



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Tesis:

**¿La belleza está en el ojo de quien la mira?
Expresión de caracteres sexualmente dimórficos y la
percepción de atractivo facial en un modelo Humano.**

P R E S E N T A

Juan Sebastián Lucero Carrasquilla

DIRECTOR

Dr. Isaac González Santoyo

Vo. Bo.

REVISOR

Dr. Javier Nieto Gutiérrez

Vo. Bo.



Ciudad Universitaria, Cd. Mx. 2020



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos

A mis padres, gracias por siempre estar ahí apoyándome y aguantándome, cada quien a su estilo y siempre tratando de darme una visión integral y ética de todo lo que me propongo. Siempre sentí su compañía, cariño y atención incluso en los momentos en los que veía todo más oscuro, siempre fueron una luz guía para mí.

A mis hermanos, que si llegan a leer esto cuando tengan edad de entender lo que intenté decir, sepan que la ciencia es para mí una ventana hacia un universo en donde la creatividad y la pasión son claves para poder entender el mundo. Para mí sería un sueño servirles de inspiración para que sigan un camino similar hacia algo que ahora sé que me hace feliz.

A Casandra, mi compañera y pareja de incontables experiencias y las que nos faltan por vivir. Tu visión tan tuya y tan distinta de la mía me ayudaron a ver un panorama mucho más amplio y lejos de rivalizar o chocar me enseñaste a sentirme complementado y complementar. Esta tesis también es tuya por todo lo que aportaste a mi vida mientras la escribía.

Al Laboratorio de Neuroecología Cognitiva, juntos hemos pasado por varios procesos de crecimiento y cambio, todos los que alguna vez formaron parte desde el principio hasta la actualidad son piezas clave de la creación de ese espacio y por lo tanto de mi formación como investigador, les estaré eternamente agradecido y espero que esta tesis, más que un final, sea testimonio de un inicio en una nueva etapa juntos.

Especialmente para Isaac, si alguien es testigo de todo lo que he pasado para poder terminar esta tesis es él, y no solo por ser responsable del Laboratorio, si no por siempre estar ahí, no solo en lo académico. Se ha vuelto un gran amigo, un ejemplo respecto al tipo de investigación que quiero hacer, una investigación humana, integral y con calidad. Gracias de verdad por tu apoyo y paciencia.

A los profesores y profesoras de la Facultad de Psicología, no olvido que todo empieza con esas clases que te hacen ver más allá de una calificación o un horario, gracias a ustedes y en especial a aquellos que motivan la creatividad en la ciencia.

A “la escuela de psicología chilanga”, los conocí ya tarde pero literal me hicieron sentir que estuve ahí desde siempre, nunca voy a olvidar todas esas discusiones acaloradas que servían como una escuela informal para saber defender mis ideas. Lo que más me quedo de ustedes es que lo mejor que hay es rodearse de gente con puntos de vista diversos.

Por ultimo pero no menos importante, a Carlos, Taniel, Oscar y todos los que participan en AMEC, ya sea de lejos o viviendo juntos, el vernos crecer me ha enseñado mucho de lo que tengo y no tengo que hacer. Que esta tesis sirva de recordatorio de que es posible titularse haciendo lo que te gusta.

Contenido

Introducción	6
Antecedentes	10
Evolución y Función de las señales animales.....	10
Costos evolutivos de las señales animales	17
Evolución y función de señales sexuales animales.....	18
Señales sexuales dimórficas en el apareamiento humano: fisiología y correlatos neuronales.....	22
Señales Faciales Sexualmente Dimórficas y su Implicación en la Comunicación del Homo Sapiens. .	26
Morfometría Geométrica en la Selección Sexual Humana	28
Variaciones socio-ecológicas y su impacto en la selección sexual humana.....	30
Justificación.....	33
Hipótesis de trabajo	36
Predicciones	36
Objetivos.....	36
Método.....	37
Participantes y regiones del estudio.....	37
Toma de fotografías faciales.....	38
Morfometría geométrica	39
Obtención de niveles de Testosterona.....	41
Evaluaciones de las percepciones subjetivas en las poblaciones.....	44
Análisis Estadísticos	46
Resultados	48
Discusión	53
Conclusiones	59
Bibliografía	60

Resumen

Para entender la percepción de atractivo facial en humanos se debe abordar el fenómeno desde una perspectiva multivariada. Los estudios en señales de comunicación animal desde una perspectiva en selección sexual, ecología de la conducta humana y percepción subjetiva socio cultural de atributos físicos, son un buen marco explicativo a partir del cual se puede dar luz a este fenómeno. En el presente estudio se evaluó la percepción de 500 participantes respecto a una serie de atributos subjetivos, sobre 66 rostros de varones mexicanos provenientes de dos condiciones ambientales distintas, una con características rurales, en donde el acceso a recursos de salud y alimenticios está muy limitado, y otra con características urbanas en donde el acceso a estos recursos es más equitativo. Además, se obtuvieron mediciones relacionadas con la forma del rostro de estos 66 participantes, así como los niveles de testosterona en saliva. Esto con el fin de dar una explicación a la percepción de atributos físicos faciales a partir del papel que tiene la testosterona como modulador y promotor de caracteres sexuales secundarios, sexualmente dimórficos en rostros humanos. Los resultados apuntan a que el atractivo percibido puede ser predicho por los niveles de testosterona únicamente en la población urbana, no así en la rural. Sin embargo, estas características percibidas no dependerían únicamente de la forma del rostro, ya que no se encontró asociación entre los niveles de testosterona y la forma de los 66 participantes, a pesar de que se encontraron diferencias en la forma de los rostros entre las dos poblaciones. Esto podría indicar que los niveles de testosterona sí tienen una relación con la percepción de atributos faciales, pero no por medio del efecto que tiene esta sobre la forma del rostro, si no sobre otras características perceptibles como la textura o el tono de la piel. Palabras claves: caracteres sexuales secundarios, preferencia, dimorfismo sexual, percepción facial, rostros, testosterona.

Introducción

Los organismos estamos constantemente expuestos a señales por parte de nuestro entorno, que nos sirven para comunicarnos y recibir retroalimentación. Estas señales pueden ser señales ambientales, de otras especies o de individuos de nuestra misma especie. Este mecanismo de comunicación puede ir desde una señal química, una característica física, o incluso una conducta. Los componentes de las señales se pueden caracterizar en tres partes en relación al efecto que tienen sobre el receptor. La primera es la detectabilidad de la señal, que es la intensidad, la duración o la tasa de repetición de la señal, es decir una medida de magnitud de la señal. La segunda parte es la discriminabilidad, la capacidad de la señal para provocar una respuesta de categorización o discriminación por parte del estímulo hacia un tipo en concreto, es decir que la señal tenga un significado categórico para el individuo. Y por último el vínculo entre la señal y el receptor basado en el aprendizaje de contingencias asociadas al estímulo (Guilford, T. & Dawkins, M, 1991).

La detección de señales se puede estudiar desde su estrategia o eficacia. La estrategia determina por qué un receptor responde a una señal particular, mientras que la eficacia determina con qué probabilidad la señal provoca una respuesta en el receptor. Con base en esto, el estudio de la elección de pareja se basa en cómo los individuos expresan sus condiciones o cualidades a sus potenciales parejas, mediante el uso de atributos morfológicos y/o conductuales (Barber, 1995).

En el caso de los humanos, pueden existir atributos que arrojan información importante sobre las características del individuo, ya que al vivir en un sistema de organización jerárquico que distribuye el recurso reproductivo, alimenticio y de territorio de forma asimétrica, las características físicas son importantes predictores que definirán el rol que tendrá el sujeto en el

grupo social, y por lo tanto la disponibilidad y acceso que tendrán a estos recursos. Un tipo de señales físicas que muestra nuestra especie tienen un carácter sexualmente dimórfico, es decir varían dependiendo de si el sujeto es macho o hembra (González-Santoyo, et al., 2015).

Una dimensión del valor reproductivo de un individuo estará determinada por su atractivo como pareja sexual, es decir, la deseabilidad por parte de los sujetos estaría dada por la contribución de un individuo al éxito reproductivo del sexo opuesto. La investigación del atractivo físico humano se puede dividir en la determinación de cuáles son las características físicas que resultan atractivas en la elección de pareja, y el porqué de estas preferencias (Scott et al., 2012). Con respecto al primer aspecto, se ha propuesto a la masculinidad facial de los hombres, como un rasgo sexualmente dimórfico universalmente atractivo, ya que se ha observado a lo largo del tiempo y entre diferentes culturas. Estas características faciales masculinas de los hombres pueden influir directamente sobre la percepción de atractivo y otros aspectos socioculturales como la dominancia social (Thornhill & Gangestad, 2006; González-Santoyo, et al., 2015).

Con respecto al segundo aspecto que aborda el porqué de estas preferencias. Se ha sugerido que estos rasgos serían sexualmente seleccionados gracias a la información sobre distintos aspectos fisiológicos y reproductivos del portador. Por ejemplo, el dimorfismo sexual es facilitado por la expresión de la hormona sexual testosterona (Bardin & Catterall, 1981), lo que deriva en características morfológicas diferenciales entre hombres y mujeres, tales como los pómulos, las mandíbulas y los mentones alargados (Enlow, 1990).

La testosterona, a su vez, tiene un carácter estresor sobre el sistema inmune (Grossman, 1984). Esto genera que la expresión de estos caracteres sexuales secundarios, sexualmente

dimórficos, puedan tener un efecto inmunosupresor sobre los organismos (Folstad & Karter, 1992).

Debido a estos dos ejes fisiológico-Inmune, el atractivo facial derivado de la masculinidad por parte de la expresión de caracteres sexuales secundarios, estaría envuelto en un mecanismo de señalización confiable a parejas sexuales potenciales, sobre la condición genética y fisiológica del portador, ya que solo los individuos capaces de pagar los costos inmunológicos impuestos por la Testosterona, podrían expresar de manera conspicua sus características sexualmente dimórficas, hipótesis conocida como “Immunocompetence Handicap Hypothesis” (ICHH; Folstad & Karter, 1992; Thornhill & Gangestad, 2006; Little, Jones & Penton-Voak, 2002).

Recientemente, esta hipótesis se ha propuesto como una vía para entender las conductas que giran en torno a la elección de parejas sexuales y la evolución de distintos caracteres morfológicos humanos que definen el atractivo sexual. Sin embargo, por lo reciente de su planteamiento su evaluación experimental ha sido pobremente abordada, lo que ha generado resultados poco concluyentes (Puts et al., 2012). Por ejemplo, a pesar de que se ha encontrado que la percepción de masculinidad en el rostro del hombre, una característica mediada por la Testosterona, esta negativamente relacionada con la incidencia de enfermedades (Rhodes et al., 2003; Rantala et al., 2012), parece no existir una preferencia clara de elección sexual femenina hacia tales características (Little et al., 2012), e inclusive en otros casos no se ha encontrado asociación con indicadores más directos de la capacidad inmunológica (Rhodes et al., 2003). Como resultado, no existe un consenso general que valide o rechace a la ICHH como la explicación a las conductas que giran en torno al atractivo físico hacia estos rasgos. Esta

controversia puede ser explicada en tres aspectos importantes a considerar en este tipo de estudios.

1) La asociación directa entre los niveles basales de Testosterona y la variación en la expresión de rasgos faciales sexualmente dimórficos ha sido pobremente explorada (Puts, 2012).

2) Las características fenotípicas que definen el dimorfismo sexual facial son componentes que han sido evaluados cualitativamente. No obstante, la forma específica que modula estas percepciones cualitativas no ha sido cuantitativamente evaluada. Es posible que las personas tengan una percepción de masculinidad/feminidad facial individual, y que en realidad no exista un consenso cuantitativo de lo que es un rostro sexualmente dimórfico “masculino”. Las diferencias en la forma de los rostros nos podrían estar arrojando información importante sobre la expresión de estos caracteres sexuales secundarios. Estas variaciones dentro de la forma del rostro se pueden evaluar por medio de la morfometría geométrica (MG). La MG es un conjunto de herramientas que permiten evaluar cuantitativa y gráficamente la similitud o diferencia de la forma de los organismos, restando los efectos de tamaño, posición y rotación (Zelditch et al., 2004).

La evaluación de esta forma junto a la relación que se tenga con la respuesta inmune de cada individuo o con su nivel de Testosterona, podría dar una explicación causal sobre las preferencias por parte de las hembras hacia un fenotipo masculino que se considere atractivo.

3) Si la percepción de atractivo es subjetiva y dependiente de la sociedad y cultura, entonces estas evaluaciones variarían entre poblaciones, y no habría asociaciones entre rasgos “sexualmente dimórficos” y el atractivo físico. No obstante, la mayoría de estos estudios se han realizado con poblaciones caucásicas, y en poblaciones mexicanas no han sido explorados anteriormente.

Por ende, desde este enfoque, estos 3 ejes forman parte de la estructura central del presente proyecto.

A partir de la cuantificación de la testosterona como indicador fisiológico de la expresión de caracteres sexuales secundarios, podremos evaluar la relación que tiene con la forma del rostro como un indicador morfológico de estas características, por medio de fotografías del rostro y el uso de técnicas de morfometría geométrica. Al mismo tiempo, generar un índice de percepción de atributos subjetivos (ej, atractivo, dominancia, agresividad) a partir de las fotografías de los participantes, nos permitirá describir la relación que tiene este indicador fisiológico de la expresión de la forma con lo que están percibiendo, y si efectivamente la forma del rostro está comunicando alguna característica que varía junto con variaciones tanto ecológicas dependientes del ambiente donde se encuentren las personas, como fisiológicas propias de los participantes.

Considerando esta hipótesis se ha propuesto, por ejemplo, que la preferencia sobre la elección de una pareja por parte de las mujeres podría variar dependiendo del ambiente donde se encuentre, la influencia de los costos y los beneficios de la elección de una pareja será más evidente en un ambiente en donde una pobre capacidad para combatir las enfermedades sea un factor determinante para la supervivencia de un organismo.

Antecedentes

Evolución y Función de las señales animales.

¿Por qué las señales se ven como se ven? ¿En qué casos un carácter sexual secundario es considerado una señal? ¿Qué información contienen? Para dar respuesta a estas preguntas debemos ver cómo la comunidad científica ha definido este término, qué fenómenos se han descrito a partir de las señales y qué relación puede guardar con otro tipo de teorías evolutivas.

Krebs y Dawkins en 1984 y Oren Hasson posteriormente en 1994, definen una señal como una acción o estructura que incrementa la adecuación (i.e. éxito reproductivo y supervivencia) de un individuo alterando el comportamiento de otros organismos. Aparte de la anterior definición, Hasson, clasificó las señales en tres distintas categorías.

Primero se encuentran las “*Self-reporting signals*” o “*Choice-based communication*” que son las señales que dan información sobre una característica o propiedad del emisor, es decir, el que está emitiendo la señal. Un matiz de estos tipos de señales es que la información que obtiene el receptor, es decir, el que percibe (o no) la señal, puede ser positiva o negativa de manera diferencial para cada uno de los individuos (emisor-receptor) según cuáles sean los intereses y las condiciones de cada individuo, así como las características del contexto. Los miembros de esta forma de comunicación pueden compartir o no ciertas características, por ejemplo, un macho y una hembra, un cazador y una presa.

En segundo lugar están las “*Other-reporting signals*” o “*Cooperative communication systems*”. Estos están basados en un interés en común que pueden tener dos organismos, por ejemplo, el interés de dos sobre alimentar a su cría, una caza exitosa de un conjunto de depredadores, o evitar que tú o tus compañeros caigan presos producto de algún tipo de amenaza. La principal característica de este tipo de señales es que cambian la información disponible sobre objetos u organismos distintos al emisor.

Y por último están las “*cues*” o pistas que son características del mundo externo que sirven para dar información sobre los cambios que pueden ocurrir, o no, en el ambiente y de esta forma permite a los organismos tomar decisiones respecto a algo en particular o anticiparse en alguna situación que lo deje en ventaja (Hasson, 1994).

En general cualquier tipo de señal te puede ayudar a la hora de tomar decisiones e independientemente de si esa señal es precisa o no, los individuos que de alguna forma sean elegidos a partir de estas señales se ven beneficiados en algunos casos (por ejemplo, los machos se benefician al ser seleccionados por las hembras) o perjudicados en otros (por ejemplo, los organismos pueden ser perjudicados al ser seleccionados como presas para un depredador), pero no permanecen indiferentes, es decir el uso de señales es una condición que los afecta y no siempre de manera positiva.

Esto nos lleva a pensar, ¿En qué caso es conveniente para un emisor el transmitir una señal o para un receptor cambiar su comportamiento a partir de ella? Para un receptor, no es evolutivamente estable o favorable alterar su comportamiento a menos que la señal contenga información valiosa en ella (Maynard Smith & Harper, 1995), es decir que de alguna forma mejore la adecuación del individuo. A pesar de esto, la adecuación no necesita incrementarse en cada ocasión que responda a una señal, pero sí lo suficiente para que este cambio en el comportamiento le otorgue algunos beneficios. Se espera entonces que la mayoría de las señales de animales beneficien tanto al receptor como al emisor en promedio, en otras palabras el emisor obtiene información por medio de la señal (Maynard Smith & Harper, 1995).

Hay muchos factores que pueden estar promoviendo los casos en los que no se cumpla la condición de que el receptor obtenga información fiable de las señales, y uno de estos factores puede ser el uso de trampas o "*cheating*". Por ejemplo, hacer parecer a otros individuos que se posee una condición distinta (normalmente superior) a la que se tiene. Tratar de persuadir a un depredador para evitar un ataque, haciéndole creer que se posee un tamaño superior al que de hecho se tiene, es una forma de hacer trampa sobre las señales que interpretan los depredadores que corresponden al tamaño de la presa, y el depredador puede caer en estas trampas debido a

que la característica que se simula normalmente está relacionada con un costo o consecuencia. En el caso del ejemplo anterior, el tamaño está relacionado con la probabilidad de éxito o fracaso a la hora de cazar. Hay que tener en cuenta que el interés del depredador es atrapar la mayor cantidad de alimento con una inversión energética que “valga la pena” (Krenek, L., & Rudolf, V. H. W. 2014).

También existen herramientas llamadas “*attenuators*” que son características que ocultan o atenúan a otras características perceptibles por los receptores (Hasson, O., Cohen, D., & Shmida, A. 1992), esta herramienta tiene que estar de cierta forma bajo el control del emisor para ser considerada una trampa y no cualquier otra característica ecológica que promueve o no la comunicación por medio de una señal en específico.

Por otro lado están las “señales repelentes”, que son señales que no se corresponden con una característica positiva del emisor, es decir la expresión de esta señal no depende de la calidad.

También se encuentran las trampas que imitan características “legítimas” buscando promover la elección por parte del receptor en proporción similar a la que tienen los organismos que contienen esta señal de forma auténtica. Por ejemplo, simular tener un mecanismo de defensa que otros organismos de tu ambiente tienen, al simular las señales que advierten de este mecanismo a posibles amenazas por parte de otros organismos que están expuestos a este tipo de señales.

Por último, respecto a las trampas en la *choice-based communication*, está el camuflaje que expone a los receptores a un fondo sin relevancia para otros organismos cuyo objetivo sea obtener información de señales. Por ejemplo, un depredador en búsqueda de una presa se

encuentra con un organismo que tienen un mecanismo que oculta su presencia a partir de la no señalización que este representa respecto al resto del ambiente.

Esta clasificación de las distintas trampas fue descrita por Hasson (1994), y las llamó *blufs*, *attenuators*, *repellent signals*, *mimicry* y *camouflage*, respectivamente.

J. Maynard Smith y D. G. C. Harper (1995) comparten con Hasson (1994) una definición similar respecto a lo que significan las señales. Argumentan que una señal debería reducir la adecuación de un individuo al usarse en contextos distintos a una interacción con otro organismo (p.ej. Gonzalez-Santoyo et al., 2014). Aunque existen señales que se expresan independientemente de si hay un receptor para percibirla, si esta señal tiene un efecto fuera del previsto por el emisor las consecuencias tienden a ser no favorables.

La clasificación que hacen de las señales está enfocado en el mecanismo evolutivo, ya que afirman que las señales alteran el comportamiento de otros organismos gracias a que esas características han evolucionado debido a que tienen ese efecto. Las señales alteran la información disponible para el receptor de manera positiva o negativa, hablando sobre la adecuación.

Esta clasificación se divide en 3:

Las *minimal signals*, que son aquellas que transmiten un mensaje en una proporción aceptable pagando el menor costo posible.

Las *cost-added signals* que son señales más costosas que lo mínimo necesario para transmitir el mensaje. Este costo extra normalmente es explicado porque, en el pasado, los receptores eran más dados a responder apropiadamente a las señales más costosas.

Y por último están los *index* que son señales que están asociadas a una cualidad específica que busca el receptor para tomar una decisión.

Por otro lado están las formas de las señales, que es una clasificación dada a partir de cuál es el factor determinante para definir la forma de la señal. Están los índices, en donde la forma de la señal está determinada por su contenido. Están los iconos, en donde la forma de la señal es similar al contenido. Y están los símbolos, que son objetos arbitrariamente unidos a lo que simbolizan.

Esta clasificación hace que las señales parezcan una carga semiótica contenida en un objeto, pero guardan una explicación funcional y adaptativa de por qué los organismos deberían dar cuenta de las señales y de por qué los emisores obtienen un beneficio.

Sabiendo qué se conoce como señal, como las han clasificado, y que formas pueden tener, lo que sigue es conocer cómo es que estas señales atraen la atención de los receptores, cómo es que son interpretadas y qué características tiene esta relación emisor-receptor.

Los receptores obtienen información de más de una cualidad de los emisores o de su entorno. Ya sea que una señal tenga diferentes significados, tanto explícitos como implícitos según la forma, normalmente no es la única entidad que contiene un significado interpretable. Existe una competencia entre distintas señales o distintas fuentes que exponen sus características ante muchos receptores y todo esto obedece a intereses particulares. Como veremos más adelante, para hacer frente a esta competencia, las señales tienen diversas características o componentes que les permiten modificar la tasa con la que el mensaje llega correctamente al destinatario indicado (Harper, 2006).

Estos componentes de las señales podrían estar dando distintos tipos de información a los receptores, sobre su cualidad o sobre su ambiente, por medio de distintos ambientes sensoriales (Endler, 1991). Cada uno de estos componentes pueden ser un indicador insuficiente de alguna

cualidad de interés para los receptores que se ven beneficiados al agrupar las distintas fuentes de información (Johnstone, 1996).

Hay amplificadores que facilitan al receptor detectar o agregar distintos componentes de las señales, mientras que los atenuadores lo hacen más difícil, esto es a partir de la influencia de los amplificadores sobre una señal multi-compuesta (Hasson, 1997).

Primero está la detectabilidad, que es la característica de algunos amplificadores de llamar la atención de los receptores por medio de alguna característica física sensorial, siendo muy coloridos o muy ruidosos. En segundo lugar está la discriminabilidad, en donde los amplificadores pueden incrementar la detección de las señales al modificar la discriminabilidad del mismo ya sea por medio de un contraste o llamando la atención hacia la señal que se busca promover. En tercer lugar, está la memorabilidad, que está basado en la idea de que un estímulo novedoso facilita el aprendizaje del mismo, es decir, este amplificador modifica la novedad del estímulo. Por último, la identificación del receptor es un amplificador que puede indicar cual receptor es el objetivo de la señal y de esta forma incrementar la efectividad de la misma.

Otros componentes pueden incrementar la efectividad del mismo revelando directamente la cualidad de interés (Harper, 2006). Estos componentes pudieron haber evolucionado simplemente porque estos tenían el potencial para interferir con los componentes preexistentes. Aunque existan señales que tengan distintos componentes y parezcan una única característica, la variación en la cantidad de componentes que puede tener una señal es más evidente cuando los componentes involucran varias partes de un fenotipo.

Factores como la luz ambiental, el patrón del fondo y las capacidades sensoriales de los depredadores pueden ser factores importantes en la evolución de la señal (Endler, 1992).

Costos evolutivos de las señales animales

Hasta el momento hemos hablado de los beneficios funcionales de la evolución de las señales animales. No obstante es importante mencionar que cualquier interacción emisor-receptor representa consecuencias asociadas a la interpretación o emisión de las señales. Estas consecuencias son llamadas costos, y representan la moneda de cambio en los procesos de selección a los que están expuestos los organismos en la toma de decisiones.

¿Qué representa un costo? De forma muy literal, todas las señales tienen un costo asociado a la inversión de energía, tiempo o recursos mínimos necesarios para la transmisión de la información, sin embargo el concepto es una entidad con mucha mayor profundidad que esa. Los costos de una señalización eficaz más básicos son los relacionados con crear la morfología, el comportamiento y el circuito neural específico a cada señal.

Existe una clasificación de los costos a partir de la finalidad de este costo. Están los costos por eficacia, que hace referencia al costo necesario para transmitir un mensaje (Guilford & Dawkins, 1991). Por otro lado, están los costos estratégicos, en donde hay un costo sobre la expresión de las señales, adicional al costo mínimo necesario, debido a que de alguna forma este costo adicional aseguraba que la señal fuera honesta, o sea la fiabilidad de la señal (Zahavi, 1975, 1977).

Estos costos estratégicos pueden darse independientemente de si hay o no una interacción entre el emisor y el receptor (Guilford & Dawkins, 1991), debido a que la intensidad de la señal mantiene una conexión física inevitable con la calidad del individuo.

Estos costos a los que Zahavi (1975) llama handicaps, Maynard y Harper (1995) los llaman costos estratégicos, y a diferencia de Zahavi estos últimos sostenían que las señales evolutivamente confiables no necesitan ser señales costosas. Las señales efectivas son costosas,

los hándicaps las pueden hacer aún más costosas, pero estar libre de hándicaps no hace el costo “gratuito”. Zahavi, por otro lado, defendía la idea de que las señales confiables tenían que ser costosas, porque únicamente los individuos de alta calidad pueden pagar el costo de expresarlas. Para él, el principio de hándicap era la conexión lógica entre las características específicas de las señales y el contenido del mensaje en ellas. El modelo de hándicap, más que un modelo es solo uno de los escenarios posibles que promueven señales confiables.

Los antecedentes teóricos sobre la función, categorización y costos de la comunicación por medio de señales parecen discernir en que tan costosa es una señal y por qué. Una problemática de definir los costos de manera conceptual y semántica únicamente, es la carencia de un modelo matemático para generar predicciones más robustas y explicar la mayor cantidad de variabilidad en el fenómeno.

Los costos de la señalización, así como los beneficios de esta, son dependientes de cada individuo y de si hay o no una respuesta favorable de los receptores o no. Existen casos en los que únicamente los individuos con ciertas características referentes a su calidad son capaces de producir estas señales de manera efectiva y obtener un beneficio completo gracias al relativamente bajo costo de la señalización. Por otro lado, la expresión de las señales puede ser promovida por la necesidad de cada individuo, en donde solamente los individuos que tengan una necesidad específica pueden obtener los beneficios suficientes para contrarrestar los costos (Harper, 2006).

Evolución y función de señales sexuales animales

Un tipo de señal controversial muy importante en la Biología Evolutiva son las señales sexuales, tanto así que Charles Darwin introdujo el concepto de selección sexual en 1859 con su libro *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, y 12 años después le dedicaría

un libro entero a la selección sexual en su libro *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* que se publicó hace 149 años, en donde explica la presencia, función, evolución y mantenimiento de las señales sexuales. Justificó la existencia de estas señales a partir del papel que éstas juegan en la obtención del recurso reproductivo, ya sea mediante la elección de pareja o por competencia intrasexual.

El primer modelo, posterior a lo planteado por Darwin, para explicar el origen y evolución de las señales sexuales es el modelo conocido como “*runaway*” Fisheriano, el cual explica las señales sexuales que evolucionaron en la elección de pareja.

El biólogo Evolutivo Sir. Ronald Fisher (1930), propuso a través de un modelo matemático llamado “Run Away Selection”, que las hembras que se aparean con machos con rasgos heredables que resultan atractivos, van a producir hijos con esas características fenotípicas atractivas y serán más fácilmente elegibles, por lo tanto, tendrán más probabilidad de dejar descendencia. La progenie hembra por su parte tenderían a tener gustos similares al de sus abuelas, desarrollando así un proceso de selección direccional sobre características masculinas cada vez más “exageradas” (Huski, 2013).

Para transmitir una señal de manera efectiva, es necesario que se contraste con el ambiente social en el que se encuentra, la variedad en el contraste de los costos por eficacia podrían iniciar una “carrera armamentista” que culmine en una elaboración de señales extrema asociada con la selección sexual por un *runaway* Fisheriano (Ryan, J. M., & Cummings M. E., 2005).

Con el paso del tiempo estas características fenotípicas masculinas pueden volverse más comunes y perder su aspecto informativo, sin embargo una exageración en el atributo podría añadir costos estratégicos, o eficaces en caso de ser necesarios para un cortejo exitoso. Estos

costos son producto de una acción o estructura que lleve consigo cierto contenido semántico, y se ven contrarrestados en caso de que tengan un efecto diseñado evolutivamente en el comportamiento del receptor. Por lo tanto, los costos están moldeando una respuesta en los receptores, y el diseño evolutivo de la respuesta moldea la relación costo-beneficio, de ambos agentes (Stegman, 2006).

El resultado de la interacción entre el emisor y el receptor de una señal puede generar beneficios equivalentes respecto a la adecuación de los organismos, en estos casos, la señal podría considerarse evolutivamente estable y no necesariamente costosa (Maynard Smith, J., 1994).

Estas relaciones, emisor-receptor, costos-beneficio, etc., están estrechamente relacionadas con la probabilidad de éxito de la comunicación, que se puede evaluar como la fiabilidad de la señal.

Posterior a lo propuesto por Fisher, Zahavi (1975), argumentó que estos tipos de caracteres sexuales secundarios “exagerados” pueden ser costosos para los portadores, ya sea reduciendo la supervivencia por depredación, o fisiológicamente, al ser muy demandantes en su producción y mantenimiento, por lo que solo aquellos machos que puedan pagar estos costos serían los que expresen de manera robusta estos caracteres, siendo así, un indicador “Honesto” o confiable de su calidad fisiológica o genética del portador.

Zahavi explicaba esta fiabilidad de la señal, según el principio de hándicap, donde sabemos que los machos desarrollan señales costosas para indicar su calidad genética heredable y clave para la supervivencia. Sin embargo, existe evidencia de que este principio no es necesario para explicar la confiabilidad de la señal. Desde emisores y receptores que comparten un interés común, hasta contextos donde la cooperación es favorable comparada con la competencia, nos

damos cuenta que no todas las señales son costosas y no todos los costos son una desventaja. Varias situaciones promueven la confiabilidad de la señal sin que esto signifique una desventaja. Además, los casos en los que el hacer “trampa” sea castigado, o sea físicamente imposible falsificar el contenido de algún atributo, imponen esta confiabilidad sin que haya un impacto directo sobre los organismos (Gonzalez-Santoyo et al., 2014).

Tomando la base teórica del modelo de Zahavi, posteriormente Fostald y Karter (1992) propone un mecanismo fisiológico para explicar la “honestidad” de la señal que participa en procesos de selección sexual. Esta teoría, llamada teoría de la inmunocompetencia (ICHH por sus siglas en ingles), explica que las características masculinas sexualmente dimórficas, que presentan los machos de numerosas especies de animales, son utilizadas en la elección de potenciales parejas sexuales, gracias a su posible función como indicadores honestos de su inmunocompetencia. Esta idea propone que la honestidad estos caracteres dimórficos esta mediada por el fuerte vínculo que tienen con el sistema inmune.

El esteroide sexual masculino testosterona (T), promotor de la expresión y desarrollo de estos caracteres, tiene a su vez el efecto de inmuno-suprimir al organismo y viceversa, la activación del sistema inmune por la presencia de algún patógeno tiene el efecto de suprimir la síntesis de T, generando así una “disyuntiva” entre los costos impuestos por la activación del sistema inmune y los impuestos por la expresión de características dimórficas (Folstad & Karter, 1992). En este caso, si el sistema inmune de un macho elimina de manera más rápida y eficiente al patógeno, ya sea por sus variantes genótípicas en el sistema inmune y/o por su condición fisiológica, entonces la producción de este esteroide se suprimiría en menor frecuencia e intensidad o por periodos de tiempo más cortos. Por lo tanto, aquellos individuos con una mayor condición genética para enfrentar a sus patógenos tendrán menos dificultades para sintetizar T y

expresarán de forma más robusta sus caracteres masculinos, siendo en consecuencia más seleccionados en el apareamiento.

En contraste, aquellos individuos con menor inmunocompetencia serán incapaces de expresar robustamente estos caracteres andrógeno-dependientes, ya sea porque los niveles de T necesarios para una óptima expresión incrementarían la susceptibilidad a infecciones y/o porque una historia constante de infecciones como resultado de su baja inmunocompetencia genética, suprimiría durante más periodos la síntesis de T, originado una expresión menos robusta de estos caracteres (Folstad & Karter, 1992).

Señales sexuales dimórficas en el apareamiento humano: fisiología y correlatos neuronales.

En los seres humanos, como en el resto de animales, la comunicación combina diferentes tipos de señales, incluidas vocalizaciones, expresiones faciales, movimientos corporales y gestos. Específicamente los gestos y las señales vocales podrían contener diferentes tipos de información, y la integración de esta información es una característica universal (Hobaiter & Zuberbühler, 2017).

Sabemos que las señales evolucionaron para comunicar información y manipular a los receptores para el beneficio de los emisores, y al mismo tiempo las respuestas de los receptores están bajo presiones para promover su adecuación (Ryan J. M. & Cummings M.E., 2005). Sin embargo, desde un nivel de análisis evolutivo ¿qué promotores fisiológicos son los encargados de este comportamiento? Tanto en expresión de las señales, como en la interpretación y modificación de la conducta, la respuesta es multivariada, ya que así como con las señales, es complicado imaginar que varían en una única dimensión.

Para dar respuesta a esa cuestión, debemos mirar a la biología, que ha puesto a la información genética como un responsable directo de los efectos de las proteínas, resultados del desarrollo y comportamiento general. Esta información genética es entendida como información contenida en material genético y dirigida a los efectos que el material genético produce en conjunción con otros factores (Stegman U. S., 2006).

Un segmento de ADN con una secuencia específica de nucleótidos es la encargada (junto con otros factores) tanto de la producción de las proteínas como de los procesos de desarrollo de los individuos, y tiene la forma específica que tiene porque se seleccionó en el pasado para producir estos efectos. Estos genes no están determinados ni limitados por sus propiedades químicas, sino por las características evolucionadas del receptor. El ADN tiene su efecto a través de la respuesta evolucionada del receptor. Es decir, tiene que tener un efecto causal en el desarrollo de los organismos y en que este efecto perdure por medio de la respuesta evolutivamente diseñada del receptor. Existe una equivalencia entre el contenido de una parte del ADN con las características de sus efectos (Stegman U. S., 2006).

Esta relación fisiológica evolutiva entre los genes y las presiones de selección se relacionan con el Sistema Nervioso de forma directa al ser este el principal promotor y encargado del comportamiento en los animales, y en la detección de señales no es menos importante el sistema nervioso.

Específicamente en el caso de los humanos, el cerebro y sus componentes sensoriales permiten detectar e interpretar diversos tipos de señales por parte de otros organismos o del medio ambiente, haciendo especial énfasis en el rostro como un promotor y emisor de diversas señales así como una herramienta muy única en la comunicación humana.

La gente automáticamente evalúa los rostros en múltiples dimensiones, y estas evaluaciones pueden predecir fenómenos de carácter conductual, subjetivo y social (Oosterhof N. N. & Todorov A., 2008). Los juicios sobre los rasgos pueden ser formados a partir de tan solo 38 ms de exposición de un rostro neutral (Bar M., Neta M., Linz H., 2006). Esto podría indicar la participación por parte de regiones específicas del cerebro en la interpretación y detección de estímulos visuales.

Existen estudios que explican cuáles son estas estructuras, incluso a la hora de detectar rostros con un contenido emocional y no solo con rostros neutrales o sin una expresión facial emocional (Kitada, R., Johnsrude, I. S., Kochiyama, T., & Lederman, S. J., 2010). Hay evidencia que apunta a que los tiempos de respuesta en la interpretación de estímulos visuales es distinta para estímulos asociados a un rostro, ya sea neutral o con contenido emocional (alegre, triste, enojado, etc.), respecto a los tiempos de respuesta con un estímulo neutral (por ejemplo un zapato). Incluso las áreas cerebrales que se activan durante la identificación visual de estos estímulos tienen un mayor énfasis en las partes posteriores del giro temporal medio y superior, el lóbulo parietal inferior y en el giro frontal inferior bilateralmente (Kitada, R., Johnsrude, I. S., Kochiyama, T., & Lederman, S. J., 2010), en los estímulos faciales con expresiones emocionales, respecto a un estímulo neutral.

Esta especificidad en la activación de ciertas estructuras ante estímulos con contenido emocional se suma a la activación propia del reconocimiento facial general. Ya sea por medio de una modalidad sensorial visual o háptica, el área fusiforme facial se ve activada durante un estímulo de ese tipo (Kitada et al., 2009), lo que de cierta forma corresponde con la idea de que las señales tienen diversos componentes para generar una única interpretación, así como los receptores se valen de varias herramientas incluso en dimensiones sensoriales distintas para

obtener una interpretación fiable del estímulo que están percibiendo y de esta forma tomar una mejor decisión.

También existen estudios en donde se ha demostrado que esta especialización en la activación no es específica para la identificación de rostros respecto a otro tipo de estímulos, ni únicamente especializada para rostros neutros y rostros con algún contenido emocional. Se ha encontrado que existen áreas que responden de manera diferencial ante distintos tipos de carga emocional sobre un rostro (Posamentier & Abdi, 2003). Se conoce que la ínsula anterior y los ganglios basales son activados ante estímulos visuales de rostros con expresiones de disgusto y otras expresiones cargadas con una connotación negativa que con otras expresiones emocionales faciales (Philips et al., 1997). El reconocimiento facial de expresiones relacionadas al miedo son producto de una actividad de la amígdala (Hariri et al., 2000), una región subcortical del cerebro clave para el condicionamiento al miedo y la consolidación emocional de la memoria (Phelps E. A., LeDoux J. E., 2005).

Dejando el cerebro de lado, pero teniendo en cuenta que es el principal órgano promotor del procesamiento de la información proveniente de las interacciones y estímulos tanto externos como internos. Una de las interacciones más comunes entre personas, es la que se da entre hombres y mujeres, y los productos de esta interacción tienen características específicas comunes entre la comunicación mujer-mujer u hombre-hombre. Cabe señalar que esta lógica obedece a una heteronormatividad de manera intencional ya que los juicios sobre una persona dependiente del género son independientes de su orientación sexual, tanto en respuesta a nivel de actividad cerebral como en características de la respuesta a nivel subjetivo (Kranz F. & Isha A., 2006), es decir, tanto hombres como mujeres son capaces de identificar y juzgar atributos

faciales de sus pares independientemente del género al que pertenezcan o de su orientación sexual.

Al momento de que una persona ve un rostro, existen diversas señales que se interpretan. Aspectos como el color, textura y la forma de los rostros constituyen información necesaria para determinar, el género, la etnia, edad y otros atributos más subjetivos como el atractivo o la masculinidad (Perrett, D. I. et al., 1998). Sin embargo, existe un dimorfismo sexual entre estas características intrínsecas del rostro.

Señales Faciales Sexualmente Dimórficas y su Implicación en la Comunicación del Homo Sapiens.

El dimorfismo sexual puede ser definido como la diferencia sistemática entre individuos de distinto sexo pero de la misma especie. Estas diferencias pueden abarcar desde aspectos conductuales hasta fisiológicos, sin embargo no son restrictivas y más bien componen un espectro Masculino-Femenino en el que todos los individuos se mueven, y donde normalmente los individuos con características similares se agrupan. Esto quiere decir que tanto hombres como mujeres van a tener características o un cierto grado de masculinidad o feminidad, compartiendo características unos con otros tanto intrínsecamente al género como extrínseca entre hombres y mujeres.

Los humanos tienen la capacidad de distinguir fácilmente entre un rostro masculino y femenino sin mayor dificultad. Estas diferencias entre machos y hembras en humanos están relacionadas con características como el tamaño, color, forma del cuerpo y peso (Samal, A., Subramani, V., & Marx, D., 2007).

Las implicaciones de este dimorfismo sexual sobre casi cualquier especie afecta el compromiso entre las distintas presiones de selección. Por ejemplo, las características que se les

atribuyen a los hombres como atractivos son distintas a las características que se le atribuyen a las mujeres como atractivas, a pesar de ser el mismo atributo el que se está evaluando. Por ende, los costos asociados a la expresión de estas características pudieran ser distintos, es decir, sexualmente dimórficos. En humanos, una mayor masa muscular y una mayor rigidez en la anatomía esquelética de los machos respecto a las mujeres podría ser un reflejo de las ventajas en la competencia macho-macho y en la cacería (Perrett, D. I. et al., 1998).

En el rostro, el dimorfismo sexual está relacionado a la expresión de características sexuales secundarias dependientes de la hormona testosterona en machos. Esta hormona es promotora no solamente del desarrollo y expresión de caracteres sexuales secundarios, sino también del cortejo, conducta sexual, agresión territorial y producción de espermias, incrementando de esta forma el éxito reproductivo de los machos pero desfavoreciendo características asociadas a la respuesta inmune o al cuidado parental (Folstad I & Karter AJ., 1992; Hau M., 2007).

La testosterona es el principal esteroide sexual masculino con síntesis a partir del colesterol. El precursor que origina este andrógeno es la Androstenediona, hormona esteroide producida en las glándulas suprarrenales y en las gónadas, y que al igual que con la testosterona también es intermediario en el proceso bioquímico que produce los estrógenos, estrona y estradiol (Hau M., 2007). En humanos esta hormona incrementa su cantidad en hombres cerca de 10 veces durante la pubertad, promoviendo una serie de cambios como la expresión de caracteres sexualmente dimórficos que juegan un papel importante en las preferencias por parte de las posibles parejas y en la competencia intrasexual entre posibles rivales (Kordsmeyer et al., 2018), y por ende estos cambios podrían afectar el éxito reproductivo de los individuos. Estos cambios sexualmente dimórficos incluyen un incremento de masa muscular, fuerza, altura, así

como un incremento en la densidad ósea, crecimiento de vello facial, y adelgazamiento en las cuerdas vocales lo que da como resultado unos tonos más graves en la voz de los hombres (Puts D., 2010).

A pesar de que hay evidencia clara de este dimorfismo sexual facial en humanos (Samal, A., Subramani, V., & Marx, D., 2007), no existe suficiente evidencia que apunte a que estos cambios sexualmente dimórficos sean promovidos por la testosterona, al contrario, se ha reportado evidencia que apunta a que no existe una asociación entre los niveles de testosterona y la expresión de caracteres sexuales secundarios, sexualmente dimórficos, en rostros humanos (Kordsmeyer, T. L., Freund, D., Pita, S. R., Jünger, J., & Penke, L. 2018).

A pesar de lo anterior, mucho tiene que decir la metodología en la medición de la forma del rostro a la hora de determinar las diferencias entre hombres y mujeres, y la probable asociación entre los niveles de testosterona con la forma del rostro humano, ya que los dos estudios previamente citados utilizan una medición a partir de distancias euclidianas o una morfometría tradicional para el estudio de estas formas del rostro, lo que presenta una serie de carencias respecto a otras herramientas de evaluación de la forma como la Morfometría Geométrica.

Morfometría Geométrica en la Selección Sexual Humana.

En estudios de morfología comparada, la aplicación de técnicas de morfometrías resultan beneficiosas, aunque no cualquier análisis morfométrico tiene el mismo poder explicativo. De acuerdo con Mark Webster y David Sheets (2010) existen dos tipos principales de análisis morfométricos:

La morfometría tradicional, involucra análisis morfológico en términos de mediciones de distancia, proporciones o ángulos, que pueden ser investigados individualmente (análisis

univariados) o varios al mismo tiempo. Este tipo de morfometría no es muy recomendable debido a que las medidas de distancia suelen estar correlacionadas con el tamaño, es decir, la forma y el tamaño suelen tener efectos confundidos.

Por otro lado está la Morfometría Geométrica (MG), está basada en ordenadas o *Landmarks*, estas marcas son coordenadas que están colocadas acorde a posiciones anatómicas específicas, puntos homólogos característicos entre los individuos de un mismo grupo del que se quiera estudiar alguna estructura específica (Adams, D. C., Rholff, F. J., & Slice, D. E. 2012), e involucran análisis de la forma en términos de una configuración o arreglo de estos Landmarks (una constelación de puntos anatómicos discretos, cada uno descrito en término de 2 o 3 dimensiones en un plano cartesiano), y es inherentemente multidimensional.

En contraste con las Morfometrías Tradicionales, la MG supone de ventajas debido a que la información obtenida en la relación espacial entre los Landmarks en el organismo es contenida dentro de los datos. Esto permite diseñar representaciones de la transformación morfológica o de diferencias de la forma a modo de un diagrama, ofreciendo una visualización explícita de la forma así como la localización de la variación de la forma. Esta representación gráfica es más intuitiva y fácil de entender que una representación netamente numérica de las variaciones o de la forma.

Esta representación visual de la forma suele estar representada a modo de rejillas de deformación o como vectores de desplazamiento mostrando los cambios espaciales de una forma blanco con relación a una referencia. Al mismo tiempo la MG puede incorporar análisis de contornos y superficies.

La forma puede ser definida como toda aquella información geométrica invariante a la posición traslación y escala.

La posición, traslación y reescalamiento de la configuración de coordenadas de todos los especímenes es conocida como superposición. El método más común empleado es el análisis generalizado de Procrustes.

A partir de esta estimación de las coordenadas de la forma, se puede proceder a una cuantificación y comparación de la forma por medio de estadística multivariada.

Con el uso de mejores técnicas de cuantificación de la forma se pueden generar conclusiones más precisas del papel que tiene la forma del rostro como medio señalizador de distintos atributos así como la relación de características fisiológicas o ambientales que podrían estar promoviendo o regulando la expresión de la forma del rostro como un carácter sexual secundario, sexualmente dimórfico.

Variaciones socio-ecológicas y su impacto en la selección sexual humana.

El alcance de estas explicaciones anteriormente mostradas podrían estar limitadas a poblaciones con características similares entre ellas. La comunicación mediante señales es producto de la interacción de una gran diversidad de factores fisiológicos y de las condiciones ambientales bajo las cuales se da esta comunicación. Por ejemplo, existen estudios donde la preferencia sobre la masculinidad se puede predecir por el índice de salud nacional de cada región (DeBruine et al., 2010). Esto está relacionado con la idea de que la preferencia sobre la elección de una pareja por parte de las mujeres puede variar dependiendo del ambiente donde se encuentre, por lo que la influencia de los costos y los beneficios de la elección de una pareja será más evidente en un ambiente en donde una pobre capacidad para combatir las enfermedades sea un factor determinante para la supervivencia de un organismo.

Esto quiere decir que aunado a las características genéticas intrínsecas de los emisores, están también aspectos como el acceso a los recursos o el parasitismo, que tienen una influencia directa sobre la promoción en la expresión de caracteres sexuales secundarios y sus preferencias

Por el otro lado, el lado de los receptores, la percepción y los juicios sobre las señales son influenciados por las experiencias pasadas en relación al estímulo a evaluar y a las condiciones ambientales del momento en el que se está evaluando. Por si esto fuera poco, el compromiso de las variables ecológicas sobre los participantes (emisores o receptores) es distinto dependiendo de si el individuo es macho o hembra es decir, estos compromisos son sexualmente dimórficos.

Pero, ¿cómo afecta esta variabilidad en las condiciones ecológicas a la hora de explicar el fenómeno del rostro como medio señalizador en la comunicación humana?

Uno de los objetivos y alcances de la investigación científica es la capacidad que se tiene de realizar generalizaciones con los datos que se obtienen de una muestra hacia una población en específico. Sin embargo el conocimiento científico sobre la psicología humana está basado, en gran medida, en los descubrimientos sobre poblaciones con características muy particulares.

Henrich, J., Heine, S. J., & Norenzayan, A. (2010) se refieren a estas poblaciones hegemónicas en los experimentos de ciencias psicológicas como poblaciones WEIRD (Western, Educated, Industrialized, Rich and Democratic). Las características de estas poblaciones WEIRD carecen de una representatividad global debido a que la mayoría de los individuos en la especie humana no cumple con estos criterios. Y la necesidad de los científicos de realizar generalizaciones a partir de características poblacionales principalmente norteamericanas deja a la mayoría de los individuos fuera de lo que se conoce como la norma.

Esta generalización no solo discrimina una parte de la población respecto a los resultados que se obtienen, además podrían estar disminuyendo el efecto de una diversidad de variables ecológicas que de otra forma estarían explicando en mejor medida el fenómeno que se estudia. Es decir, existen características de los fenómenos psicológicos que sin el contraste entre poblaciones (WEIRD y no WEIRD) seríamos incapaces de detectar.

En el caso de la emisión de señales por medio de caracteres sexuales secundarios, las condiciones ecológicas de un ambiente WEIRD en donde la adquisición de recursos mínimos necesarios para vivir (alimenticios y de salud) está relativamente al alcance de la mayoría, son muy distintas a poblaciones en donde existe una carencia de recursos alimenticios o una gran presión parasitaria.

Existe evidencia que apunta a que una malnutrición en hombres genera una dificultad en el metabolismo de las hormonas sexuales (Fishman, J., & Bradlow, H. L. 1977), lo que podría generar un impacto en la expresión de caracteres sexuales secundarios mediados por la testosterona.

Por otro lado, condiciones de salud del ambiente en donde se desarrollan los individuos tienen un impacto directo sobre la expresión de caracteres sexuales secundarios mediados por la testosterona, producto de la relación que hay entre el sistema inmune y el reproductivo, por medio de las hormonas de la pituitaria, hormonas esteroideas gonadales y las hormonas del tálamo. (Grossman. C., 1984).

Esta relación entre los esteroides sexuales y la respuesta inmune es sexualmente dimórfica, ya que la testosterona juega un papel de modulador de la respuesta inmune, en donde una mayor activación de la testosterona y por lo tanto en la expresión de los caracteres sexuales secundarios, va de la mano con una supresión en la respuesta del sistema inmune no específico,

(Folstad & Karter, 1992), sin embargo esta modulación de la testosterona sobre el sistema inmune innato es dependiente de las características heredables de cada individuo, ya que únicamente los individuos cuya respuesta inmune no específica sea suficiente para afrontar las cargas parasitarias de su ambiente podrán soportar esta inmunosupresión por parte de la testosterona y en consecuencia se verán favorecidos en la expresión de caracteres sexuales secundarios mediados por la testosterona. Este dimorfismo sexual es más notorio debido a que, mientras la testosterona tiene un efecto inmunosupresor, el estrógeno tiene un efecto inmunoestimulante en el sistema inmune.

Recordemos que el sistema inmune puede ser dividido en dos, en el sistema específico (sistema adquirido) y el no específico (también conocido como el sistema innato). Y este último es heredable por parte de los machos, así que el papel de la testosterona como un modulador de la respuesta inmune podría arrojar información a las hembras sobre la calidad del mismo por medio del desarrollo de caracteres sexuales secundarios y estos últimos estarían relacionados con el atractivo debido a que la respuesta de las hembras a elegir a machos con estas características ha sido seleccionada.

De esta forma, los caracteres sexuales secundarios podrían ser considerados una señal dentro de la “*choice-based communication*”, ya que podrían contener información acerca de una característica del individuo y el costo que esta expresión represente podría clasificar a esta señal como una *minimal signal* o como una *cost-added signal*.

Justificación

Se sabe que la comunicación humana está basada en la interpretación y producción de señales. Habilidades tan complejas como la comunicación a partir del lenguaje están basadas en gran parte en la emisión e interpretación de sonidos. Lo mismo se podría decir con respecto a la

comunicación a partir de la identificación y expresión de señales por medio del rostro. Se puede entender que el rostro es un agente participante en la comunicación humana, sin embargo las características de estas señales no han sido bien descritas en términos de sus propiedades físicas más allá del sentido semiótico de las mismas.

Así como existe una clasificación específica del tipo de comunicación que promueven tipos específicos de señales, y de los distintos agentes participantes que regulan esta expresión e interpretación de las señales (por ejemplo, los costos de señalización o los atenuadores de la señal), los caracteres sexuales secundarios faciales, sexualmente dimórficos, en humanos también deberían de poder clasificarse de acuerdo a estos parámetros respecto a las propiedades físicas que tienen este tipo de señales, el efecto que tienen estas características físicas sobre los receptores y las consecuencias asociadas a la expresión de estas características tanto para los emisores de las señales como para los receptores.

Se ha reportado que la testosterona promueve el desarrollo de caracteres sexuales secundarios, sexualmente dimórficos, sin embargo esta expresión de los caracteres sexuales secundarios ha sido pobremente descrita en humanos tanto en relación a la testosterona, como en relación a el efecto que tienen estas características sobre la formación de juicios de terceras personas hacia atributos intrínsecos de las personas.

Por lo tanto, estos caracteres sexuales secundarios mediados por la testosterona, podrían ser lo suficientemente salientes para la percepción de los receptores de este mensaje, en este caso posibles parejas o rivales sexuales, de modo que ellas y ellos sean capaces de generar un juicio sobre la calidad del otro individuo, así como diferentes características relacionadas como pueden ser: masculinidad, atractivo, dominancia, confiabilidad, agresividad, fuerza física, salud y adiposidad facial.

Del mismo modo este juicio debe corresponder con ciertos patrones de la forma del rostro así como con cierta forma de la distribución de la testosterona y estos resultados deberían ser validos entre los participantes ya que, para que estos estímulos sean considerados señales deben ser consistentes en la reacción que provocan sobre receptores que tengan características intrínsecas similares.

Al mismo tiempo, las poblaciones con las que normalmente se trabajan son poblaciones muy similares o iguales a las denominadas WEIRD (Western, Educated, Industrialized, Rich and Democratic, por sus siglas en Inglés), es por lo anterior que en el presente experimento incluimos sujetos con algunas características consideradas WEIRD y sujetos que cuya población se sale de la norma en prácticamente todos los parámetros que definen a una población WEIRD.

Para eso, nosotros trabajamos dos comunidades con características ecológicas diferentes, un grupo rural indígena, en específico el grupo indígena Me'Phaa, y un grupo urbano con algunas características consideradas WEIRD

Por último, creemos que pueden existir diferencias en el juicio de las personas promovidas por factores intrínsecos a ellos, como la edad del individuo cuyo estímulo están evaluando, así como la familiaridad que tengan con las características que están evaluando. Al mismo tiempo las características propias de los evaluadores como la edad, el sexo o preferencia sexual también podrían estar modulando los resultados de estas evaluaciones. Estos aspectos no han sido previamente evaluados.

Estas probables relaciones entre la expresión de caracteres sexuales secundarios (CSS) con la testosterona (T), podrían describirse de manera causal gracias al efecto que tenga esta relación con la forma del rostro humano mediante técnicas de morfometría geométrica, y al mismo tiempo, estas relaciones podrían tener un mayor alcance debido a que podrían estar

explicando la percepción de distintos atributos (Atractivo, Dominancia, Masculinidad, etc.), lo que tendría como resultado una explicación más completa de un fenómeno que ha sido poco evaluado en humanos.

Hipótesis de trabajo

- Los niveles de testosterona serán afectados por las condiciones socio-ecológicas en las que habita el ser humano.
- Los niveles de testosterona están relacionados con la forma del rostro en el ser humano.
- Los niveles de testosterona tienen una relación con los puntajes de percepción de atributos faciales.

Predicciones

- Los niveles de testosterona en el grupo de participantes de la ciudad serán mayores que los del grupo de la montaña.
- Los niveles de testosterona están relacionados con la forma de los caracteres sexualmente dimórficos del rostro.
- Los niveles de testosterona se relacionan de forma positiva con los puntajes de percepción de atributos como atractivo, agresividad, masculinidad y dominancia, y de forma negativa con el atributo confianza.

Objetivos

- Describir la relación que hay entre la testosterona, la forma del rostro y la percepción del atractivo y otros juicios sociales.

Método

Participantes y regiones del estudio.

De acuerdo a la relación que existe en la comunicación por medio de señales, existen dos tipos de participantes, los emisores de la señal y los evaluadores o receptores de la señal.

En esta tesis, los participantes considerados como emisores fueron seleccionados por medio de un muestreo estratificado en dos comunidades con características ecológicas diferentes, un grupo rural indígena, en específico el grupo indígena Me'Phaa, y un grupo urbano con características consideradas WEIRD.

El grupo de emisores urbanos consistió en participantes de la Ciudad de México, cuyos datos fueron recolectados entre Mayo y Junio del 2017 con una muestra de 31 sujetos hombres (Promedio de edad \pm desviación estándar [SD] = 22.9 ± 3.2). El grupo de emisores rurales fueron hombres de dos comunidades de la región conocida como “La Montaña Alta de Guerrero”, ubicada al sureste de Mexico en el estado de Guerrero, cuyos datos fueron tomados entre Enero y Marzo del 2017. Las dos comunidades rurales fueron: Plan de Gatica de donde se obtuvieron 20 participantes (Promedio de edad \pm desviación estándar [SD] = 31 ± 8), y El Naranjo de donde se obtuvieron 14 participantes (Promedio de edad \pm desviación estandar [SD] = 27 ± 6.7).

Todas los datos fueron recolectadas en la comunidad propia de los participantes. Las comunidades Me'Phaa están a una distancia de 20 km entre ambas (El Naranjo y Plan de Gatica), y para llegar toma cerca de 3 horas de viaje a través de caminos rurales de difícil acceso desde el pueblo más cercano que se encuentra a una distancia aproximada de 80 km. La Ciudad de México se encuentra a una distancia de 450km, y para llegar a las comunidades es necesario

realizar un viaje de cerca de 12 horas. Estas comunales tiene el ingreso más bajo de México, el índice más alto de morbilidad y mortalidad infantil producto de enfermedades gastrointestinales y respiratorias (los niños de 0 a 8 años de edad son los más vulnerables y con un mayor riesgo de muerte), así como las mayores carencias respecto al acceso a los servicios de salud.

Por parte de los receptores o evaluadores, consistió en una muestra de 500 participantes de la Ciudad de México que evaluaron los rostros de los receptores. Posterior a la recolección de datos de evaluación de los rostros, se eliminaron 5 participantes que respondieron el cuestionario dos veces. La media de edad de los receptores fue de 28, con una mediana de 27 y un rango de 15 a 66 años. 143 participantes se reportaron como hombres, 349 como mujeres y 3 se reportaron de forma no binaria. Por parte de la orientación sexual, 262 participantes se reportaron a sí mismos como únicamente atraído por los hombres, 107 como únicamente atraído por mujeres, 20 individuos se reportaron atraídos por hombres y mujeres indistintamente, 21 participantes reportaron sentirse atraídos principalmente por mujeres, 83 principalmente por hombres y dos individuos reportaron no sentir interés sexual por ninguno de los géneros (ver Figura 3).

Toma de fotografías faciales

Para los registros de la forma facial. Primero se realizaron 3 fotos con una cámara Nikon (ver Figura 1) 5500D y una distancia focal de 70 mm, las condiciones estandarizadas de toma de las fotografías fueron con los siguientes parámetros: ISO = 100, una apertura del foco de f/8 y una velocidad de obturador de 1/10", la distancia a la que se tomaron las fotos fue a 2 m respecto al centro de la cámara y el plano bidimensional del rostro perpendicular al suelo. Esto se



Figura 1 Ejemplo de las fotos tomadas a los participantes, en este caso un integrante de la comunidad Me'Phaa, de la Montaña Alta de Guerrero.

realizó así debido a que eran los parámetros que se probaron y estandarizaron que generaban una menor distorsión en el contorno del rostro.

Para controlar la iluminación se estandarizó una misma cantidad de luz por medio del Kit Neewer 300W 5600K Flash Luz Estroboscópica Monolight de Estudio de Foto con 3 lámparas y se controló el fondo con una lona con un único patrón de líneas negras para tener una medida de referencia en centímetros. Se acomodó a los participantes sobre banco, regulando la altura y acomodando el rostro según el eje de Frankfurt que indica una alineación de la superficie plana del rostro respecto tangente al suelo.

Posterior a la toma de fotografías, se escogió una de las 3 fotos que cumplieran con los requisitos de, enfoque, posición del rostro y expresión neutra del participante. Las imágenes se conservaron en formato RAW y se trabajó con ellas en formato TIFF debido a que eran formatos que no degradaban las imágenes por el uso.

Morfometría geométrica

Para el estudio de la forma del rostro se utilizó la Morfometría Geométrica como método de estudio cuantitativo de la forma biológica del rostro ya que nos permitía evaluar la forma y la variación de la misma junto con otras variables o factores bióticos o abióticos.

Para realizar un análisis MorfoGeométrico es necesario establecer los datos, en este caso Landmarks, curvas o superficies.

Los Landmarks (LM) deben tener características específicas. Cada LM debe ser reconocible y homologable en cada espécimen del estudio, las configuraciones de LM deben ser seleccionadas con base en la representatividad que tienen sobre la forma o la importancia biológica de la estructura seleccionada. En caso de que se esté analizando alguna forma que no

sea homologable fácilmente debido a que pertenecen a una curva o perímetro se pueden agregar marcas consideradas como semi-Landmarks (sLM).

Los sLM son puntos que se proyectan en una curvatura donde los LM puede ser escasos o inexistentes y son colocados arbitrariamente usando los LM para definir la extensión de la curva proyectada.

Teniendo los LM y sLM con los que se va a trabajar, se procede a realizar el análisis de la forma por medio del Análisis de Procrustes.

Primero se centran todas las configuraciones geométricas. Para esto es necesario calcular el centro de cada configuración. El centro de una configuración geométrica es literalmente el centro: las coordenadas en (x,y) que son el promedio de todas las coordenadas para los landmarks que tengan esa configuración.

Una vez calculado el centroide para cada una de las configuraciones, se trasladan los objetos para que los centroides coincidan en la misma coordenada. Por último, se rotan las figuras en una orientación que disminuya las distancias entre las coordenadas de los landmarks

equivalentes a cada uno de ellos, estas diferencias son conocidas como distancias de Procrustes.

Se consideraron un total de 65 fotografías con las que se realizaron las Morfometrías Geométricas, para esto se utilizó el paquete IMP 8, que contenían los programas de TPSdig, TPSutil y MakeFan, de libre acceso para la digitalización de Fotografías en 2D para el uso de análisis MorfoGeométricos. Para

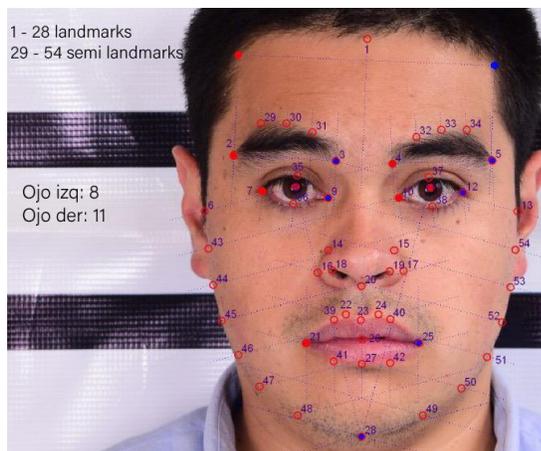


Figura 2 Arreglo de 28 Landmarks y 29 Semi-Landmarks que se usó en el presente Experimento.

estos análisis se ocupó una configuración 25 LM y 29 sLM (ver Figura 2). En este estudio se

Gráfica de las Preferencias Sexuales

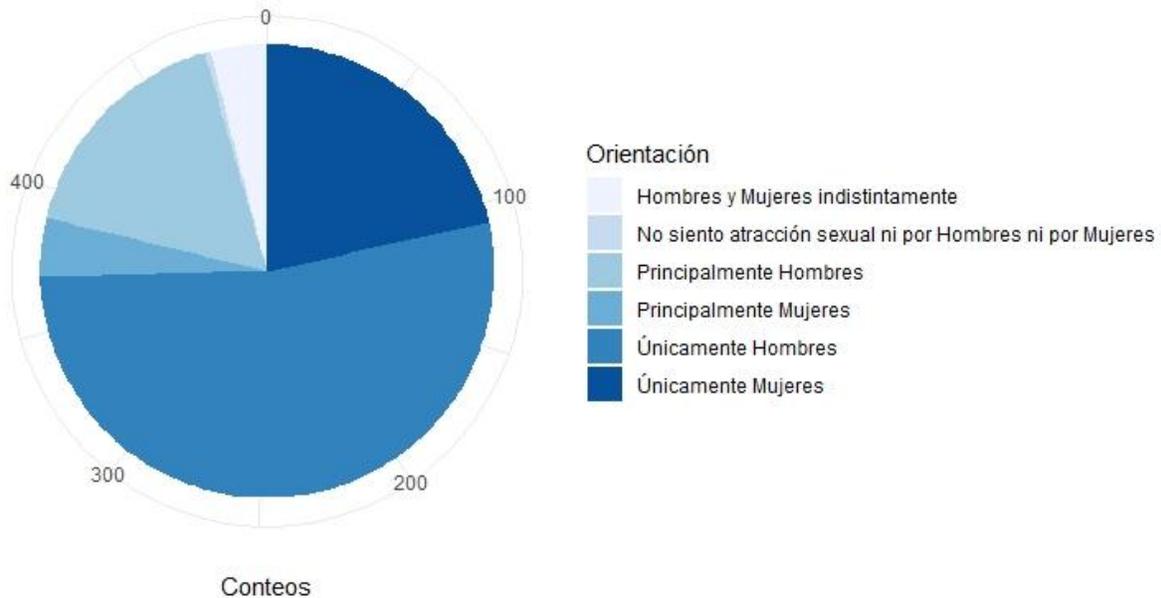


Figura 3, gráfica de pastel con el número total de participantes divididos por la orientación sexual reportada.

utilizó una configuración de LM en 2 dimensiones. Respetando el criterio de digitalización de las imágenes sobre una superficie plana, que se encuentra en el mismo plano, evitando de esta forma la distorsión producto de posibles diferencias en el ángulo de enfoque. Los LM se digitalizaron en el mismo orden para cada individuo.

Obtención de niveles de Testosterona.

La obtención de los niveles de testosterona se realizó a través de muestras salivales. Para esto, se recolectó saliva de 65 individuos (31 grupo urbano, 34 grupo rural. Cada muestra se recolectó por duplicado en la mañana antes de la primera comida y previó a la higiene oral correspondiente (Granger A. D., 2004; Lewis G.J., 2006). Los intervalos de tiempo entre cada muestra recolectada fueron de 20 a 30 minutos. La saliva se recolectó con el método de babeo pasivo en el fondo de tubos cónicos graduados de polipropileno. Se les dio a los participantes 100 ml de agua potable para enjuagar sus bocas. Esperamos 10 minutos antes de tomar la primera

muestra de saliva y usando un abate lenguas, se hizo una revisión general del grado de periodontitis. Se le asignó una evaluación del 1 al 5 siguiendo el siguiente criterio: 1 = encía sana, 2 = gingivitis, 3 = periodontitis inicial, 4 = periodontitis moderada, 5 = periodontitis severa, debido a que la presencia de sangre en saliva podría afectar las mediciones. Después de esperar, se les pidió a los participantes una muestra de 3 mililitros de saliva dejándola caer directo de su boca al tubo de depósito. Para la segunda muestra, se esperaron 20-30 minutos y después de esperar, se continuó con la colecta de la misma forma que se describió antes. Las muestras de saliva se almacenaron inmediatamente a 4°C hasta que fueron analizadas.

Con las muestras de saliva de los receptores, se escogió 1 ml de cada muestra. Cada muestra se descongeló y se centrifugó una vez para separar las mucinas. La testosterona cuantificada corresponde a la testosterona activa libre en la saliva. Los ensayos de testosterona se realizaron utilizando los kits DRG® Salivary Testosterone (SLV-3013), un inmunoensayo enzimático.

El kit DGR Salivary Testosterone ELISA está basado en la técnica ELISA (Enzyme-Linked ImmunoSorbent Assay: ensayo por inmunoabsorción ligado a enzimas) que es una técnica de inmunoensayo en la cual un antígeno inmovilizado se detecta mediante un anticuerpo enlazado a una enzima capaz de generar un producto detectable.

Los reactivos que contiene el kit utilizado fueron:

- Microplaca, tiras de 12x8 (separadas), 96 pozos recubiertos con un anticuerpo anti-testosterona (monoclonal).
- Concentraciones Estándar (Estándar 0-6), 7 viales, 1 ml cada uno. Concentraciones: 0.0 - 10 - 50 - 100 - 500 - 1000 - 5000 pg / mL Conversión: Testosterona (pg / mL) x 3.47 = pmol / L.

- Control, 2 viales, 1,0 ml cada uno.
- Conjugado enzimático, 1 vial, 26 ml; Testosterona conjugada con peroxidasa de rábano picante (HRP).
- Solución de sustrato, 1 vial, 25 ml; Tetrametilbencidina (TMB).
- Solución Stop, 1 vial, 14 ml; contiene 0,5 M de H₂SO₄.
- Solución de lavado, 1 vial, 30 ml.

Las fases del ensayo ELISA fueron las siguientes:

- Designar el número de pasillos del microplato que se van a utilizar para el ensayo.
- Colocar 25µL de cada una de las concentraciones estándar, control y las muestras en las casillas previamente designadas.
- Colocar 200 µL de HRP en cada pozo, mezclar perfectamente por 10 segundos.
- Dejar destapado durante 60 minutos a temperatura ambiente.
- Retirar el contenido de los pozos sacudiendo firmemente. Enjuagar los pozos 3 veces con la solución de lavado (400 µL por pozo).
- Añadir 200 µL de la solución de sustrato en cada pozo.
- Incubar por 15 minutos a temperatura ambiente.
- Detener la reacción enzimática añadiendo 100 µL de la solución Stop a cada pozo.
- Determinar la absorbancia de cada pozo a 450 ± 10 nm con un lector de microplaca.

Debido a que los resultados de la testosterona pueden verse influenciados por la presencia de sangre en las muestras, se controló el nivel de gingivitis con una escala Likert del 1 al 5 como

se reportó anteriormente. Las pruebas se hicieron en dos muestras que reportaron tener una alta correlación para testosterona ($r=0.986$, $p < 0.001$).

Evaluaciones de las percepciones subjetivas en las poblaciones.

Para obtener los puntajes de percepción sobre los emisores por parte de los receptores, se generó una encuesta en línea por medio de Google Formularios, esto con el fin de poder facilitar el acceso a la encuesta y conseguir la mayor cantidad de respuestas posibles. Los criterios de inclusión de los participantes que podían responder la encuesta únicamente fueron la edad (mayor a 18 años).

El cuestionario de percepción de atributos consistía en 2 partes. En la primera, se le preguntaron características de los participantes que iban a responder la encuesta (receptores): Edad, Sexo, Orientación Sexual (dimensiones descritas anteriormente), así como exclusivamente a las participantes mujeres se les preguntó sobre si estaban en embarazo, lactando, consumo de anticonceptivos hormonales y su día en el calendario menstrual en el que se encontraban. Con el fin de garantizar una única respuesta por persona se les pidió que se identificaran por medio de un llave única de registro formada por las dos primeras letras de su apellido paterno, la primera letra de su apellido materno, la primera letra de su primer nombre y la fecha de nacimiento bajo el siguiente formato MMDDAA, ejemplo de llave única de registro: "LUCJ070795".

La segunda parte del cuestionario consistió en la presentación de una serie de 17 fotografías seleccionadas al azar de las 65 totales (ver Figura 4) e inmediatamente seguidas por la siguiente instrucción "Según lo que tú entiendas por cada una de estas características, contesta:" seguido de la presentación de la imagen de uno de los rostros fotografiados, utilizados

para los análisis MorfoGeométricos, con la única diferencia de que se había borrado la ropa y el fondo se había cambiado por un fondo blanco.

Posterior a la presentación de la fotografía aparecían una serie de 8 preguntas cuyo orden de presentación era al azar (ver Figura 5), es decir, cambiaba para cada fotografía.

Las preguntas fueron:

¿Qué tan atractiva te parece esta persona?

¿Qué tan dominante te parece esta persona?

¿Qué tan masculina te parece esta persona?

¿Qué tan confiable te parece esta persona?

¿Qué tan agresiva te parece esta persona?

¿Qué tan fuerte te parece esta persona?

¿Qué tan saludable te parece esta persona?

¿Qué tanta adiposidad consideras que tiene este rostro?

Esta última pregunta estaba acompañada con la siguiente leyenda: “Adiposidad hace referencia a la acumulación o exceso de grasa en el cuerpo.”

La forma en la que los participantes respondían era por medio de una escala de 10 niveles en donde el nivel más bajo significaba carencia absoluta del atributo en cuestión, y el número 10 una presencia absoluta del atributo en cuestión. Arriba se muestra un ejemplo de cómo se presentaron las respuestas, así como la escala en donde los receptores contestaban.

Con el fin de evitar el agotamiento de los participantes, se dividió la encuesta en 4 formas, cada una con una selección aleatoria de 16-17 fotografías distintas presentadas de manera



Figura 4, ejemplo de estímulo facial presentado en los cuestionarios.

¿Qué tan atractiva te parece esta persona? *

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

Nada atractiva Muy atractiva

¿Qué tan dominante te parece esta persona? *

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

Nada dominante Muy dominante

¿Qué tan masculina te parece esta persona? *

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

Nada masculina Muy masculina

Figura 5, Ejemplo de la presentación de las preguntas sobre percepción en los cuestionarios.

aleatoria del total de 65 fotografías. Cada participante podía participar en las 4 formas de las encuestas, sin embargo no se podía contestar las 4 encuestas en una sola sesión ya que se controló el acceso a estas encuestas al ponerlas a disposición de la gente en momentos distintos. Cada encuesta fue contestada por mínimo 45 participantes, y máximo 282, y dado que ninguna fotografía se repetía en otra encuesta, cada fotografía fue evaluada mínimo por 45 participantes y máximo por 282.

A continuación se encuentra la liga mediante la cual se puede acceder a los cuestionarios que se utilizaron:

<https://goo.gl/forms/5PCc4rLRMNBsooar2>

Análisis Estadísticos

Para la medición de la Testosterona en saliva todas las muestras fueron analizadas y cuantificadas por duplicado a partir de un cálculo automático usando un curva de ajuste Logística de 4 Parámetros (4PL por sus siglas en inglés), por medio del software en línea de myassays.com (“Assay Data Analysis Software for Microplate and Rack-Based Assays.” *MyAssays*, www.myassays.com/) en específico la herramienta de Four Parameter Logística Curve que es un modelo de regresión comúnmente usado para analizar ensayos como el ELISA. La curva de la gráfica tiene una forma sigmoidea, o de “S”.

Para los análisis estadísticos de las evaluaciones de la percepción se realizaron una serie de modelos lineales generales (LM), así como selección de modelos mediante técnicas de inferencia multivariada e índices de información de Akaike (AIC). Para esto, se generó un modelo saturado para cada atributo de percepción (i.e. atractivo, masculinidad, etc.) y como variable predictora los niveles de testosterona salival, la Edad, Población a la que pertenecen (Urbano, Rural) y sus respectivas interacciones en todas las combinaciones posibles.

Con este modelo saturado se realizó una selección de modelos por AIC en donde se obtuvieron las principales combinaciones de modelos que tuvieran el menor valor de AIC. En caso de que más de un modelo resulte con similar AIC con una diferencia <2 entre estos, se construyó un único modelo (model average) a partir de promediar los coeficientes en común de los modelos con mayor peso para cada uno de los atributos (Burnham & Anderson, 2002).

Para el caso de la morfometría geométrica, se procedió a realizar el análisis de Procrustes para obtener toda la información geométrica invariante a la rotación del objeto; la traslación, es decir, la ubicación dentro de un plano cartesiano donde se encuentra un objeto, y la escala del objeto, todo esto en relación a los demás objetos a medir o comparar.

A partir de las coordenadas obtenidas del Análisis de Procrustes se realizaron análisis multivariados (i.e. MANCOVAS) poniendo a prueba variables predictoras continuas, en este caso los puntajes de percepción, que podrían estar incidiendo de manera sistemática sobre la forma que está representada como el tamaño centroide. El Tamaño Centroide o cs (log) es un valor producto del Análisis Procrustes y es considerado como un indicador de la forma que está evaluando a partir de la configuración morfogeométrica de landmarks que se tenga (Mark Webster & David Sheets, 2010). Todos los análisis estadísticos se realizaron en el lenguaje de programación R (R core Team, 2019).

Resultados

Los resultados muestran que los hombres en las ciudades, presentan significativamente

Niveles de Testosterona (pg/ml) en cada población

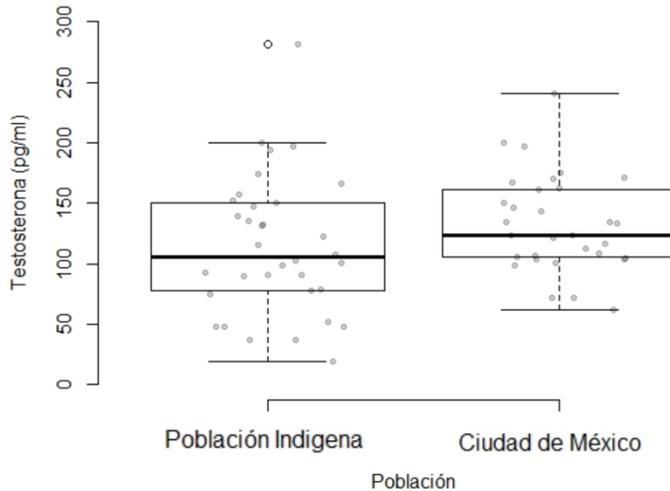


Figura 6, comparación niveles de testosterona entre las dos poblaciones

mayores niveles de testosterona en saliva, 132.99 ± 40.24 pg/ml, que los hombres de la comunidad rural 107.32 ± 48.24 pg/ml ($t=2.32$, $p=0.02$) (ver Figura 6), y menor varianza entre los participantes (Desviación estándar de la población de la ciudad = 40.24, vs de la comunidad rural = 48.24, $t=1.97$, $p < 0.05$). No obstante, el análisis de MG no encontró una

asociación significativa entre los niveles de T y la forma en ninguna de las dos poblaciones estudiadas ($F= 0.248$, $p = 0.401$ ver Tabla 1).

El análisis de MG muestra en cambio que la forma del rostro es predicha únicamente por el grupo poblacional al que pertenecen los participantes en interacción con el tamaño del centroide (ver Tabla 1; $Z= 1.93$, $p = 0.026$). El tamaño del centroide es más disperso y mayor para la población indígena que para la población de la ciudad (ver Figura 7), lo que indica que las formas de ambas poblaciones son distintas y en el caso de la población indígena, existe una mayor variedad de formas entre los individuos de ese grupo.

Una matriz de deformación del rostro promedio de la ciudad hacia el rostro promedio indígena muestra un importante cambio en la mayoría de las estructuras faciales sexualmente dimórficas, tales como pómulos, mentón y frente (ver Figura 8), así como la anchura de la nariz y el tamaño de la boca.

	Df	Ss	MS	Rsq	F	Z	Pr(>F)
<i>Grupo</i>	1	0.010720	0.0107195	0.05350	3.11869	3.5425	0.002**
<i>log(cs)</i>	1	0.002637	0.0026373	0.01316	0.8716	-0.11002	0.546
<i>testo</i>	1	0.002990	0.0029896	0.01492	0.9880	0.24865	0.401
<i>grupo:log(cs)</i>	1	0.006455	0.0064547	0.03222	2.1331	1.93603	0.026*
<i>grupo:testo</i>	1	0.000965	0.0009645	0.00481	0.3187	-2.47710	0.995
<i>log(cs):testo</i>	1	0.001079	0.0010786	0.00538	0.3564	-2.16312	0.988
<i>Residuals</i>	58	0.175507	0.0030260	0.87600			
<i>Total</i>	64	0.200351					

Tabla 1, como podemos observar la interacción de la testosterona y el grupo no salió significativa ($p > 0.05$) y sí se encuentran diferencias en la forma del rostro entre los grupos rural y urbano ($p = 0.026^*$).

Por otro lado, observamos que las percepciones que fueron predichas por los niveles de T fueron: atractivo y adiposidad facial. En el primer atributo la testosterona predice de manera positiva los puntajes de Atractivo únicamente en la ciudad, no así en la población rural, ($t = 2.07$, $p = 0.02$, ver Figura 9, a). No obstante, estos resultados no son consistentes entre evaluadores hombres y mujeres. Si

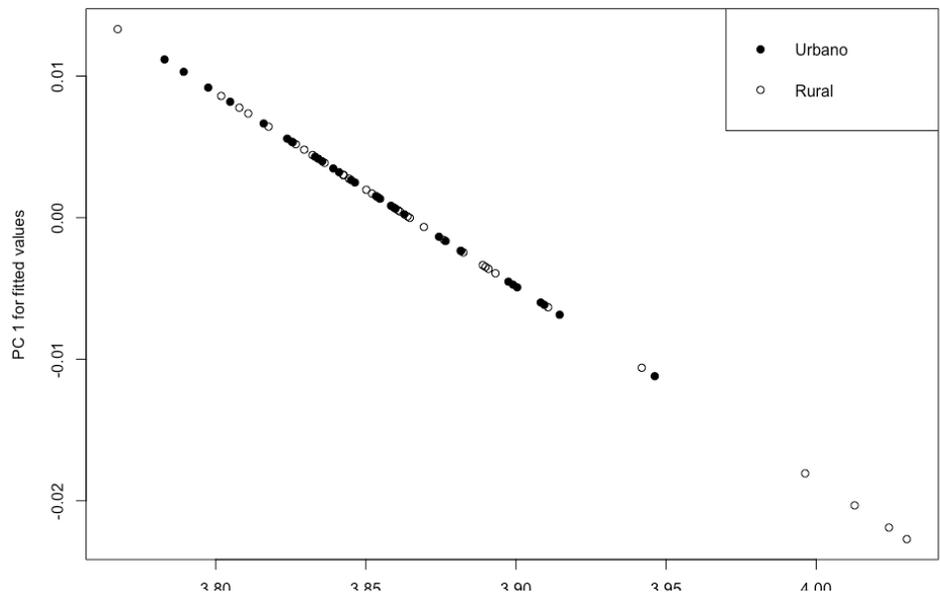


Figura 7, relación tamaño de centroide (log) y los PCA para cada uno de los grupos, el grupo rural presenta unos valores de centroide más dispersos que el grupo urbano.

realizamos el mismo análisis para evaluar la percepción de atractivo en función de los cambios en los niveles de testosterona, usando únicamente las respuestas de los evaluadores hombres la relación se pierde para ambos grupos poblacionales; grupo urbano ($t = 1.53$, $p = 0.07$), grupo rural ($t = -0.97$, $p = 0.17$).

En contraste, considerando únicamente los puntajes de las mujeres, encontramos la

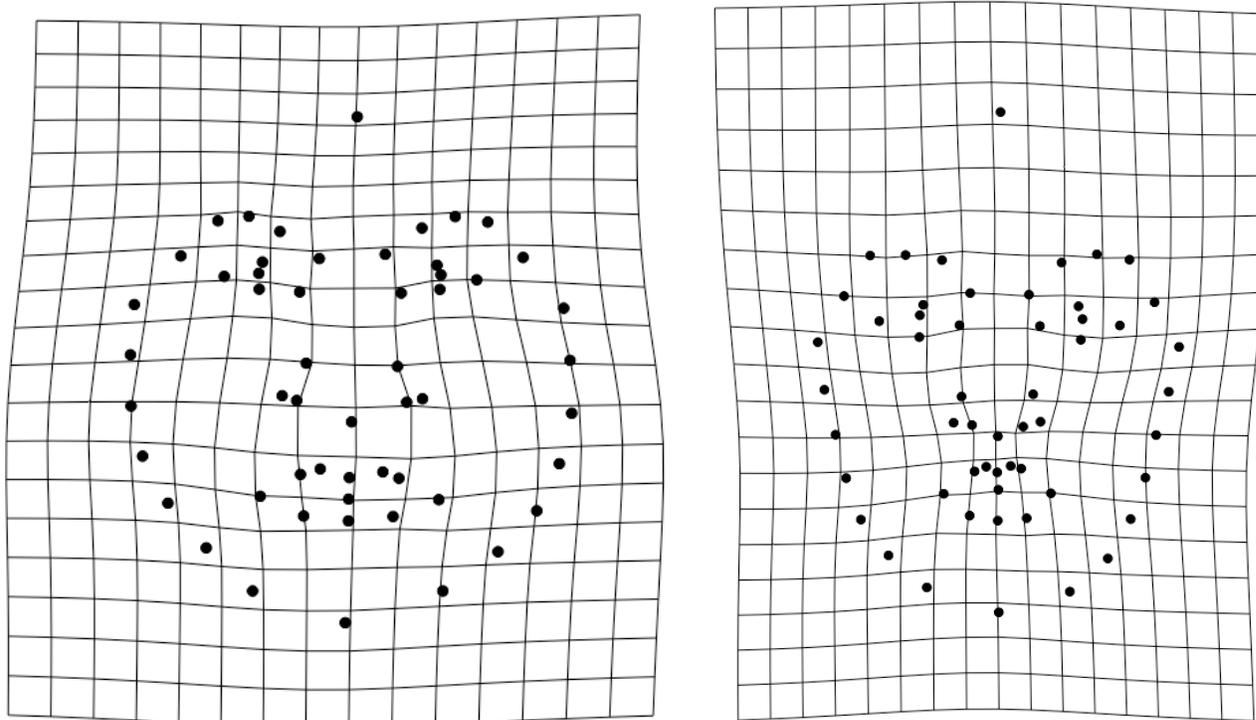


Figura 8, rejillas de deformación de un rostro promedio indígena (izquierda) a uno de la ciudad (derecha), se observan cambios relacionados a estructuras sexualmente dimórficas como pómulos y mentón.

misma consistencia que los resultados del análisis con ambos grupos, es decir una relación positiva entre los niveles de testosterona y los puntajes de percepción de atractivo sobre el grupo urbano ($t = 2.06$, $p = 0.02$) y no en el grupo rural ($t = -0.97$, $p = 0.17$; Figura 9a).

Por otro lado, los resultados del modelo que predicen adiposidad facial indican que la testosterona predice de manera negativa los puntajes de adiposidad facial en ambos grupos, ($t = 1.70$, $p = 0.05$, ver Figura 9b).

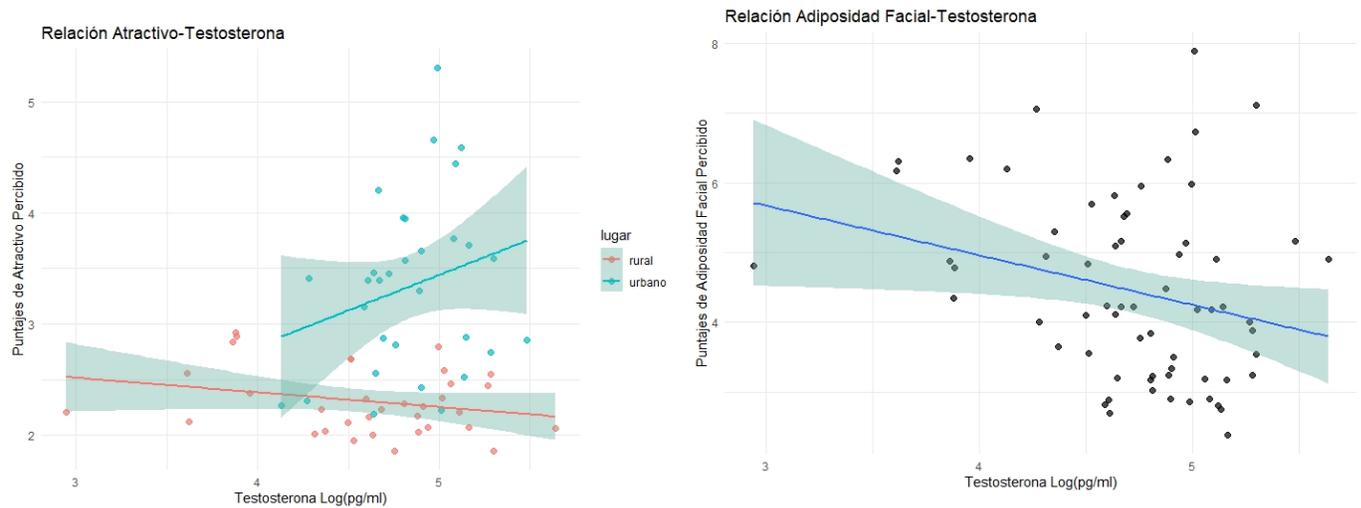


Figura 9, en la gráfica de la izquierda (a) podemos ver que la testosterona (log) está positivamente relacionada en los puntajes de percepción del grupo urbano, no así en el rural donde la testosterona cambia independientemente de los puntajes de atractivo percibido en ese grupo. Por el lado derecho (b), podemos observar como la testosterona predice de manera negativa los puntajes de adiposidad facial percibida.

Los modelos de percepciones subjetivas faciales que fueron seleccionados por medio de AIC están representados en la Tabla 2.

<i>Atributo</i>	<i>Modelo usado</i>
<i>Atractivo</i>	$\text{Atractivo} \sim \text{Log}(\text{testosterona}) + \text{Lugar} + \text{Edad} + \text{Log}(\text{testosterona}):\text{Lugar}$
<i>Dominancia</i>	$\text{Dominancia} \sim \text{Lugar} + \text{Edad}$
<i>Masculinidad</i>	$\text{Masculinidad} \sim \text{Lugar} + \text{Edad} + \text{Lugar}:\text{Edad}$
<i>Confiabilidad</i>	$\text{Confiabilidad} \sim \text{Log}(\text{testosterona}) + \text{Lugar}$
<i>Agresividad</i>	$\text{Agresividad} \sim \text{Log}(\text{testosterona}) + \text{Lugar} + \text{Edad}$
<i>Fuerza Física</i>	$\text{Fuerza física} \sim \text{Lugar} + \text{Edad}$
<i>Salud</i>	$\text{Salud} \sim \text{Log}(\text{testosterona}) + \text{Lugar}$
<i>Adiposidad Facial</i>	$\text{Adiposidad facial} \sim \text{Log}(\text{testosterona}) + \text{Lugar} + \text{Edad} + \text{Log}(\text{testosterona}):\text{Lugar}$

Tabla 2, lista de modelos elegidos para los análisis de la percepción facial, a partir de una selección de modelos por AIC.

Aquí, encontramos que existen diferencias entre la Ciudad de México y la comunidad de la Montaña Alta de Guerrero en la percepción de la dominancia ($t=-2.1$, $p=0.02$, ver Figura 10, a), agresividad ($t=-2.93$, $p<0.01$, ver Figura 10, b), y fuerza física ($t=-3.4$, $p<0.01$, ver Figura 10, c), arrojando puntajes más altos de cada uno de estos atributos al grupo indígena. También se encontraron diferencias entre los grupos para los atributos confiabilidad ($t=3.16$, $p<0.01$, ver Figura 11a) y salud ($t=4.1$, $p<0.01$, ver Figura 11b), y en este caso los valores más altos correspondían al grupo de la Ciudad de México.

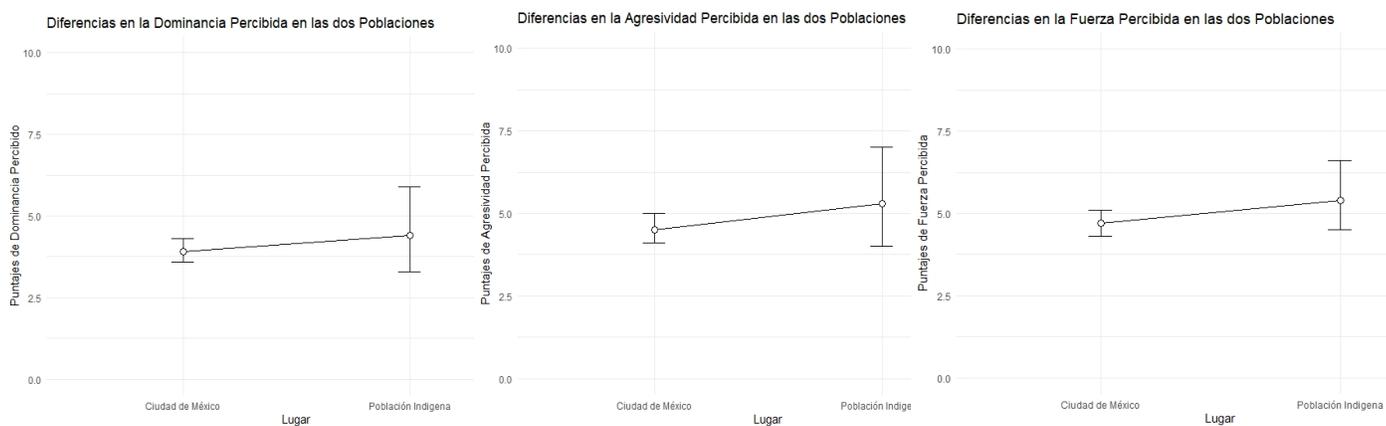


Figura 10, en esta gráfica se muestran los niveles de Dominancia (a), Agresividad (b) y Fuerza Física (c), en donde los participantes de la población Indígena muestran mayores niveles de cada uno de estos atributos.

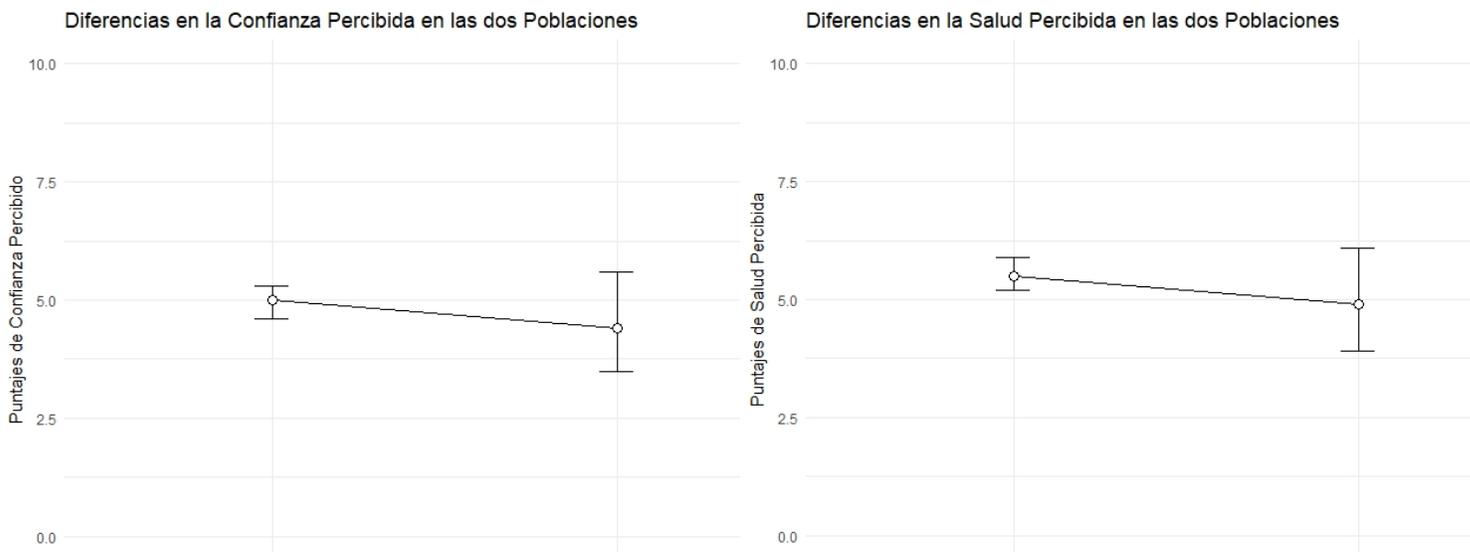


Figura 11, en estas gráficas se muestran los niveles de Confiabilidad (a) y Salud (b), en donde los participantes del grupo de la Ciudad de México muestran mayores niveles en estos atributos.

Por otro lado, la edad de los emisores predijo de manera positiva los puntajes de dominancia ($t=2.1$, $p=0.02$, ver Figura 12a) en ambas comunidades, similar a lo que ocurrió con el atributo masculinidad, en donde la edad predecía de manera positiva los puntajes de masculinidad ($t=2.40$, $p=0.01$, ver Figura 12b) únicamente en la Montaña Alta y no así en la Ciudad de México.

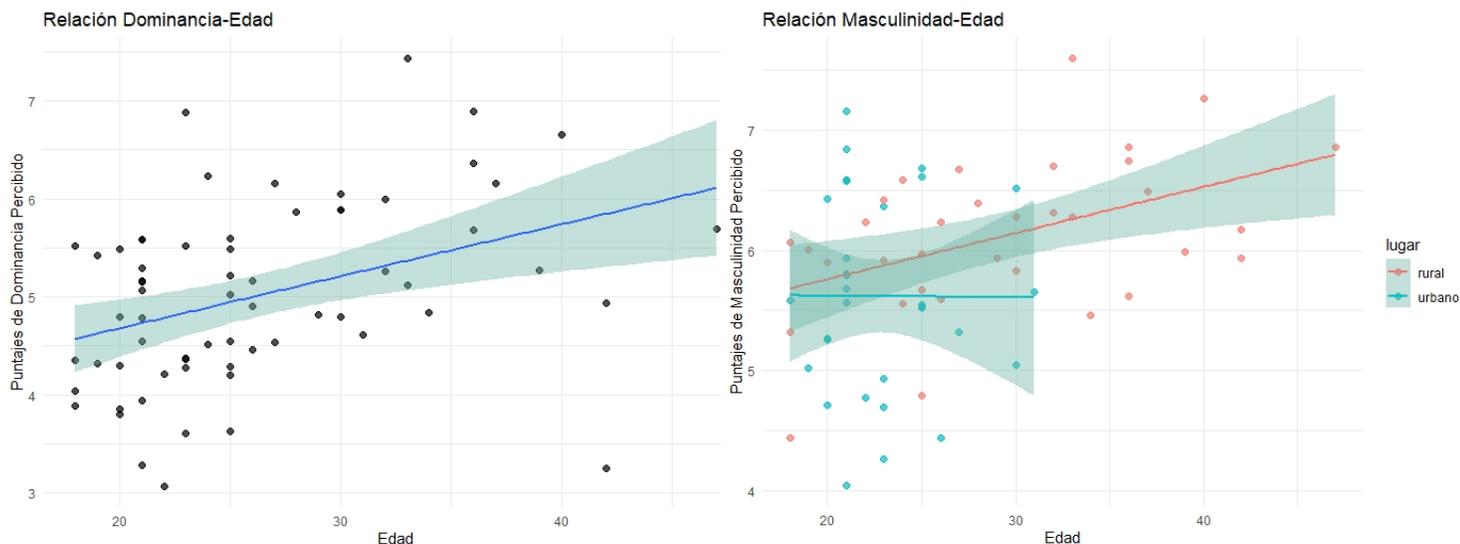


Figura 12, en estas gráficas se muestra la relación positiva que tiene la edad respecto a los puntajes de dominancia para ambos grupos (a). En la gráfica de la derecha (b), se muestra la relación positiva que tiene la edad y la masculinidad únicamente en el grupo rural, no así en el grupo urbano.

Discusión

Como se esperaba, se encontraron diferencias entre los niveles promedio de testosterona. Esto se puede deber, entre otras cosas, a las condiciones de un ambiente con menores costos para la expresión de este andrógeno en la Ciudad de México, sumado a las restricciones y presiones por patógenos para el grupo de La Montaña Alta de Guerrero. Estas condiciones socioecológicas guardan una estrecha relación con la expresión y síntesis de la testosterona (Fishman, J., & Bradlow, H. L. 1977). No obstante, contrario a nuestra hipótesis, el logaritmo de testosterona no es el mejor indicador de la forma de los rostros. El único resultado significativo referente a la forma, fue la asociación encontrada dentro de cada población a la que pertenecían las fotos de los participantes (Figura 7 y 8)

Una posibilidad es que la testosterona como promotor de caracteres sexuales secundarios quizá no está ejerciendo influencia sobre la forma del rostro únicamente, si no sobre una serie de caracteres distintos. Por ejemplo, los relacionados a la textura, tono muscular facial o incluso la tonalidad de la piel. Para esto, sería importante evaluar las variaciones de estos caracteres junto con los de la forma, explicando así la multidimensionalidad de la señal (Rowe, C., & Skelhorn, J., 2004).

De manera muy interesante, las diferencias encontradas en los niveles de testosterona entre comunidades también se observan en el tipo de relación que tienen con la percepción de un atributo en particular. Como vemos en la Figura 9a, los niveles de testosterona salival tienen una relación positiva con los puntajes de percepción de atractivo, únicamente en la población de la Ciudad de México, es decir, esto no sucede en la población de la Montaña Alta de Guerrero. Esto puede deberse al sesgo de los evaluadores sobre fenotipos o características familiares para ellos (Enquist M. y Ghirlanda S., 1998), si bien en el país 785 mil personas (según datos del INEGI) se consideran indígenas, esto representa únicamente el 1.5% de la población. Y aunque en la CDMX existe gran presencia de grupos indígenas, esto no se acerca al porcentaje de población indígena que vive en la Montaña. Además de que cada grupo indígena podría tener sus propias características morfo-fisiológicas y por lo tanto estar emitiendo señales particulares. Entonces, los receptores podrían ser más sensibles a las diferencias en el atractivo para las características más afines a ellos, en este caso, que den información sobre lo que se percibe como atractivo.

Si se sacan a los receptores hombres del modelo, es decir, si se realiza el mismo análisis, pero únicamente con los datos obtenidos de las percepciones de las participantes mujeres, los efectos significativos se mantienen. Entonces, las mujeres perciben el atractivo de los hombres de la Ciudad en una correlación positiva respecto a los niveles de testosterona, no así con los

hombres de la Montaña. Si se hace lo mismo pero esta vez tomando como referencia únicamente los puntajes de atractivo de los receptores hombres, esta relación significativa desaparece. Entonces, los hombres podrían ser insensibles a cambios en los niveles de atractivo respecto a cambios en los niveles de testosterona. Esta diferencia entre géneros se puede deber a un efecto similar al que hace a los receptores distinguir entre el grupo de la Ciudad y el de la Montaña, mejor dicho, las mujeres quizá estén más familiarizadas con ciertas características del atractivo de los rostros de los hombres a la hora de emitir un juicio sobre este atributo, en cambio los hombres quizá no estén tan acostumbrados a realizar juicios al respecto el atractivo de otro hombre, o estos juicios podrían basarse en características distintas a las que se basan las mujeres y por eso lo que perciben ellos podría no estar relacionado con los niveles de testosterona. Recordemos que según el género, es el interés que se tiene por parte de lo que promueve esta hormona, puesto que para las mujeres las señales relacionadas a la expresión de Caracteres Sexuales Secundarios juegan un papel importante en las preferencias por parte de las posibles parejas y en los hombres estas señales podrían dar pistas sobre el nivel de competencia intrasexual entre posibles rivales (Kordsmeyer et al., 2018). Otra explicación posible es que en México el racismo es tan marcado (Moreno Figueroa M. G., 2016) que las percepciones de atractivo son determinadas por atributos asociados a la etnia primero, y luego sobre componentes más sutiles sobre la forma mediada por la testosterona. De tal modo que la testosterona presenta una asociación positiva únicamente en el grupo de la ciudad y no en el grupo indígena. La influencia del racismo a la hora de emitir un juicio sobre un atributo subjetivo necesita ser más estudiada en general y en particular en poblaciones mexicanas.

Ahora, ¿qué quiere decir esta relación positiva entre el atractivo y los niveles de testosterona? Esto puede ser explicado por la relación que tiene esta hormona con la expresión

de caracteres sexuales secundarios, sexualmente dimórficos, que además tienen un contenido semántico en cuanto a la generación de juicios sobre distintos atributos como el atractivo. Y al mismo tiempo, estas señales faciales podrían detallar características intrínsecas de los individuos emisores como la agresividad, el cortejo, conducta sexual, agresión territorial, o incluso su capacidad fértil (i.e. producción de espermias, Walker, W. H. 2011), características aparentemente deseables por parte de las hembras evaluadoras pero que en caso de los machos evaluados podría suponer un arma de doble filo, ya que por un lado incrementaría su éxito reproductivo al ser más elegibles, pero desfavoreciendo características asociadas a la respuesta inmune o al cuidado parental (Folstad I & Karter AJ., 1992; Hau M., 2007).

Si esta relación existe, los datos obtenidos en el modelo que predice Atractivo, podrían estar respaldando, de forma parcial, la teoría del “Handicap inmunocompetente” ya que se esperaría que el atractivo percibido por parte de los receptores de la señal correlacione de forma positiva con los valores de testosterona de los emisores de la señal. Recordemos que la percepción y expresión de características que arrojen información sobre la condición genética heredable resulta muy beneficioso, y dado que los humanos no vemos genes ni condición genética, el percibir como algo atractivo a características morfo-fisiológicas que correlacionen con beneficios genéticos resulta bastante conveniente para los individuos. Sin embargo, al carecer de evidencia cuantitativa de este aspecto, esta relación no puede ser concluyente.

La mayoría de los resultados que arrojaron los análisis fueron en relación a las diferencias que hay entre los dos grupos (Ciudad de México, Montaña Alta de Guerrero). Atributos como Dominancia, Agresividad o Fuerza Física, fueron percibidos con un mayor grado en el grupo de la Montaña que en el grupo de la Ciudad. La percepción sobre los niveles de agresividad o la fuerza física están relacionados con aspectos de dominancia, ya que normalmente los individuos

más dominantes tienden a tener más conductas agresivas (Oosterhof N. N. & Todorov A., 2008) y esto tiene que ir respaldado con una fuerza física superior que acompañe ese comportamiento. Si bien en el presente estudio no se recabó información conductual para respaldar ese supuesto, los resultados que se obtuvieron apuntan a que hay tres características (dominancia, fuerza física y agresividad), que parecen estar variando de forma similar y que son percibidas de forma semejante, por lo tanto podríamos decir que hay componentes morfo-fisiológicos faciales que arrojan información sobre estos tres atributos y que estos componentes podrían ser muy similares entre sí o incluso los mismos, es decir, la información obtenida para determinar el grado de dominancia de un sujeto es similar a la obtenida para determinar la fuerza física o agresividad, así como sucede en otros estudios realizados en otras poblaciones mundiales (Oosterhof N. N. & Todorov A., 2008).

Las otras diferencias significativas entre poblaciones fueron sobre la percepción de los atributos Salud y Confianza, en donde los individuos de la Ciudad fueron percibidos como más saludables y más confiables que los de la Montaña. Esto podría tener relación directa con la percepción de dominancia, ya que se ha reportado una correlación negativa entre la percepción de dominancia con la de atributos positivos como cariño, emotividad, honestidad, cooperación y calidad como pareja, y una relación positiva con atributos como deshonestidad o frialdad (Perrett, D. I. et al. 1998). Esto podría indicar que existen características morfo-fisiológicas que arrojan información sobre la dominancia y esta información afecta negativamente la percepción de confianza, ya sea porque algún componente de la señal de dominancia también esté arrojando información sobre la confianza o que sean dos componentes distintos de otra señal pero que se relacionen de manera negativa entre ellos (Harper, D.G.C., 2006).

La percepción de dominancia se relacionó significativamente con la edad, esto es respaldado por estudios previos (Perrett, D. I. et al., 1998), en donde al igual que nuestros resultados, un incremento en la edad está relacionado con un incremento en los puntajes de Dominancia percibida.

En lo que respecta a la preferencia sexual, no se encontró una relación entre la orientación sexual y lo que perciben las personas, es decir, las personas percibían los atributos de forma independiente a si reportaban una preferencia por hombres o por mujeres.

La edad también se ha reportado que está relacionada, de igual forma que con la dominancia, con la masculinidad (Perrett, D. I. et al., 1998), posiblemente debido la similitud en los componentes que determinan la Dominancia y los componentes que determinan la Masculinidad. Nuestros resultados respaldan estos estudios en la población de la Montaña, es decir, la edad esta positivamente relacionada con la percepción de masculinidad, únicamente para la población de la Montaña, no así en la Ciudad. Esto tiene varias interpretaciones posibles, una es que el rango de edad de los sujetos de la Montaña es mayor y alcanzamos a obtener más información sobre la relación que tiene la edad sobre estos atributos y quizá a partir de cierta edad esta relación se hace más evidente. Otra interpretación es que la variación de los datos sobre agresividad es mayor, debido a la familiaridad de los evaluadores con los estímulos que están evaluando, y esto promueve esta relación entre la edad y la masculinidad. Aunque también es posible que las condiciones socio-ecológicas y el tiempo que los sujetos hayan estado expuestos a ellas, en este caso condiciones restrictivas a lo largo de un mayor o menor periodo de tiempo (edad), estén modulando algunos componentes que expresan masculinidad, y dado que en la Ciudad las condiciones son otras, estos componentes no modifican ese aspecto en esa población.

Conclusiones

En conclusión, a pesar de nuestros resultados sobre la relación entre la testosterona y la forma no resultaron significativos, la testosterona si predijo los puntajes de atractivo para el grupo de la Ciudad, y ese resultado deja abierta la puerta a la exploración de la testosterona como un predictor de características que sean percibidas como atractivas. Al mismo tiempo resulta interesante ver la influencia del ambiente sobre factores promotores del desarrollo de caracteres sexuales secundarios, en este caso sobre la testosterona.

Hubo diferencias entre los grupos Ciudad y Montaña, respecto a cómo fueron percibidos, y estas diferencias pueden ser promovidas tanto por el ambiente como por las diferencias étnicas, ya que los resultados de los análisis MorfoGeométricos arrojaron diferencias en la forma de los grupos Ciudad y Montaña.

La comparación entre dos poblaciones con características ecológicas distintas y presiones de selección específicas nos permite obtener información sobre los fenómenos no solo al observar el fenómeno en sí, sino además por tener un contraste tan robusto como el que hay entre las poblaciones WEIRD y no WEIRD.

Para poder emitir un juicio subjetivo sobre alguien normalmente nos fijamos en más aspectos que solo el rostro, existen una serie de señales tanto fisiológicas como conductuales que les permiten a los organismos emitir juicios sobre algún aspecto, la información genética tiene un papel importante en la expresión de estas características que pueden ser percibidas por otras personas. Y a partir de indagar en los fenómenos que podrían explicar por qué se percibe lo que se percibe y cuáles son los factores que tienen influencia para esa percepción, podremos generar un panorama más completo en la relación que existe entre promotores fisiológicos,

percepciones subjetivas y la ecología de la conducta humana para explicar diferentes componentes cognoscitivos en la especie, como la toma de decisiones.

Bibliografía

1. Adams, D. C., Rholf, F. J., & Slice, D. E. (2012). A Field Comes of Age: Geometric Morphometrics in the 21st Century. *Ecology, Evolution and Organismal Biology*, 24(1), 7–14.
2. Bar M, Neta M, Linz H (2006) Very first impressions. *Emotion (Washington, DC)* 6:269–278.8
3. Barber, N. (1995). The evolutionary psychology of physical attractiveness: Sexual selection and human morphology. *Ethology and Sociobiology*, 16(5), ppo.395-424.
4. Bardin, C. and Catterall, J. (1981). Testosterone: a major determinant of extragenital sexual dimorphism. *Science*, 211(4488), pp.1285-1294.
5. Darwin C (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. (Murray, London).
6. Darwin C (1871) *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. (Murray, London).
7. DeBruine, L., Jones, B., Crawford, J., Welling, L. and Little, A. (2010). The health of a nation predicts their mate preferences: cross-cultural variation in women's preferences for masculinized male faces. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1692), pp.2405-2410.
8. Enlow, D. (1990). *Facial Growth*. 3rd ed. Philadelphia: Harcourt Brace Jovanovich.
9. Enquist, M. (1985). Communication during aggressive interaction with particular reference to variation in choice of behaviour. *Anim. Behav.* 33, 1152–1161.
10. Folstad I, Karter AJ. 1992. Parasites, bright males, and the immuno-competence handicap. *Am Nat* 139:603 – 622.

11. Fisher, R.A. *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford, England: Clarendon Press, 1930.
12. Gonzalez-Santoyo, I., Gonzalez-Tokman, D. M., Munguia-Steyer, R. E., & Cordoba-Aguilar, A. (2014). A mismatch between the perceived fighting signal and fighting ability reveals survival and physiological costs for bearers. *PloS one*, 9(1).
13. Gonzalez-Santoyo, I., Wheatley, J. R., Welling, L. L., Cárdenas, R. A., Jimenez-Trejo, F., Dawood, K., & Puts, D. A. (2015). The face of female dominance: Women with dominant faces have lower cortisol. *Hormones and Behavior*, 71, 16-21.
14. Granger, A.D., Shirt, Shirtcliff, A.E., Booth A., Kivlighan ,T.K. Schwartz,B. E. (2004). “The trouble with salivary testosterone”.*Psychoneuroendocrinology* 29:1229-1240.
15. Grossman. C. (1984). Regulation of the Immune System by Sex Steroids. *Endocrine Reviews*, 5(3), 435-503.
16. Guilford, T. & Dawkins, M. S. (1991). Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Anim. Behav.* 42, 1–14.
17. Endler, J.A., (1991). Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under different visual condition. *Vision Res.* 31, 587–608.
18. Fishman, J., & Bradlow, H. L. (1977). Effect of malnutrition on the metabolism of sex hormones in man. *Clinical Pharmacology & Therapeutics*, 22.
19. Folstad, I. and Karter, A. (1992). Parasites, Bright Males, and the Immunocompetence Handicap. *The American Naturalist*, 139(3), pp.603-622.
20. Hamilton, W., & Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?. *Science*, 218(4570), 384-387.
21. Harper, D.G.C., (2006). Maynard Smith: Amplifying the reasons for signal reliability *Journal of Theoretical Biology*. 239 (2006) 203–209.

22. Hariri, A.R., Bookheimer, S.Y., Mazziotta, J.C., 2000. Modulating emotional responses: effects of a neocortical network on the limbic system. *NeuroReport* 11, 43–48.
23. Hasson, O., Cohen, D., & Shmida, A. (1992). Providing or hiding information: On the evolution of amplifiers and attenuators of perceived quality differences. *Acta Biotheoretica*, 40(4), 269–283.
24. Hasson, O., (1994). Cheating signals. *J. theor. Biol.* 167, 223–238.
25. Hasson, O., (1997). Towards a general theory of biological signalling. *J.Theor. Biol.* 185, 139–156.
26. Hau, M. (2007). Regulation of male traits by testosterone: implications for the evolution of vertebrate life histories. *BioEssays*, 29(2), 133–144.
27. Henrich, J., Heine, S. J., & Norenzayan, A. (2010). The weirdest people in the world? *Behavioral and Brain Sciences*, 33(2-3), 61–83.
28. Hobaiter, C., Byrne R. W., Zuberbühler K. (2017). Wild chimpanzees' use of single and combined vocal and gestural signals, *Behav Ecol Sociobiol* (2017) 71: 96.
29. Johnstone, R.A., (1996). Multiple displays in animal communication: 'backup signals' and 'multiple messages'. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 351, 329–338.
30. Kranz, F., & Ishai, A. (2006). Face Perception Is Modulated by Sexual Preference. *Current Biology*, 16(1), 63–68.
31. Kitada, R., Johnsrude, I.S., Kochiyama, T., Lederman, S.J., 2009. Functional specialization and convergence in the occipito-temporal cortex supporting haptic and visual identification of human faces and body parts: an fMRI study. *J. Cogn. Neurosci.* 21, 2027–2045.
32. Kitada, R., Johnsrude, I. S., Kochiyama, T., & Lederman, S. J. (2010). Brain networks involved in haptic and visual identification of facial expressions of emotion: An fMRI study. *NeuroImage*, 49(2), 1677–1689.

33. Krennek, L., & Rudolf, V. H. W. (2014). Allometric scaling of indirect effects: body size ratios predict non-consumptive effects in multi-predator systems. *Journal of Animal Ecology*, 83(6), 1461–1468.
34. Kordsmeyer, T. L., Freund, D., Pita, S. R., Jünger, J., & Penke, L. (2018). Further Evidence that Facial Width-to-Height Ratio and Global Facial Masculinity Are Not Positively Associated with Testosterone Levels. *Adaptive Human Behavior and Physiology*, 5(2), 117–130.
35. Kordsmeyer, T. L., Hunt, J., Puts, D. A., Ostner, J., & Penke, L. (2018). The relative importance of intra- and intersexual selection on human male sexually dimorphic traits. *Evolution and Human Behavior*, 39(4), 424–436. doi: 10.1016/j.evolhumbehav.2018.03.008
36. Krebs, J. R. & Dawkins, R., (1984). Animal signals: mindreading and manipulation. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 2nd edn. (Krebs, J. R. & Davies, N. B., eds), pp. 380–402. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
37. Lewis, G.J. (2006). “Steroid Analysis in Saliva: An overview”. *Biochem. Rev.* 139-144.
38. Little, A., Jones, B. and Penton-Voak, I. (2002). Partnership status and the temporal context of relationships influence human female preferences for sexual dimorphism in male face shape. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1496), pp.1095-1100.
39. Mark Webster & H. David Sheets. A practical introduction to Landmark-based geometric morphometrics. *The Paleontological Society Papers*, 16:163-188, 2010.
40. Maynard Smith, J. (1994). Must reliable signals always be costly?. *Anim. Behav.* 47, 1115–1120.
41. Moreno Figueroa, M. G. (2016). El archivo del estudio del racismo en México. *Desacatos*, 51, 92-107.
42. Oosterhof N. N., & Todorov A., (2008). the functional basis of face evaluation, *PNAS*, 2017, vol. 105, no. 32, 11087-11092.

43. Perrett, D. I. et al. (1998) Effects of sexual dimorphism on facial attractiveness *Nature* 394, 884–887.
44. Phillips, M.L., Young, A.W., Senior, C., Brammer, M., Andrew, C., Calder, A.J., Bullmore, E. T., Perrett, D.I., Rowland, D., Williams, S.C., Gray, J.A., David, A.S., 1997. A specific neural substrate for perceiving facial expressions of disgust. *Nature* 389, 495–498.
45. Phelps EA, LeDoux JE (2005) Contributions of the amygdala to emotion processing: From animal models to human behavior. *Neuron* 48:175–187.
46. Posamentier, M.T., Abdi, H., 2003. Processing faces and facial expressions. *Neuropsychol. Rev.* 13, 113–143.
47. Puts, D. A. (2010). Beauty and the beast: mechanisms of sexual selection in humans. *Evolution and Human Behavior*, 31(3), 157–175.
48. Puts, D. A., Jones, B. C., & DeBruine, L. M. (2012). Sexual Selection on Human Faces and Voices. *Journal of Sex Research*, 49(2-3), 227-243.
49. Rantala, M. J., Moore, F. R., Skrinda, I., Krama, T., Kivleniece, I., Kecko, S., & Krams, I. (2012). Evidence for the stress-linked immunocompetence handicap hypothesis in humans. *Nature Communications*, 3(1).
50. Rhodes, G., Chan, J., Zebrowitz, L. A., & Simmons, L. W. (2003). Does sexual dimorphism in human faces signal health? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270.
51. Rowe, C., & Skelhorn, J. (2004). Avian psychology and communication. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1547), 1435–1442.
52. Ryan, J. M. And Cummings M. E. (2005). Maynard Smith’s Notion of animal signals, *Biology and Philosophy* (2005) 20:1011–1025 Springer 2005.
53. Samal, A., Subramani, V., & Marx, D. (2007). Analysis of sexual dimorphism in human face. *Journal of Visual Communication and Image Representation*, 18(6), 453–463.

54. Scott, I. and Clark, A. (2014). Human preferences for sexually dimorphic faces may be evolutionarily novel. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(40), pp.14388-14393.
55. Scott, I., Clark, A., Boothroyd, L. and Penton-Voak, I. (2012). Do men's faces really signal heritable immunocompetence?. *Behavioral Ecology*, 24(3), pp.579-589.
56. Stegmann, U.S. (2006). Maynard Smith's Notion of animal signals, *Biology and Philosophy* (2005) 20:1011–1025 Springer 2005.
57. Stimson WH, Crilly PJ. Effects of steroids on the secretion of immunoregulatory factors by thymic epithelial cell cultures. *Immunology*. 1981
58. Thornhill, R. and Gangestad, S. (2006). Facial sexual dimorphism, developmental stability, and susceptibility to disease in men and women. *Evolution and Human Behavior*, 27(2), pp.131-144.
59. Walker, W. H. (2011). *Testosterone signaling and the regulation of spermatogenesis. Spermatogenesis*, 1(2), 116–120.
60. Zahavi, A. (1975). Mate selection—a selection for a handicap. *J. theor. Biol.* 53, 205–214.
61. Zahavi, A. (1977). The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. theor. Biol.* 67, 603–605.
62. Zelditch, M. L., Lundrigan, B. L., & Garland, T. (2004). Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. *Evolution and Development*, 6(3), 194-206.