell. 1997 Aug 22;90(4):775-84.

A new multigene family of putative pheromone receptors. Ryba NJ, Tirindelli R. Neuron. 1997 Aug;19(2):371-9.

Rivière S, Challet L, Fluegge D, Spehr M, Rodriguez I. Formyl peptide receptor-like proteins are a novel family of vomeronasal chemosensors. Nature. 2009 May 28;459(7246):574-7.

Liberles SD, Horowitz LF, Kuang D, Contos JJ, Wilson KL, Siltberg-Liberles J, Liberles DA, Buck LB. Formyl peptide receptors are candidate chemosensory receptors in the vomeronasal organ. Proc Natl Acad Sci U S A. 2009 Jun 16;106(24):9842-7.

Hagino-Yamagishi K. Diverse systems for pheromone perception: multiple receptor families in two olfactory systems. Zoological Science. 2008 Dec;25(12):1179-89. PMID 19267644

Stowers L, Holy TE, Meister M, Dulac C, Koentges G. Loss of sex discrimination and male-male aggression in mice deficient for TRP2. Science. 2002 295(5559):1493-500.

Liman ER. Use it or lose it: molecular evolution of sensory signaling in primates. Pflugers Arch. 2006;453(2):125-31.

Meredith, Michael "Human Vomeronasal Organ Function: A Critical Review of Best and Worst Cases", Review[Revisió], 2001

Kimball, J.W. Pheromones. Kimball's Biology Pages. Sep 2008

Keller M, Baum MJ, Brock O, Brennan PA, Bakker J. The main and the accessory olfactory systems interact in the control of mate recognition and sexual behavior. Behavioural Brain Research. 2009 Jun 25;200(2):268-76. PubMed

[enllaç sense format] http://www.neuro.fsu.edu/~mmered/vomer/

Tirindelli R, Dibattista M, Pifferi S, Menini A. From pheromones to behavior. Physiology Reviews. 2009 Jul;89(3):921-56. PMID 19584317

«Aggression protein found in mice». BBC News, 5 December 2007. [Consulta: 26 setembre 2009].

Chamero P, Marton TF, Logan DW, et al. «Identification of protein pheromones that promote aggressive behaviour». Nature, vol. 450, 7171, December 2007, pàg. 899–902. DOI: 10.1038/nature05997. PMID: 18064011.

Nodari F, Hsu FF, Fu X, Holekamp TF, Kao LF, Turk J, Holy TE. Sulfated steroids as natural ligands of mouse pheromone-sensing neurons. J Neurosci. 2008 Jun 18;28(25):6407-18.

Rivière S, Challet L, Fluegge D, Spehr M, Rodriguez I. «Formyl peptide receptor-like proteins are a novel family of vomeronasal chemosensors.». Nature, vol. 459, 7246, 2009, pàg. 1–4. DOI: 10.1038/nature08029. PMID: 19387439.

Tattersall, I. «Chapter 1: Origin of the Malagasy Strepsirhine Primates». A: Gould, L.. Lemurs: Ecology and Adaptation. Springer, 2006, p. 3–18. ISBN 978-0387-34585-7.

Ankel-Simons, F. «Chapter 9: Sense Organs and Viscera». A: Primate Anatomy. 3rd. Academic Press, 2007, p. 392–514. ISBN 0-12-372576-3.
Kudjakova TI, Sarycheva NY, Kamensky AA. Characteristics of Exploratory Behavior and the Level of Uneasiness of White Nonpurebred Rats after Extirpation of the Vomeronasal Organ (VNO). Doklady Biological Sciences. 2007 July; 208-211.[1]
Beauchamp GK, Martin IG, Wysocki CJ, Wellington JL. «Chemoinvestigatory and sexual behavior of male guinea pigs following vomeronasal organ removal». Physiol. Behav., vol. 29, 2, 1982, pàg. 329–36. DOI: 10.1016/0031-9384(82)90022-1. PMID: 7146138.
Trotier D et al.. «The vomeronasal cavity in adult humans.». Chemical Senses, vol. 25, 4, 2000, pàg. 369–80. DOI: 10.1093/chemse/25.4.369. PMID: 10944499.
Kjaer I, Fischer Hansen B. «The human vomeronasal organ: prenatal developmental stages and distribution of luteinizing hormone-releasing hormone.». Eur J Oral Sci., vol. 104, 1, 1996, pàg. 34–40. DOI: 10.1111/j.1600-0722.1996.tb00043.x. PMID: 8653495.
Smith TD, Siegel MI, Bhatnagar KP. «Reappraisal of the vomeronasal system of catarrhine primates: ontogeny, morphology, functionality, and persisting questions». The Anatomical Record, vol. 265, 4, August 2001, pàg. 176–92. DOI: 10.1002/ar.1152. PMID: 11519019.
Smith TD, Bhatnagar KP. «The human vomeronasal organ. Part II: prenatal development». Journal of Anatomy, vol. 197 Pt 3, October 2000, pàg. 421–36. DOI: 10.1046/j.1469-7580.2000.19730421.x. PMC: 1468143. PMID: 11117628.
Won Johnny. The Vomeronasal Organ: An objective anatomic analysis of its prevalence. Ear, Nose & Throat Journal. 2000 Aug. [2]
Johnson A, Josephson R, Hawke M. «Clinical and histological evidence for the presence of the vomeronasal (Jacobson's) organ in adult humans». The Journal of Otolaryngology, vol. 14, 2, April 1985, pàg. 71–9. PMID: 4068105.
Foltán R, Sedý J. «Behavioral changes of patients after orthognathic surgery develop on the basis of the loss of vomeronasal organ: a hypothesis». Head & Face Medicine, vol. 5, 2009, pàg. 5. DOI: 10.1186/1746-160X-5-5. PMC: 2653472. PMID: 19161592.
Bhatnagar KP, Smith TD. «The human vomeronasal organ. III. Postnatal development from infancy to the ninth decade.». Journal of Anatomy, vol. 199, Pt 3, 2001, pàg. 289–302. DOI: 10.1046/j.1469-7580.2001.19930289.x. PMC: 1468331. PMID: 11554506.
Witt M, Hummel T. «Vomeronasal versus olfactory epithelium: is there a cellular basis for human vomeronasal perception?». International Review of Cytology, vol. 248, 2006, pàg. 209–59. DOI: 10.1016/S0074-7696(06)48004-9. PMID: 16487792.
Wysocki CJ, Preti G. «Facts, fallacies, fears, and frustrations with human pheromones». The Anatomical Record. Part a, Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology, vol. 281, 1, November 2004, pàg. 1201–11. DOI: 10.1002/ar.a.20125. PMID: 15470677.
Bhatnagar KP, Kennedy RC, Baron G, Greenberg RA.. «Number of mitral cells and the bulb volume in the aging human olfactory bulb: a quantitative morphological study.». Anatomical Record, vol. 218, 1, 1987, pàg. 73–87. DOI: 10.1002/ar.1092180112. PMID: 3605663.

Wyatt, Tristram D. (2003). Pheromones and Animal Behaviour: Communication by Smell and Taste. Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0-521-48526-6. p295

Bibliografia

Døving KB, Trotier D. «Structure and function of the vomeronasal organ». The Journal of Experimental Biology, vol. 201, Pt 21, November 1998, pàg. 2913–25. PMID: 9866877.
Silvotti L, Moiani A, Gatti R, Tirindelli R. «Combinatorial co-expression of pheromone receptors, V2Rs». Journal of Neurochemistry, vol. 103, 5, December 2007, pàg. 1753–63. DOI: 10.1111/j.1471-4159.2007.04877.x. PMID: 17854397.
Keverne EB. «The vomeronasal organ». Science, vol. 286, 5440, October 1999, pàg. 716–20. DOI: 10.1126/science.286.5440.716. PMID: 10531049.
Meredith M. «Human vomeronasal organ function: a critical review of best and worst cases». Chemical Senses, vol. 26, 4, May 2001, pàg. 433–45. DOI: 10.1093/chemse/26.4.433. PMID: 11369678.
Evans CS. «Accessory chemosignaling mechanisms in primates». American Journal of Primatology, vol. 68, 6, June 2006, pàg. 525–44. DOI: 10.1002/ajp.20250. PMID: 16715503.
Wekesa KS, Anholt RR. «Pheromone regulated production of inositol-(1, 4, 5)-trisphosphate in the mammalian vomeronasal organ». Endocrinology, vol. 138, 8, August 1997, pàg. 3497–504. DOI: 10.1210/en.138.8.3497. PMID: 9231804.
Monti-Bloch L, Jennings-White C, Berliner DL. «The human vomeronasal system. A review». Annals of the New York Academy of Sciences, vol. 855, November 1998, pàg. 373–89. DOI: 10.1111/j.1749-6632.1998.tb10595.x. PMID: 9929629.