

# Implicació del gen *Clock* en la resposta fenològica de l'oreneta comuna al canvi climàtic: metanàlisi de l'evidència disponible

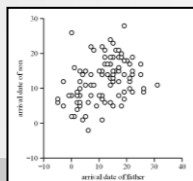
## INTRODUCCIÓ

L'oreneta comuna (*Hirundo rustica*) és una au migradora de llarga distància pertanyent a la família *Hirundinidae*. Es troba distribuïda pràcticament per tot el planeta exceptuant l'Àrtic i l'Antàrtic, tot i que la major diversitat es localitza a l'Àfrica subsahariana. Estudis recents en orenetes han analitzat l'associació entre el polimorfisme de *Clock* i el *timing* (sincronització) de les activitats estacionals. En el present treball es revisen els resultats d'aquestes publicacions per valorar la possibilitat d'una resposta adaptativa al canvi climàtic mediada pel locus *Clock*.

## PLASTICITAT I EVOLUCIÓ

El canvi climàtic està modificant els patrons geogràfics i anuals de temperatura. A les regions polars i temperades s'està reduint la durada i severitat del fred hivernal sense incrementar substancialment la calor estival. En conseqüència, la primavera arriba abans i l'hivern més tard, resultant en una estació favorable pel creixement, desenvolupament i reproducció més extensa. Aquest efecte s'incrementa amb la latitud.

Els animals estan responenent a aquests canvis mitjançant el desplaçament septentrional dels seus rangs, l'acimatació fisiològica i el reajustament del moment òptim per a iniciar les activitats estacionals. Inicialment, les respostes es solen donar a través de la plasticitat fenotípica individual. Quan aquesta excedeix el seu límit es produeix selecció natural i evolució.

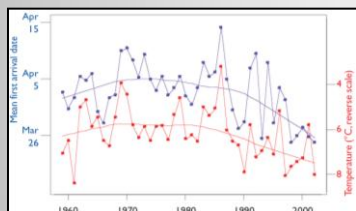


**Figura 1** | Dates d'arribada de la descendència en relació amb les dates d'arribada dels pares en l'oreneta comuna.

Donat l'alt potencial evolutiu de la data d'arribada primaveral en l'oreneta comuna ( $h^2=0,54\pm 0,15$ ), els gens implicats en la seva regulació són bons candidats per a estudiar la base genètica de les respostes adaptatives a l'escalfament global.

Arribada anticipada

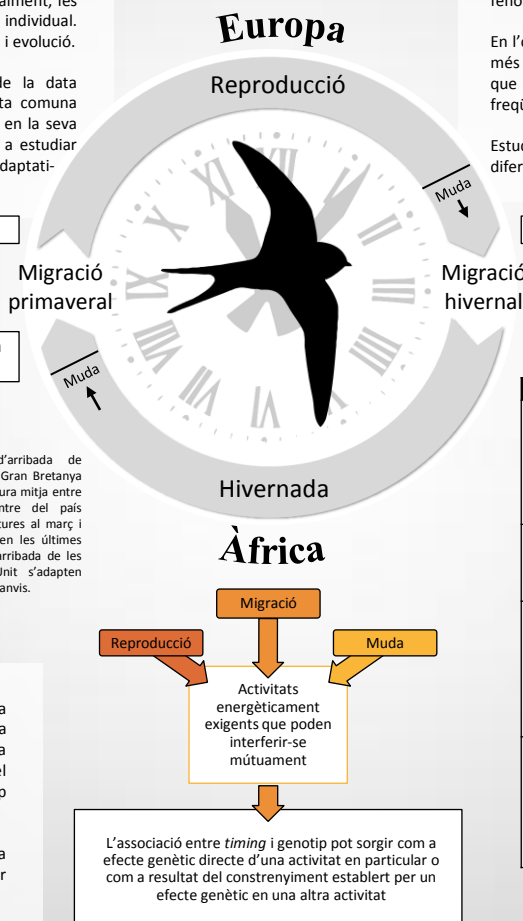
Avanç de la marxa a Sud Àfrica



**Figura 3** | Dates d'arribada de l'oreneta comuna a la Gran Bretanya des de 1959 i temperatura mitja entre febrer i abril al centre del país (vermell). Les temperatures al març i l'abril han augmentat en les últimes dècades i les dates d'arribada de les orenetes al Regne Unit s'adaptaven estretament a aquests canvis.

## CANVIS EN LA FENOLOGIA

- \* Avanç de la reproducció
- \* Augment de l'interval entre niuades



## CLOCK

El gen circadià dels vertebrats rep el nom de *Clock* (*Circadian Locomotor Output Cycles Kaput*). Codifica per la proteïna CLOCK, que juntament amb BMAL1 dona lloc a un complex activador de la transcripció que constitueix el nucli de l'oscil·lador circadià.

L'extrem C-terminal de *Clock* conté una sèrie de repeticions de l'aminoàcid Glutamina (poliglutamina o Poly-Q) que varien en nombre de manera inter i intraespecífica. La variabilitat d'aquesta regió ha permès examinar l'associació entre el polimorfisme del gen i característiques fenològiques potencialment relacionades amb el relleu genètic.

En l'oreneta comuna, el gen *Clock* presenta un baix polimorfisme i al·lels més curts que els documentats en altres espècies. S'han descrit 5 al·lels que presenten entre 5 i 9 repeticions (Q5-Q9), sent Q7 l'al·lel més freqüent.

Estudis recents han analitzat l'associació entre el polimorfisme de *Clock* i diferents aspectes de la fenologia de l'oreneta (Taula 1).

Retard de la marxa

**Figura 2** | Canvis observats en la fenologia de l'oreneta en un context de canvi climàtic.

## FOTOPERIODISME

La llargada del dia (fotoperíode) oscil·la al llarg de l'any i ho fa seguint sempre el mateix patró. Per aquest motiu, es tracta d'un indicador fiable de les condicions ambientals futures. La capacitat que tenen alguns organismes d'avaluar la llargada del dia i usar-la com a senyal anticipatiu dels canvis estacionals rep el nom de fotoperiodisme.

Atès que l'adaptació de les orenetes al canvi climàtic podria implicar canvis en la resposta fotoperiòdica, el caràcter potencialment sotmès a selecció és el fotoperiodisme.

## DISCUSSIÓ

La baixa freqüència dels genotips fenològicament anòmals i el gran soroll ambiental de les dades fenològiques suposen un problema a l'hora d'analitzar l'associació entre el polimorfisme de *Clock* i la fenologia.

Donada la baixa freqüència de l'al·lel Q8, els individus Q7/Q8 representen una fracció molt petita de les mostres analitzades. En conseqüència, les tendències observades en 1 i 2 podrien ser artefactes estadístics.

Per altra banda, la variació interanual de les condicions ecològiques a les regions de cria podria, via interacció genotip-ambient, modificar els efectes de *Clock* en les dates de reproducció. Atès que en 1 i 3 s'analitzen conjuntament dades de diversos anys, un efecte d'aquest tipus podria estar desviant-ne els resultats.

A diferència dels resultats obtinguts en l'oreneta comuna, no s'ha trobat una correlació entre el genotip de *Clock* i el dia en que es posa el primer ou en 3. L'estudi no ha estat dissenyat a priori i la localització geogràfica de les poblacions estudiades no s'adequa al perfil de la investigació. Les longituds són massa diferents per poder comparar ambients semblants i els resultats podrien veure's alterats pels efectes de la variació interanual.

## CONCLUSIONS

1. L'associació entre l'endarreriment de la fenologia i el polimorfisme de *Clock* descrita en 1 i 2 és de magnitud similar. A més, és consistent amb els resultats obtinguts en altres espècies. Això sembla indicar que existeix una associació real entre *Clock* i la fenologia. Tot i això, no està clar si el genotip Q7/Q8 està associat a un endarreriment de la reproducció, de la muda o té efectes sobre ambdues activitats.
2. En concordança amb els resultats de 1 i 4, que suggereixen selecció sobre *Clock*, el baix polimorfisme d'aquest locus podria ser resultat de l'adaptació al canvi climàtic.
3. És possible que l'al·lel més freqüent (Q7) es trobi sota selecció positiva i/o que Q7/Q8 s'estigui seleccionant negativament.
4. Malgrat l'escassa variabilitat, la longitud de Poly-Q no s'ha estabilitzat en múltiples espècies. Això podria indicar que la variació és selectivament avantatjosa.

El conjunt d'aquestes evidències sembla indicar que està tenint lloc una resposta adaptativa mediada pel locus *Clock* en l'oreneta comuna. Atès que el *timing* dels esdeveniments estacionals podria dependre d'altres gens del sistema circadià, caldrà analitzar més locus per predir la capacitat adaptativa de les orenetes al canvi climàtic.

## BIBLIOGRAFIA

1. Cagnoli M. et al. Clock Gene Variation is Associated with Breeding Phenology and Maybe under Directional Selection in the Migratory Barn Swallow. *PLoS ONE* 7(4):e35140. DOI: 10.1371/journal.pone.0035140 (2012).
2. Saino N. et al. Timing of molt of barn swallows is delayed in a rare Clock genotype. *PeerJ* 1:e17. doi: 10.7717/peerj.17 (2013).
3. Dor R. et al. Clock gene variation in Tachycineta swallows. *Ecology and Evolution*, 2, 95-105 (2012).
4. Dor R. et al. Low Variation in the Polymorphic Clock Gene Poly-Q Region Despite Population Genetic Structure across Barn Swallow (*Hirundo rustica*) Populations. *PLoS ONE* 6(12):e28843. DOI: 10.1371/journal.pone.0028843 (2011).
5. Turner A. Climate change: A Swallow's eye view. *British Birds*, 102, 3-16 (2009).
6. Møller AP. Heritability of arrival date in a migratory bird. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 268, 203-206 (2001).

Estudi	Espècie/gènere	Regió	Resultats
1	Espècie <i>Hirundo rustica</i>	Itàlia	Els individus Q7/Q8 endarrerixen la reproducció. La freqüència relativa d'individus amb aquest genotip és superior en juvenils que en adults.
2	Espècie <i>Hirundo rustica</i>	Nigèria	Els individus Q7/Q8 endarrerixen la muda.
3	Gènere <i>Tachycineta</i>	Argentina, Belize i EUA	Absència de correlació entre el genotip o mida mitja de l'al·lel i la latitud, el dia en que es posa el primer ou i la durada de la incubació.
4	Espècie <i>Hirundo rustica</i>	Argentina, EUA, Israel i Regne Unit	Les diferents poblacions no difereixen pel que fa al locus <i>Clock</i> però sí en relació a loci selectivament neutres (DNA mitocondrial i microsatèl·lit).

**Taula 1** | Sumari dels estudis analitzats. Els números en negreta es corresponen amb els de la bibliografia.