



**UNIVERSIDAD DE JAÉN**  
*Facultad de Humanidades y Ciencias de la Educación*

## Trabajo Fin de Grado

# **PROCESAMIENTO NO CONSCIENTE DE HORMONAS SEXUALES COMO UNA PUERTA DE ACCESO AL ESTUDIO DE LA CONCIENCIA**

**Alumno: Ana María Quesada Vázquez**

Tutor: José María Colmenero Jiménez  
Dpto: Departamento de Psicología

**Julio, 2016**



## **ABSTRACT**

This end degree work proposes a brief review of the literature related to unconscious processing of chemosensory information of human pheromones and its implications for the development of various social behaviors.

To do this, firstly it is defined conscious and unconscious processes, followed by the role of the chemosensory communication, in particular human pheromones, which is crucial in various social behaviors that form the basis for survival and reproduction. Finally, we can find a brief review of brain areas involved in processing unconscious body odor compared with common odors processing.

## **RESUMEN**

En este trabajo de fin de grado se presenta una breve revisión de la literatura relacionada con el procesamiento no consciente de la información quimiosensorial de las feromonas humanas y sus implicaciones en el desarrollo de diversos comportamientos sociales.

Para ello, en primer lugar se definen los procesos consciente e inconsciente, seguido del papel que tiene la comunicación quimiosensorial, y en concreto las feromonas humanas, que es crucial en diversos comportamientos sociales que forman la base para la supervivencia y la reproducción. Finalmente, haremos un repaso de las áreas cerebrales involucradas en el procesamiento no consciente de los olores corporales en comparación con el procesamiento de los olores comunes.

**Palabras clave:** consciencia, feromonas, procesamiento inconsciente, comunicación social, comunicación quimiosensorial, sexo, humanos, sistema olfativo.



# ÍNDICE

## Página

### Abstract/Resumen

|                                                                                                  |           |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1. Introducción.....</b>                                                                      | <b>1</b>  |
| <b>2. Consciente e inconsciente.....</b>                                                         | <b>2</b>  |
| <b>3. Neuroanatomía del sistema olfativo.....</b>                                                | <b>4</b>  |
| <b>4. Comunicación social.....</b>                                                               | <b>6</b>  |
| 4.1 Feromonas .....                                                                              | 7         |
| 4.2 Producción de feromonas .....                                                                | 8         |
| 4.3 Clasificación de feromonas .....                                                             | 9         |
| 4.4 Detección de feromonas .....                                                                 | 10        |
| <b>5. Procesamiento no consciente del olor corporal.....</b>                                     | <b>11</b> |
| 5.1 Procesamiento de los olores corporales asociados al antígeno leucocitario humano (HLA) ..... | 13        |
| 5.2 Reconocimiento de olores corporales de parientes y no parientes .....                        | 14        |
| 5.3 Procesamiento relacionado con el estado reproductivo.....                                    | 15        |
| 5.4 Procesamiento relacionado con diferentes estados emocionales.....                            | 15        |
| <b>6. Efectos comportamentales a nivel sexual .....</b>                                          | <b>16</b> |
| 6.1 Preferencia sexual.....                                                                      | 17        |
| 6.2 Características faciales .....                                                               | 18        |
| 6.3 Estado de ánimo.....                                                                         | 18        |
| <b>7. Conclusiones.....</b>                                                                      | <b>19</b> |
| <b>Bibliografía.....</b>                                                                         | <b>21</b> |
| <b>Anexo .....</b>                                                                               | <b>35</b> |



## 1. INTRODUCCIÓN

Aunque el sentido del olfato no ha recibido demasiada atención durante los últimos años, Freeman (2007) y Freeman y Quiroga (2013) proponen que el mejor sistema para investigar los correlatos neuroanatómicos de la conciencia es el de la olfacción.

Aunque los seres humanos fueron clasificados de acuerdo con Broca (1888) como animales que “prestan poca atención a los olores en su vida diaria y que poseen un aparato olfativo con poca o ninguna capacidad funcional”, a lo largo de la Historia y en muy diversas culturas, han hecho uso de fragancias para enfatizar su olor corporal (Pause, 2004). Se puede decir que el olfato es la modalidad sensorial que más se acerca a una relación directa entre emoción y memoria (Le Guérer, 2002). Por ello, una de las primeras consecuencias del olfato en los seres humanos es la creación de un juicio global acerca del medio en el que están. En este sentido, Bushdid, Magnasco, Vosshall, y Keller (2014) afirman que la comunicación quimiosensorial es una de las más importantes en la comunicación social. Diversas especies se benefician de esta comunicación, ya que traspasa fácilmente las barreras físicas, son funcionales cuando otros sentidos se bloquean, pueden ser transportados a largas distancias etc. La información social que se puede obtener mediante estas señales quimiosensoriales puede procesarse en el cerebro a un nivel no consciente y, por lo tanto, al igual que la información social de otras modalidades, no requiere necesariamente un análisis consciente (Pause, 2012; Ludström y Olsson, 2010).

Los seres humanos tienen la capacidad de almacenar recuerdos relacionados con olores. Algunas de estas señales olfativas pueden inducir respuestas emocionales incluso si son percibidas no conscientemente, ya que los receptores olfativos no sólo envían proyecciones a la corteza cerebral de procesamiento consciente, sino también para el sistema límbico para un procesamiento emocional (Grammer, Fink y Neave, 2005; McClintock, 1998). Estas señales quimiosensoriales olfativas son las llamadas feromonas humanas que se pueden definir como “productos químicos naturales producidos por un individuo que son transferidos por el aire y que afectan a la fisiología sexual de otra persona”. Estos productos envían señales olfativas de manera no consciente que desencadenan respuestas fisiológicas y comportamentales en el otro miembro (Zamble, Sahpaz, Brunet, y Bailleul, 2008).

En este sentido, se ha demostrado la importancia funcional olfativa de:

- El condicionamiento olfativo peri y post natal de los recién nacidos hacia sus madres (Schaal, Orgeur, y Rognon, 1995; Winberg y Porter, 1998).
- La comunicación interindividual inconsciente a través del olor del cuerpo humano descubierto por Stern y McClintock (1998).
- Aproximadamente el 3% del genoma humano se encarga de codificar receptores olfativos (Buck, 1996).

En este trabajo nos centraremos en el procesamiento olfativo de esta información empezando con una breve descripción de los procesos conscientes e inconscientes. Además explicaremos cómo nuestra percepción de los olores corporales depende de varios factores como la orientación sexual (Martins et al., 2005) o el momento del ciclo menstrual de la mujer (Roberts et al., 2004). Estos factores influyen en la concentración de las hormonas sexuales tanto masculinas como femeninas y también tienen una influencia social como en la elección de una pareja potencial (Havlicek et al., 2008; Herz y Cahill, 1997; Herz y Inzlicht, 2002). Para ello, es necesario aprender la neuroanatomía del olfato para el estudio de la conciencia. Los hallazgos han puesto de manifiesto que el procesamiento de la información olfativa depende de diversas estructuras cerebrales (Kobal y Kettenmann, 2000; Murphy et al., 2000; Sobel et al., 2000; Zatorre, Jones-Gotman, Evans, y Meyer, 1992), que han sido examinadas mediante la electroencefalografía (EEG) y la resonancia magnética (MEG) (Kettenmann et al., 1996; Kettenmann, Hummel, Stefan, y Kobal, 1997; Kobal y Hummel, 1991; Kobal y Kettenmann, 2000).

## **2. CONSCIENTE E INCONSCIENTE**

El interés científico por la experiencia consciente ha aumentado durante las últimas décadas, poniéndose claramente de manifiesto el hecho de que los procesos cognitivos complejos pueden desarrollarse en ausencia de conciencia (Dehaene y Naccache, 2001; Greenwald, Draine, y Abrams, 1996; Kunst-Wilson y Zajonc, 1980; Mudrik, Breska, Lamy y Deouell, 2011; Sklar et al., 2012; Van, Calderon, Geverts y

Verguts., 2011). Asimismo, se ha producido un notable avance en el conocimiento de las bases neurales de la consciencia (Dehaene y Naccache, 2001; Greenwald et al., 1996; Kunst-Wilson y Zajonc, 1980; Mudrik, et al., 2011; Sklar et al., 2012; Van et al., 2011). Sin embargo, aún no existe consenso en cuanto a los criterios y la metodología óptimos para investigar este procesamiento (Cardoso-Leite y Gorea, 2010; Holender y Duscherer, 2004; Marcel, 1983; Overgaard, Rote, Mouridsen y Ramsøy, 2006; Sandberg, Timmermans, Overgaard y Cleeremans, 2010; Schmidt, 2013). A este respecto, la forma tradicional de demostrar que se produce un procesamiento inconsciente ha sido mostrar que un estímulo afecta al comportamiento a pesar de que la percepción consciente de este estímulo esté ausente (Marcel, 1983).

Para los padres de la psicología cognitiva (James, 1890; Wundt, 1886) el único objeto de estudio de la psicología debía ser la consciencia. Sin embargo, varios autores hicieron una clara distinción de estos dos fenómenos en distintos campos, como es el caso de Münsterberg et al. (1910) argumentando que no todo el procesamiento visual es consciente y Rugg, Mark, y Walla (1998) en relación con el procesamiento de la información verbal.

De forma genérica, existen tres estados asociados a la consciencia olfativa de un olor común (por ejemplo, la lavanda) (Merrick, Godwin, Geisler, y Morsella, 2014):

- La percepción subliminal, que se lleva a cabo a través del procesamiento inconsciente de un olor que influye en el comportamiento, siendo su efecto detectable conductualmente y en la toma de decisiones (Pessiglione et al., 2007).
- Detección consciente de un olor, que incluye procesos conscientes.
- Habitación, que al igual que la percepción subliminal, no incluye ningún proceso consciente.

En general, definiremos el procesamiento consciente como “el sistema compuesto por el conjunto de contenidos, actividades y procesos cognitivos de los que el organismo tiene una vivencia propia y que le permite dar cuenta de ellos en un momento dado” (Núñez, 1998). Este sistema tiene una capacidad de procesamiento limitada, apenas unos siete ítems “a la vez” (Miller, 1956). Esta limitación hace que toda la información que viene de nuestros órganos sensoriales no pasen directamente a la consciencia, y que sólo unos pocos estímulos, tras un proceso de selección, lo hagan (Núñez, 1998). En este sistema el procesamiento es serial, es decir, paso a paso,

permitiendo la organización secuencial de los acontecimientos (Hardy y Jackson, 1998). En cuanto al procesamiento inconsciente lo podríamos definir como “el sistema compuesto por el conjunto de contenidos, actividades y procesos cognitivos propios del organismo que son relevantes para explicar su funcionamiento tanto interno como externo, pero de los que no puede dar cuenta por carecer de una vivencia subjetiva clara de los mismos” (Núñez, 2006). Según Kihlstrom, Barnhardt y Tatarzyn (1992) el primer experimento psicológico a este respecto fue llevado a cabo por Pierce y Jastrow en 1884. A diferencia del procesamiento consciente, el inconsciente procesa mucha información simultáneamente, es un sistema mucho más rápido. Es mucho más rígido, teniendo dificultades para alterar sus criterios de funcionamiento. En reglas generales, es menos controlable y menos flexible a la hora de adaptarse a las circunstancias. (Núñez, 2006).

En conclusión, según Núñez (2006) nuestra consciencia permanece pasiva en cuanto a la elaboración de la mayoría de sus contenidos, ya que de eso se encarga el inconsciente, procesando y realizando tareas muy complejas. En este sentido, se puede afirmar que no se puede tener consciencia de algo sin que no se haya procesado previamente, en alguna medida, a nivel inconsciente. Se podría decir que la mayoría de nuestra actividad mental es inconsciente y solo una parte es consciente.

### **3. ÁREAS ANATÓMICAS DEL SISTEMA OLFATIVO**

Existen varias razones para pensar que el sistema olfativo es un portal único a través del cual se puede examinar el contraste entre los procesos conscientes e inconscientes (Keller, 2011; Morsella, Krieger, y Bargh, 2010).

El olfato es, tal vez, la modalidad sensorial filogenéticamente más antigua (Hosek y Freeman, 2001), es única en su organización anatómica (Price, 1990; Freeman, 2007) y, a diferencia de otras modalidades sensoriales, las aferencias “de abajo hacia arriba” de los receptores olfativos no pasan por las neuronas talámicas de relevo de “primer orden” (Sherman y Guillery, 2006), sino que directamente afectan en una región llamada corteza olfatoria piriforme (Gottfried y Zald, 2005; Haberly, 1998; Neville y Haberly, 2004; Mori, Nagao y Yoshihara, 1999). Después de la transducción

sensorial en el epitelio olfatorio, una estructura que está ubicada en la parte superior de cada fosa nasal, pigmentado de color amarillento (Doty y Bromley, 2003; Hadley, Orlandi, y Fong, 2004), se pasa a un procesamiento más complejo en el bulbo olfatorio cuyo conjunto de neuronas puede generar patrones de activación que se utilizan para la codificación de los olores (Freeman, 1987; Xu, Greer y Shepherd, 2000).

Después, la aferencia olfatoria se procesa en la corteza piriforme, que se considera parte de la “corteza olfativa primaria” y que incluye otras partes como son el tubérculo olfatorio, la corteza entorrinal lateral etc. Ésta tiene dos vías de salida principales a otras regiones del cerebro. La primera salida se dirige a las regiones límbicas subcorticales (por ejemplo, el hipotálamo), que están involucradas en las respuestas motivacionales, emocionales y homeostáticas a los olores, y la segunda salida se dirige hacia la neocorteza (Tham, Stevenson y Miller, 2009).

A partir de aquí, se pueden distinguir dos caminos distintos (Tanabe et al., 1975). El principal es la vía directa de las células piramidales de la corteza piriforme directamente a la corteza orbitofrontal, siendo considerada la vía principal de información del olor que debe transmitirse a las áreas neocorticales (Carmichael, Clugnet y Price, 1994; Haberly, 1998; Yarita et al., 1980). La vía secundaria (indirecta) se origina a partir de un número pequeño de células de la corteza piriforme y proyecta a la corteza orbitofrontal a través del núcleo talámico mediodorsal, que está involucrado en los mecanismos atencionales (Tham et al., 2009, 2011), el aprendizaje (Mitchell, Baxter y Gaffan, 2007) y la memoria (Markowitsch, 1982). Esta vía contiene escasa densidad de fibras (Haberly, 1998; Öngür y Price, 2000; Poo y Isaacson, 2009; Price y Slotnick, 1983). Hay evidencia de que el procesamiento olfativo de esta vía puede ser importante a pesar de su poca densidad de fibras (Potter y Butters, 1980; Sela et al., 2009). La corteza orbitofrontal es la región neocortical principal de procesamiento olfativo, pues realiza funciones asociativas en el procesamiento de la información olfativa (Gottfried y Zald, 2005) y lleva a cabo la integración multisensorial (Rolls y Baylis, 1994). Mientras que la corteza olfativa primaria está formada de zonas que reciben entrada directa desde el bulbo olfatorio, las áreas de la corteza olfativa secundaria están conectadas directamente a las áreas cerebrales de la corteza olfativa primaria.

#### **4. COMUNICACIÓN SOCIAL**

El comportamiento social está presente en el reino animal y es esencial para la supervivencia. Este tipo de comportamiento incluye la atracción de parejas potenciales, la regulación de la distancia social y la calma, entre otras acciones sociales (Pause, 2012). Aspectos que, según Levenson (2003) están relacionados con la experiencia de emociones básicas en los seres humanos. Asimismo, existen datos que se han interpretado como una prueba de que la capacidad para adaptarse al entorno social y no social fue la principal fuerza para el desarrollo cerebral durante la evolución de los vertebrados y mamíferos (Dunbar, 1998). Algunas de estas pruebas reportan que la neocorteza aumentó con diferentes indicadores de complejidad social, como por ejemplo, el estudio de Lewis et al. (2011) que informa de que dentro de la neocorteza el volumen de la zona prefrontal ventromedial está íntimamente relacionada con las competencias sociales en los seres humanos y la codificación de los estímulos en general (Pessoa y Adolphs, 2010). La amígdala que es considerada una estructura esencial para el procesamiento emocional de las señales sensoriales, que posee densas conexiones recíprocas con la zona prefrontal ventromedial, parece ser la estructura cerebral principal encargada del procesamiento de la información social en los seres humanos (Bickart et al., 2011).

La comunicación social se basa en el procesamiento de señales sensoriales diferentes, incluyendo el habla, el tacto, el movimiento, expresiones faciales y las señales quimiosensoriales (o también feromonas), cuyo procesamiento podría haber sido de gran relevancia para la evolución del cerebro de los vertebrados (Pause, 2012). En 1904 ya se propuso que el telencéfalo fue originalmente una estructura olfativa invadida por otros sistemas sensoriales (Edinger, 1904). El estudio de restos fósiles en épocas sucesivas evidencian, con la ayuda de distintos instrumentos de medida como la tomografía, sugiere que la evolución cerebral ha tenido lugar en parte gracias al procesamiento del medio ambiente a través del olfato (Rowe, Macrini y Luo, 2011).

La comunicación química social en los seres humanos es todavía muy importante para la supervivencia y el desarrollo filogenético exitoso (Pause, 2012). El papel de este tipo de comunicación ha podido ser subestimado porque la comunicación química entre los seres humanos, por lo general, tiene lugar de forma no consciente. Esta propuesta es acorde con el hecho de que las señales sociales comúnmente requieren

una respuesta rápida y automática, por lo que son, en su mayoría, procesos implícitos (no conscientes) que no requieren recursos atencionales (Frith y Frith, 2008; Öhman y Mineka, 2001; Tamietto y de Gelder, 2010).

#### **4.1 FEROMONAS**

El término “feromona” fue introducido por Karlson y Luscher en 1959. Deriva de las raíces griegas “pherein” (transferir) y “hormón” (estimular o excitar). Literalmente se puede traducir por “que lleva o transporta algo que provoca excitación, o estimula cierta reacción”. El primer descubrimiento al respecto fue en 1930, cuando unos entomólogos hallaron que las polillas hembra eran capaces de excitar a las polillas macho aunque no podían ver ni oír (Kruger, 1998). Así fue como los científicos observaron que cierto producto químico era responsable de la actividad sexual en las polillas y de que tenían un papel importante en la naturaleza (Wilson, 1980).

Las feromonas son moléculas orgánicas y volátiles que hacen de mensajeros químicos y que son liberadas al medio desde el cuerpo de los humanos, insectos y animales para activar conductas específicas o cambios hormonales del sexo opuesto, del mismo sexo o ambos sexos de la misma especie (Tirindelli, Dibattista, Pifferi y Menini, 2009). Estas moléculas se pueden encontrar en los fluidos corporales como la orina, el sudor, glándulas exocrinas y secreciones mucosas de los genitales (Kohl, Atzmueller, Fink, y Grammer, 2001). Según Grammer et al. (2005) y Mostafa, El Khouly y Hassan (2012) los principales mecanismos de producción de feromonas son las glándulas apocrinas, en la zona axilar y genital, y las secreciones vaginales.

Según Baxi, Dorries y Eisthen (2006) las feromonas tienen cuatro funciones específicas: atracción del mismo sexo, repulsión del mismo sexo, modulación del ciclo menstrual y “atracción” en la unión madre-hijo.

El primer estudio donde aparecieron las feromonas humanas fue el de la psicóloga Martha McClintock (1971), quien observó la influencia de las feromonas en la sincronización de los ciclos menstruales en mujeres que compartían habitación (“efecto dormitorio”). A partir de ahí se ha ido investigando su influencia en la

neurofisiología y conducta del ser humano. Otros estudios más recientes demuestran también la existencia de las feromonas humanas, como el de Vaglio et al. (2009) quienes analizaron la composición química de las sustancias que provenían del sudor de la parte axilar y la areola del pezón de mujeres durante el embarazo y después del parto. Estos autores descubrieron que había cinco compuestos que fuera del embarazo estaban ausentes, con lo que se concluyó que esta diferenciación puede ayudar a los recién nacidos a distinguir a sus propias madres. En esta misma línea, Marazziti et al. (2010) hallaron que, aplicando extractos del sudor axilar de un hombre a las mujeres, podían modificar la afinidad de un tipo de plaquetas, la impulsividad y conductas románticas.

## **4.2 PRODUCCIÓN DE FEROMONAS**

Como señalan Grosse-Wilde et al. (2007) en los seres humanos el principal órgano que produce olor es la piel, cuyas glándulas se encuentran por todo el cuerpo pero se concentran en seis áreas, de las cuales, las más destacadas son: axilas, pezones, zonas genitales y zona perianal. Estas zonas se caracterizan porque hay abundante vello, lo que hace más fácil la difusión del olor por evaporación. En concreto, las axilas son el lugar idóneo, ya que se encuentran entre las partes más calientes del cuerpo y, por lo tanto, son las primeras en sudar (Wang, Nudelman y Storm, 2007).

Otros estudios descubrieron que las glándulas apocrinas (glándulas sudoríparas), que no empiezan a funcionar hasta la pubertad, también segregan este tipo de sustancias (Grosse-Wilde et al., 2007). Estas glándulas producen androstenona y androstenol a través de la testosterona, cuya concentración es mayor en hombres (Brooksbank, Wilson y MacSweeney, 1972) y son las responsables de la atracción en mujeres (Jacob y McClintock, 2000; Lundström, Goncalves, Esteves y Olsson, 2003; Wyart et al., 2007). Aunque las secreciones de estas glándulas son inodoras, Zeng et al. (1992) descubrieron que con el contacto con las bacterias que vivían en el medio de la piel llegaban a tener un olor específico.

### 4.3 CLASIFICIACIÓN DE FEROMONAS

Según su naturaleza y mecanismo hay varios tipos (Grammer et al., 2005):

- Las “feromonas señal” producen cambios a corto plazo y parecen actuar como atrayentes y repelentes.
- Las “feromonas de imprimación” pueden dar mucha clase de información al receptor, como el sexo, el estado reproductivo, el estatus etc. Producen cambios más duraderos, debido a que activan el eje hipotálamico-pituitario-adrenal (HPA), desencadenando una serie de procesos que influyen en la secreción de hormonas gonadales e influyen en aspectos como la maduración de los ovarios en las mujeres o la producción de testosterona y espermatozoides en hombres (McClintock, 2000).
- Las “feromonas liberadoras” producen una respuesta a nivel conductual.
- Las “feromonas moduladoras” han sido, hasta ahora, más comunes en humanos: son señales quimiosensoriales que afectan a otras personas (Grammer et al., 2005).

Se han aislado y estudiado un gran número de feromonas. Según Grammer et al. (2005), entre las más importantes están:

- **Androstenona:** Se encuentra en el sudor masculino y femenino y en la orina. Tiene un olor desagradable, aunque es más agradable para las mujeres en el momento de la ovulación. Se cree que además de ser un atrayente para las mujeres, tiene efectos positivos en su estado de ánimo. Además, dependiendo del momento de la menstruación, la androsterona tendrá un efecto u otro. Es más común en hombres que en mujeres y su papel es el de indicar dominancia.
- **Androstenodiona:** Afecta al estado de ánimo y a la atención en las mujeres y hombres homosexuales. No es tan maloliente como la androstenona, pero es detectable en altas concentraciones. Es un derivado de la testosterona. También es común en mujeres. Se ha hallado que aumenta la frecuencia cardíaca en las mujeres, reduce el ritmo respiratorio y calma en el síndrome de estrés premenstrual. Asimismo, parece afectar al sistema límbico, ya que en un experimento de Hummer y McClintock hallaron que afecta al procesamiento de la información emocional.

- Androstenol: Es una feromona sexual que tiene olor a almizcle (sustancia grasa de olor muy fuerte) y se encuentra en cantidades muy pequeñas en las glándulas sudoríparas humanas. Es secretada por la glándula adrenal, situada encima de los riñones en los seres humanos
- Androsterona: Es una hormona andrógena débil, con una potencia que es aproximadamente 1/7 de la testosterona. Fue aislada por primera vez en 1931 por Freidrich, Butenandt y Tscherning quienes se dieron cuenta de que es parecida a la estrona, una hormona secretada por el ovario y el tejido adiposo.
- Estratetraenol: Es un compuesto químico producido por las mujeres. Es un derivado de la hormona estradiol, un estrógeno.

Por otro lado, las secreciones vaginales contienen una especie de feromonas llamadas “copulinas” (Michael, Bonsall y Kutner, 1975) cuyo olor cambia según el momento del ciclo menstrual de la mujer, produciendo cambios hormonales en los hombres (Sokolov, Harris y Hecker, 1976). En concreto, se ha demostrado que aumentan los niveles de testosterona en un 150% (Grammer y Jütte, 1997). Este aumento puede provocar sentimientos de excitación en el hombre si la mujer está presente, por lo que si el hombre huele las copulinas en la mujer, ésta le parecerá más atractiva.

#### **4.4 DETECCIÓN DE FEROMONAS**

La detección de las feromonas se ha basado en el supuesto de que la mayoría de los mamíferos tienen dos sistemas olfativos separados con diferentes funciones: el sistema olfativo principal para el reconocimiento de moléculas odorantes convencionales y el sistema vomeronasal que detecta específicamente las feromonas (Tirindelli, Dibattista, Pifferi y Menini, 2009). La prueba de que el sistema vomeronasal está involucrado en la detección de las feromonas proviene de estudios donde la lesión de este sistema produce deficiencias en comportamientos reproductivos (Wysocky y Lepri, 1991).

El órgano vomeronasal u órgano de Jacobson, es un órgano olfativo accesorio que se encuentra en todos los vertebrados, excepto en el pescado. Se ha demostrado que juega un papel vital en la formación social y el comportamiento sexual en animales (Eisthen, Wysocky y Beauchamp, 1987; Kudjakova, Sarycheva y Kamensky, 2007). Fue descrito por primera vez en seres humanos por el botánico holandés y anatomista Frederik Ruysch en 1703 al describir el tabique nasal de un cadáver de sexo masculino joven, y fue redescubierto más tarde por el cirujano danés Ludwig Jacobson en 1813 (Bhatnagar y Smith, 2003; Knecht et al., 2003). En los seres humanos el órgano vomeronasal fue considerado esencial para la detección de las feromonas, pero en diferentes investigaciones se ha asumido que su función sensorial es distinta a la que se pensaba anteriormente. Keller et al. (2009) mostraron que los sistemas olfativos accesorios son capaces de procesar señales de control de la conducta sexual. Del mismo modo, Savic, Hedén-Blomqvist y Berglund (2009) hallaron que las personas que perdieron el sentido del olfato son incapaces de activar el hipotálamo con estratetraenol (un esteroide femenino), lo que sugiere que en hombres sanos estas señales se transmiten a través del sistema olfativo. Por otra parte, los resultados de diversos estudios sugieren que el órgano vomeronasal adulto no es funcional, ya que tiene pocas neuronas y no tiene ninguna función sensorial.

## **5. PROCESAMIENTO NO CONSCIENTE DEL OLOR CORPORAL**

Según Lundström y Olsson (2010) la percepción consciente de un olor corporal a menudo contiene un componente emocional. El olor corporal se percibe conscientemente y su percepción refleja una respuesta a un pequeño subconjunto de los muchos compuestos químicos que lo componen (aproximadamente 120) (Labows et al., 1999). Sin embargo, en general no somos conscientes de la percepción de sus compuestos específicos, que pueden servir como señales sociales. Nuestros olores corporales se deben, como se ha dicho anteriormente, a los elementos de excreciones de nuestras glándulas exocrinas. El cerebro es capaz de discriminar entre los olores corporales del cuerpo humano a pesar de una falta de conciencia de esta capacidad (Pause, Krauel, Sojka y Ferstl, 1999; Pause et al., 2006). El cerebro los procesa de una

forma preferencial (emocional y atencional), en otra red distinta a los olores comunes (Lundström, Boyle, Zatorre y Jones-Gotman, 2008).

Los olores corporales activan cuatro áreas principales:

- La corteza cingulada posterior, que regula acciones y respuestas emocionales (Cato et al., 2004; Maddock, 1999).
- La circunvolución occipital, implicada en el procesamiento visual (Djordjevic et al., 2005; Gottfried et al., 2004; Royet et al., 1999, 2001; Zatorre et al., 2000) en ausencia de estimulación visual. Posiblemente la activación del sistema visual es un mecanismo de preparación, ya que se espera la presencia de un objeto, ya sea un individuo o una comida.
- El giro angular y la corteza cingulada anterior que están asociadas con el procesamiento atencional (Botvinick et al., 1999).

El procesamiento neuronal de los olores corporales se ha investigado con potenciales evocados (ERP), la tomografía por emisión de positrones (PET), midiendo los componentes bioquímicos de la transmisión neural que se pueden detectar (por ejemplo, la captación regional de glucosa) y la resonancia magnética funcional (fMRI), que proporciona una medida indirecta de la actividad neural midiendo el flujo de sangre. Mientras que los estímulos quimiosensoriales provocan el ERP, que muestra la actividad promediada del electroencefalograma (EEG) que se producen en un bloque de tiempo de los estímulos presentados, el ERP quimiosensorial (CSERP) proporciona información temprana, “pre-atencional”, es decir, el procesamiento inconsciente de la información del medioambiente y final del procesamiento evaluativo de los estímulos. Esta técnica ofrece una alta resolución temporal pero una resolución espacial pobre.

Hasta el momento, en la investigación del olfato dentro de la comunicación social, se han estudiado cuatro áreas en más profundidad: reconocimiento de parientes, selección de pareja, sincronización del ciclo menstrual y el contagio emocional.

## 5.1 PROCESAMIENTO DE LOS OLORES CORPORALES ASOCIADOS AL ANTÍGENO LEUCOCITARIO HUMANO (HLA).

Según Pause (2012) el complejo principal de histocompatibilidad (CPH) o complejo mayor de histocompatibilidad (CMH) es un complejo de genes altamente polimórficos. Su función es la codificación de moléculas (glicoproteínas) denominadas antígenos leucocitarios humanos o antígenos de histocompatibilidad, que participan en la presentación de antígenos a los linfocitos T permitiendo la activación de procesos críticos en la generación de la respuesta inmunitaria. En general, el CMH permite distinguir lo propio de lo extraño. Las moléculas del CMH se descubrieron como antígenas que diferencian los leucocitos de distintas personas. A este respecto, se ha hallado que individuos fértiles prefieren los olores corporales de otros individuos con un CMH diferente. Esta parece ser una de las bases principales para la selección de pareja en muchos vertebrados (Boehm y Zufall, 2006; Restrepo et al., 2006), pues ello permite que los miembros de una determinada especie puedan resistir mejor a una gama amplia de agentes patógenos, algo crucial para la supervivencia. En referencia a los seres humanos, este compuesto se denomina antígeno leucocitario humano (HLA) (del acrónimo inglés para *human leucocytic antigen*).

Los resultados de estudios basados en CSERP sugieren que los olores corporales de donantes con HLA similar al perceptor se procesaban más rápido y activaban más áreas neuronales que los olores corporales de donantes con HLA diferente al perceptor (Pause et al., 2006). A pesar de que sólo se puede establecer una relación correlacional entre la preferencia del olor corporal (Wedekind y Fuir, 1997) y el comportamiento sexual en los seres humanos (Ober et al., 1997), el experimento de Pause, (2012) fue el primero que demostraba que el cerebro procesa de manera preferente la información del HLA similar que la del HLA diferente. Este estudio sugiere que el impacto en el comportamiento de las señales relacionadas con el HLA similar podría ser más fuerte que las señales relacionadas con el HLA diferente. Los locus (posición fija de un cromosoma) del HLA son los más polimórficos del genoma humano (Parham y Ohta, 1996), es decir, que para un determinado gen existen dos o más alelos y la frecuencia de cada uno de ellos en la población es igual o mayor del 1%, por lo que la probabilidad de que se crucen individuos con un tipo de HLA distinto es extremadamente alta. Por lo tanto, la preferencia por parejas potenciales con un tipo de HLA diferente podría estar relacionada con otros factores, mientras que el rechazo de

los socios potenciales con un tipo de HLA similar podría depender de señales químicas rara vez producidas por uno mismo. Por otro lado, se ha propuesto que evitar la endogamia está regulada por el CMH por lo que si se transmitiera genéticamente como un comportamiento de evitación, se evitaría la endogamia con éxito (Penn, 2002). Por lo tanto, en seres humanos, las señales relacionadas con HLA parecen estar asociadas con un sesgo de selección negativa en el comportamiento sexual.

## **5.2 RECONOCIMIENTO DE OLORES CORPORALES DE PARIENTES Y NO PARIENTES**

Diversos estudios con PET han investigado si el olor corporal de los familiares se procesa de manera diferente al olor corporal de las personas que no lo son (Lundström et al., 2009). A pesar de que los participantes no podían diferenciar conscientemente los olores corporales de sus hermanas y sus amigos, el flujo sanguíneo cerebral regional fue mayor en la unión frontotemporal, la ínsula y la corteza prefrontal dorsomedial durante el reconocimiento de parientes. Se considera que la activación de la corteza prefrontal dorsomedial puede estar relacionada con el procesamiento de estímulos que están relacionados con uno mismo durante el reconocimiento de parientes (Lundström et al., 2009; Lundström y Olsson, 2010). Por lo tanto, este estudio proporciona evidencia adicional de que la similitud genética se reconoce a través de un proceso automático auto-referencial y es acorde, por tanto, con el resultado de que el procesamiento CSERP inmunogenético similar es biológicamente más relevante que el procesamiento de disimilitud inmunogenética (Pause et al., 2006). El estudio demuestra, además, que el cerebro humano reconoce de forma quimiosensorial a los familiares sin requerir procesamiento atencional. Este resultado está en línea con el conocido fenómeno de que las señales sociales se procesan de forma implícita (Frith y Frith, 2008).

### **5.3 PROCESAMIENTO RELACIONADO CON EL ESTADO REPRODUCTIVO**

Como hemos dicho anteriormente, hace 40 años McClintock descubrió que las mujeres que viven o pasan tiempo juntas muestran un ciclo menstrual sincronizado (McClintock, 1971). Unos 30 años más tarde se pudo demostrar que esto se debe probablemente a la transmisión de señales químicas relacionadas con el ciclo menstrual (Stern y McClintock, 1998). El estudio de McClintock fue el primero en demostrar que no sólo el comportamiento sino también el sistema endocrino son influenciados por estas señales químicas en los seres humanos. Sin embargo, su importancia evolutiva sigue siendo objeto de debate (McClintock, 2002; Schank, 2001).

A pesar de que el fenómeno de la comunicación del estado reproductivo entre las mujeres (Stern y McClintock, 1998) no se ha investigado mediante el uso de técnicas de imagen cerebral, un estudio investigó indirectamente si un aumento en el nivel de hormonas sexuales en los hombres puede ser detectado de forma quimiosensorial por el cerebro femenino (Zhou y Chen, 2008). Para ello se recogió una muestra de sudor de los hombres mientras veían fragmentos de vídeo donde se mostraban imágenes de relaciones sexuales entre parejas heterosexuales. En comparación con el sudor axilar recogido durante una situación emocionalmente neutra, el sudor relacionado con el sexo se procesa principalmente dentro del área orbitofrontal, la corteza fusiforme, que está implicada en el procesamiento de señales sociales (caras, voces o gestos del cuerpo) y el hipotálamo. Los autores llegaron a la conclusión de que la activación del hipotálamo y la corteza orbitofrontal podría estar relacionada con el procesamiento de la importancia emocional de los estímulos.

### **5.4 PROCESAMIENTO RELACIONADO CON DIFERENTES ESTADOS EMOCIONALES**

Dos estudios de neuroimagen y un estudio con CSERP investigaron cómo el estrés o la ansiedad relacionada con el sudor es procesada por el cerebro humano. El sudor asociado con el estrés se obtuvo de paracaidistas principiantes (Mujica-Parodi et al., 2009) y el sudor relacionado con la ansiedad se recogió de un grupo de estudiantes universitarios en espera de su examen oral (Pause et al., 2010; Prehn-Kristensen et al.,

2009). El análisis de los datos de CSERP puso de manifiesto que el procesamiento quimiosensorial de las señales de ansiedad, que son casi inodoras, produce un incremento de la actividad neuronal procedentes de las áreas del cerebro frontal medial (Pause et al., 2010). Este efecto fue mayor en las mujeres que en los hombres, lo cual podría deberse a que las mujeres muestran una ventaja en el procesamiento de estímulos emocionales sociales (Proverbio et al., 2008) y, especialmente, para los estímulos que se perciben débilmente (Li et al., 2008).

En comparación con las muestras de sudor recogidas en una condición emocionalmente neutra, las muestras de sudor recogidas en el trastorno de ansiedad, activan áreas del cerebro implicadas en el procesamiento de los estímulos social y emocional (giro fusiforme) y en la regulación de sentimientos empáticos (ínsula, precúneo, córtex cingulado). Los olores eran difícilmente detectables y no podían ser diferenciados en cuanto a su intensidad, el agrado, desagrado o familiaridad. Por lo tanto, estos datos sugieren que el cerebro humano automáticamente ajusta fisiológicamente estas señales quimiosensoriales, sin un procesamiento consciente.

En contraste con lo hallado en el estudio utilizando el sudor relacionado con la ansiedad, el sudor relacionado con el estrés se procesó principalmente en la amígdala (Mujica-Parodi et al., 2009). Los olores en este estudio fueron percibidos débilmente teniendo unas puntuaciones similares en estas emociones y al no poder ser distinguidos estos olores conscientemente por los participantes, los autores excluyeron la posibilidad de que las diferencias en la actividad cerebral se debieran a las características del olor. Aunque el estrés fisiológico y psicológico extremo no están relacionados con una emoción específica, activan un conjunto de sistemas fisiológicos relacionados con una mezcla de diferentes emociones positivas y negativas. Por tanto, es razonable suponer que en la percepción de señales químicas relacionadas con el estrés no se activen emociones y redes neuronales específicas.

## **6. EFECTOS COMPORTAMENTALES A NIVEL SEXUAL**

El olor corporal es considerado esencial para la atracción sexual, siendo incluso más importante para la elección de pareja que el atractivo físico (Sergeant, Dickins,

Davies y Griffiths, 2005). El deseo sexual es controlado por el sistema nervioso central que integra diferentes estímulos: táctiles, olfativos, auditivos etc. (Zamble et al., 2008)

## **6.1 PREFERENCIA SEXUAL**

Durante la última década, los resultados de varios estudios sugieren no sólo diferencias sexuales en la producción (Doty et al., 1978) y la percepción de las señales quimiosensoriales humanas (Köster y Koelega, 1976) sino también diferencias que pueden afectar también a la comunicación quimiosensorial relacionada con la orientación sexual. Por ejemplo, los hombres homosexuales muestran mayor sensibilidad olfativa al olor de la androstenona que los hombres heterosexuales (Lübke et al., 2009). Analizando CSERPs, Lübke et al. (2012) mostraron que se procesaban más rápido los olores corporales derivados de los individuos que pueden ser socios potenciales (por ejemplo, el olor de un homosexual masculino presentado a otros hombres homosexuales). Por otra parte, las respuestas de los individuos homosexuales a los olores corporales de los individuos que no constituyen socios potenciales (heterosexual masculino presentado a hombres homosexuales) mostraron una similitud con las respuestas corporales HLA compatibles (Pause et al., 1999). Por lo tanto, los olores corporales de los individuos “incompatibles” en lo que respecta al sexo y la orientación sexual puede funcionar como una señal social con la finalidad de evitar la atracción hacia ellos, no teniendo estas señales una finalidad meramente reproductiva. La orientación sexual afecta a la respuesta que se le da a otras señales como las visuales (Rule et al., 2008; Valentova et al., 2011) y las señales auditivas sociales (Valentova y Havliceck, 2013). El número de socios potenciales es relativamente pequeño, ya que poca población se identifica como homosexual (Rahman y Wilson, 2003) por lo que parece razonable que aprovechen cada señal para poder identificar una pareja potencial. Aun así, es entendible que estos efectos en la orientación sexual se consideren de carácter más general.

## **6.2 CARACTERÍSTICAS FACIALES**

Los estudios sobre la atracción humana han demostrado que los hombres y las mujeres consideran cualidades tales como cuerpo y cara simétrica, la forma del cuerpo, el olor corporal y las características vocales para tener un socio potencial (Peton-Voak y Perret, 2001; Perret et al., 1999; Singh y Brondstad, 2001; Tovee, Maisey, Emery y Cornelissen, 2001). Diversas investigaciones sugieren que las mujeres prefieren los olores corporales de hombres con un alto grado de simetría bilateral en comparación con los olores de los hombres asimétricos (Singh y Bronstad, 2001). A su vez, los hombres y las mujeres prefirieron las voces de los individuos con mayores grados de simetría bilateral en comparación con una menor simetría bilateral (Hughes, Harrison y Gallup, 2002).

Por su parte, Cornwell et al. (2004) investigaron si las preferencias de estas características correlacionaban sobre la base del olfato y de la visión. En efecto, los datos hallados indicaban que las mujeres mostraron más preferencia por las caras masculinas y la androstedeinona y los hombres por las caras femeninas que correlacionaron con la producción de estratetraenol,

## **6.3. ESTADO DE ÁNIMO**

Varias investigaciones postulan que las feromonas o señales quimiosensoriales afectan al estado de ánimo, que está relacionado con el comportamiento sexual.

Por ejemplo, Bensafi et al. (2004) mostraron que los efectos de la inhalación en diferentes concentraciones del derivado de esteroides sexuales sobre la función del sistema nervioso autónomo y el estado de ánimo específico del sexo dependían de la concentración: sólo subía positivamente el ánimo con concentraciones altas de androstedeinona y disminuía con concentraciones bajas en mujeres en comparación con los hombres. Asimismo, se observó una activación simpática en mujeres y una parasimpática en hombres. Por su parte, Ludström y Olsson (2005) demostraron que la exposición a la androstedeinona en cantidades no detectables a un grupo de mujeres, les afectaba subiéndoles el estado de ánimo de forma positiva y modulando su activación fisiológica, pero no su desempeño atencional.

## 7. CONCLUSIONES

El objetivo de este trabajo ha sido estudiar la conciencia a través del procesamiento inconsciente de las hormonas sexuales o feromonas por parte del sistema olfativo y conocer cómo influye en su comportamiento social humano. Para ello se ha realizado una revisión bibliográfica sobre el estado actual del conocimiento sobre el tema, empezando por las definiciones de los términos consciente e inconsciente, seguido por la descripción de la neuroanatomía del sistema olfativo, además de cómo influye la comunicación quimiosensorial en el comportamiento social de los humanos y el papel que juegan las feromonas en esa comunicación terminando por la descripción las áreas cerebrales se ven implicadas en el procesamiento no consciente de los olores corporales humanos.

Se ha encontrado que los olores corporales humanos, están implicados directamente en la reproducción humana exitosa, es decir, facilitando la elección de pareja y el estado hormonal.

Los estudios sobre el procesamiento neuronal del olor corporal humano revelan que la señales quimiosensoriales se procesan en el cerebro de diferente forma que los olores comunes (Lundström et al., 2008). En su lugar, estas señales químicas parecen ser procesadas en áreas del cerebro relacionadas con el procesamiento de la información social, tales como la corteza fusiforme (Hadjikhani y de Gelder, 2003; LaBar et al., 2003; Prehn-Krsitensen et al., 2009; Zhou y Chen, 2008), la corteza cingulada (Lundström et al., 2008; Prehn-Kristensen et al., 2009; Völlm et al., 2006), y la corteza insular (Lundström et al., 2009; Prehn-Kristensen et al., 2009; Singer y Lamm, 2009) y la amígdala (Mujica- Parodi et al., 2009).

A continuación se hace un breve resumen de la comunicación química en los seres humanos (**ver Anexo 1**): El mensaje contenido dentro de una señal quimiosensorial depende de la actividad de una variedad de sistemas dentro del emisor de estas señales. Entre los sistemas más relevantes para este trabajo que afectan a la composición química de los fluidos corporales están:

- El sistema nervioso autónomo (por ejemplo, afectando al nivel de excitación).
- El sistema nervioso central (por ejemplo, afectando al estado emocional).
- El sistema endocrino (por ejemplo, que afecta al ciclo menstrual)
- El sistema genético (por ejemplo, afectando al fenotipo del sistema HLA o el del sexo remitente).

La actividad de estos sistemas determina la cantidad y composición de los fluidos corporales tales como: el sudor axilar, (al afectar a las glándulas apocrinas) y a la microflora residente en la piel.

La respuesta del perceptor es el resultado de la detección de estas señales. Por ejemplo, los receptores olfativos y el procesamiento en las áreas cerebrales sociales, es muy variable. Las diferencias individuales son evidentes en el nivel de los receptores quimiosensoriales (Mainland et al., 2014), como su composición que afecta a la modulación de la actividad neuronal dentro de las áreas cerebrales involucradas (LeDoux, 2012), por lo que un mismo individuo no respondería de forma idéntica a una o la misma señal quimiosensorial en diferentes situaciones, es decir, el contexto también afecta a la respuesta del perceptor (Pause, 2004).

Estas señales y respuestas adquieren su significado evolutivo, en concreto, cuando conducen a la supervivencia ontogénica y filogenética. La comunicación a través de señales relacionadas con la reproducción, por ejemplo, el sexo del remitente, la compatibilidad genética y el atractivo físico podrían conducir a la elección de una pareja potencial y por lo tanto a la supervivencia filogenética.

Con el fin de entender mejor la comunicación humana a través de señales químicas, hay varios aspectos a la espera de su exploración como por ejemplo qué tipo de fluido corporal transmite con mayor eficacia la información social y que otro tipo de información transmiten estas señales. Sigue siendo controvertida la etiqueta apropiada para las mismas señales químicas (Beauchamp et al., 1979; Doty, 2003), al igual que si los efectos de las mismas son innatos o aprendidos o si son resultado de ambas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baxi, K. N., Dorries, K. M., y Eisthen, H. L. (2006). Is the vomeronasal system really specialized for detecting pheromones? *Trends in neurosciences*, 29(1), 1-7
- Beauchamp, G.K., Doty, R.L., Moulton, D.G., y Mugford, R.A. (1979). Letter to the editor. *Journal Chemical Ecology*, 5, 301-305.
- Bensafi, M., Brown, W. M., Tsutsui, T., Mainland, J. D., Johnson, B. N., Bremner, E. A.,... Richards, J. (2003). Sex-steroid derived compounds induce sex-specific effects on autonomic nervous system function in humans. *Behavioral Neuroscience*, 117(6), 1125.
- Bhatnagar, K. P., y Smith, T. D. (2003). The human vomeronasal organ. V. An interpretation of its discovery by Ruysch, Jacobson, or Kölliker, with an English translation of Kölliker. (1877). *The Anatomical Record Part B: The New Anatomist*, 270(1), 4-15.
- Bickart, K. C., Wright, C. I., Dautoff, R. J., Dickerson, B. C., y Barrett, L. F. (2011). Amygdala volume and social network size in humans. *Nature Neuroscience*, 14(2), 163.
- Boehm, T., y Zufall, F. (2006). MHC peptides and the sensory evaluation of genotype. *Trends in neurosciences*, 29(2), 100-107.
- Botvinick, M., Nystrom, L. E., Fissell, K., Carter, C. S., y Cohen, J. D. (1999). Conflict monitoring versus selection for-action in anterior cingulate cortex. *Nature*, 402(6758), 179-181.
- Broca, P. (1888). Mémoires d'Anthropologie. Paris: C. Reinwald y Cie.
- Brooksbank, B.W.L, Wilson, D.A.A., y MacSweeney, D.A. (1972) Fate of androsta- 4, 16-dien-3-one and the origin of 3a-hydroxy-5a-androst-16-ene in man. *The Journal of Endocrinology*, 52(2), 239-251.
- Buck, L. B. (1996). Information coding in the vertebrate olfactory system. *Annual review of neuroscience*, 19(1), 517-544.
- Bushdid, C., Magnasco, M.O., Vosshall, L.B., y Keller, A. (2014). Humans can discriminate more than 1 trillion olfactory stimuli. *Science*, 343(6177), 1370-1372.
- Butenandt, A., y Tscherning, K. (1935). Über Androsteron. V. Androstandiol, ein physiologisch hoch aktives Reduktionsprodukt des Androsterons. *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für physiologische Chemie*, 234(4-5), 224-234.

- Cardoso-Leite, P., y Gorea, A. (2010). On the perceptual/motor dissociation: a review of concepts, theory, experimental paradigms and data interpretations. *Seeing and perceiving*, 23(2), 89-151.
- Carmichael, S. T., Clugnet, M. C., y Price, J. L. (1994). Central olfactory connections in the macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 346(3), 403-434.
- Cato, M. A., Crosson, B., Gökçay, D., Soltysik, D., Wierenga, C., Gopinath, K.,... Gonzalez-Rothi, L. (2004). Processing words with emotional connotation: an fMRI study of time course and laterality in rostral frontal and retrosplenial cortices. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(2), 167-177.
- Cornwell, R. E., Boothroyd, L., Burt, D. M., Feinberg, D. R., Jones, B. C., Little, A. C.,... Perrett, D. I. (2004). Concordant preferences for opposite-sex signals? Human pheromones and facial characteristics. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1539), 635-640.
- Dehaene, S., y Naccache, L. (2001). Towards a cognitive neuroscience of consciousness: basic evidence and a workspace framework. *Cognition*, 79(1), 1-37.
- Djordjevic, J., Zatorre, R. J., Petrides, M., Boyle, J. A., y Jones-Gotman, M. (2005). Functional neuroimaging of odor imagery. *Neuroimage*, 24(3), 791-801.
- Doty, L., y Bromley, S.M. (2003). Olfaction and Gustation. En: Snow, J., y Ballenger, J. (Eds.), *Ballenger's Otorhinolaryngology: Head and Neck Surgery* (pp.561-591). Ontario, Canadá: Hamilton
- Doty, R. L. (2003). Mammalian pheromones: fact or fantasy? *Handbook of olfaction and gustation*, 2, 345-383.
- Doty, R. L., Snyder, P. J., Huggins, G. R., y Lowry, L. D. (1981). Endocrine, cardiovascular, and psychological correlates of olfactory sensitivity changes during the human menstrual cycle. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 95(1), 45.
- Dunbar, R.I.M. (1998). The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, 6(5), 178-190.
- Edinger, L. (1904). *Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere: für Ärzte und Studierende*. Leipzig: Vogel.

- Eisthen, H. L., Wysocki, C. J., y Beauchamp, G. K. (1987). Behavioral responses of male guinea pigs to conspecific chemical signals following neonatal vomeronasal organ removal. *Physiology and Behavior*, 41(5), 445-449.
- Engen, T. (1983). The human uses of olfaction. *American Journal of Otolaryngology*, 4(4), 250-251.
- Freeman, W. J. (1987). Nonlinear neural dynamics in olfaction as a model for cognition. En: E., Basar. (Ed.), *Dynamics of sensory and cognitive processing in the brain* (pp.19-29). Berlin, Alemania: Springer.
- Freeman, W.J. y Quiroga, Q.R. (2013). *Imaging brain Function with EEG: Advanced temporal and spatial analysis of electroencephalographic signals*. New York: Springer.
- Freeman, W.J. (2007). The place of 'codes' in nonlinear neurodynamics. *Progress in Brain Research*, 165, 447-462.
- Frith, C. D., y Frith, U. (2008). Implicit and explicit processes in social cognition. *Neuron*, 60(3), 503-510.
- Gottfried, J. A., Smith, A. P., Rugg, M. D. y Dolan, R. J. (2004). Remembrance of odors past: human olfactory cortex in cross-modal recognition memory. *Neuron*, 42(4), 687-695.
- Gottfried, J. A. y Zald, D. H. (2005). On the scent of human olfactory orbitofrontal cortex: meta-analysis and comparison to non-human primates. *Brain Research Reviews*, 50(2), 287-304.
- Gower, D.B., y Ruparel, B.A. (1993). Olfaction in humans with special reference to odorous 16-androstenes: their occurrence, perception and possible social, psychological and sexual impact. *Journal of Endocrinology*, 137(2), 167-187.
- Grammer, K., y Jütte, A. (1997). Battle of odors: significance of pheromones for human reproduction. *Gynäkologisch Geburtshilfliche Rundsch*, 37(3), 150-153.
- Grammer, K., Fink, B., y Neave, N. (2005). Human pheromones and sexual attraction. *European Journal of Obstetrics, Gynecology and Reproductive Biology*, 118(2), 135-142.
- Greenwald, A. G., Draine, S. C., y Abrams, R. L. (1996). Three cognitive markers of unconscious semantic activation. *Science*, 273(5282), 1699.
- Grosse-Wilde, E., Gohl, T., Bouche, E., Breer, H., y Krieger, J. (2007). Candidate pheromone receptors provide the basis for the response of distinct antennal

- neurons to pheromonal compounds. *The European Journal of Neuroscience*, 25(8), 2364-2373.
- Haberly, L. B. (1998). Olfactory cortex. En: G. M., Shepherd (Ed.), *The Synaptic Organization of the Brain* (pp.317-345). New York: Oxford University Press.
- Hadjikhani, N., y de Gelder, B. (2003). Seeing fearful body expressions activates the fusiform cortex and amygdala. *Current Biology*, 13(24), 2201-2205.
- Hadley, K., Orlandi, R. R., y Fong, K. J. (2004). Basic anatomy and physiology of olfaction and taste. *Otolaryngologic Clinics of North America*, 37(6), 1115-1126.
- Hardy, T., y Jackson, R. (1998). *Aprendizaje y cognición*. Madrid: Prentice Hall.
- Havlicek, J., Saxton, T. K., Roberts, S. C., Jozifkova, E., Lhota, S., Valentova, J., y Flegr, J. (2008). He sees, she smells? Male and female reports of sensory reliance in mate choice and non-mate choice contexts. *Personality and Individual Differences*, 45(6), 565-570.
- Heckmann, M., Teichmann, B., Pause, B. M., y Plewig, G. (2003). Amelioration of body odour after intracutaneous axillary injection of botulinum toxin-A. *Archives of Dermatology*, 139 (1), 57-59.
- Herz, R. S., y Cahill, E. D. (1997). Differential use of sensory information in sexual behavior as a function of gender. *Human Nature*, 8(3), 275-286.
- Herz, R. S., y Inzlicht, M. (2002). Sex differences in response to physical and social factors involved in human mate selection: The importance of smell for women. *Evolution and Human Behavior*, 23(5), 359-364.
- Holender, D., y Duscherer, K. (2004). Unconscious perception: The need for a paradigm shift. *Perception and Psychophysics*, 66(5), 872-881.
- Hosek, J. R., y Freeman, W. J. (2001). Osmetic ontogenesis, or olfaction becomes you: the neurodynamic, intentional self and its affinities with the Foucaultian/Butlerian subject. *Configurations*, 9(3), 509-542.
- Hughes, S. M., Harrison, M. A., y Gallup, G. G. (2002). The sound of symmetry: Voice as a marker of developmental instability. *Evolution and Human Behavior*, 23(3), 173-180.
- Hummer, T. A., y McClintock, M. K. (2009). Putative human pheromone androstadienone attunes the mind specifically to emotional information. *Hormones and behavior*, 55(4), 548-559.

- Jacob, S., y McClintock, M.K. (2000). Psychological state and mood effects of steroidal chemosignals in women and men. *Hormones and Behavior*, 37(1), 57-78.
- Jacob, S., McClintock, M. K., Zelano, B., y Ober, C. (2002). Paternally inherited HLA alleles are associated with women's choice of male odor. *Nature Genetics*, 30(2), 175-179.
- James, W. (1890). *The Principles of Psychology*. New York: Holt.
- Karlson, P., y Luscher, M. (1959). Pheromones: a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183, 55-53.
- Keller, A. (2011). Attention and Olfactory Consciousness. *Frontiers in Psychology*, 2, 380.
- Keller, M., Baum, M.J., Brock, O., Brennan, P.A., y Bakker, J. (2009). The main and the accessory olfactory systems interact in the control of mate recognition and sexual behavior. *Behavior Brain Research*, 200(2), 68-76.
- Kettenmann, B., Jousmäki, V., Portin, K., Salmelin, R., Kobal, G., y Hari, R. (1996). Odorants activate the human superior temporal sulcus. *Neuroscience letters*, 203(2), 143-145.
- Kihlstrom, J. F., Barnhardt, T. M., y Tataryn, D. J. (1992). The psychological unconscious: Found, lost, and regained. *American Psychologist*, 47(6), 788-791.
- Kluger, J. (1998). Following our noses. *Time Magazine*, 151, 73-72.
- Knecht, M., Lundström, J. N., Witt, M., Hüttenbrink, K. B., Heilmann, S., y Hummel, T. (2003). Assessment of olfactory function and androstenone odor thresholds in humans with or without functional occlusion of the vomeronasal duct. *Behavioral Neuroscience*, 117(6), 1135.
- Kobal, G., y Hummel, T. (1991). Olfactory evoked potentials in humans. *Smell and Taste in Health and Disease*, 255-275.
- Kobal, G., y Kettenmann, B. (2000). Olfactory functional imaging and physiology. *International Journal of Psychophysiology*, 36(2), 157-163.
- Kohl, J., Atzmueller, M., Fink, B., y Grammer, K. (2001). Human pheromones: integrative neuroendocrinology and ethology. *Neuroendocrinology Letters* 22(5), 309-21.
- Koster, E. P., y Koelega, H. S. (1976). Sex differences in odour perception. *Journal of Society of Cosmetic Chemists*, 27, 319-327.
- Kudjakova, T. I., Sarycheva, N. Y., y Kamensky, A. A. (2007). Characteristics of exploratory behavior and the level of uneasiness of white no purebred rats after

- extirpation of the vomeronasal organ (VNO). *Doklady Biological Sciences*, 414(1), 208-211.
- Kunst-Wilson, W. R., y Zajonc, R. (1980). Affective discrimination of stimuli that cannot be recognized. *Science*, 207(4430), 557-558.
- LaBar, K. S., Crupain, M. J., Voyvodic, J. T., y pre McCarthy, G. (2003). Dynamic perception of facial affect and identity in the human brain. *Cerebral Cortex*, 13(10), 1023-1033.
- Labows, J. N., Reilly, J. T., Leyden, J. J., y Preti, G. (1999). Axillary odor determination, formation, and control. *Cosmetic Science and Technology Series*, 59-82.
- Le Guérer, A. (2002). Olfaction and cognition: a philosophical and psychoanalytic. En: Rouby, C., Schaal, B., Dubois, D., Gervais, D., y Holley, A. (Eds.), *Olfaction, Taste and Cognition* (pp.3-15). Cambridge: Cambridge University Press,
- LeDoux, J. (2012). Rethinking the emotional brain. *Neuron*, 73(4), 653-676.
- Levenson, R. W. (2003). Autonomic specificity and emotion. *Handbook of Affective Sciences*, 2, 212-224.
- Lewis, P. A., Rezaie, R., Brown, R., Roberts, N., y Dunbar, R. I. (2011). Ventromedial prefrontal volume predicts understanding of others and social network size. *Neuroimage*, 57(4), 1624-1629.
- Li, H., Yuan, J., y Lin, C. (2008). The neural mechanism underlying the female advantage in identifying negative emotions: An event-related potential study. *Neuroimage*, 40(4), 1921-1929.
- Lübke, K. T., Hoenen, M., y Pause, B. M. (2012). Differential processing of social chemosignals obtained from potential partners in regards to gender and sexual orientation. *Behavioral Brain Research*, 228(2), 375-387.
- Lübke, K., Schablitzky, S., y Pause, B. M. (2009). Male sexual orientation affects sensitivity to androstenone. *Chemosensory Perception*, 2(3), 154-160.
- Lübke, K.T., y Pause, B.M. (2015). Always follow your nose: The functional significance of social chemosignals in human reproduction and survival. *Hormones and Behavior*, 68, 134-144.
- Lundström, J. N., y Olsson, M. J. (2005). Subthreshold amounts of social odorant affect mood, but not behavior, in heterosexual women when tested by a male, but not a female, experimenter. *Biological Psychology*, 70(3), 197-204.

- Lundström, J. N., Boyle, J. A., Zatorre, R. J., y Jones-Gotman, M. (2009). The neuronal substrates of human olfactory based kin recognition. *Human Brain Mapping*, 30(8), 2571-2580.
- Lundström, J. N., Boyle, J. A., Zatorre, R. J., y Jones-Gotman, M. (2008). Functional neuronal processing of body odors differs from that of similar common odors. *Cerebral Cortex*, 18(6), 1466-1474.
- Lundström, J.N., y Olsson, M.J. (2010). Functional neuronal processing of human body odors. *Vitamins and Hormones*, 83, 1-23.
- Lundström, J.N., Goncalves, M., Esteves, F., y Olsson, M.J. (2003). Psychological effects of subthreshold exposure to the putative human pheromone 4, 16-androstadien-3-one. *Hormones and Behavior*, 44(5), 395-401.
- Maddock, R. J. (1999). The retrosplenial cortex and emotion: new insights from functional neuroimaging of the human brain. *Trends in Neurosciences*, 22(7), 310-316.
- Mainland, J. D., Keller, A., Li, Y. R., Zhou, T., Trimmer, C., Snyder, L. L.,..... Zhan, S. (2014). The missense of smell: functional variability in the human odorant receptor repertoire. *Nature Neuroscience*, 17(1), 114-120.
- Marazziti, D., Masala, I., Baroni, S., Polini, M., Massimetti, G., Giannaccini, G.,..... Moschini, C. (2010). Male axillary extracts modify the affinity of the platelet serotonin transporter and impulsiveness in women. *Physiology and Behavior*, 100(4), 364-368.
- Marcel, A. J. (1983). Conscious and unconscious perception: Experiments on visual masking and word recognition. *Cognitive Psychology*, 15(2), 197-237.
- Markowitsch, H. J. (1982). Thalamic mediodorsal nucleus and memory: a critical evaluation of studies in animals and man. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 6(3), 351-380.
- Martins, Y., Preti, G., Crabtree, C. R., Runyan, T., Vainius, A. A., y Wysocki, C. J. (2005). Preference for human body odors is influenced by gender and sexual orientation. *Psychological Science*, 16(9), 694-701.
- Mast, T.G., y Samuelsen, C.L. (2009). Human pheromone detection by the vomeronasal organ: unnecessary for mate selection? *Chemical Senses*, 34(6), 529-531.
- McClintock, M. K. (1971). Menstrual synchrony and suppression. *Nature*, 229, 244-245
- McClintock, M.K. (1998). On the nature of mammalian and human pheromones. *Annals of the New York Academy of Science*, 855, 390-392.

- McClintock, M.K. (2000). Human pheromones: primers, releasers, signalers or modulators? En: Wallen, K. y Schneider, E. (Eds.), *Reproduction in context*. (pp.335-420). Cambridge: MIT Press.
- Merrick, C., Godwin, C.A., Geisler, M.W., y Morsella, E., (2014) The olfactory system as the gateway to the neural correlates of consciousness. *Frontiers in Psychology*, 4.
- Michael, R.P., Bonsall, R.W., y Kutner, M. (1975). Volatile fatty acids, ‘Copulins’, in human vaginal secretions. *Psychoneuroendocrinology*, 1(2), 153-162.
- Miller, G. A. (1994). The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 101(2), 343.
- Mitchell, A. S., Baxter, M. G., y Gaffan, D. (2007). Dissociable performance on scene learning and strategy implementation after lesions to magnocellular mediodorsal thalamic nucleus. *The Journal of Neuroscience*, 27(44), 11888-11895.
- Mori, K., Nagao, H., y Yoshihara, Y. (1999). The olfactory bulb: coding and processing of odor molecule information. *Science*, 286(5440), 711-715.
- Morsella, E., Krieger, S. C., y Bargh, J. A. (2010). Minimal neuroanatomy for a conscious brain: homing in on the networks constituting consciousness. *Neural Networks*, 23(1), 14-15.
- Mostafa, T., El Khoully, G., y Hassan, A. (2012). Pheromones in sex and reproduction: Do they have a role in humans? *Journal of Advanced Research*, 3(1), 1-9.
- Mudrik, L., Breska, A., Lamy, D., y Deouell, L. Y. (2011). Integration without awareness expanding the limits of unconscious processing. *Psychological Science*, 22(6), 764-770.
- Mujica-Parodi, L. R., Strey, H. H., Frederick, B., Savoy, R., Cox, D., Botanov, Y.,... Weber, J. (2009). Chemosensory cues to conspecific emotional stress activate amygdala in humans. *Plos One*, 4(7), 6415.
- Münsterberg, H., Ribot, T. A., Janet, P., Jastrow, J., Hart, B., y Prince, M. (1910). *Subconscious Phenomena*. Boston: R.G. Badger.
- Murphy, C., Morgan, C. D., Geisler, M. W., Wetter, S., Covington, J. W., Madowitz, M. D.,... Polich, J. M. (2000). Olfactory event-related potentials and aging: normative data. *International Journal of Psychophysiology*, 36(2), 133-145.
- Neville, K. R., y Haberly, L. B. (2004). Olfactory cortex. En: G. M., Shepherd (Ed.), *The synaptic organization of the brain* (pp.165–216). New York: Oxford University Press.

- Núñez, J. P. (2006). El inconsciente desde el punto de vista cognitivo. *Revista internacional de psicoanálisis, Aperturas psicoanalíticas*, 22.
- Núñez, J.P. (1998). *Aprendizaje inconsciente: Condicionamiento a estímulos visuales subliminales* (Doctoral dissertation, Universidad Pontificia Comillas).
- Ober, C., Weitkamp, L. R., Cox, N., Dytch, H., Kostyu, D., y Elias, S. (1997). HLA and mate choice in humans. *The American Journal of Human Genetics*, 61(3), 497-504.
- Öhman, A., y Mineka, S. (2001). Fears, phobias, and preparedness: toward an evolved module of fear and fear learning. *Psychological Review*, 108(3), 483.
- Öngür, D., y Price, J. L. (2000). The organization of networks within the orbital and medial prefrontal cortex of rats, monkeys and humans. *Cerebral Cortex*, 10(3), 206-219.
- Overgaard, M., Rote, J., Mouridsen, K., y Ramsøy, T. Z. (2006). Is conscious perception gradual or dichotomous? A comparison of report methodologies during a visual task. *Consciousness and Cognition*, 15(4), 700-708.
- Parham, P., y Ohta, T. (1996). Population biology of antigen presentation by MHC class I molecules. *Science*, 272(5258), 67.
- Pause, B. M., Krauel, K., Schrader, C., Sojka, B., Westphal, E., Müller-Ruchholtz, W., y Ferstl, R. (2006). The human brain is a detector of chemosensorily transmitted HLA-class I-similarity in same-and opposite-sex relations. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1585), 471-478.
- Pause, B. M., Krauel, K., Sojka, B., y Ferstl, R. (1998). Body odor evoked potentials: a new method to study the chemosensory perception of self and non-self in humans. *Genetica*, 104(3), 285-294.
- Pause, B. M., Lübke, K., Laudien, J. H., y Ferstl, R. (2010). Intensified neuronal investment in the processing of chemosensory anxiety signals in non-socially anxious and socially anxious individuals. *Plos One*, 5(4), 10342.
- Pause, B.M. (2004). Are androgen steroids acting as pheromones in humans? *Physiology and Behavior*, 83(1), 21-29.
- Pause, B.M. (2012). Processing of body odor signals by the human brain. *Chemosens Percept*, 5(1), 55-63.
- Penn, D. J. (2002). The scent of genetic compatibility: sexual selection and the major histocompatibility complex. *Ethology*, 108(1), 1-21.

- Penton-Voak, I. S., y Perrett, D. I. (2001). Male facial attractiveness: perceived personality and shifting female preferences for male traits across the menstrual cycle. *Advances in the Study of Behavior*, 30, 219-259.
- Perrett, D. I., Burt, D. M., Penton-Voak, I. S., Lee, K. J., Rowland, D. A., y Edwards, R. (1999). Symmetry and human facial attractiveness. *Evolution and Human Behavior*, 20(5), 295-307.
- Pessiglione, M., Schmidt, L., Draganski, B., Kalisch, R., Lau, H., Dolan, R. J., y Frith, C. D. (2007). How the brain translates money into force: a neuroimaging study of subliminal motivation. *Science*, 316(5826), 904-906.
- Pessoa, L., y Adolphs, R. (2010). Emotion processing and the amygdala: from a 'low road' to 'many roads' of evaluating biological significance. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(11), 773-783.
- Pierce, C. S., y Jastrow, J. (1884): On small differences in sensation. *Memoirs of the National Academy of Science*, 3, 75-83.
- Poo, C., e Isaacson, J. S. (2009). Odor representations in olfactory cortex: "sparse" coding, global inhibition, and oscillations. *Neuron*, 62(6), 850-861.
- Potter, H., y Butters, N. (1980). An assessment of olfactory deficits in patients with damage to prefrontal cortex. *Neuropsychology*, 18(6), 621-628.
- Prehn-Kristensen, A., Wiesner, C., Bergmann, T. O., Wolff, S., Jansen, O., Mehdorn, H. M.,... Pause, B. M. (2009). Induction of empathy by the smell of anxiety. *Plos One*, 4(6), 5987.
- Price, J. L. (1990). Olfactory system. *The human nervous system*, 2, 979-998.
- Price, J. L., y Slotnick, B. M. (1983). Dual olfactory representation in the rat thalamus: an anatomical and electrophysiological study. *Journal of Comparative Neurology*, 215(1), 63-77.
- Proverbio, A. M., Zani, A., y Adorni, R. (2008). Neural markers of a greater female responsiveness to social stimuli. *BMC Neuroscience*, 9(1), 1.
- Rahman, Q., y Wilson, G. D. (2003). Born gay? The psychobiology of human sexual orientation. *Personality and Individual Differences*, 34(8), 1337-1382.
- Restrepo, D., Lin, W., Salcedo, E., Yamazaki, K., y Beauchamp, G. (2006). Odortypes and MHC peptides: Complementary chemosignals of MHC haplotype? *Trends in Neurosciences*, 29(11), 604-609.
- Roberts, S. C., Havlicek, J., Flegr, J., Hruskova, M., Little, A. C., Jones, B. C.,... Petrie, M. (2004). Female facial attractiveness increases during the fertile phase of the

menstrual cycle. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 271, 270-272

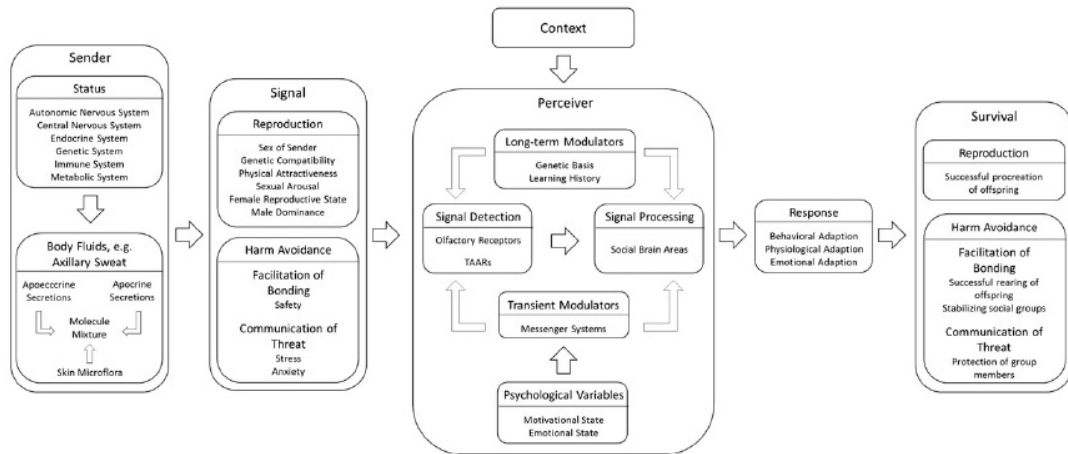
- Rodrigues, R.J. (2000). Aphrodisiacs through the ages: The discrepancy between lovers' aspirations and their desires: three millenia of search and experimentation. A historical review especially researched for the enlightenment and entertainment of the participants of the Amazon. Boat cruise organized Dr. Heinz Gruber.
- Rolls, E. T., y Baylis, L. L. (1994). Gustatory, olfactory, and visual convergence within the primate orbitofrontal cortex. *The Journal of Neuroscience*, 14(9), 5437-5452.
- Rowe, T. B., Macrini, T. E., y Luo, Z. X. (2011). Fossil evidence on origin of the mammalian brain. *Science*, 332(6032), 955-957.
- Royet, J. P., Hudry, J., Zald, D. H., Godinot, D., Grégoire, M. C., Lavenne, F.,... Holley, A. (2001). Functional neuroanatomy of different olfactory judgments. *Neuroimage*, 13(3), 506-519.
- Royet, J. P., Koenig, O., Gregoire, M. C., Cinotti, L., Lavenne, F., Le Bars, D.,... Holley, A. (1999). Functional anatomy of perceptual and semantic processing for odors. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11(1), 94-109.
- Rugg, M. D., Mark, R. E. y Walla, P., Schloerscheidt, A. M., Birch, C. S., & Allan, K. (1998). Dissociation of the neural correlates of implicit and explicit memory. *Nature*, 392(6676), 595-598
- Rule, N. O., Ambady, N., y Hallett, K. C. (2009). Female sexual orientation is perceived accurately, rapidly, and automatically from the face and its features. *Journal of Experimental Social Psychology*, 45(6), 1245-1251.
- Sandberg, K., Timmermans, B., Overgaard, M., y Cleeremans, A. (2010). Measuring consciousness: is one measure better than the other? *Consciousness and Cognition*, 19(4), 1069-1078.
- Savic, I., Hedén-Blomqvist, E., y Berglund, H. (2009). Pheromone signal transduction in humans: what can be learned from olfactory loss. *Human Brain Mapping*, 30(9), 3057-3065.
- Schaal, B., Orgeur, P., y Rognon, C. (1995). *Odor sensing in the human fetus: structural, functional and chemoecological basis*. En: Lecanuet, J.P., Krasnegor, N., Fifer, W., y Smotherman, W. (Eds.) *Prenatal Development: psychobiological perspectives* (p. 55-77). Hillsdale, Estados Unidos: Erlbaum.

- Schank, J. C. (2001). Measurement and cycle variability: reexamining the case for ovarian-cycle synchrony in primates. *Behavioral Processes*, 56(3), 131-146.
- Schmidt, T. (2015). Invisible stimuli, implicit thresholds: why invisibility judgments cannot be interpreted in isolation. *Advances in Cognitive Psychology*, 11(2), 31-41.
- Sela, L., Sacher, Y., Serfaty, C., Yeshurun, Y., Soroker, N., y Sobel, N. (2009). Spared and impaired olfactory abilities after thalamic lesions. *The Journal of Neuroscience*, 29(39), 12059-12069.
- Sergeant, M. J., Dickins, T. E., Davies, M. N., y Griffiths, M. D. (2007). Women's hedonic ratings of body odor of heterosexual and homosexual men. *Archives of Sexual Behavior*, 36(3), 395-401.
- Sergeant, M.J.T., Davies, M.N.O., Dickins, T.E., y Griffiths, M.D. (2005). The self-reported importance of olfaction during human mate choice. *Sexualities, Evolution and Gender*, 7(3), 199-213.
- Sherman, S. M., y Guillery, R. W. (2006). *Exploring the thalamus and its role in cortical function*. Cambridge: MIT Press.
- Singer, T., y Lamm, C. (2009). The social neuroscience of empathy. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1156(1), 81-96.
- Singh, D., y Bronstad, P. M. (2001). Female body odour is a potential cue to ovulation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1469), 797-801.
- Sklar, A. Y., Levy, N., Goldstein, A., Mandel, R., Maril, A., y Hassin, R. R. (2012). Reading and doing arithmetic nonconsciously. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(48), 19614-19619.
- Sobel, N., Prabhakaran, V., Zhao, Z., Desmond, J. E., Glover, G. H., Sullivan, E. V., y Gabrieli, J. D. (2000). Time course of odorant-induced activation in the human primary olfactory cortex. *Journal of Neurophysiology*, 83(1), 537-551.
- Sokolov, J.J., Harris, R.T., y Hecker, M.R. (1976). Isolation of substances from human vaginal secretions previously shown to be sex attractant pheromones in higher primates. *Archives of Sexual Behavior*, 5(4), 269-274.
- Stern, K., y McClintock, M.K. (1998). Regulation of ovulation by human pheromones. *Nature*, 392, 177-179.
- Stevenson, R.J. (2010). An initial evaluation of the functions of human olfaction. *Chemical Senses*, 35(1), 3-20.

- Stowers, L., y Marton, T.F. (2005). What is a pheromone? Mammalian pheromones reconsidered. *Neuron*, 46(5), 699-702.
- Tamietto, M., y De Gelder, B. (2010). Neural bases of the non-conscious perception of emotional signals. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(10), 697-709.
- Tanabe, T., Yarita, H., Iino, M., Ooshima, Y., y Takagi, S. F. (1975). An olfactory projection area in orbitofrontal cortex of the monkey. *Journal of Neurophysiology*, 38(5), 1269-1283.
- Tham, W. W., Stevenson, R. J., y Miller, L. A. (2009). The functional role of the medio dorsal thalamic nucleus in olfaction. *Brain Research Reviews*, 62(1), 109-126.
- Tham, W. W., Stevenson, R. J., y Miller, L. A. (2011). The role of the mediodorsal thalamic nucleus in human olfaction. *Neurocase*, 17(2), 148-159.
- Tirindelli, R., Dibattista, M., Pifferi, S., y Menini, A. (2009). From pheromones to behaviour. *Physiological Reviews*, 89(3), 921-956.
- Tovée, M. J., Maisey, D. S., Emery, J. L., y Cornelissen, P. L. (1999). Visual cues to female physical attractiveness. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1415), 211-218.
- Vaglio, S., Minicozzi, P., Bonometti, E., Mello, G., y Chiarelli, B. (2009). Volatile signals during pregnancy: A possible chemical basis for mother–infant recognition. *Journal of Chemical Ecology*, 35(1), 131-139.
- Valentova, J. V., y Havlíček, J. (2013). Perceived sexual orientation based on vocal and facial stimuli is linked to self-rated sexual orientation in Czech men. *Plos One*, 8(12).
- Van Opstal, F., Calderon, C. B., Gevers, W., y Verguts, T. (2011). Setting the stage subliminally: unconscious context effects. *Consciousness and Cognition*, 20(4), 1860-1864.
- Völlm, B. A., Taylor, A. N., Richardson, P., Corcoran, R., Stirling, J., McKie, S.,... Elliott, R. (2006). Neuronal correlates of theory of mind and empathy: a functional magnetic resonance imaging study in a nonverbal task. *Neuroimage*, 29(1), 90-98.
- Wang, Z., Nudelman, A., y Storm, D.R. (2007). Are pheromones detected through the main olfactory epithelium? *Molecular Neurobiology*, 35(3), 317-323.
- Wedekind, C., y Furi, S. (1997). Body odour preferences in men and women: do they aim for specific MHC combinations or simply heterozygosity? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264(1387), 1471-1479.

- Wilson, E. O. (1980). Sociobiology: The Abridge Edition. En: Baxi, K.N., Dorries, K.M., y Eisthen, H.L. *Is the vomeronasal system really specialized for detecting pheromones?* (pp.1-7). Estados Unidos: Belknap Press of Harvard University Press.
- Winberg, J., y Porter, R. H. (1998). Olfaction and human neonatal behavior: clinical implications. *Acta Paediatrica*, 87(1), 6-10.
- Wundt, W. M. (1886). *Éléments de psychologie physiologique* (Vol. 2). Alcan.
- Wyart, C., Webster, W.W., Chen, J.H., Wilson, S.R., McClary, A., y Khan, R.M. (2007). Smelling a single component of male sweat alters levels of cortisol in women. *The Journal of Neuroscience*, 27(6), 1261-1265.
- Wysocki, C.J., y Lepri, J.J. (1991). Consequences of removing the vomeronasal organ. *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*, 39(4B), 661-669.
- Xu, F., Greer, C. A., y Shepherd, G. M. (2000). Odor maps in the olfactory bulb. *Journal of Comparative Neurology*, 422(4), 489-495.
- Yarita, H., Iino, M., Tanabe, T., Kogure, S., y Takagi, S. F. (1980). A transthalamic olfactory pathway to orbitofrontal cortex in the monkey. *Journal of Neurophysiology*, 43(1), 69-85.
- Zamble, A., Sahpaz, S., Brunet, C., y Bailleul, F. (2008). Effects of Microdesmis keayana roots on sexual behavior of male rats. *Phytomedicine: International Journal of Phytotherapy and Phytopharmacology*, 15(8), 625-629.
- Zatorre, R. J., Jones-Gotman, M., y Rouby, C. (2000). Neural mechanisms involved in odor pleasantness and intensity judgments. *Neuroreport*, 11(12), 2711-2716.
- Zatorre, R. J., Jones-Gotman, M., Evans, A. C., y Meyer, E. (1992). Functional localization and lateralization of human olfactory cortex. *Nature*, 360(6402), 339-340.
- Zeng, X.N., Leyden, J.J., Brand, J.G., Spielman, A.I., McGinley, K., y Preti, G. (1992). An investigation of human apocrine gland secretion for axillary odor precursors. *Journal of Chemical Ecology*, 18(7), 1039-1055.
- Zhou, W., y Chen, D. (2008). Encoding human sexual chemosensory cues in the orbitofrontal and fusiform cortices. *The Journal of Neuroscience*, 28(53), 14416-14421.

## ANEXO



**Anexo 1. Comunicación química en humanos (Lübke y Pause, 2015).** La comunicación quimiosensorial humana influye en la reproducción y la supervivencia. En función del estado fisiológico de un individuo (emisor) produce unas moléculas u otras específicas a transmitir en el mensaje (señal). Otro individuo (perceptor) detecta y procesa este mensaje. Sin embargo, la detección y el procesamiento se ven afectados por diferentes factores. El procesamiento a continuación, da lugar a respuestas de adaptación tanto a niveles de comportamiento tanto fisiológico como emocional. Estas respuestas aseguran la supervivencia ontogénica y/o filogenética.