

# LA MICROEVOLUCIÓ EN ACCIÓ: MARCADORS GENÈTICS DEL CANVI CLIMÀTIC

Lluís Serra i Camó

Departament de Genètica, Universitat de Barcelona

*MICROEVOLUTION IN ACTION: GENETIC MARKERS OF CLIMATIC CHANGE. – The introduction and rapid spread of *Drosophila subobscura* in the New World three decades ago has provided a unique opportunity for determining the predictability and rate of evolution of geographic clines. Furthermore, comparisons of recent with historical samples of chromosome inversion frequencies provide opportunities to determine whether genetic change is tracking climate change in natural populations.*

Parlem de polimorfisme quan en una mateixa població existeixen dos o més al·lels o dos o més fenotips heretats en freqüències apreciables. Un cas particular el constitueixen els polimorfismes cromosòmics, en què els individus d'una població es diferencien respecte al seu nombre de cromosomes o per l'estructura dels seus cromosomes. En moltes espècies de *Drosophila*, els polimorfismes cromosòmics per inversions tenen un significat evolutiu particularment important. Aquests polimorfismes es caracteritzen pel fet que els individus d'una població presenten més d'un tipus d'un determinat cromosoma homòleg, diferenciant-se cadascun d'aquest tipus per la disposició invertida (inversió) de determinats fragments de l'esmentat homòleg.

Les inversions s'originen quan un cromosoma es trenca per dos llocs, i el fragment resultant s'inverteix i es torna a soldar en els punts de trencament. Els heterozigots per una inversió es poden observar bé en els cromosomes gegants de les glàndules salivals dels dípters.

*Drosophila subobscura* és una espècie paleàrtica que recentment (fa uns 30 anys) ha colonitzat el continent americà. Una dotació cromosòmica haploide d'aquesta espècie consisteix en cinc cromosomes acrocèntrics (anomenats A, E, J, O i U) i un cromosoma molt petit, puntiforme. En tots els cromosomes acrocèntrics de l'espècie s'ha observat un polimorfisme per inversions molt ric. S'han descrit més de 60 inversions diferents, que s'agrupen en més de 90 ordenaments cromosòmics (diferents complexos d'inversions) en les més de 150 poblacions naturals que s'han analitzat fins ara (Krimbas, 1992). El patró de nanses observat en els heterocariotips per alguns d'aquests ordenaments pot ser

molt complicat i reconegut només pels millors especialistes (fig. 1). Alguns d'aquests ordenaments són rars i/o es localitzen només en àrees concretes, però almenys dos o més ordenaments de cada cromosoma estan amplemment distribuïts en tota l'àrea de distribució de l'espècie i les seves freqüències presenten una variació clinal que està correlacionada amb la latitud geogràfica. S'entén per clina un canvi sistemàtic de la freqüència d'un ordenament (o d'una inversió) al llarg d'un gradient geogràfic. Les clines latitudinals es poden mesurar mitjançant el pendent de la recta de regressió de la freqüència (corregida) de l'ordenament (o inversió) en cadascuna de les localitats analitzades.

El fet que les trajectòries evolutives siguin ràpides o lentes, graduals o puntuades i predictibles o contingents, ha estat molt debatut en biologia evolutiva. L'avaluació de les trajectòries microevolutives de conjunts replicats de poblacions naturals a una escala geogràfica, rarament és factible (Balanyà *et al.*, 2003). Els casos en què això es pot fer inclouen aquelles espècies que han envaït recentment diferents àrees geogràfiques; en aquest cas, una manera de demostrar que s'ha produït un canvi microevolutiu ràpid, uniforme i predictable, a escala geogràfica, és comprovar si a les poblacions invasores hi evolucionen ràpidament clines geogràfiques paral·leles i independents de les existents en les poblacions de l'àrea de distribució original de l'espècie. Si, al contrari, les poblacions invasores desenvolupessin clines idiosincràtiques, caldria donar aleshores més importància a la deriva genètica com a factor responsable de la variació observada.

*Drosophila subobscura* és una espècie idònia per a avaluar les trajectòries microevolutives (Ayala *et al.*, 1989). Com ja he comentat,



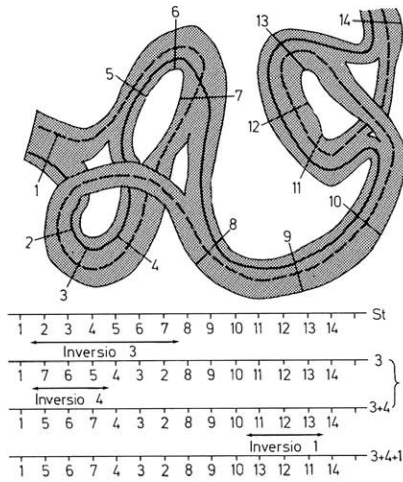
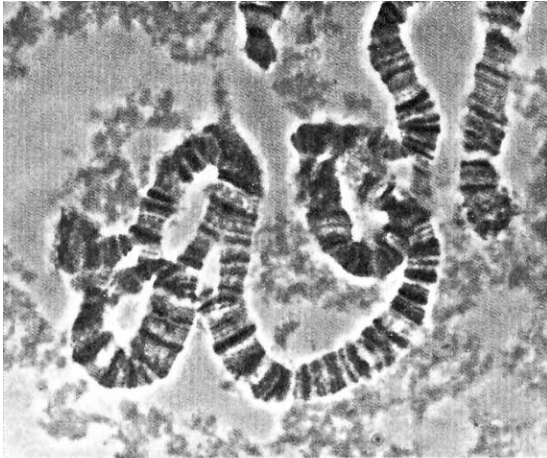


Figura 1. Nanses d'inversió complexes en els cromosomes gegants de *Drosophila subobscura*. La foto correspon a un heterocariotip  $O_{3+4+1}/Ost$ . A l'esquema, la trajectòria del cromosoma normal es representa mitjançant una línia contínua i la trajectòria del cromosoma amb les inversions  $O_{3+4}$  i  $O_1$ , amb una línia discontinua. A la part inferior de l'esquema s'explica l'origen del complex d'inversions (ordenament)  $O_{3+4+1}$  mitjançant una sèrie d'inversions successives. La lletra O simbolitza un cromosoma de l'espècie.

molts ordenaments cromosòmics presenten clines latitudinals a la regió paleàrtica. A més a més, dades de sèries temporals obtingudes en algunes localitats europees indiquen que les freqüències d'alguns ordenaments, típics de latituds càlides, han augmentat. Fa uns 30 anys l'espècie va colonitzar Sud-amèrica i Nord-amèrica. Ambdues àrees colonitzades tenen els mateixos ordenaments cromosòmics, els quals van ser transportats per la mostra d'individus colonitzadors (dos del cromosoma A, dos del J, tres de l'U, cinc de l'E i sis de l'O). Aquests ordenaments són els més freqüents de la regió paleàrtica, llevat de la inversió  $O_5$ . L'espècie ha colonitzat àmplies àrees ( $>15^\circ$  de latitud) tant a Nord-amèrica com a Sud-amèrica, i les poblacions colonitzadores han quedat exposades a gradients

climàtics semblants als que estan exposades les poblacions europees originals. Per tant, les poblacions del Vell Món ens proporcionen els patrons bàsics de les trajectòries evolutives representades per la variació latitudinal de les freqüències dels ordenaments cromosòmics, i a les poblacions del Nou Món (tant les de Nord-amèrica com les de Sud-amèrica) les podem considerar com "rèpliques" naturals d'un "gran experiment evolutiu" (Ayala *et al.*, 1989).

Molt pocs anys després de la colonització, es va analitzar el polimorfisme cromosòmic de les poblacions colonitzadores (al 1981 a Sud-amèrica, i el 1985-86 a Nord-amèrica); es va detectar una evolució sorprenentment ràpida a escala geogràfica (Prevosti *et al.*, 1988). Fins i tot en aquestes anàlisis primerenques, ja s'havien desenvolupat clines latitudinals de les freqüències d'alguns ordenaments, equivalents a les existents en l'àrea paleàrtica d'origen. Una segona anàlisi de poblacions sud americanes, al 1986, suggeria que aquestes clines encara estaven evolucionant i es feien més semblants, si fos possible, a les existents a Europa. L'aparició d'aquests clines al Nou Món no es pot explicar per causes històriques, per tant cal admetre el seu caràcter adaptatiu. L'evolució d'aquestes clines havia estat doncs molt ràpida i predictable —en el sentit que, coneixent les clines europees, es pot "predir" el possible desenvolupament de clines equivalents en àrees geogràfiques noves amb gradients climàtics semblants. Tanmateix, en les àrees colonitzades no s'han desenvolupat només clines latitudinals de les freqüències dels ordenaments cromosòmics; també s'ha detectat l'aparició de clines paral·leles a les europees en d'altres caràcters (Huey *et al.*, 2000).

El canvi climàtic està alterant les distribucions geogràfiques, les abundàncies, les fenologies i les interaccions biòtiques entre els organismes. També pot alterar la composició genètica de les espècies, però la quantificació d'aquest fet requereix disposar de dades genètiques obtingudes en sèries temporals. Els registres històrics de les freqüències d'ordenaments cromosòmics permeten avaluar la sensibilitat genètica als canvis climàtics i a d'altres factors ambientals. En el cas de l'espècie *Drosophila subobscura*, es disposava de sèries temporals de dades (13 a 46 anys) de les freqüències d'ordenaments cromosòmics i de dades de temperatura en 26 poblacions (13 europees, 7 nord-americanes i 6 sud-americanes). Varem realitzar una anàlisi (Balanyà *et al.*, 2006) per a comprovar si les temperatures havien augmentat al llarg d'aquests anys en aquestes localitats i també si havien augmentat les freqüències d'aquells ordenaments cromosòmics típics de latituds càlides. Volíem investigar si la magnitud i direcció dels canvis genètics (canvis en les freqüències dels orde-



naments) eren paral·lels als canvis detectats en la temperatura, i si això succeïa en els tres continents. Les dades històriques de les freqüències dels ordenaments en les 26 poblacions analitzades les vàrem obtenir de dades publicades per diferents autors. Entre el 1997 i el 2004 vàrem obtenir les dades recents, en mostres de les mateixes poblacions (o molt properes) durant la mateixa època de l'any en què havien estat obtingudes les dades històriques. En totes les mostres es va analitzar el contingut en ordenaments cromosòmics per cadascun dels cinc cromosomes acrocèntrics de l'espècie. En total, 50 ordenaments diferents, incloent-hi els 21 que presenten clines latitudinals en el Vell Món i els 18 ordenaments presents en les poblacions colonitzadores d'Amèrica.

En lloc d'analitzar els canvis de les freqüències dels ordenaments individuals, vàrem desenvolupar un índex cromosòmic ( $Ch_{PC1}$ ) basat en les freqüències ( $p_i$ ) de tots els ordenaments dels cinc cromosomes acrocèntrics, realitzant una anàlisi de components principals, utilitzant les freqüències centrades i transformades (mitjançant la transformació  $2\sqrt{p_{ij}}$ ) dels ordenaments dels cinc cromosomes per les 52 mostres (26 històriques i 26 recents). La primera component principal obtinguda, que explica el 45,8% de la variabilitat total, és la que hem utilitzat com índex cromosòmic. Per a determinar si hi havia hagut un canvi de la temperatura durant el temps transcorregut entre les mostres històriques i les recents, vàrem desenvolupar també un índex de temperatura ( $T_{PC1}$ ), basat en les temperatures mitjanes mensuals registrades a les estacions meteorològiques més properes a les localitats de captura durant els quatre anys anteriors a cada mostra. Com en el cas dels ordenaments cromosòmics, vàrem realitzar posteriorment una anàlisi de components principals utilitzant les mitjanes mensuals de temperatura, centrades, per a les 52 mostres. La primera component principal obtinguda, que explica el 79,8% de la variabilitat total, és la que hem utilitzat com índex de temperatura ( $T_{PC1}$ ).

L'índex de temperatura,  $T_{PC1}$ , com és d'esperar, es correlaciona negativament amb la latitud en els tres continents (fig. 2). Ha incrementat significativament entre les mostres històriques i les recents, i això també ho ha fet en els tres continents (vegeu la fig. 2), la qual cosa és consistent amb l'existència d'un escalfament global. De fet,  $T_{PC1}$  ha augmentat en 22 de les 26 localitats analitzades. Els canvis són més grans a Europa, la qual cosa pot ser deguda al fet que en el Vell Món ha transcorregut un període de temps més llarg entre les captures de les mostres històriques i les recents, i també a l'existència d'un ventall més ampli de climes. L'índex cromosòmic està inversament relacionat no només amb la latitud (fig.

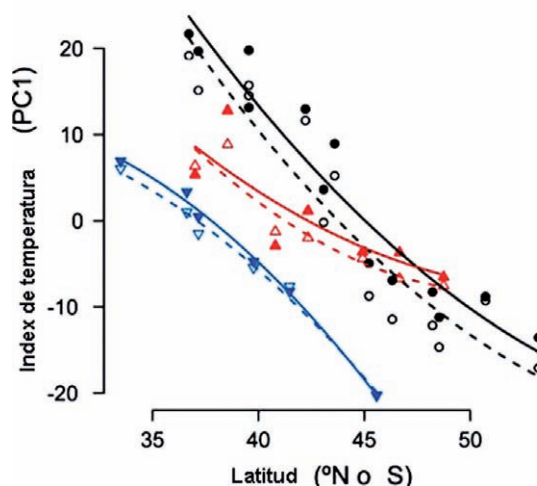


Figura 2. L'índex de temperatura ( $T_{PC1}$ ) està inversament correlacionat amb la latitud en les 26 localitats analitzades en els tres continents, i ha augmentat significativament entre les mostres històriques (cercles blancs, corbes de regressió discontinües) i les mostres recents (cercles negres, corbes de regressió contínues). Les localitats europees es representen amb símbols de color negre; les de Nord-amèrica, de color vermell, i les de Sud-amèrica, de color blau. Les corbes de regressió corresponen a polinomis ortogonals de segon grau.

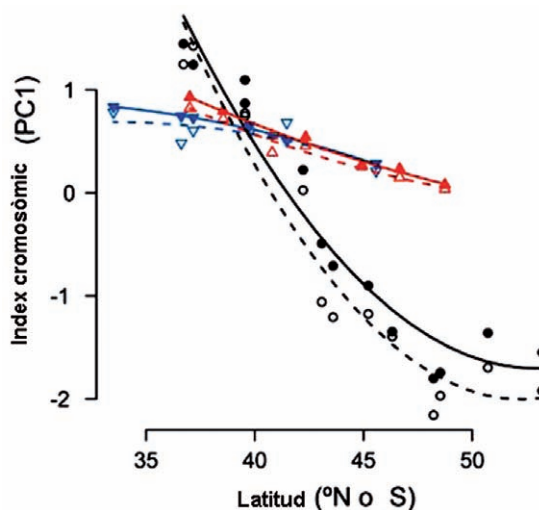


Figura 3. L'índex cromosòmic ( $Ch_{PC1}$ ) està inversament relacionat amb la latitud i ha augmentat entre les mostres històriques (cercles blancs, corbes de regressió discontinües) i les mostres recents (cercles negres, corbes de regressió contínues). Les localitats europees es representen amb símbols de color negre; les de Nord-amèrica, de color vermell, i les de Sud-amèrica, de color blau. Les corbes de regressió corresponen a polinomis ortogonals de segon grau.

3) sinó també amb  $T_{PC1}$  en els tres continents, per tant serveix com un indicador genètic del clima local. En 24 de les 26 poblacions analitzades, els ordenaments cromosòmics associats a latituds càlides (valors alts de  $Ch_{PC1}$ ), han



augmentat de freqüència entre les mostres històriques i les recents. En una localitat determinada, les freqüències dels ordenaments i la temperatura han esdevingut més "equatorials". Quan s'escala la magnitud d'aquests canvis en termes equivalents de graus de latitud, els canvis observats en les freqüències dels ordenaments i la temperatura en els tres continents es poden considerar equivalents al desplaçament de les mostres històriques  $\sim 1^\circ$  de latitud més a prop de l'equador.

Veiem doncs que aquest canvi genètic ha estat excepcionalment ràpid i detectable fins i tot en mostres separades tan sols dues dècades. En altres insectes també s'han detectat canvis genètics paral·lels al canvi climàtic, encara que a una escala geogràfica més limitada. Fins ara no està clar si els canvis observats reflecteixen una selecció local, una invasió progressiva dels genotips procedents de latituds més baixes, o les dues coses alhora. La gran qüestió que queda pendent és conèixer, a escala molecular, quins són els gens, les seqüències reguladores i/o les interaccions gèniques responsables del valor adaptatiu del polimorfisme cromosòmic per inversions, sense excloure, evidentment, els patrons epigenòmics i la seva regulació.

## Bibliografia

- AYALA, F.J., SERRA, L. i PREVOSTI, A. (1989). A grand experiment in evolution: the *Drosophila subobscura* colonization of the Americas. *Genome*, 31: 246-255.
- BALANYÀ, J., SERRA, L., GILCHRIST, G.W., HUEY, R.B., PASCUAL, M., MESTRES, F. i SOLÉ, E. (2003). Evolutionary pace of chromosomal polymorphism in colonizing populations of *Drosophila subobscura*: An evolutionary time series. *Evolution*, 57: 1837-1845.
- BALANYÀ, J., OLLER, J.M., HUEY, R.B., GILCHRIST, G.W. i SERRA, L. (2006). Global genetic change tracks global climate warming in *Drosophila subobscura*. *Science*, 313: 1773-1775.
- HUEY, R.B., GILCHRIST, G.W., CARLSON, M.L., BERRIGAN, D. i SERRA, L. (2000). Rapid evolution of a geographic cline in an introduced fly. *Science*, 287: 308-309.
- KRIMBAS, C.B. (1992). The inversion polymorphism of *Drosophila subobscura*. In: KRIMBAS, C.B. i POWELL, J.R. (eds.), *Drosophila inversion polymorphism*, pp. 127-220. CRC Press, Boca Raton.
- PREVOSTI, A., RIBÓ, G., SERRA, L., AGUADÉ, M., BALANYÀ, J., MONCLÚS, M. i MESTRES, F. (1988). Colonization of America by *Drosophila subobscura*: Experiment in natural populations that supports the adaptive role of chromosomal-inversion polymorphism. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 85: 5597-5600.

