



# Tesis Doctorales del MNCN

## Protamines - Selection and function in mammals

Universidad Autónoma de Madrid.

Lena Lüke

Director: Eduardo Roldán

Noviembre 2015

Las protaminas son proteínas básicas localizadas en el núcleo espermático y tienen un papel crucial en la reorganización y protección del genoma paterno que tiene lugar en las fases finales de la formación de los espermatozoides. Las alteraciones en la expresión génica de las protaminas tienen un impacto importante sobre la forma de la célula espermática, la fertilidad masculina y la supervivencia embrionaria. Existe gran variabilidad en los fenotipos de los espermatozoides de mamíferos. Se piensa que esta diversidad se ha producido principalmente como resultado de la selección sexual postcópula (es decir, la competición espermática y la elección críptica de la hembra). Para comprender cómo se ha desarrollado esta diversidad, es importante entender los patrones selectivos comunes entre especies y aquellos que son diferentes, así como los cambios en los genes que son clave para la formación y función de los espermatozoides. Se ha propuesto que la evolución de los genes de las protaminas se produce bajo la influencia de la competición espermática.

Esta tesis doctoral se ha centrado por lo tanto en un estudio evolutivo de relaciones genotipo-fenotipo en mamíferos, examinando la evolución de la secuencia y la regulación de las protaminas y los cambios en el fenotipo de las cabezas de los espermatozoides. Se realizaron análisis de genes de protaminas y la evolución de las secuencias reguladoras, así como de la expresión génica comparada con el fin de mostrar la importancia de la función de las protaminas en el tamaño y la forma de la cabeza espermática. Se examinaron especies que exhiben diferentes niveles de competición esper-

mática como modelos para estudiar las relaciones entre la competición espermática y el fenotipo de la cabeza de los espermatozoides. Los resultados de este estudio son importantes para conocer mejor la compleja interacción entre las fuerzas selectivas que potencialmente pueden actuar sobre las secuencias de ADN y el fenotipo celular. Las secuencias del gen y de los dominios reguladores se obtuvieron mediante técnicas estándar de PCR así como PCR con desplazamiento sobre el gen. Se empleó PCR cuantitativa para obtener información sobre expresión génica. Los estudios de asociación genotipo-fenotipo se desarrollaron calculando el “ratio dN/dS desde base al extremo” (ratio de tasas de sustituciones no sinóni-



Los roedores difieren en los niveles de expresión de protaminas y esto influye en la forma de sus espermatozoides



mas / sinónimas) para conocer las tasas evolutivas, así como análisis filogenéticos generalizados de cuadrados mínimos (PGLS) para comparar datos genéticos y morfométricos.

Los resultados de este estudio han revelado un patrón sorprendentemente complejo de restricción selectiva, así como el efecto de la competición espermática sobre la divergencia de la secuencia de protaminas y de niveles de expresión. Más aún, estos resultados representan una evidencia sólida del efecto de las protaminas sobre la forma y tamaño de la cabeza de los espermatozoides.

### Avances en el catálogo mitogenómico de Mollusca. Estructura génica y relaciones filogenéticas de Caenogastropoda.

Universidad Autónoma de Madrid

David Oscar Ferriol

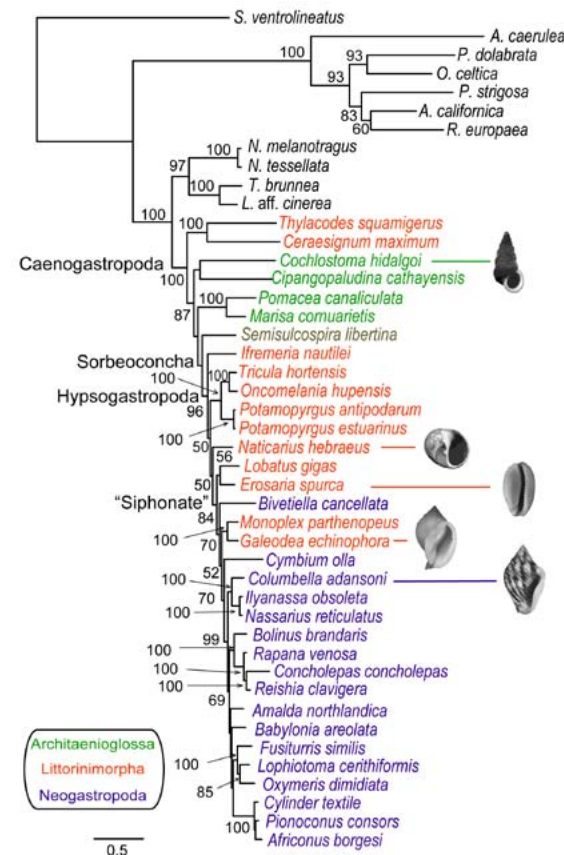
Directores: Rafael Zardoya San Sebastián y José Templado González

Noviembre 2015

Con más de 100.000 especies vivas, los gasterópodos (caracoles, babosas, bigaros, lapas, etc.) constituyen la clase más diversa de moluscos. Esta gran diversidad de especies se traduce en una gran diversidad de morfologías y la adaptación a cualquier hábitat desde el océano profundo hasta el medio terrestre. Dentro de los gasterópodos se reconocen varios linajes siendo

el más diverso el denominado Caenogastropoda que incluye un 60% de las especies de gasterópodos.

Los objetivos de la presente tesis han sido: comprobar si los principales linajes de Caenogastropoda de rango superior propuestos hasta la fecha son grupos naturales, dilucidar sus relaciones filogenéticas (tanto externas como internas) y establecer un marco robusto desde el



punto de vista estadístico para poder interpretar la evolución del grupo. Los análisis filogenéticos se han realizado en base a la información contenida en las secuencias completas de genomas mitocondriales utilizando métodos probabilísticos.

Previamente, se consideró necesario seleccionar un grupo externo apropiado para el análisis filogenético tanto de los Gastropoda como de los Caenogastropoda. Con esta finalidad se aporta el genoma mitocondrial del caudofoveado *Scutopus ventrolineatus*. Dentro de los Caenogastropoda se aporta el genoma mitocondrial completo de las seis superfamilias que se detallan a continuación: Cyclophoroidea, una de las tres superfamilias que componen los Architaenioglossa, grupo considerado de divergencia temprana en el árbol de los Caenogastropoda. En concreto se secuenció el genoma mitocondrial de la especie *Cochlostoma hidalgovi*. Abysochrysoidea, la única superfamilia de los Caenogastropoda endémica de las comunidades quimioautótrofas profundas. En concreto se secuenció el genoma mitocondrial de la especie *Ifremeria nautilei*. Naticoidea y Cypraeoidea, dos de las superfamilias agrupadas provisionalmente en el taxon informal “Littorinimorpha” y de las que no se conocía ningún mitogenoma. En concreto se secuenciaron los genomas mitocondriales de las especies *Naticarius hebraeus* y *Erosaria spurca*. Tonnoidea, superfamilia que en estudios previos rompe la monofilia de Neogastropoda. En concreto se secuenció el genoma mitocondrial de la especie *Galeodea echinophora*. Buccinoidea, una superfamilia dentro de los Neogastropoda. En concreto se secuenció



el genoma mitocondrial de la especie *Columbella adansoni*.

Con los nuevos mitogenomas obtenidos, más todos aquellos disponibles de caenogasterópodos en la literatura, se han realizado diversos análisis para establecer relaciones filogenéticas a nivel de moluscos, gasterópodos y caenogasterópodos. A nivel de moluscos se apoya la monofilia del grupo Aculifera, que incluye los poliplacóforos (quitones) y los aplacóforos (caudofoveados y solenogastres). A nivel de gasterópodos se apoya la relación estrecha de Vetigastropoda y Neritimorpha con Caenogastropoda (cuyo posible grupo hermano es Heterobranchia). A nivel de caenogasterópodos, se apoya la monofilia de Hypsogastropoda y un clado sifonado pero no la de Architaeniglossa, Littorinimorpha, Neogastropoda y Muricoidea. Los árboles reconstruidos apoyan la pertenencia de Abyssochrysoidea a los Caenogastropoda y su relación cercana a las superfamilias de Hypsogastropoda. Ello indica una colonización relativamente moderna de los ambientes quimioautótrofos del océano profundo por parte de estos gasterópodos. Los análisis filogenéticos mitocondriales se han completado con otros basados en genes nucleares. Además se ha estudiado la evolución de las reorganizaciones de genes mitocondriales entre los distintos linajes y establecido el ordenamiento del genoma mitocondrial del hipotético molusco ancestral.

***A matter of time! Time dependent mating decisions in the common lizard, Zootoca vivipara***

**Merel C. Breedveld**

**Director: Patrick S. Fitze**

**Universidad Autónoma de Madrid**

Septiembre 2015

La teoría de las estrategias vitales predice que los caracteres reproductivos y los comportamientos relacionados con la reproducción exhibidos por un organismo deberían variar en consonancia con las condiciones intrínsecas y extrínsecas a las que está expuesto el organismo. Las estrategias vitales dependientes de la condición pueden permitir a un individuo mejorar su éxito reproductivo, un elemento crucial de la eficacia darwiniana (el «fitness»). En este contexto,

se predice que estas estrategias varían en función de la disponibilidad de pareja y del momento en el que se produce el encuentro macho-hembra; dos situaciones que podrían determinar la eficacia darwiniana, especialmente en aquellas especies cuya reproducción está restringida a una época concreta del año. Es más, las condiciones intrínsecas de un individuo (por ejemplo, su estadio reproductivo) en el momento del encuentro con la pareja puede determinar su tasa de acoplamiento. Teniendo todo esto en cuenta, regular las decisiones de emparejamiento, incluyendo los niveles de aceptación de pareja y la cantidad de recursos invertidos en una pareja aceptada, puede ser beneficioso en respuesta a cuando se produce el encuentro macho-hembra.

Los estudios que examinan cómo el momento del encuentro macho-hembra afecta a las

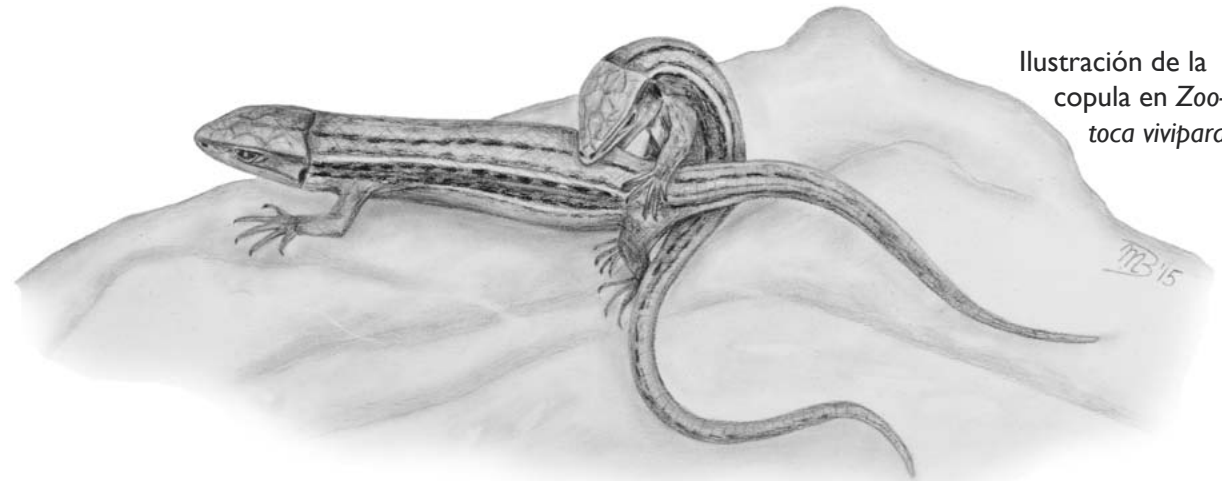


Ilustración de la copula en *Zootoca vivipara*





decisiones reproductivas de los individuos son aún escasos. La presente tesis doctoral aborda de forma experimental el estudio de si las decisiones de emparejamiento están influidas por el momento del encuentro macho-hembra y cómo estas decisiones se ven afectadas por este encuentro, y determina las consecuencias de la existencia de potenciales estrategias en el éxito reproductivo, empleando como especie modelo la lagartija de turbera, *Zootoca vivipara*. A lo largo de los capítulos que constituyen esta tesis se demuestra el efecto del momento del encuentro macho-hembra en la tasa de acoplamiento, el grado de selección de pareja expresado, la inversión durante el emparejamiento y la producción de múltiples puestas a lo largo de la época de reproducción. Los resultados señalan la existencia de decisiones estratégicas de emparejamiento dependientes del momento en el que se produce el encuentro macho-hembra, que pueden afectar de manera significativa al éxito reproductivo del individuo. Es más, proporcionan indicios a cerca de que las decisiones de emparejamiento detectadas pueden reducir los efectos negativos predichos debido a una baja tasa de encuentro de pareja en la reproducción y, en último lugar, en la viabilidad poblacional.

Los descubrimientos presentados en esta tesis demuestran que las estrategias dependientes del tiempo pueden permitir a los individuos aumentar su éxito reproductivo y que estas podrían ser de gran importancia en poblaciones con una baja densidad de individuos. Procesos como la fragmentación del hábitat y el cambio climático pue-

den afectar a la densidad poblacional y, por tanto, estos pueden ejercer un efecto negativo tanto en el éxito reproductivo como en la viabilidad poblacional. Además, se ha descrito la existencia de una variación temporal de la disponibilidad de pareja en un gran número de especies. Por tanto, los resultados presentados en esta tesis pueden contribuir a mejorar las predicciones de cómo las especies pueden responder a cambios demográficos en sus poblaciones y a la amenaza del cambio climático y podrían proporcionar conocimientos de gran valor para los esfuerzos de conservación.

---

### **Determinantes de la variación fenotípica en el complejo de especies de la lagartija ibérica (*Podarcis hispanicus*)**

**Jesús Ortega Giménez**  
**Director: José Martín Rueda**  
**Universidad Complutense de Madrid**  
Septiembre 2015

En esta tesis estudiamos los factores responsables de la variación fenotípica en el complejo de especies de la lagartija ibérica, concretamente en dos especies: la lagartija parda y la lagartija de Guadarrama. Demostramos que el divergente tamaño corporal en la lagartija de Guadarrama no es consecuencia del tamaño corporal al nacer, el cual no depende del tamaño del huevo, ni de las tasas de crecimiento neonatales asociadas

con las condiciones ambientales del experimento sino el resultado de una respuesta plástica durante el desarrollo. El ambiente en el que crecen las crías determina las tasas de crecimiento, probablemente como consecuencia de las diferencias de disponibilidad y calidad de alimento entre localidades. Por otro lado, los machos de baja altitud tienen una mayor proporción de colesterol y ácidos grasos, pero menor proporción de alcoholes que los machos de elevada altitud. Los test quemosenoriales con hembras muestran que las señales químicas de los machos tienen una menor eficacia a medida que el tiempo tras su deposición, la temperatura y la sequedad ambiental aumentan. Estos efectos son más acusados en la población de elevada altitud, la cual habita bajo condiciones de mayor humedad y menor temperatura. Por tanto, las diferencias interpoblacionales en las secreciones femorales parecen una adaptación para maximizar la eficacia de las señales químicas. Las crías hembra reticuladas-manchadas tienen una mayor reflectancia ultravioleta en sus colas que las hembras rayadas y los machos reticulados-manchados, mientras que las hembras rayadas tienen valores intermedios y los machos muestran los valores más bajos. Además, identificamos sexo, patrón dorsal, tamaño corporal y brillo de la cola como predictores del comportamiento de escape de las crías, y dos estrategias de escape alternativas entre morfos que probablemente tienen que ver con el patrón dorsal, con independencia del sexo. Las crías reticuladas-manchadas, corren más rápido y permanecen parados menos tiem-







po durante las pausas que las hembras rayadas, lo que apunta a una estrategia basada en la resistencia en estas últimas. El tamaño corporal se correlaciona positivamente con la distancia recorrida, y negativamente con el número de movimientos ondulatorios. Las crías macho de baja altitud hacen movimientos ondulatorios como un último recurso, lo que sugiere que esta estrategia antidepredatoria podría estar relacionada con la fatiga. Además, las crías con colas más brillantes realizan menos pausas entre sprints que aquellas con colas menos llamativas, adoptando un comportamiento más tímido que minimiza su riesgo de depredación durante la huida. Los dos morfos dorsales en hembras tienen estrategias reproductivas diferentes. Las crías descendien-

tes de hembras reticuladas-manchadas son de mayor tamaño y más pesadas que las descendientes de hembras rayadas. Esto sugiere que efectos maternos son responsables de estas diferencias crías entre morfos. Morfos y clases de edad difieren en coloración marrón y melaninas. Las crías y hembras adultas rayadas son más oscuras que las crías y hembras reticuladas-manchadas. Las hembras

adultas reticuladas-manchadas tienen cabezas más altas y fémures más largos que las rayadas. Parece que este polimorfismo dorsal restringido a hembras no está mantenido por presiones selectivas relacionadas con la respuesta inmune. También negamos la existencia de una relación entre la coloración basada en melaninas, el crecimiento de las crías y la respuesta inmune en hembras adultas. La respuesta inmune no difiere entre hembras adultas de distinto morfo. El patrón de variación morfológica observado en otras especies dentro de este complejo de especies se repite en la lagartija parda. También, la coloración dorsal y ventral fluctúa entre estacione-  
s, poblaciones y sexos.

## Descubre el blog

### ‘Viajes de Investigación’

En este blog podrás seguir a los investigadores del MNCN durante sus viajes por todo el mundo



Viajes de Investigación   
Expediciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales del CGIC

Home Antártida Patagonia Contacta About Norteamérica

 <p>COLOMBIA</p>	 <p>PAPÚA NUEVA GUINEA</p>
<p>Viaje a Colombia: El Caribe, riqueza natural y pobreza social</p>	<p>Expedición a Papúa Nueva Guinea: "viento en popa"</p>
 <p>MARRUECOS</p>	 <p>PATAGONIA</p>
<p>Descifrando la información contenida en los peces de Marruecos (Parte II)</p>	<p>Viaje a la Patagonia Argentina: Península Valdés y Pingüino de Magallanes (I)</p>

<http://viajesdeinvestigacion.wordpress.com/>