

Evolució genètica i cultural de la tria de parella

Mauro Santos¹, Susana A. M. Varela^{2,3,4}

¹ Departament de Genètica i de Microbiologia, Grup de Genòmica, Bioinformàtica i Biologia Evolutiva (GBBE), Universitat Autònoma de Barcelona, Espanya

² cE3c — Centre for Ecology, Evolution and Environmental Changes, Faculdade de Ciències, Universidade de Lisboa, Lisboa, Portugal

³ Instituto Gulbenkian de Ciência, Oeiras, Portugal

⁴ ISPA — Instituto Universitário, Lisboa, Portugal

Correspondència: mauro.santos@uab.es

DOI: 10.2436/20.1501.02.208

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>

Rebut: 17/03/2021

Acceptat: 07/04/2021

Resum

Darwin va suggerir que l'elecció de la parella per part de la femella explica l'evolució de trets masculins exagerats, com ara un plomatge extravagant en aus, que podrien reduir les possibilitats de supervivència dels individus que els porten, i Fisher ho va formalitzar. No obstant això, es va demostrar que l'elecció de la parella femenina també es veu afectada per la transmissió cultural, que fins i tot pot prevaldre sobre les preferències genètiques fixades. Aquesta transmissió cultural del comportament es coneix actualment com a *còpia de parella* o *còpia d'elecció de parella* (*mate copying*, *mate-choice copying*), i és una estratègia d'aparellament generalitzada en animals, des d'invertebrats fins a humans, i que es caracteritza per copiar els altres en la tria de la parella. S'ha postulat que aquest comportament —totalment cultural— té un paper significatiu en l'evolució. Una pregunta apassionant és fins a quin punt les bases de comportament de la còpia d'elecció de companys és un subproducte d'un procés general d'aprenentatge associatiu o, més aviat, és una adaptació específica.

Paraules clau: còpia, elecció de parella, aprenentatge social, especiació, hibridació, psicologia evolutiva, aprenentatge associatiu.

Abstract

Darwin suggested that female mate choice explains the evolution of exaggerated male traits, such as an extravagant plumage in birds, which could reduce the survival chances of individuals bearing them and later Fisher formalized it. But it was shown that female mate choice is also affected by cultural transmission, which can even prevail over the fixed genetic preferences. This cultural transmission of behavior is now commonly known as *mate-choice copying*, or *mate copying*, and is a widespread mating strategy in animals, from invertebrates to humans. It has been claimed that this behaviour has a significant role in evolution. This conclusion is, however, model dependent and, under some conditions, *mate-choice copying* can increase a population's average fitness relative to populations without this behavior. An exciting question is to what extent *mate-choice copying* is a by-product of a general associative learning process or, rather, it is a domain-specific adaptation.

Keywords: copying, mate choice, social learning, speciation, hybridization, evolutionary psychology, associative learning.

Introducció

Al capítol IV de *L'origen de les espècies*, Darwin (1859: 89-90) va escriure:

«Així veiem, en opinió meua, que, quan els mascles i les femelles de qualsevol animal tenen els mateixos hàbits generals de vida, però difereixen en estructura, color, o ornament, aquestes diferències han estat causades principalment per la selecció sexual; és a dir que uns mascles individuals han tingut, durant generacions successives, algun avantatge lleuger sobre altres mascles, en llurs armes, en llurs mitjans de defensa o en llurs encisos; i han transmès aquests avantatges a llur descendència masculina».

Alguns anys després, a *L'origen de l'home*, Darwin (1871) va descriure aquestes diferències entre sexes com a caràcters sexuals

«secundaris»; és a dir, caràcters que no estan directament relacionats amb la reproducció. Per tant, Darwin admetia que aquells caràcters sexuals secundaris que augmenten la capacitat d'un mascle per guanyar en baralles amb altres mascles per l'accés a les femelles es poden atribuir a la selecció sexual, tot i que Wallace (1889) considerava la rivalitat masculina com una forma de selecció natural. Però Darwin també va incloure l'«encant» d'un mascle en la seva descripció, suggerint clarament que la selecció sexual no només opera a través de mascles que competeixen amb altres mascles, sinó també a través de les femelles atretes per mascles més encantadors. Wallace també va ser escèptic al respecte i es va qüestionar si les femelles són realment capaces de triar entre una sèrie de mascles que mostren diferències subtils entre ells.

Per què les femelles s'haurien de molestar fins i tot a triar els homes en funció d'aquestes

diferències, en lloc de simplement aparellar-se a l'atzar? Aquesta qüestió va ser abordada per Fisher (1930), que va descriure per primera vegada —tot i que d'una manera crítica— un procés evolutiu que podria conduir a l'evolució de les preferències femenines per trets masculins exagerats: la selecció sexual desfermada (*runaway sexual selection*) o procés de Fisher, on el benefici indirecte de la descendència atractiva sexualment no és a causa de la selecció natural. No obstant això, poques persones van donar credibilitat a la idea o, fins i tot, van entendre de què parlava Fisher. La situació va canviar quan Lande (1981) va publicar un model comprensible amb dos caràcters quantitius limitats pel sexe que explicaven la visió de Fisher. La conclusió bàsica és que hi ha una coevolució entre els trets de cortesia i les preferències del seleccionador: un tret expressat en els mascles pot augmentar en freqüència, fins i tot si és



↑ Figura 1. Foto d'un mascle de la mosca amb ulls de peduncle *Teleopsis dalmanni*, sinònim de *Cyrtodiopsis dalmanni*. Autor: Rob Knell. Font: Viquipèdia.



↑ Figura 2. Foto d'un mascle de manaquí barbat blanc (*Manacus manacus*) en el seu lek, a Asa Wright Center, Trinidad. Font: Viquipèdia.

inadaptat (per exemple, una ornamentació masculina exagerada que dificulta la supervivència), perquè una freqüència creixent de femelles durant generacions s'aparellen amb aquests mascles que tenen els ornaments. Potser la demostració més convincent de la selecció desfermada la va proporcionar el treball de Wilkinson (1993) amb la mosca amb ulls amb peduncle *Cyrtodiopsis dalmanni* (Figura 1). Les mosques amb ulls amb peduncle són insectes estranys amb els ulls situats al final d'unes estructures llargues (peduncles oculars) que es projecten des dels dos costats del cap. Després de seleccionar artificialment els mascles amb peduncles oculars llargs o curts, va trobar una associació positiva entre la longitud dels peduncles oculars masculins i la preferència femenina per aquest tret; és a dir, les preferències femenines van canviar com a resposta correlacionada per a la selecció de la longitud del peduncle ocular masculí.

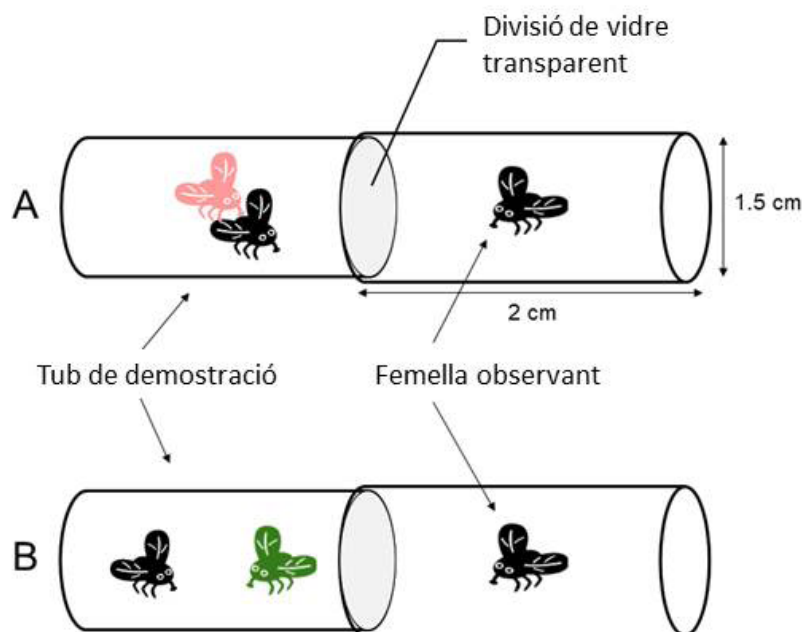
En aquest punt, moltes feministes es podrien queixar, amb raó, perquè la majoria d'autors utilitzen «femení» i «masculí» com a equivalent als individus que trien i als que cortegen, respectivament. Una part del motiu es pot buscar en un article influent de Trivers (1972) sobre la inversió de cada progenitor en cada descendent. En poques paraules, l'argument és que en una espècie que es reproduïx sexualment, la descendència total

produïda ha de ser igual per als dos sexes, i la competència pels companys sol implicar els mascles perquè la seva variància en l'èxit reproductiu és més gran (és a dir, la majoria de les femelles aconsegueixen aparellar-se, però de vegades una proporció substancial de mascles no s'aparellen). Tanmateix, no sempre és així i diversos treballs posen l'èmfasi en el paper de l'elecció de parella per al mascle i que la selecció sexual pot actuar amb força sobre les femelles (Clutton-Brock, 2009). Per tant, una definició adequada de l'elecció de la parella és «qualsevol aspecte del fenotip d'un animal que fa que sigui més propens a practicar activitat sexual amb certs individus que amb d'altres» (Rosenthal, 2017: 11).

Un cas extrem de variància en l'èxit reproductiu entre sexes es produeix en espècies anomenades *lek* (del suec, «activitats lúdiques»), espècies on els mascles s'agrupen i les femelles estudien possibles parelles per a la còpula. En un *lek* clàssic, els mascles no proporcionen atenció parental i l'únic recurs que requereixen les femelles són els mateixos mascles. Una observació habitual és que els mascles solters aconsegueixen una gran proporció d'aparellaments, cosa que suggereix fermament que les femelles trien activament els millors mascles per aparellar-se, tot i que això es debat. Per exemple, en el manaquí barbat blanc (l'ocell *Manacus manacus*) (Figura 2), un sol mascle, en un *lek* de deu

mascles, va assolir el 73% de 438 còpules, mentre que sis mascles s'aparellaren només deu vegades (Lill, 1974). Aquest sistema d'aparellament ha generat la «paradoxa del *lek*». La idea és que si les femelles trien els mascles en funció de la seva qualitat genètica, la variació genètica d'aquests trets particulars masculins objecte de tria de les femelles hauria d'anar disminuint i els beneficis d'haver escollit aquests mascles desapareixerien. Tot i això, l'elecció de parella encara continua. Alguns treballs (Bradbury i Gibson, 1983; Wade i Pruett-Jones, 1990) van arribar, però, a la idea que una variació tan alta en l'èxit d'aparellament masculí d'espècies *lek* es podria explicar per un procés d'aprenentatge en lloc de preferències innates femenines. El comportament es va denominar «còpia femenina» (actualment coneguda com a còpia de parella o còpia d'elecció de parella) i es va definir com «un tipus d'elecció no independent» en què la probabilitat que una femella triï un mascle determinat augmenta si altres femelles han escollit aquest mateix mascle i disminueix si no ho fan (Pruett-Jones 1992: 1000). La definició esbiaixada pel sexe es deu al fet que la còpia d'elecció de parella s'ha descrit principalment en femelles, tot i que ara hi ha observacions també en mascles (Davies *et al.*, 2020).

La noció que hi podria haver una transmissió cultural de les preferències dels



† Figura 3. Configuració de l'experiment de còpia de parella. (A) Una femella verge prospectora pot observar una femella model aparellant-se amb un mascle rosat generat artificialment. (B) La femella observant o prospectora és testimoni d'un mascle verd generat artificialment que no copula amb una femella model. Més tard, quan es va triar entre dos mascles empolvorats amb pols de color rosa o verd, la femella prospectora s'aparella preferentment amb el color (rosa, en aquest exemple) associat a la còpula observada (Segons Mery *et al.*, 2009).

companys a través del comportament de còpia va despertar un interès substancial pel tema, que encara continua. En referir-nos a la còpia d'elecció de parella com un cas especial de «transmissió cultural», reconeixem explícitament que el concepte de cultura no es limita als humans, i una valuosa definició abreujada és que «la cultura és una variació del comportament adquirida i mantinguda per l'aprenentatge social». Aquí, «aprenentatge social» fa referència a qualsevol recopilació d'informació basada en l'observació, la interacció i/o la imitació d'altres en un context social. Aquest aprenentatge pot resultar d'experiències personals amb els altres o d'observar les experiències o comportaments individuals dels altres. La transmissió cultural a través de l'aprenentatge social en el context de l'elecció de la parella revela que els animals no només depenen de preferències innates fixes, sinó que també poden adquirir preferències més endavant en la vida observant altres aparellaments i utilitzar-los com a hàbits culturals.

Còpia d'elecció de parella: les dades empíriques

La visió estàndard que les femelles tenen preferències genèticament innates i fixes per a certs trets masculins va ser derrocada el 1992 quan Dugatkin (1992) i Dugatkin i Godin (1992) van demostrar que en guppys (*Poecilia reticulata*) les femelles mostren una còpia d'elecció de parella que, des de llavors, s'ha documentat en una àmplia gamma d'espècies, des d'invertebrats fins a humans (Davies *et al.*, 2020; Jones i DuVal, 2019). Curiosament, Mery *et al.* (2009) van ser els primers a demostrar que la còpia d'elecció de parella es produeix en un invertebrat com *Drosophila melanogaster* i que ha obert la possibilitat d'utilitzar el vast conjunt d'eines moleculars i mutants disponibles en aquest sistema model per aclarir les vies genètiques i la base neuronal d'aquest comportament, tal com comentem a continuació.

Mery *et al.* (2009) van realitzar dos tipus d'experiments. En un experiment, van utilitzar la configuració il·lustrada a la Figura 3, que consisteix en dos vials separats per una divisió

fina de vidre. Una femella verge (observant o prospectora) s'introdueix en un vial i pot observar un parell de mosques a l'altre vial: una femella model i un mascle. Es van generar artificialment dos fenotips masculins en empolsar les mosques amb pols verda o rosa. Es va permetre a la femella prospectora presenciar un mascle verd (o rosa) que copulava amb la femella model i, després, un segon mascle rosat (o verd) que no copulava perquè la femella model no era receptora. Com a resultat, les femelles prospectores es van aparellar preferentment amb el mascle empolvorat amb el color (verd o rosa) associat a la còpula activa. En un altre experiment, Mery *et al.* (2009) van demostrar que les femelles prospectores poden canviar la seva preferència per als mascles en bones condicions i, en lloc d'això, confien en la informació social després d'observar femelles model que s'aparellen amb mascles en mal estat. Aquests resultats plantegen dos punts importants. En primer lloc, les femelles de *Drosophila* aprenen a preferir qualsevol mascle amb un tret determinat (és a dir, verd o rosa). Això s'anomena còpia de parella basada en trets, en contrast amb la còpia de parella basada en individus, en què les femelles prefereixen un mascle concret en lloc d'un altre. Com que la còpia de parella basada en trets s'aplica a diversos individus de la població, té més possibilitats de transmissió cultural generalitzada de preferències. En segon lloc, la còpia d'elecció de parella pot induir un cost físic significatiu per a les femelles de *Drosophila* perquè no s'ajusten a la teoria de la decisió bayesiana, que suggereix que una femella hauria de realitzar una còpia d'elecció de parella només quan la seva pròpia percepció no indiqui molta diferència entre dos mascles (Uehara *et al.*, 2005). Per tant, es pot donar el cas que hi hagi raons no adaptatives per a l'expressió de la còpia d'elecció de parella i sorgeix la pregunta: com i per què es manté aquest comportament i per què va evolucionar?

Còpia d'elecció de parella: enfocaments teòrics

Un argument comú que s'ofereix per explicar l'evolució de la còpia d'elecció de parella és que és una estratègia utilitzada per les femelles per avaluar la qualitat dels possibles socis per a la còpula. L'argument és el següent (Nordell i Valone, 1998): una femella concreta intenta avaluar la qualitat de dos mascles, però la seva percepció és propensa a errors, de manera que

el millor que pot fer és seleccionar un mascle a l'atzar i tenir un 50% de probabilitats d'aparellar-se amb el mascle de més qualitat. Tanmateix, aquesta femella pot observar-ne una altra (model) avaluant els dos mascles i utilitzar aquesta informació social per fer còpies d'elecció de parella. Si la femella model tampoc no pot discriminar els mascles, s'aparellaria a l'atzar i tindria un 50% de probabilitats d'aparellar-se amb el mascle de més qualitat. Per tant, copiar el model femení o no copiar-lo i aparellar-se a l'atzar resulten en la mateixa probabilitat d'un 50% d'aparellament amb el mascle de més qualitat i, per tant, la femella inicial no ho fa pitjor en copiar que en aparellar-se a l'atzar mitjançant la seva pròpia i inadequada capacitat d'avaluació.

Aquesta línia de raonament sembla senzilla i concorda amb l'argument que les femelles només poden expressar preferències d'aparellament (innates) quan hi ha prou variació fenotípica entre els mascles per detectar diferències i que la selecció hauria d'augmentar quan hi hagi una major variació en la qualitat masculina (Dugatkin, 1996). El problema és, però, que no sempre és així. Com s'ha explicat anteriorment, les femelles de *Drosophila* es basen en la informació social, fins i tot quan contradia la seva avaluació individual de la qualitat dels mascles.

Una deficiència important de l'argument de la «valoració de la qualitat» per explicar l'evolució de la còpia d'elecció de parella és que no té en compte la coevolució de l'elecció de parella femenina i el tret masculí, ni tampoc la interacció entre les preferències d'aparellament innates i apreses. Kirkpatrick i Dugatkin (1994) van estudiar la coevolució de les preferències femenines apreses i dels trets masculins, i van demostrar que es pot produir un procés similar a la selecció sexual desfermada. Van suposar que totes les femelles neixen amb una preferència innata —que no pot evolucionar en el model— per als mascles més comuns i no aptes i que les femelles ingènues copien les opcions de les femelles madures i evolucionen —només a través de l'evolució cultural— una preferència més forta pel tipus masculí que veien aparellar-se amb més freqüència. Els seus resultats mostren que el tret masculí i la preferència apresada coevolucionen amb un avantatge positiu que depèn de la freqüència del tret masculí més comú; és a dir, hi ha una selecció sexual cultural desfermada on els individus més preferits rebran el màxim benefici de la còpia.

Anàlogament al cas estàndard de Fisher, en aquest model la còpia escollida pot ser inadaptada perquè dificulta la difusió d'un tret més nou i més eficaç a la població (vegeu Santos *et al.*, 2017).

Els darrers anys han estat testimonis d'un interès creixent pel paper de la interacció genotip i entorn (GxE) en la selecció sexual i l'elecció de parella. En poblacions espacialment heterogènies GxE contribueix al manteniment de la variació genètica perquè els migrants introdueixen contínuament al·lells que no estan adaptats localment. La migració pot ser costosa perquè les femelles no saben amb qui aparellar-se en un nou hàbitat, ja que ignoren quin fenotip masculí s'adapta millor localment. Si s'aparellen a l'atzar amb mascles locals o s'aparellen amb altres mascles migrants, produiran descendents que s'adaptaran menys al nou entorn i, per tant, seran menys competitius que els descendents de les femelles locals. Per tant, la migració hauria de ser contraseleccionada. La còpia d'elecció de parella pot proporcionar una solució força interessant i potser inesperada a aquest problema. Com hem demostrat (Sapage *et al.*, 2020), si les femelles migrants tenen la capacitat de copiar, en comparació amb les poblacions en què les femelles no copien, aprendran de les femelles locals quins són els millors mascles adaptats localment i, per tant, produiran, aparellant-s'hi, descendents millor adaptats. Les cries continuaran portant els al·lells no adaptats de la seva mare, però també portaran els al·lells dels millors mascles locals, i així reduiran considerablement el cost reproductiu de la migració. Hem trobat que aquest efecte no només afavoreix la difusió de l'al·lel de còpia entre generacions, sinó que també augmenta la migració entre subpoblacions, cosa que significa que la migració s'ha convertit en molt adaptativa a causa de la còpia de parella. En conjunt, aquests resultats són la primera evidència que, en entorns espacialment heterogenis, la còpia d'elecció de parella pot influir en l'evolució d'un altre tret (no relacionat sexualment) i que pot preservar la variació genètica dins de la zona. Això pot contribuir a resoldre la paradoxa del *lek* (tot i que aquest efecte no es va comprovar explícitament) i reactiva la discussió sobre si la còpia de parella pot ser adaptativa o no.

Un punt important és que els models de genètica de poblacions suposen que hi ha variacions genètiques per a la còpia de parella, però les evidències empíriques fins ara són

limitades. Segons el nostre coneixement, l'únic article publicat fins ara que estudiava l'heretabilitat de la còpia d'elecció de parella (Dugatkin i Druen, 2007) suggereix que en els guppys aquest comportament té poca heretabilitat. Queda una necessitat urgent d'estudis empírics per identificar les contribucions relatives de les influències genètiques i socials i la seva interacció a la variància fenotípica en la còpia d'elecció de parella. L'espècie model *D. melanogaster* n'ofereix una possibilitat meravellosa.

Còpia d'elecció de parella i especiació

Cal que es compleixin diverses condicions perquè una preferència de parella apresada mitjançant la còpia de parella es consideri un veritable hàbit cultural (Danchin *et al.*, 2018): (i) aprenentatge social; (ii) generalització de la preferència apresada per un mascle en particular a tots els mascles de la població que comparteixen el mateix tret; (iii) elevada durabilitat de les preferències apresades, almenys fins a copiar les parelles, i transmissió a altres femelles; i (iv) conformitat amb la majoria, és a dir, la tendència a copiar les opcions de parella més habituals de les femelles demostradores de la població. L'evidència teòrica sobre la còpia d'elecció de parella, que utilitza totes o la majoria d'aquestes condicions, ha estat capaç de demostrar que la còpia d'elecció de parella pot provocar canvis evolutius dins i entre les poblacions. Darwin, que no pensava en l'evolució en termes genètics, també creia que els hàbits podrien contribuir a canvis evolutius (Darwin 1871: 124):

«Tots els animals mostren diferències individuals, i així com l'home pot modificar els ocells domèstics escollint-ne els que li semblen els més bells, també la preferència habitual o ocasional de les femelles per un mascle més atractiu podria portar a modificar-lo, i aquestes modificacions, al llarg del temps, podrien augmentar fins a extrems extraordinaris, sempre que fossin compatibles amb l'existència de l'espècie».

Una possible implicació d'aquest mecanisme cultural de selecció sexual és la de l'especiació, el procés evolutiu pel qual les poblacions evolucionen fins a convertir-se en espècies diferents. Com que la còpia d'elecció de parella pot accelerar la fixació d'un al·lel de trets masculins preferits, sigui l'al·lel que

millor s'adapti o no (Kirkpatrick i Dugatkin, 1994; Santos *et al.*, 2014), pot provocar divergències genètiques de trets masculins entre poblacions amb diferents tradicions de còpia (per exemple, Danchin *et al.*, 2004; Mery *et al.*, 2009). Tanmateix, com hem comentat en un treball conceptual anterior (Varela *et al.*, 2018), és poc probable l'especiació exclusivament per còpia d'elecció de parella. La «impressió sexual» (el procés pel qual un animal jove aprèn les característiques d'una parella desitjable), per exemple, és un altre tipus de tret de preferència femenina no heretat genèticament que s'ha demostrat, tant teòricament com empíricament, que pot provocar especiació. La impressió sexual és diferent de la còpia d'elecció de parella perquè es produeix molt aviat a la vida, provoca preferències d'aparellament notablement estables —que no es poden revertir fàcilment— i es limita a la transmissió vertical, preservant així el desequilibri de la vinculació entre la preferència femenina i el tret masculí (Verzijden *et al.*, 2012). La còpia d'elecció de parella, en canvi, es produeix en la maduresa sexual, no causa preferències irreversibles de parella i es produeix principalment entre individus no relacionats. Això fa que el procés d'especiació mitjançant la còpia d'elecció de parella requereixi condicions més estrictes, com ara poblacions estructurades espacialment amb algun grau inicial de divergència genètica a causa de la selecció de l'hàbitat i l'absència de migració entre zones (o el rebuig dels migrants per part d'individus locals, que portaria a l'eliminació de la migració). Amb aquestes condicions, la còpia d'elecció de parella té el potencial de facilitar, reforçar o accelerar l'aïllament reproductiu entre poblacions (Varela *et al.*, 2018).

Còpia d'elecció de parella en els humans

El 1992 Barkow *et al.* editaren el llibre *The adapted mind* amb l'objectiu de fer conèixer a un públic més ampli el camp emergent de la psicologia evolutiva, definit simplement com a «psicologia que s'informa amb els coneixements addicionals que la biologia evolutiva ofereix, amb l'esperança que la comprensió del procés que va dissenyar la ment humana avançarà en el descobriment de la seva arquitectura» (Cosmides *et al.*, 1992: 3). La psicologia evolutiva va començar com una reacció contra el que Tooby i Cosmides (1992) van encunyar com a «Model de Ciències Socials Estàndard» (SSSM), que concep la

ment com un mecanisme cognitiu d'ús general format gairebé completament per la cultura (una «tabula rasa»; Pinker, 2002). Alguns estudiosos han criticat la manera com es desenvolupava la psicologia evolutiva (per exemple, Rose i Rose, 2000).

Malgrat les veus crítiques, la psicologia evolutiva és ara àmpliament acceptada com a disciplina acadèmica i ha dominat la investigació sobre l'elecció de parella en els humans, però continua sent controvertida (vegeu l'article de Desfilis en aquest monogràfic). Un objectiu central de la psicologia evolutiva és proporcionar explicacions de les nostres capacitats psicològiques naturals en termes de selecció natural, i assumeix que l'ambient per a l'adaptació evolutiva dels nostres avantpassats era l'entorn dels caçadors-recol·lectors durant l'era del plistocè (des de fa 2,58 milions d'anys fins a 11.650 anys abans del present). Els comportaments actuals que semblen inadaptats són perquè no estàvem dissenyats per a la vida moderna, que en la història de la humanitat abasta una quantitat insignificant de temps perquè la selecció natural hagi remodelat els nostres programes cognitius. Aquesta és una visió equivocada perquè si les adaptacions cognitives específiques de l'ésser humà evolucionen perquè milloren la nostra capacitat de sobreviure i reproduir-se, la implicació és que la càrrega de retard —*lag load* o mesura de la distància d'una espècie del seu pic adaptatiu local—, entesa com la disminució relativa d'eficàcia biològica d'una població en comparació amb la que tindria si la freqüència d'al·lèls hagués coincidit amb les condicions ambientals actuals, augmentarà a una velocitat accelerada en les poblacions humanes atès l'augment exponencial del progrés tecnològic. Si no estiguéssim adaptats a la vida moderna seria un miracle que encara existíssim.

Inclòs en el seu paradigma panselleccionista, on pràcticament tots els trets es descriuen com a adaptacions i queda poc espai per a altres processos evolutius, els psicòlegs evolutius esperen que «l'evolució produeixi mecanismes completament racionals d'elecció del company, racionals en el sentit que condueixen a decisions encertades en lloc d'errors impetuosos» (Buss, 2000). En la mateixa línia, Miller i Todd (1998: 191) afirmen que «els individus que porten gens per mecanismes d'elecció d'un mal company escullen companys dolents, de manera que aquests gens solen acabar en descendència de

menys qualitat, que els porten a oblit evolutiu». Aquestes afirmacions són enganyoses. Tal com va dir Slovic (1995: 365, la nostra addició entre claudàtors): «Ara es reconeix generalment entre els psicòlegs que la maximització de la utilitat [és a dir, escollir el bé òptim en un conjunt] només proporciona una visió limitada dels processos mitjançant els quals es prenen les decisions». A més, és evident entre els biòlegs evolutius que les femelles no sempre poden prendre la decisió «sàvia» quan apliquen una funció de preferència per avaluar els mascles; és a dir, les decisions d'elecció de parella poden ser no adaptatives (Rosenthal, 2017). El benefici, segons la selecció sexual desfermada, de la descendència atractiva sexualment pot produir-se malgrat la selecció natural contra trets exagerats. Poden passar decisions similars d'aparellament no adaptatiu amb la còpia d'elecció de parella.

S'han descrit casos de còpia d'elecció de parella en humans, sobretot en dones. Aquest descobriment, per si sol, qüestiona l'afirmació de Buss perquè si l'evolució hagués produït «mecanismes totalment racionals d'elecció de parella» no hi hauria cap motiu perquè una dona confiés en les decisions d'altres dones per triar una bona parella. Una revisió de Gouda-Vossos *et al.* (2018) assenyalava que la majoria d'estudis de còpia d'elecció de parella en humans s'han centrat en la còpia de parella basada en individus, on l'atractiu es puntuava presentant l'individu objectiu en relació amb el sexe oposat o sol. En realitat, Darwin (1871) va atribuir les diferències físiques entre els grups «racials» humans a la diversificació de les preferències de la parella. Aquestes preferències de diversificació poden tenir una base genètica o poden resultar, almenys parcialment, d'una convenció social dins del grup sobre l'atractiu. Fins a quin punt hi ha variació genètica per preferència en humans?

L'heretabilitat quantifica la contribució relativa de la influència genètica a les diferències fenotípiques. L'enfocament clàssic en humans per estimar l'heretabilitat és l'ús de bessons idèntics (monozigòtics; MZ) i no idèntics (dizigòtics; DZ). Es pot fer una aproximació de l'heretabilitat en un estudi de bessons duplicant la diferència entre les correlacions entre MZ i DZ. Això es deu al fet que els bessons MZ són idèntics genèticament mentre que els bessons DZ són similars genèticament en un 50%; la diferència en les seves correlacions reflecteix la meitat de l'efecte genètic i es duplica per estimar

l'heretabilitat. Amb un gran conjunt de dades de bessons, Zietsch *et al.* (2012) van estimar les heretabilitats de sentit ampli per a tretze preferències de trets en dones: l'atractiu físic, la personalitat fascinant, la bondat, la capacitat de guanyar diners i la salut tenien les heretabilitats més altes. Després de combinar totes les preferències dels trets, els autors van obtenir una heretabilitat altament significativa del 20% en dones (el valor dels homes era marginalment significatiu). Per tant, sembla que hi ha prou variació en les preferències perquè una dona tingui alguna raó per canviar la seva preferència innata a una d'observada. Zietsch *et al.* (2012) adverteixen, però, que les eleccions de parella realment fetes mostren una heretabilitat molt inferior (al voltant del 5% per als dos sexes fent una mitjana de nombrosos trets), suggerint així que entre els grups les preferències divergents sorgeixen en gran part de les convencions socials. La còpia d'elecció de parella podria reforçar la transmissió social de les preferències i augmentar la variància entre grups sense cap connexió clara amb l'adaptació. En realitat, l'evidència empírica suggereix que la informació adquirida socialment pot ser a vegades incorrecta i tot i això es pot estendre dins dels grups (Richerson i Boyd, 2005).

Còpia d'elecció de parella: mecanisme d'aprenentatge asocial o social?

La còpia d'elecció de parella es basa en un procés d'aprenentatge associatiu social. Social, perquè es produeix mitjançant l'observació de les interaccions d'aparellament d'altres femelles, i d'aprenentatge associatiu, perquè les femelles que copien aprenen a associar un tret fenotípic masculí —l'estímul condicionat— amb la preferència —o rebuig— expressada per les femelles demostradores —l'estímul incondicionat. Aquest procés associatiu es pot desglossar en quatre mecanismes de processament d'informació: entrada d'estímul —detecció i atenció a les interaccions d'aparellament d'altres femelles—, codificació —l'etapa d'aprenentatge associatiu real—, emmagatzematge —formació de memòria— i recuperació —que porta a l'expressió del comportament de còpia.

Sabem, per estudis teòrics, que quan les femelles copien, el seu comportament no només ajuda a augmentar la difusió de l'al·lel del tret masculí preferit al llarg de les generacions, sinó també la difusió de l'al·lel de còpia mateix (Santos *et al.*, 2017; Sapage *et al.*,

2020). Però, què representa realment l'al·lel de còpia? Això mai no s'ha discutit ni descrit formalment en la bibliografia. Tanmateix, ha de representar intrínsecament algun tipus de capacitat cognitiva. ¿És una capacitat d'ús general que les femelles poden utilitzar per aprendre qualsevol mena d'associació en qualsevol domini funcional, social o no social? ¿O és una habilitat per a usos especials que les femelles poden utilitzar per aprendre qualsevol mena d'associació en el domini social? ¿O, tanmateix, és una habilitat per a usos especials que les femelles només poden utilitzar per aprendre les preferències de les companyes? Fer aquestes distincions és rellevant si volem saber més sobre la història evolutiva i el valor adaptatiu de la còpia d'elecció de parella. Si la còpia d'elecció de parella es correlaciona amb un sistema cognitiu d'ús general, la hipòtesi que no sigui adaptativa per si mateixa podria ser correcta. En aquest cas, la còpia d'elecció de parella es podria expressar simplement com un subproducte de l'aprenentatge associatiu en general. Però si la còpia d'elecció de parella es correlaciona amb un sistema cognitiu amb finalitats especials, com la cognició social, o fins i tot amb una adaptació més especialitzada i única d'aprenentatge en un context sexual, es reforçaria la hipòtesi que aquest comportament és adaptatiu per si mateix.

Aquest tipus de raonament entra directament en el vell però viu debat sobre si l'aprenentatge associatiu és un mecanisme cognitiu d'ús general o si es pot especialitzar (Heyes, 2012). Com que se sap que l'aprenentatge associatiu és estès per naturalesa, formant la base de tota cognició animal (Ginsburg i Jablonka, 2010), la capacitat general d'aprendre hauria de ser la condició predeterminada en tots els animals. Però aquest sistema hauria de ser capaç d'evolucionar: si les pressions selectives en els dominis socials i no socials són diferents entre si —per exemple, l'aparellament i les interaccions territorials amb els de la mateixa espècie semblen problemes molt diferents de la cerca de menjar o de la fugida dels depredadors—, haurien d'afavorir l'evolució de solucions de comportament social i no social especialitzades, que al seu torn haurien d'afavorir l'evolució de mecanismes cognitius especialitzats capaços de produir aquests comportaments adaptats (Varela *et al.*, 2020).

La cognició especialitzada és ben coneguda en l'àmbit de mecanismes d'entrada. Algunes d'aquestes especialitzacions pertanyen al domini social i inclouen, per exemple,

estructures sensorials especialitzades per al reconeixement de companys de niu en formigues (Ozaki *et al.*, 2005), feromones sexuals per a l'orientació en les arnes (Namiki *et al.*, 2014) i alarma per detecció de feromona en mosques de la fruita, peixos zebra i ratolins (Enjin i Suh, 2013). La modularitat en els nivells de codificació, memòria i recuperació és més controvertida (per exemple, Heyes, 2012), tot i que en ratolins hi ha proves d'un subsistema olfatiu especialitzat que processa les preferències alimentàries transmeses socialment i sembla incloure tant els mecanismes de processament d'informació d'entrada com de codificació (Munger *et al.*, 2010).

Quan, en estudis teòrics, els investigadors assignen l'al·lel de còpia només a algunes femelles de les poblacions simulades, s'assumeix implícitament que la còpia d'elecció de parella no es basa en un mecanisme cognitiu generalitzat, però que requereix especialització. Ignorem si realment és el cas, però sabem que estudiant els mecanismes cognitius subjacents de la còpia d'elecció de parella, podrem comprendre més profundament el seu valor adaptatiu i la seva història evolutiva. Això també és rellevant per a la cognició social en general: si volem entendre l'evolució de la sociabilitat, hem de ser capaços de veure l'especialització dels mecanismes que controlen aquestes conductes.

Observacions finals

L'evidència empírica acumulada des de Dugatkin (1992) i Dugatkin i Godin (1992) van observar per primera vegada la còpia d'elecció de parella en guppys indica que es tracta d'un comportament generalitzat en animals, des d'invertebrats fins a humans. El que seria important saber és si la presència de còpia d'elecció de parella reflecteix o no el sistema d'aparellament d'una espècie, ja que tenim la hipòtesi que una elevada incidència de reaparellaments femenins debilitarà significativament qualsevol selecció per a la còpia d'elecció de parella (Santos *et al.*, 2014). A més, les vies importants per a futures investigacions són: discernir el paper de la còpia d'elecció de parella en la promoció de la migració, la hibridació i, finalment, l'especiació; i saber si la còpia de parella és un subproducte de l'aprenentatge social o, més aviat, és una adaptació específica per a aquest comportament.

Agraïments

Un gran agraïment a Jaume Bertranpetit i Juli Peretó per convidar-nos a escriure aquest article. MS compta amb el suport del projecte CGL2017-89160-P del Ministeri d'Economia, Indústria i Competitivitat i del 2017SGR 1379 de la Generalitat de Catalunya. SAMV té el suport del projecte PTDC/BIA-COM/31887/2017 de la Fundação para a Ciência e Tecnologia (FCT).

Bibliografia

- BARKOW, J. H. *et al.* (ed.) (1992). *The adapted mind*. Nova York: Oxford University Press.
- BRADBURY, J. W.; GIBSON, R. M. (1983). «Leks and mate choice». A: BATESON, P. P. G. (ed.). *Mate Choice*. Cambridge: Cambridge University Press, 109-138.
- BUSS, D. M. (2000). *The dangerous passion: Why jealousy is as necessary as love and sex*. Nova York: The Free Press.
- CLUTTON-BROCK, T. (2009). «Sexual selection in females». *Anim. Behav.* 77: 3-11.
- COSMIDES, L. *et al.* (1992). «Introduction: evolutionary psychology and conceptual integration». A: BARKOW, J. H. *et al.* (ed.). *The adapted mind*. Nova York: Oxford University Press, 3-15.
- DANCHIN, E. *et al.* (2004). «Public information: from nosy neighbors to cultural evolution». *Science* 305: 487-491.
- DANCHIN, E. *et al.* (2018). «Cultural flies: conformist social learning in fruitflies predicts long-lasting mate-choice traditions». *Science* 362: 1025-1030.
- DARWIN, C. (1859). *On the origin of species: A facsimile of the first edition*. Cambridge (1964): Harvard University Press [versió catalana: DARWIN, C. (1982) *L'origen de les espècies*. Trad.: S. Albertí i C. Albertí. Barcelona: Edicions 62/Diputació de Barcelona].
- DARWIN, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Londres: John Murray, 2 vol., 1a edició [versió catalana: DARWIN, C. (1984) *L'origen de l'home i sobre la selecció en relació al sexe*. Trad.: J. Egozcue. Barcelona: Edicions Científiques Catalanes].
- DAVIES, A. D. *et al.* (2020). «A meta-analysis of factors influencing the strength of mate-choice copying in animals». *Behav. Ecol.* 31: 1279-1290.
- DUGATKIN, L. A. (1992). «Sexual selection and imitation-females copy the mate choice of others». *Am. Nat.* 139: 1384-1389.
- DUGATKIN, L. A. (1996). «Interface between culturally based preferences and genetic preferences: female mate choice in *Poecilia reticulata*». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93: 2770-2773.
- DUGATKIN, L. A.; DRUEN, J. (2007). «Mother-offspring correlation and mate-choice copying behavior in guppies». *Ethol. Ecol. Evol.* 19: 137-144.
- DUGATKIN, L. A.; GODIN, J. G. J. (1992). «Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia reticulata*)». *Proc. R. Soc. B* 249: 179-184.
- ENJIN, A.; SUH, G. S.-B. (2013). «Neural mechanisms of alarm pheromone signaling». *Mol. Cell* 35: 177-181.
- FISHER, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press.
- GINSBURG, S.; JABLONKA, E. (2010). «The evolution of associative learning: a factor in the Cambrian explosion». *J. Theor. Biol.* 266: 11-20.
- GOUDA-VOSSOS, A. *et al.* (2018). «Mate choice copying in humans: a systematic review and meta-analysis». *Adap. Hum. Behav. Physiol.* 4: 364-386.
- HEYES, C. M. (2012). «What's social about social learning?». *J. Comp. Psychol.* 126: 193-202.
- JONES, B. C.; DUVAL, E. H. (2019). «Mechanisms of social influence: a meta-analysis of the effects of social information on female mate choice decisions». *Front. Ecol. Evol.* 7: 390.
- KIRKPATRICK, M.; DUGATKIN, L. A. (1994). «Sexual selection and the evolutionary effects of copying mate choice». *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34: 443-449.
- LANDE, R. (1981). «Models of speciation by sexual selection on polygenic traits». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 78: 3721-3725.
- LILL, A. (1974). «Sexual behavior of the lek-forming white-bearded manakin (*Manacus manacus trinitatis* Hartert)». *Z. Tierpsychol.* 36: 1-36.
- MERY, F. *et al.* (2009). «Public versus personal information for mate copying in an invertebrate». *Curr. Biol.* 19: 730-734.
- MILLER, G. F.; TODD, P. M. (1998). «Mate choice turns cognitive». *Trends Cogn. Sci.* 2: 190-198.
- MUNGER, S. D. *et al.* (2010). «An olfactory subsystem that detects carbon disulfide and mediates food-related social learning». *Curr. Biol.* 20: 1438-1444.
- NAMIKI, S. *et al.* (2014). «Information flow through neural circuits for pheromone orientation». *Nat. Commun.* 5: 5919.
- NORDELL, S. E.; VALONE, T. J. (1998). «Mate choice copying as public information». *Ecol. Lett.* 1: 74-76.
- OZAKI, M. *et al.* (2005). «Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum». *Science* 309: 311-314.
- PINKER, S. (2002). *The blank slate: The modern denial of human nature*. Nova York: Viking.
- PRUETT-JONES, S. (1992). «Independent versus nonindependent mate choice: do females copy each other?». *Am. Nat.* 140: 1000-1009.
- RICHERSON, P. J.; BOYD R. (2005). *Not by genes alone: How culture transformed human evolution*. Chicago: University of Chicago Press.
- ROSE, H.; ROSE, S. (ed.) (2000). *Alas poor Darwin: Arguments against evolutionary psychology*. Londres: Jonathan Cape.
- ROSENTHAL, G. G. (2017). *Mate choice. The evolution of sexual decision making from microbes to humans*. Princeton: Princeton University Press.
- SANTOS, M. *et al.* (2014). «Negative public information in mate-choice copying helps the spread of a novel trait». *Am. Nat.* 184: 658-672.
- SANTOS, M. *et al.* (2017). «Mate-choice copying: a fitness-enhancing behavior that evolves by indirect selection». *Evolution* 71: 1456-1464.
- SAPAGE, M. *et al.* (2020). «Social learning by mate-choice copying increases dispersal and reduces local adaptation». *Funct. Ecol.* 35: 705-716.
- SLOVIC, P. (1995). «The construction of preference». *Am. Psychol.* 50: 364-371.
- TOOBY, J.; COSMIDES, L. (1992). «The psychological foundations of culture». A: BARKOW, J. H. *et al.* (ed.). *The adapted mind*. Nova York: Oxford University Press, 19-136.
- TRIVERS, R. L. (1972). «Parental investment and sexual selection». A: CAMPBELL, B. (ed.). *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*. Chicago: Aldine Publishing Company, 136-179.
- UEHARA, T. *et al.* (2005). «Mate choice copying as a Bayesian decision making». *Am. Nat.* 165: 403-410.
- VARELA, S. A. M. *et al.* (2018). «The role of mate-choice copying in speciation and hybridization». *Biol. Rev.* 93: 1304-1322.
- VARELA, S. A. M. *et al.* (2020). «The correlated evolution of social competence and social cognition». *Funct. Ecol.* 34: 332-343.
- VERZIJDEN, M. N. *et al.* (2012). «The impact of learning on sexual selection and speciation». *Trends Ecol. Evol.* 27: 511-519.
- WADE, M. J.; PRUETT-JONES, S. G. (1990). «Female copying increases the variance in male mating success». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 87: 5749-5753.
- WALLACE, A. R. (1889). *Darwinism: An exposition of the theory of natural selection, with some of its applications*. Londres: Macmillan and Co.
- WILKINSON, G. S. (1993). «Artificial sexual selection alters allometry in the stalk-eyed fly *Cyrtodopsis dalmanni* (Diptera: Diopsidae)». *Genet. Res.* 62: 213-222.
- ZIETSCH, B. P. *et al.* (2012). «Heritability of preferences for multiple cues of mate quality in humans». *Evolution* 66: 1762-1772.