

Feromones: el paper de l'olor en la comunicació animal

José Domingo Rodríguez-Teijeiro, Eduardo García-Galea i Dolors Vinyoles

Departament de Biologia Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona

PHEROMONES: THE ROLE OF SMELL IN ANIMAL COMMUNICATION. – Chemical perception is considered one of the first senses used as a communication system between living organisms. Such communication is based on the emission of signals between a sender and a receiver; if the communication is chemical, these signals are called pheromones. These signals have evolved via natural selection through a mechanism known as ritualization, which converts cues (which are not adapted to communication and which the receiver picks up regardless of the interests of the sender) into signals (information that the sender transmits as an adaptive response to its previously developed perception of the receiver). When communication has evolved between actors (sender and receiver) with common interests, the honesty of the signal is taken for granted, since both want the same thing (i.e., there is no reason to deceive). If the actors have conflicting interests, however, then the possibility of deception seeps into the possible array of adaptations. This can be observed in the case of communicative mimicry. However, in other situations natural selection imposes conditions that screen the possible signals, allowing only those that meet the requirement of honesty to stabilize. These include indices and added-cost signals. The emission of pheromones plays a variety of roles in the life processes of living beings. It facilitates encounters between individuals of the same species and is heavily involved in the mechanisms of recognition of relatives. It also fosters behaviours such as altruism (cooperation between individuals that share a percentage of their genetic inheritance). In many species, including humans, chemical communication works behind the scenes to guide the choice of a sexual partner.

La capacitat de captar informació química va ser, probablement, el primer dels sentits que va utilitzar la vida com a sistema de comunicació entre els organismes. El sentit de la percepció química es troba en tots els éssers vius, fins i tot en alguns de tan simples com els bacteris. Existeixen, a aquests efectes, estructures adequades que van des de simples epitelis i fossetes olfactivas (com és el cas de molts invertebrats) fins a les elaborades estructures de l'olfacte dels mamífers. Les unitats d'informació química que intervenen en aquest tipus de comunicació s'anomenen *feromones* i es poden definir, en un sentit ampli, com a molècules químiques que són secreta- des fora de l'organisme i que tenen per funció la comunicació entre els individus d'una mateixa espècie (Wyatt, 2008). Per a això, aquestes unitats de comunicació química –les feromones– han hagut d'evolucionar a partir del que anomenem senyals, és a dir, tal i com ho farien els vocables d'un llenguatge odorífer i adquirint, amb el temps, un significat en sentit bidireccional (és a dir, tant per a l'emissor com per al receptor). Només en aquest cas hom podria parlar de veritable comunicació.

L'evolució dels senyals

Què s'entén per senyal en comunicació animal? Entenem, per senyal, qualsevol adap-

tació evolutiva, ja sigui en forma de conducta o d'estructura, que parteixi de l'existència d'un emissor i que sigui capaç d'alterar el comportament d'un receptor (mitjançant una resposta també adaptada a aquesta funció). La comunicació, llavors, té lloc quan un receptor percep i respon a un senyal, la qual cosa beneficia tant a l'emissor com al receptor.

Pistes i espionatge

Probablement, el procés evolutiu que va permetre l'evolució dels senyals, vagi partir d'un estadi de transmissió d'informació força més rudimentari que el de la comunicació. Aquest procés s'anomena espionatge. Es presenta quan un individu està adaptat a respondre, en benefici propi, a una estructura o conducta que es presenta en un altre individu, independentment que aquest darrer se'n pugui beneficiar o no. Les estructures o conductes utilitzades en l'espionatge, a diferència del que trobem en els senyals, no són fruit d'una adaptació a estimular una resposta en el receptor, i s'anomenen *pistes*. La interacció entre la planta silvestre del tabac (*Nicotiana attenuata*) i una espècie d'arbust, una espècie d'artemisa (*Artemisia tridentata*), constitueix un bon exemple de pista. Per tal d'imitar l'acció dels herbívors, Karban i Maron (2002) en una parcel·la experimental van tallar arbusts



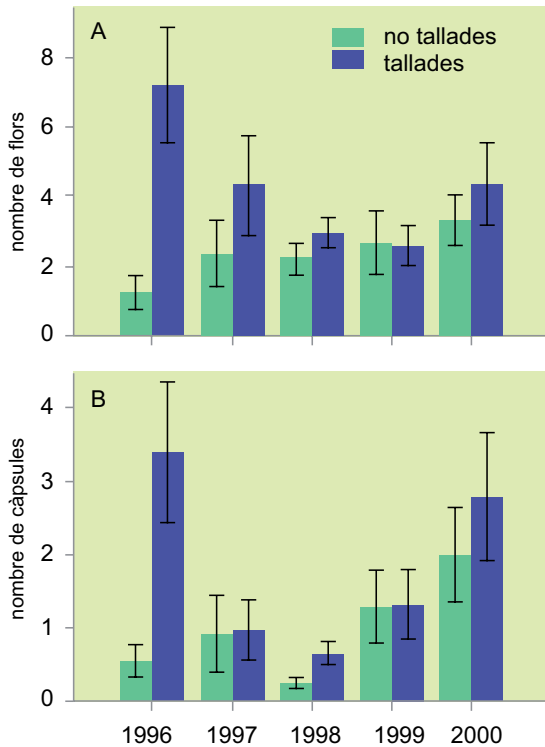


Figura 1. A) Nombre de flors produïdes per la planta silvestre del tabac (mitjana \pm 1 error estàndard) en presència de l'arbust d'artemisa amb les branques tallades i no tallades (entre els anys 1996 i 2000). (B) Nombre de càpsules plenes de llavors (mitjana \pm 1 error estàndard) produïdes per la planta silvestre del tabac en presència de l'arbust d'artemisa amb les branques tallades i no tallades (entre els anys 1996 i 2000). Extret de Karban i Maron (2002).

d'artemisa amb unes tisoires, mentre que en una altra parcel·la (aquesta mantinguda com a control de l'experiment) no ho van fer. Aquests investigadors van observar que les plantes del tabac que eren a prop d'un arbust d'artemisa tallat, presentaven més flors i més càpsules amb llavors que no pas les que es trobaven al voltant de les artemises sense tallar (fig. 1). La informació, probablement química, és transportada a través de l'aire i és alliberada per l'artemisa veïna tallada (segons proposen Karban *et al.*, 2000). L'esmentada informació química clarament actua com una pista, ja que la planta del tabac està adaptada a respondre, en benefici propi (amb una reproducció ràpida enfront d'una simulada presència de depredadors), a una substància que no sembla haver evolucionat per tenir aquesta funció, sinó que més aviat sembla respondre a una mera alliberació accidental en ser tallada l'artemisa.

La ritualització

Una vegada al llarg del procés evolutiu s'estableix l'espionatge, i atenent al fet que els receptors ja són sensibles a les pistes, els emissors poden protagonitzar un procés adaptatiu

impulsat pels avantatges que ells mateixos en puguin obtenir de modificar les seves pròpies pistes. Aquest procés és l'anomenada ritualització. Mitjançant la ritualització, les pistes es transformen en senyals més conspicues, redundants i estereotipats. La ritualització, llavors, modifica la informació que el receptor n'obté de l'emissor, i d'això en pot resultar un increment o una disminució del benefici que el mateix receptor obté de la seva resposta al senyal, respecte a la pista inicial. Aquesta variació en el benefici del receptor dependrà de la relació d'interessos que s'estableixi entre emissor i receptor.

Els interessos de la comunicació

En darrera instància, el receptor atén els senyals de l'emissor perquè la seva pròpia eficàcia biològica depèn de les propietats que exhibeix l'emissor (mitjançant el senyal que emet) i que es troben lligades a alguna característica seva oculta: una característica que el receptor intenta estimar a partir del senyal que percep. Per exemple, l'eficàcia biològica d'una femella pot estar molt lligada a la qualitat genètica dels mascles amb els quals s'aparella. No obstant això, la qualitat genètica del mascle és una característica oculta per a la femella, de manera que ella no té més remei que escollir el mascle amb qui aparellar-se basant-se en senyals relacionats amb algun aspecte de la qualitat d'aquest mascle. Davant d'aquest escenari, parlem d'interessos comuns entre emissor i receptor quan l'emissor senyalitza honestament la seva qualitat oculta i la seva eficàcia biològica es veu, per tant, potenciada per la resposta del receptor. Si això no passés, ens trobaríem davant d'un conflicte d'interessos entre emissor i receptor. Aquesta relació d'interessos és crucial ja que dirigeix el rumb que pren la ritualització, és a dir, decideix quines modificacions faran que una pista es pugui adaptar a actuar com a senyal. Si els interessos són comuns, la ritualització afegirà adaptacions a la pista que la converteixin en un senyal capaç de transmetre, com més eficaçment millor, la informació que ja contenia. Aquests són els senyals anomenats senyals de cost mínim. Els senyals de reconeixement entre els individus d'una mateixa espècie en serien un exemple: els dos individus tenen el mateix interès en poder-se reconèixer com a tals. En el cas del reconeixement entre individus de diferents espècies, el comportament aposemàtic en seria també un altre exemple: una espècie verinosa informa honestament d'aquesta característica al seu depredador. No obstant això, si es presenta un conflicte d'interessos, la pista s'adaptarà en un tipus de senyal que explota la manera en com, el receptor respon a la informació que percep.



El problema del conflicte d'interessos

En un escenari amb un conflicte d'interessos, se'ns planteja una curiosa contradicció (que ha representat un dels focus d'atenció dins l'estudi de la comunicació). Tal i com ha estat plantejat, si hi ha conflicte, l'eficàcia de l'emissor es maximitza enganyant el receptor. En conseqüència, l'estratègia de senyalitzar deshonestament hauria hagut d'evolucionar ràpidament en la naturalesa i hauria de ser utilitzada per tots els emissors. Una vegada establert l'engany, el receptor, en veure's perjudicat pel fet d'haver respost a un senyal deshonest, hauria hagut de trencar amb la comunicació al llarg de l'evolució. Hom prediu, llavors, que no hi hauria d'haver comunicació entre individus amb un conflicte d'interessos, però, malgrat tot, aquest tipus de comunicació existeix. Aquesta contradicció sembla poder-se resoldre de tres maneres diferents: i) mentir és impossible atesa la naturalesa del senyal (índexs), ii) la deshonestedat implica uns costos afegits per a l'emissor i aquests costos la fan esdevenir una opció pitjor encara que l'honestedat (senyals de cost afegit), iii) els emissors deshonestos són en realitat un grup d'incidència reduïda adaptat a parasitar, en benefici propi, una comunicació ja establerta en una altra espècie diferent (mimetisme).

Els índexs

Quan un emissor no pot enganyar perquè el seu senyal és una conseqüència directa de la qualitat que senyalitza, hom parla d'índexs. Per exemple, les femelles de la papallona tigre (*Utetheisa ornatrix*) escullen el mascle amb el qual es reproduïxen a través de la quantitat de feromona (en aquest cas, d'hidroxiandanal) que contingui el regal nupcial que ell li ofereix durant el festeig nupcial. Aquesta feromona conté una molècula derivada d'alcaloides de pirrolxidina (AP). Aquests alcaloides són obtinguts pel mascle durant l'estadi de larva, a través del consum de plantes del gènere *Crotalaria* que constitueixen la base de la seva dieta. Aquests alcaloides són verinosos i tenen per funció protegir els individus dels depredadors durant tots els estadis de la seva vida. La quantitat de feromona que pot produir un mascle està directament relacionada amb els nivells d'AP acumulats i això, al seu temps, es relaciona amb la pròpia mida del mascle. Els mascles de mida més gran són els que transferiran espermatòfors (càpsules d'espermatozoides) més grans a les femelles, i això no només representarà una major font de nutrients per a la pròpia femella, sinó que oferirà també una millor protecció per als ous, perquè aquests espermatòfors també tindran una quantitat superior de substàncies AP. Un

mascle petit mai no podrà emular una quantitat de feromona superior a la que indica la seva mida corporal i, en conseqüència, mai no es podrà produir l'engany.

Els senyals de cost afegit

Els senyals de cost afegit són aquells que impliquen un cost extra al requerit per la pròpia emissió del senyal, és a dir, un cost afegit per damunt de la transmissió de la informació en si mateixa. Aquest cost afegit (o cost estratègic) és, a més, proporcionalment més gran com pitjor sigui la qualitat de l'emissor. En conseqüència, en individus de mala qualitat, podria passar que els costos associats a l'emissió del senyal superessin els beneficis que s'esperarien en emetre-la. Això és el que s'anomena principi del handicap. Un exemple d'aquest tipus el constitueix la mateixa hipòtesi del handicap en l'àmbit de la immunocompetència. En aquest cas, la idea es basa en el fet que els esteroides, i en particular la testosterona, són hormones indispensables per al desenvolupament dels caràcters sexuals secundaris del mascle i, a la vegada, la seva presència en deprimeix el sistema immunitari, deixant en conseqüència els animals més vulnerables a la mercè dels patògens (Folstad i Karter, 1992). D'aquesta manera, només els individus que gaudeixen d'un sistema immunitari d'elevada qualitat tenen l'oportunitat de desenvolupar adequadament els seus ornaments sexuals. Aquests ornaments, llavors, es converteixen en senyals honestos de la bona condició física del seu portador. Si el senyal és costós d'emetre, només els individus capaços de suportar els costos associats a l'emissió del senyal aconseguiran realment d'emetre-la sense possibilitat d'engany. Molts dels treballs empírics que s'han realitzat fins avui donen resultats contradictoris i tot sembla dependre d'aspectes dels animals com l'espècie a la qual pertanyen, del fet de trobar-se o no mantinguts en captivitat, i de si se'ls ha mesurat la immunitat innata o l'adquirida (Adkins-Regan, 2005). El principi del handicap assumeix un cost inherent a la producció del senyal però, no obstant això, el fet crucial és que el senyal sigui més costós als individus deshonestos. Poden existir senyals de cost afegit en els quals el cost sigui zero quan el senyal s'emeti honestament i únicament ser costosos en el cas d'emetre's deshonestament.

Mimetisme

Ocasionalment una espècie pot adaptar-se a la utilització d'un senyal ja emprat per una altra espècie en el context d'un altre fenomen de comunicació, per tal d'així beneficiar-se'n de la resposta que hi donen els receptors. Aquest és l'anomenat fenomen del mimetisme. En tro-



bem un exemple a l'orquídia aranya (*Ophrys sphegodes*), una espècie d'orquídia que produeix una substància olorosa (a base d'alcans) que imita la feromona sexual femenina d'una espècie d'abella solitària (*Andrena nigroaenea*) (Schiestl *et al.*, 1999). La pol·linització de la planta depèn de l'eficàcia d'aquest engany (fig. 2). Un altre exemple el trobem a les aranyes bola del gènere *Mastophora*, que produeixen una o diverses substàncies capaces d'imitar la feromona sexual d'un reduït grup d'espècies d'arnes de la família dels noctuids (Haynes i Yeorgan, 1999). Quan un mascle d'arna és atret per l'olor que desprèn l'aranya, s'hi aproxima i és capturat en una mena de bola enganxosa que penja del final d'un fil de seda i que l'aranya fa giravoltar hàbilment amb les seves potes. El mimetisme és una estratègia evolutivament estable perquè els receptors segueixen obtenint un benefici net pel fet de respondre al senyal. En ambdós exemples, si els mascles deixessin d'atendre les feromones, llavors deixarien d'estar exposats als depredadors que parasiten el senyal, però també deixarien de poder trobar femelles, la qual cosa suposaria una pèrdua total d'eficàcia biològica.

¿Com són i com funcionen les feromones?

El rang espacial a partir del qual un animal és capaç de detectar una feromona es coneix com a espai actiu. Aquest espai actiu adopta la forma d'una semiesfera projectada damunt del sòl (en el cas del medi terrestre) i delimita un gradient d'olor que serà màxim en el punt on es trobi l'emissor. La feromona es comporta seguint els principis de difusió molecular. El pes molecular de la feromona, per tant, tindrà certa importància ecològica i, en cada cas, les molècules utilitzades en la comunicació estaran adaptades a la funció que han de complir. El radi que assoleix aquest espai actiu i el temps que dura l'acció de la feromona depèn de tres factors diferents: i) la quantitat de feromona emesa (Q), ii) la sensibilitat del receptor (K), iii) el quocient de difusió de la feromona (D), aquest darrer relacionat amb el seu pes molecular. Modificant la relació Q/K (prenent com a model el medi fluid per on es desplacen els animals), la selecció natural ha aconseguit adaptar l'espai actiu de cada feromona a les demandes que exigeixen diferents tipus de comunicació (alarma, atracció i territorialitat). Valors baixos de la raó Q/K potenciaran la localització, en el temps i en l'espai, del senyal emès, fet que s'aconseguirà o bé disminuint l'emissió de feromona (Q) o bé augmentant-ne la concentració llindar per a poder ser detectada pel receptor (K). Aquesta solució caracteritza els senyals d'alarma i els rastres. Els senyals d'alarma de la formiga *Pogonomyrmex badius* (una espècie que viu als deserts

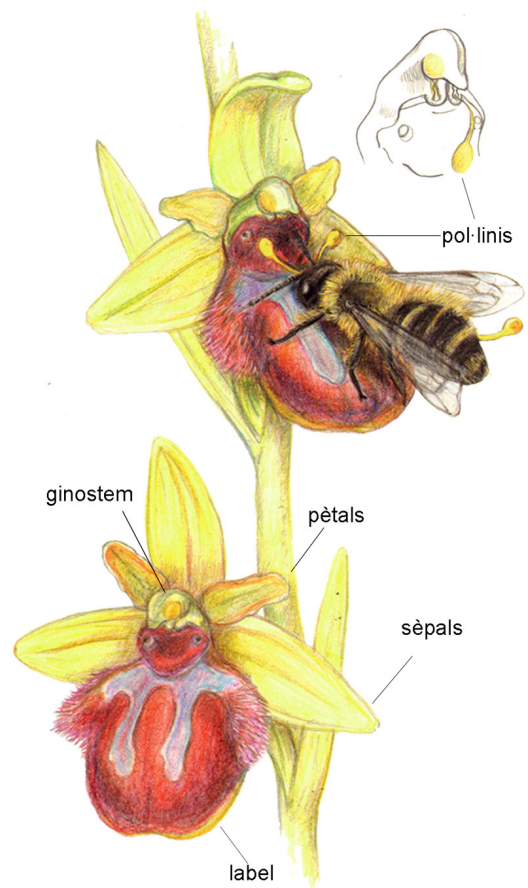


Figura 2. L'orquídia aranya és pol·linitzada per una abella solitària de l'espècie *Andrena nigroaenea* a qui atrau enganyant mitjançant la producció d'una substància olorosa que n'imita la feromona sexual femenina. El label trilobulat marró fosc amb pèls fins i sedosos imita l'aspecte d'un insecte, fins i tot la gradació de color que es troba a la base de la columna n'imita els ulls. El mascle de l'abella, atret per l'olor de la feromona femenina, tracta de copular amb la flor. En aquest moment els pol·linis (agrupacions de pol·len d'una antera que són transferides com una sola unitat durant la pol·linització i que es troben acollides al ginostem) s'adhereixen a l'insecte. Els pol·linis canviaran de posició durant el transport i, quan l'abella trobi una nova flor d'orquídia, els grans de pol·len colpejaran l'estigma i en promouran la fecundació (Il·lustració: Irene Jiménez).

americans) tenen un radi màxim de difusió de 6 cm atès el seu valor Q/K (espai actiu). Aquest radi s'assoleix en 13 segons i el senyal s'esvaeix en 35 segons (una situació ideal per a un senyal d'alarma, amb un temps ràpid de construcció, un rang de desplaçament curt i una ràpida desaparició per evitar ser detectat pels depredadors). En aquesta espècie, els rastres de retorn al formiguer (per exemple des d'una determinada font d'aliment) estan constituïts per feromones de baix pes molecular i, per tant, molt volàtils; d'aquesta manera, quan les formigues no troben aliment al final d'una pista deixen de marcar el rastre (d'alliberar fe-



romones) i el rastre s'esvaeix ràpidament. Si en aquest cas les molècules persistissin en el temps, el rastre podria orientar les altres formigues envers una font d'aliment esgotada. Les formigues, quan segueixen els rastres, responen a les molècules de feromona que es troben en l'aire i que es difonen a través de les marques dipositades al substrat, és a dir, que viatgen per l'interior d'un túnel d'olor que elles van resseguint amb les antenes. Malgrat tot, d'altres animals que segueixen rastres d'olor per tal de trobar fonts d'aliment o la seva parella, ho fan tocant directament les marques d'olor dipositades al substrat. Aquest és el cas dels llargardaixos i les serps. Les marques d'olor són llavors detectades a través de moviments ràpids de la llengua. L'extrem de la llengua, profundament bifurcat, equipa les serps amb dues entrades sensorials que poden ser contrastades simultàniament. Les serps i els llargardaixos estan mancats de papil·les gustatives damunt la llengua. Quan la llengua entra a la boca, els seus dos extrems bifurcats freguen amb dos coixinets que es troben separats sobre el sostre de la cavitat bucal i que en són responsables de transferir les molècules oloroses al denominat òrgan vomeronasal. Gràcies a la comparació dels dos estímuls rebuts, la serp pot orientar-se en la direcció correcta. Si una de les obertures de l'òrgan vomeronasal s'obturés, la serp es desorientaria i tendiria a realitzar moviments circulars. Un rastre de feromones informa clarament sobre la direcció, però pocs animals en poden reconèixer el sentit, és a dir, cap on dirigir-se per trobar la font d'emissió. Els experiments realitzats per Ford i Low (1984) amb una espècie de serp (*Thamnophis sirtalis*) demostren que si les femelles d'aquesta espècie es desplacen per una superfície amb obstacles, llavors els mascles són capaços de reconèixer el sentit del moviment que han realitzat perquè elles només impregnen de feromona la banda de l'obstacle que es troba en la direcció d'avanç. Una altra de les espècies que ha demostrat tenir capacitat per reconèixer el sentit d'un rastre és el gos (*Canis lupus familiaris*) (Thesen *et al.*, 1993). El gos és capaç de reconèixer el sentit d'un rastre detectant diferències de concentració de l'olor en l'aire de dues petjades consecutives fetes amb un segon de diferència entre elles i produïdes fins 20 minuts abans.

Per tal que un senyal olorós duri en l'espai i en el temps, hauran d'assolir-se valors elevats de la raó Q/K, ja sigui augmentant la quantitat de feromona emesa (Q) o bé fent menys sensible el receptor (és a dir, disminuint el valor de K). L'evolució sembla haver-se decantat per la segona possibilitat, ja que augmentar la quantitat de feromona produïda és costós en termes energètics i requereix l'existència d'estructures adequades on emmagatzemar

aquesta producció. La reducció de K es troba en la majoria de sistemes de comunicació sexual per feromones. Un cas extrem de sensibilitat (valor baix de K) el presenta la papallona de la seda (*Bombyx mori*), en la qual una única molècula de l'atraient sexual emès per la femella (el bombicol) dispara una resposta efectiva per part del mascle. També en aquest cas, la femella utilitza el vent per tal d'incrementar espacialment l'efecte del senyal, de manera que la feromona secretada per les glàndules abdominals pot atraure mascles a quilòmetres de distància. La dispersió de la feromona en un fluid (aire o aigua) es coneix amb el nom de ploma d'olor (fig. 3). En una ploma d'olor els mecanismes de difusió de la feromona depenen fonamentalment de com es mou el fluid, i no pas de les propietats de les molècules, fet pel qual en aquest cas el pes molecular de les molècules no té impacte en la seva distribució. El fet que les molècules de feromones emprades per diferents organismes que fan servir plomes d'olor no divergeixin entre elles, es deu més a una conservació en el temps evolutiu dels seus patrons de biosíntesi que no pas a una adaptació ecològica (Vickers, 2000). L'estudi de l'estructura física de la ploma d'olor és fonamental per a entendre els patrons de cerca dels animals. El coneixement d'aquesta estructura física ha posat de manifest que la feromona, en la ploma d'olor, no s'hi distribueix de manera uniforme sinó que s'hi presenta segregada en una mena de filaments d'uns pocs mil·límetres d'ample, separats entre ells per espais de fluid nets (aire o aigua), és a dir, que la feromona dins la ploma s'hi presenta de manera clarament discontinua. En expandir-se pel fluid, la ploma d'olor adopta un aspecte d'embut, però de parets serpentejants (com el fum d'una cigarreta), de manera que el seu eix longitudinal no té perquè coincidir en tota la seva longitud amb la direcció del corrent a través del qual discorre (Murlis, 1997). El resultat és que l'animal, en un punt determinat de l'interior de la ploma d'olor, rep un senyal altament intermitent sota dues escales temporals de variació: i) una escala àmplia, que pot durar segons o minuts, en la qual s'hi detecta el senyal i que després desapareix a causa de l'estructura serpentejant de la ploma, ii) una escala fina que dura mil·lisegons i que es presenta quan l'animal, dins la ploma, troba els filaments individuals de feromona que toquen l'òrgan detector de l'olor. Aquesta naturalesa turbulenta i filamentosa de les plomes d'olor ha conduït a una adaptació en el comportament d'orientació de les arnes, que s'han tornat incapaces de progressar en contra del vent i de localitzar la font que produiria una ploma artificial d'olor uniforme (Kennedy *et al.*, 1981).

Un tret característic de les rutes d'animals que volen, neden o caminen cap a una font d'olor és que realitzen el progrés a contracor-



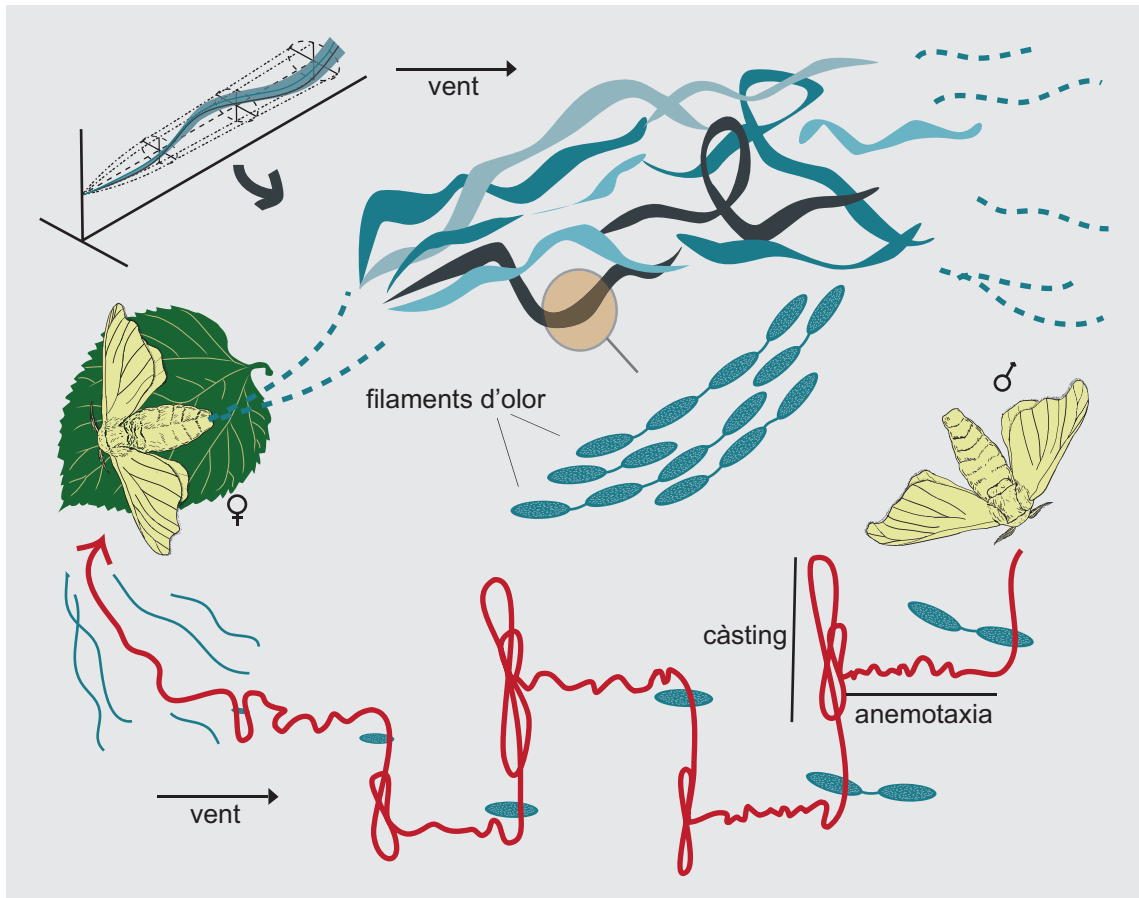


Figura 3. Ploma d'olor produïda per una femella de la papallona de la seda. La feromona sexual es desplaça, en forma de petits filaments discontinus, seguint els corrents del vent (de manera similar a com ho faria una columna de fum). El desplaçament del mascle és la suma d'unitats de moviment consecutiu que el duen a la posició de la femella, a distàncies que poden superar el quilòmetre. Cada unitat presenta dos moviments diferenciats: (1) anemotàxia (moviment o tàxia orientada en contra del vent que es produeix pocs mil·lisegons després del contacte amb un d'aquests filaments i que té una duració breu en un període de temps sempre fix) i (2) càsting (després de l'anemotàxia, si l'òrgan sensorial no és excitat novament, llavors el mascle inicia aquest segon tipus de moviment; consisteix en un "gir correctiu endogen" que el fa oscil·lar sistemàticament a dreta i esquerra, i que té la finalitat de facilitar la localització d'un nou filament de feromona sense perdre la ploma d'olor). Si el càsting li permet al mascle localitzar un nou filament, llavors es produirà una nova unitat de comportament completa (anemotàxia + càsting) (Il·lustració: Irene Jiménez).

rent, i rarament en línia recta. Moltes espècies d'animals tendeixen a girar i travessar la direcció del flux del fluid. En les arnes aquest fenomen ha estat ben estudiat i un gran nombre d'experiments suggereixen que la taxa en aquests girs, específics per a cada espècie, és controlada per un rellotge intern que provoca un gir regular a una i altra banda de la línia de vent (comportament de gir correctiu conegut amb el nom de càsting), fet que es produeix després que l'arna hagi realitzat un progrés net cap a la font d'estimulació per anemotàxia (és a dir, per un moviment dirigit vers la font d'estímul per la direcció del vent). Aquest progrés net vers la font d'estimulació es produeix quan l'arna contacta amb un filament de feromona dins de la ploma olorosa. Quan es perd aquesta font d'estimulació torna a aparèixer de nou el comportament de càsting. Aquest comportament està fonamentat en moviments laterals

que creuen la direcció del vent, alternant girs a dreta i esquerra que van incrementant la seva amplitud i provoquen algunes vegades un lleuger retorn a favor del vent. El càsting s'interpreta com un mecanisme per poder reprendre el contacte amb la ploma d'olor. Aquests canvis de direcció poden ser horitzontals i verticals, i provoquen una cerca tridimensional en l'espai. Girs correctius com els observats en el càsting dins de la ploma (moviments zigzaguejants). Aquests girs correctius (els de càsting i els zigzaguejants) es generen de manera endògena amb la presència de l'estímul químic i tenen una naturalesa oscil·latòria (Kaissling, 1997). No obstant això, encara es coneix poca cosa sobre les capacitats comportamentals dels animals envers els senyals químics i sobre el paper que exerceixen en moltes de les seves interaccions vitals.



Feromones i societat

Les feromones han resultat ser crucials per a entendre certs aspectes de la vida en les societats animals, com pot ser l'altruisme. Tant en mamífers com en insectes, cada individu té un gran complex d'olors produïts per ell mateix, ja siguin adquirits a partir de l'ambient i/o dels conspecifics. Aquesta gran variabilitat pot actuar potencialment com una firma química individual i contrasta amb la petita variabilitat que es troba en les feromones sexuals de les arnes i d'altres insectes. Aquesta variabilitat reflecteix el solapament de missatges molt diferents. Per exemple, una espècie de primat sud-americana (*Saguinus fuscicollis*), produeix missatges químics capaços d'identificar l'espècie, la subespècie, l'individu, el gènere i, fins i tot, poden contenir informació sobre l'estatus social de cada individu.

En espècies que s'organitzen en grups socials, hom es pregunta com poden ser utilitzades les feromones en aquests grups, per exemple, quina importància tenen en el reconeixement dels parents i en la reproducció (Wyatt, 2008). En nombroses espècies de mamífers, fins i tot l'home, s'ha demostrat que a través de l'olfacte les feromones juguen un paper clau en el reconeixement mare-descendent. Aquest aspecte s'ha estudiat amb certa profunditat a les ovelles. Molts bens neixen al ramat dins d'un període limitat de temps, la qual cosa fa que l'ovella es trobi amb la necessitat de reconèixer les seves cries. La mare aprèn l'olor de les seves cries a les poques hores de néixer, fenomen conegut amb el nom d'*impronta*. Durant aquest període, un be orfe només serà acceptat i adoptat per una altra femella si és recobert amb líquid amniòtic, estimulant així l'acció de ser llepat per part d'aquesta femella (mètode tradicionalment utilitzat pels pastors). L'ovella reconeix els seus descendents a través del que es coneix com a concordança fenotípica, és a dir, que aprèn la seva olor i utilitza aquest aprenentatge com si es tractés d'una plantilla, és a dir, comparant-la per tal de reconèixer l'olor d'altres parents. Per tant, l'ovella no reconeix directament el descendent per l'olor que produeix (derivada dels gens de la mare o per secrecions que s'han produït sobre ell). Això es dedueix d'un estudi en què una ovella mare substituïda donava a llum dos bens bessons homozigòtics (a partir d'embrions implantats). Si se li permetia aprendre l'olor d'un dels bessons, ella podia reconèixer l'altre bessó idèntic, fins i tot en el cas que ella no s'hagués relacionat amb cap dels dos. Això demostra, primer, que per realitzar el reconeixement l'ovella no utilitza una comparació de l'olor del be amb la seva pròpia i, segon, que una part de l'olor que produeix el be és genètica (ja que si d'una banda és cert que ella pot reconèixer un bessó idèn-

tic, no pot reconèixer bessons que no siguin idèntics). A més, a aquest reconeixement s'hi poden incorporar "etiquetes maternals", com la saliva o la llet, si bé tampoc no són fonamentals per a dur-lo a terme.

A diferència de la familiarització directa (que permet reconèixer els individus per aprenentatge a partir d'un contacte directe primerenc), la concordança fenotípica és un mecanisme de familiarització indirecta en què s'han descrit dues alternatives: (1) la que presenten les ovelles, és a dir, un animal *A* aprèn l'olor d'un altre animal *B*, i a partir d'aquí pot generalitzar aquesta olor per a reconèixer un altre individu *C* (familiar de *B*); (2) un animal *A* aprèn la seva pròpia olor (axil·la) i reconeix a un altre animal *B* que és parent d'*A* (autoreferència o concordança fenotípica a través de l'axil·la). Finalment, s'ha descrit un sistema de reconeixement teòric basat en la possessió d'un gen denominat efecte "barbaverda" (Dawkins, 1982), i definit com el causant d'un efecte fenotípic (tal i com ho seria la presència d'una barba verda o qualsevol altre fet conspicu), que permet als seus portadors de reconèixer aquest tret en d'altres individus i alhora dotar-lo d'un comportament o característiques exclusives associades a la tinença d'aquest gen (comportament nepòtic). Aquest sistema de reconeixement s'ha anomenat "Sistema de reconeixement d'al·lèls d'efecte barbaverda" i no requereix ni parentiu, ni aprenentatge. Fins ara se n'ha aportat alguna evidència empírica a través d'un estudi realitzat amb la formiga argentina (*Solenopsis invicta*), una espècie invasora originària de Sud-amèrica que ha invadit part d'Amèrica del Nord i que és considerada com una de les 100 espècies invasores més perjudicials del món. En colònies de reines múltiples (poliginiques), totes les femelles de formiga argentina que ponen ous són heterozigòtiques *Bb* al locus *Gp-9*. Estudis previs van suggerir que les femelles *bb* es morien prematurament per causes intrínseques. Keller i Ross (1998) demostren que les reines *BB* que inicien la reproducció són eliminades per les obreres, i que primàriament són les obreres *Bb*, i no pas les *BB*, les responsables d'aquestes execucions. Això implica que l'al·lel *Gp9^b* està unit a un al·lel efecte *barbaverda* que preferencialment indueix les obreres portadores d'aquest al·lel a matar totes les reines que no el porten. Les obreres semblen distingir *BB* de *Bb* a partir de pistes d'olor transferibles.

Feromones i sexe

En moltes espècies d'animals la comunicació química té un paper predominant durant el festeig, una vegada mascle i femella estan físicament pròxims. Les feromones són claus en la selecció de la parella en el cas de ma-



mífers com el ratolí (*Mus musculus*), en rèptils com el llargardaix pirinenc (*Lacerta agilis*), en peixos com el salvelí (*Salvelinus alpinus*) i l'espinoset (*Gasterosteus aculeatus*), en algunes aus i possiblement també ho siguin en l'espècie humana. L'aprenentatge de les olors és important en els sistemes de reconeixement, com hem vist anteriorment, i algunes de les olors utilitzades en l'elecció de la parella estan associades a gens de l'anomenat *Complex Major d'Histocompatibilitat (CMH)*, que forma part del sistema immunològic. Els gens del CMH són fonamentals en la defensa immunològica de l'organisme enfront als patògens. Als éssers humans, el CMH està representat per almenys 82 gens ubicats al braç curt del cromosoma 6. Els seus productes estan implicats en la presentació d'antígens als limfòcits T, motiu pel qual el CMH va passar a anomenar-se sistema HLA al cas dels humans (antígens leucocitaris humans) fent precisament referència al fet que aquestes proteïnes van ser descobertes com a antígens als leucòcits. Els gens HLA són extremadament polimòrfics, és a dir, que compten amb un elevat nombre d'al·lels diferents (entre 50-70, per a un mateix gen). Això permet d'obtenir bilions de combinacions individuals que fan que cada individu sigui únic i irrepetible, a menys que es tracti de bessons genèticament idèntics. Aquesta diversitat genètica extrema, unida a la capacitat per a discriminar genotips del CMH a través de l'olor, fan que aquest sistema sigui potencialment útil per a evitar l'aparellament entre individus emparentats. El ratolí escull com a parella aquells individus que presentin al·lels del CMH més diferents als seus. Per tal de diferenciar-los, l'olor és un element clau: els ratolins poden ser ensinistrats per a poder distingir l'olor del cos i de l'orina en individus de soques genèticament molt properes (que només es diferencien en un únic gen del CMH), però en canvi no poden distingir ratolins genèticament idèntics. Les olors són emprades com un marcador del grau de parentiu entre dos individus. Els individus, quan són joves, aprenen les olors dels seus parents més propers (és el que s'anomena "impronta familiar"), i quan són adults comparen l'aprenentatge adquirit amb el CMH que identifica les potencials parelles. Això explica que, al ratolí, les femelles criades per mares adoptives evitin aparellar-se amb mascles que transportin gens del CMH de la seva família adoptiva (Penn i Potts, 1998). En referència a l'ésser humà, el paper de l'HLA en l'elecció de la parella ha estat controvertit. D'una banda, Ober *et al.* (1997) en un estudi realitzat amb 400 parelles d'huterites (una branca comunal americana de l'anabaptisme cristià) van trobar que l'elecció de parella dins d'aquesta comunitat estava influïda pels haplotips d'HLA (de manera que un individu evitava com a cònjuge a tot aquell que tingués

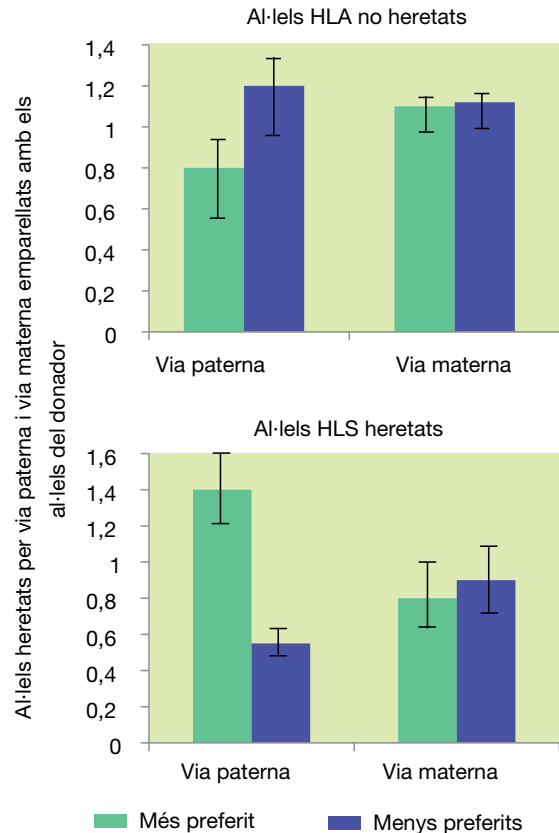


Figura 4. L'herència dels al·lels HLA rebuda per via paterna o materna afecta l'elecció que realitza la dona en l'olor de samarretes utilitzades per diferents individus del sexe masculí durant dues nits consecutives. La gràfica mostra, a l'eix de les ordenades, el nombre d'al·lels aparellats heretats per línia paterna o materna en cadascuna de les dones (N=49) amb els al·lels de l'individu escollit com a parella (el donador de l'olor) i, a l'eix de les abscisses, es diferencia l'origen paternal o maternal dels al·lels HLA amb el donador d'olor més i menys preferit. En total, la mostra contenia una mitjana de dos al·lels aparellats (rang 0-7) entre els donadors de l'olor i les dones estudiades. Extret de Jacob *et al.* (2002).

un haplotip igual). D'altra banda, però, Hedrick i Black (1997) en un estudi realitzat amb 200 parelles de diferents tribus d'amerindis del sud no van trobar aquesta associació. Malgrat tot, estudis realitzats amb dones per detectar el seu grau de discriminació de l'olor masculina (mitjançant samarretes impregnades amb suor que havien estat utilitzades per diferents individus) van posar de manifest que les olors amb genotips HLA diferents als de les pròpies dones eren més atractives que els d'homes que tenien el mateix genotip HLA que elles. Com a contrapartida, el mateix experiment realitzat amb dones que prenién contraceptius orals, donava com a resultat que aquestes dones preferien l'olor d'homes amb un genotip HLA similar al seu propi (Wedeking *et al.*, 1995). En un altre experiment realitzat amb samarretes impregnades de suor d'homes amb diferents genotips i pertanyents a una ètnia diferent



a la de les dones (i en el que elles no n'eren conscients de la naturalesa d'aquesta olor, a diferència del que havia esdevingut en els dos estudis anteriors), aquestes dones eren capaces de detectar diferències de fins i tot un únic al·lel HLA entre els donadors, i preferien l'olor d'aquells homes que presentaven una major quantitat d'al·lels HLA concordants amb els al·lels heretats per línia paterna (fig. 4). Per tant, els mecanismes que capaciten la dona per discriminar i escollir olors, estan basats en els al·lels HLA heretats exclusivament del pare. A més, els al·lels HLA paterno que no havien estat heretats no mostraven relació amb l'elecció de l'olor, malgrat tractar-se d'olors codificades per aquests al·lels HLA a les quals les dones hi havien estat exposades al llarg de la seva vida (Jacob *et al.*, 2002). Aquest estudi no concorda amb l'anterior, ja que hi ha certa relació entre el genotip HLA de l'home que produeix l'olor i el de la femella que l'escull, i està més d'acord amb els descobriments fets en ratolins, que indiquen que la preferència deu ser un equilibri òptim entre els costos produïts (ja sigui per consanguinitat o no). Un ratolí evitarà tots els aparellaments amb germans complets o amb mig germans, i evitarà en el 50% dels casos l'aparellament entre cosins.

De quina manera les proteïnes del CMH influeixen en l'olor, és quelcom que encara està per aclarir (Penn, 2002). S'han formulat diverses hipòtesis per a explicar-ho: (1) els elements que proporcionarien l'olor serien fragments de molècules del CMH de l'orina i la suor (Hipòtesi de la molècula del CMH), (2) les molècules del CMH poden alterar el conjunt de pèptids de l'orina i els metabolits que se n'originessin serien els que proporcionarien l'olor (Hipòtesi del pèptid), (3) els gens del CMH, a partir dels al·lels heretats, poden constituir poblacions específiques de microbis comensals que alteren l'olor de l'individu (Hipòtesi de la microflora), (4) les molècules del CMH poden transportar substàncies aromàtiques volàtils, incloent substàncies volàtils produïdes per bacteris (Hipòtesi del portador), i (5) les molècules del CMH poden alterar el conjunt dels pèptids que es troben disponibles per als microbis comensals de l'individu (Hipòtesi pèptid-microflora) (Wyatt, 2004). Les mateixes olors relacionades amb el CMH que impedeixen l'aparellament entre parents, poden ser emprades per a reconèixer els parents amb vista a establir-hi un comportament cooperatiu. Mentre que, d'una banda, els ratolins escullen parelles amb olors CMH diferents, les femelles lactants escullen nidificar amb germanes o femelles estretament emparentades amb similars CMH (Manning *et al.*, 1992). La principal raó d'aquesta reproducció comunal és la defensa cooperativa enfront dels propis conespecífics (per exemple, per tal de protegir les cries de l'infanticidi) però a més, aquest

comportament altruista (ja que les cries poden ser alletades per qualsevol femella), es pot explicar a través de l'anomenada selecció per parentiu. Els estudis realitzats amb éssers humans mereixerien una especial atenció.

Agraïments

Agraïm la col·laboració en aquest treball de la biòloga Irene Jiménez Blasco, que mitjançant la realització d'il·lustracions ha contribuït a millorar la comprensió del treball.

Bibliografia

- Adkins-Regan, E. (2005). *Hormones and animal social behavior*. Princeton University Press. New Jersey.
- Dawkins, R. (1982). *The extended phenotype*. W.H. Freeman. San Francisco.
- Folstad, I. i Karter, A.J. (1992). Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist*, 139: 603-622.
- Ford, N.B. i Low, J.R. (1984). Sex pheromone source location by garden snakes: a mechanism for detection of direction in non-volatile trails. *Journal of Chemical Ecology*, 10: 1193-1199.
- Haynes, K.F. i Yeargan, K.V. (1999). Exploitation in intraspecific communication systems: illicit signallers and receivers. *Annals of the Entomological Society of America*, 92: 960-970.
- Hedrick, P.W. i Black, F.L. (1997). HLA and mate selection in humans: no evidence in South Amerindians. *American Journal of human genetics*, 61: 505-511.
- Jacob, S., McClintock, M.K., Zelano, B. i Ober, C. (2002). Paternally inherited HLA alleles are associated with women's choice of male odor. *Nature Genetics*, 30: 175-179.
- Karban, R., Baldwin, I.T., Baxter, J., Laue, G. i Felton G.W. (2000). Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia*, 125: 66-71.
- Karban, R. i Maron, K. (2002). The fitness consequences of interspecific eavesdropping between plants. *Ecology*, 83: 1209-1213.
- Keller, L. i Ross, K.G. (1998). Selfish genes: a green beard in the red fire ant. *Nature*, 394: 573-575.
- Kennedy, J.S., Ludlow, A.R. i Sanders, C.J. (1981). Guidance of flying male moths by wind-borne sex-pheromone. *Physiological Entomology*, 6: 395-412.
- Kaissling, K.E. (1997). Pheromone-controlled anemotaxis in moths. In: *Orientation and Communication in Arthropods*, pp. 343-374. Birkhäuser Verlag Basel. Switzerland.
- Manning, C.J., Wakeland, E.K. i Potts, W.K. (1992). Communal nesting patterns in mice implicate MHC genes in kin recognition.



- Nature*, 360: 581-583.
- Maynard-Smith, J. i Harper, D.G.C. (1995). Animal signals: models and terminology. *Journal of Theoretical Biology*, 177: 305-311.
- Murlis, J. (1997). Odor plumes and the signal they provide. In: *Insect pheromone research: new directions*, pp. 221-231. Chapman and Hall. New York.
- Ober, C., Weitkamp, L.R., Cox, N., Dytch, H., Kostyu, D. i Elias, S. (1997). HLA and mate choice in humans. *American Journal of Human Genetics*, 61: 497-504.
- Penn, D.J. i Potts, W. (1998). MHC-disassortative mating preferences reversed by cross-fostering. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 265: 1299-1306.
- Penn, D.J. (2002). The scent of genetic compatibility: sexual selection and the major histocompatibility complex. *Ethology*, 108: 1-21.
- Schiestl, F.P., Ayasse, M., Paulus, H.F., Löfstedt, C., Hansson, B.S., Ibarra, F. i Francke, W. (1999). Orchid pollination by sexual swindle. *Nature*, 399: 421-422.
- Thesen, A., Steen, J.B. i Døving, K.B. (1993). Behavior of dogs during olfactory tracking. *Journal of Experimental Biology*, 180: 247-251.
- Vickers, N.J. (2000). Mechanisms of animal navigation in odor plume. *Biological Bulletin*, 198: 203-212.
- Wedeking, C., Seebeck, T., Bettens, F. i Paepke, A.J. (1995). MHC-dependent mate preferences in humans. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 260: 245-249.
- Wyatt, T.D. (2008). *Pheromones and animal behaviour*. Cambridge University Press. New York.

