



Tesis Doctorales del MNCN

Procesos y patrones evolutivos en anfibios de la península ibérica: una perspectiva comparada y multiescala

Jorge Gutiérrez

Universidad Autónoma de Madrid

Director: Íñigo Martínez Solano

Junio 2017

Uno de los principales objetivos de la biología evolutiva es describir patrones de diversidad biológica y explicar cómo se han originado. Esto permite además desarrollar programas de conservación eficaces. Recientemente se ha fomentado la integración de información a diferentes escalas espaciales y temporales para esclarecer el papel de diferentes mecanismos evolutivos en la generación de patrones de diversidad biológica. En esta tesis doctoral se ha adoptado esta aproximación para profundizar en el conocimiento de la historia evolutiva de dos especies de anfibios ibéricos, el gallipato, *Pleurodeles waltl* Michahelles, 1830, y el sapo de espuelas, *Pelobates cultripes* Cuvier, 1829. Se han realizado estudios filogeográficos, de genética del paisaje y de demografía a escala local para adquirir una comprensión integral de los patrones filogeográficos observados e inferir los procesos evolutivos subyacentes. Para ello, en primer lugar se caracterizaron microsátélites polimórficos para *P. waltl* y *P. cultripes*. Gracias a ello y con el uso

adicional de marcadores mitocondriales se han identificado patrones espaciales comunes de subdivisión genética (Este-Oeste). Sin embargo, los procesos de diversificación son más antiguos (Plio-Pleistoceno) en *P. waltl* que en *P. cultripes* (Pleistoceno). La diversidad genética actual de las dos especies está significativa y positivamente correlacionada con las áreas que han permanecido favorables climáticamente desde el último periodo interglaciar. Estas áreas se concentran fundamentalmente en el sur de la península ibérica y han funcionado como reservorios de diversidad genética. A escala regional, se han identificado los principales factores asociados a la conectividad poblacional a través del análisis de variables a diferentes niveles de resolución espacial. Se han encontrado diferentes patrones de estructura genética, más marcados y a una escala más fina en *P. waltl*. Además, se han observado similitudes en el efecto de la topografía y diferencias marcadas en el papel de la heterogeneidad de la cubierta vegetal en la estructura genética de ambas especies. Los resultados sugieren que ciertos tipos de vegetación (matorral mediterráneo y dehesas) favorecen la conectividad poblacional. A una escala local, se aplicaron técnicas de captura-marcaje-recaptura y se estimaron tasas de dispersión bajas en las dos especies, aunque algo mayores en *P. cultripes*. Estos datos son consistentes con las diferencias observadas en la es-

tructura genética de ambas especies a diferentes escalas espaciales. Por otro lado, no se hallaron diferencias significativas en los patrones de dispersión entre sexos en *P. cultripes*, mientras que en *P. waltl* existen evidencias de una mayor tasa de dispersión en hembras. Finalmente, se estimó el ratio entre el tamaño efectivo y el tamaño de censo de la población en ambas especies, uno de los parámetros más importantes para la gestión



Arriba: un sapo de espuelas, *Pelobates cultripes*. Abajo: un gallipato, *Pleurodeles waltl*.



de poblaciones silvestres, que ayuda a predecir su viabilidad a largo plazo. Ambas especies mostraron ratios similares, ligeramente inferiores en *Pleurodeles*. Los resultados obtenidos permiten sustentar medidas de conservación orientadas al diseño de corredores naturales que tengan en cuenta las características biológicas de las dos especies, sus preferencias en la selección de hábitat y su historia evolutiva, con objeto de garantizar la conservación de su diversidad genética y potencial evolutivo.

Taxonomía, sistemática y paleobiología de los mustélidos gigantes (Mammalia, Carnivora, Mustelidae) del Neógeno de Eurasia, Norte América y África

Alberto Valenciano

Universidad Complutense de Madrid

Directores: Jorge Morales, María Ángeles Álvarez y Juan Abella

Junio de 2017

En esta Tesis Doctoral se realiza un estudio taxonómico, sistemático y paleobiológico de los mustélidos gigantes del Neógeno de Europa, Asia, Norte América y África. La familia Mustelidae, representa el grupo de mamíferos carnívoros actuales más diverso e incluye a las comadrijas, hurones, martas, nutrias y tejones. El objetivo general consiste en caracterizar la diversidad morfológica y taxonómica de los mustélidos de talla grande del Neógeno, mediante descripciones

anatómicas, caracterizaciones bio-métricas, y estudios taxonómicos y sistemáticos de nuevo material fósil. Para ello se ha realizado descripciones y comparaciones completas, escaneos superficiales en tres dimensiones, estudios cladísticos, y análisis estadísticos.

Se describe material nuevo del Oligobunino gigante del Mioceno inferior de América del Norte (Arikareense Ar4) *Megalictis ferox*,

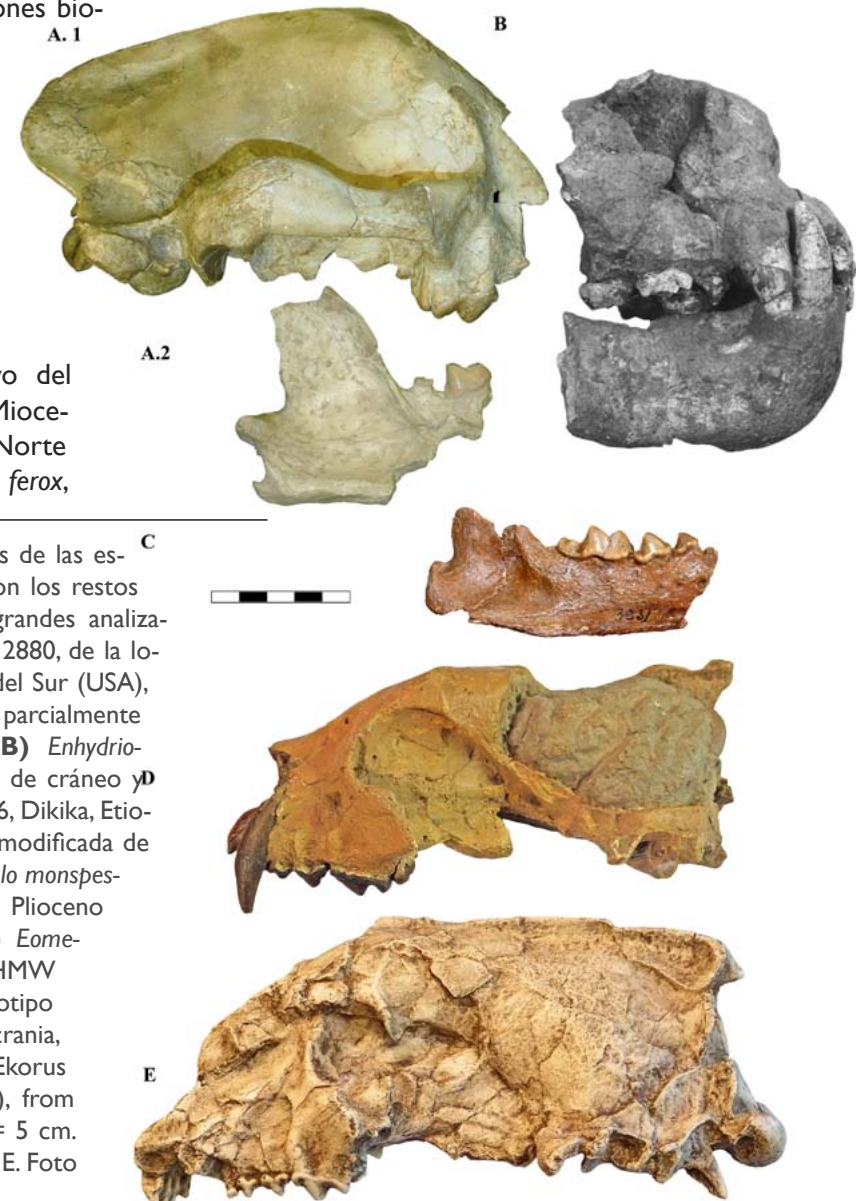


Figura. Ejemplos de los holotipos de las especies de mustélidos gigantes con los restos craneales y mandibulares más grandes analizados. **A)** *Megalictis ferox* AMNH 12880, de la localidad de Rosebud 22, Dakota del Sur (USA), Mioceno inferior. **A1.** Cráneo parcialmente reconstruido, **A2)** mandíbula; **B)** *Enhydriodon dikikae* DIK-56-9, fragmento de cráneo y mandíbula, del yacimiento DIK-56, Dikika, Etiopía, Pleistoceno superior. Figura modificada de Geraads et al., (2011); **C)** *Plesiogulo monspesulanus* de Montpellier, Francia, Plioceno inferior (MN14), mandíbula; **D)** *Eomellivora ursogulo* (Orlov, 1948) NHMW 2016/0085/0001 (molde del holotipo PIN-No.269a) de Grebeniki, Ucrania, Turoliense inferior (MN11); **E.** *Ekorus ekakeran* KNM-LT 23125 (cast), from Lothagam (Kenya), 7 Ma. Escala = 5 cm. Fotos A, D-E Alberto Valenciano. E. Foto cortesía de Serdar Mayda.





y se revisa el material publicado de los géneros *Megalictis*, *Aelurocyon* y *Paroligobunis*. Se sinonimiza *Aelurocyon* y *Paroligobunis* con *Megalictis*, argumentando la existencia de cuatro especies de *Megalictis*: *M. frazieri*, *M. simplicidens*, *M. ferox* y “*M.* *petersoni*”. Además se propone que los Oligobuninos son unos mustélidos troncales, que están más emparentados con los representantes actuales que con los otros musteloideos analizados y se propone una nueva interpretación paleobiológica para *M. ferox*, representando un ecomorfotipo análogo a las hienas actuales, en contraposición al tipo félido tradicionalmente relacionado con esta especie.

Se reconoce el primer registro en la Península Ibérica de *Iberictis buloti* en el Mioceno inferior (MN4) de els Casots (Cuenca del Vallès-Penedès). *Iberictis* emerge como el representante más antiguo de los Gulonini —*Iberictis*, *Plesiogulo* y *Gulo*— cuyo origen ahora se sitúa en el Mioceno inferior. Nuestros resultados indican que *Iberictis* es el género hermano de *Plesiogulo* (forma gigante del Mioceno superior).

Se determina la presencia de *Eomellivora piveteaui* en Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid, España, Mioceno superior, MN10), precisando su diagnosis y ampliando su rango estratigráfico a la zona MN10. Se revisa el material de *Eomellivora* publicado hasta la fecha y se aceptan como especies válidas a *E. piveteaui*, *E. wimani*, *E. ursogulo* y *E. hungarica*. Se confirma, mediante un análisis cladístico, que *Eomellivora* es el taxón hermano del actual ratel, clasificándolo como

Mellivorinae. Nuestros resultados prueban que *E. piveteaui* tuvo un antepasado común con el clado Turoliense-Ventiense *E. wimani*-*E. ursogulo*.

La re-examinación de los fósiles de *Hadriactis fricki* del Vallesiense inferior (MN9) de Austria, conlleva a la sinonimia del género *Hadriactis* con *Eomellivora*. *Eomellivora fricki* sería la especie de *Eomellivora* más grande conocida, así como una de las más primitivas. Se determina como Mellivorinae al mustélido gigante africano *Ekorus*, siendo grupo hermano de *Eomellivora*.

El gigantismo en musteloideos aparece muy pronto en la historia evolutiva del grupo, desarrollándose en distintas radiaciones independientes del Neógeno y Cuaternario. Después del estudio realizado en esta Tesis Doctoral, se propone dos definiciones para musteloideo gigante: (1) para formas extintas con representantes actuales que se puedan incluir en alguna subfamilia de Mustelidae, Ailuridae o Procionidae: taxones con una masa corporal estimada igual o mayor del doble de la masa de las formas vivas más grandes de su propia subfamilia; (2) para formas basales o con relaciones inciertas: taxones con una masa corporal estimada igual o mayor del doble de la masa del mustélido vivo terrestre más grande (*Gulo* 18 kg).

Filogenia, filogeografía y biogeografía histórica de las especies mediterráneas del género *Squalius* Bonaparte, 1837 (Actinopterygii, Cyprinidae).

Silvia Perea Aranda
Universidad Complutense de Madrid
Director: Ignacio Doadrio Villarejo
 Julio de 2017

El género *Squalius* Bonaparte, 1837 es uno de los géneros más diversificados y ampliamente distribuidos en la región Mediterránea, además, es uno de los géneros de ciprínidos más antiguo de la península ibérica y se conocen fósiles desde el Oligoceno. Por tanto, su historia evolutiva debe estar fuertemente ligada a procesos históricos y climáticos de la región Mediterránea durante la mayor parte del Terciario y Cuaternario. El género *Squalius* presenta dos linajes evolutivos desde un punto de vista genético. La presente tesis tiene como objetivo estudiar los distintos patrones de diversificación de las especies que pertenecen al linaje mediterráneo así como los procesos que los originan y que han dado lugar a la alta diversidad del grupo. De esta forma, se estudian las re-



Ejemplar de *Squalius pyrenaicus* del río Ruedas





laciones filogenéticas entre las distintas especies mediterráneas del género. Nuestros resultados sugieren que, a pesar de ser un grupo ampliamente estudiado, todavía quedan cuestiones evolutivas de gran interés por resolver, especialmente en la península ibérica, donde la diversidad de linajes evolutivos es mayor de lo que se consideraba previamente. A través del análisis filogenético de estas especies ibéricas, esta tesis muestra que las aproximaciones bayesianas de delimitación de especies, que tienen en consideración la coalescencia de las poblaciones, resuelven las relaciones filogenéticas entre las especies de forma más precisa que otros métodos filogenéticos, aunque estos últimos manifiestan de forma más evidente las incongruencias entre topologías de árboles. Así, cuando existen procesos de hibridación y

especiación reticulada los árboles bayesianos de especies no pudieron ser generados como ocurrió en las especies griegas del género en las que existe una captura mitocondrial. Los resultados de esta tesis también muestran un patrón de especiación alopátrica reciente en las especies de la vertiente oriental del Adriático guiado por la finalización de la formación del karst Dinárico, indicando la influencia de procesos geomorfológicos en la historia evolutiva de los organismos vivos. En esta tesis también se evaluó la estructura geográfica y los patrones de diversidad genética de las especies ibéricas del género *Squalius* demostrando la importancia de los factores climáticos como la estacionalidad mediterránea o las glaciaciones pleistocénicas en la generación de estos patrones. En las poblaciones del sur pertenecientes a *S. pyre-*

naicus, la estacionalidad mediterránea ha favorecido una mayor diversidad genética y una estructura metapoblacional asociada a continuos cuellos de botella y fragmentación de poblaciones. En las poblaciones del norte adscritas a *S. carolitertii*, la pérdida de variabilidad genética puede ser consecuencia de fuertes reducciones poblacionales e incluso extinción local de poblaciones provocada por el efecto de las glaciaciones. Un patrón de diversidad genética diferente se halla en las poblaciones del levante español de *S. valentinus*, donde la mayor diversidad genética aparece en tramos bajos de los grandes ríos y en pequeños ríos que presentan manantiales de caudal y temperatura constantes. Estos ambientes proporcionan una mayor estabilidad ambiental para las poblaciones. En este caso, la variabilidad genética parece estar influenciada no solo por factores climáticos sino también por la estructura y geomorfología de los ríos donde habitan estas especies, como también se observa en el sur de la península ibérica donde la laguna de la Janda posiblemente actuó como un reservorio de variabilidad genética de la fauna de peces de agua dulce de esta región.



En este tramo del río Almonte se puede observar el material utilizado para la pesca eléctrica de los ejemplares.

Influencias ambientales en la expresión y selección de caracteres melánicos en el cernícalo vulgar

David López Idiáquez

Universidad: Universidad Autónoma de Madrid

Director: Jesús Martínez-Padilla

Septiembre 2017





Ilustración de Lorenzo Pérez Rodríguez que muestra un ejemplar de cernícalo vulgar, *Falco tinnunculus* en vuelo.

El mundo animal es una constante fuente de estructuras y comportamientos que por su naturaleza llamativa han atraído la atención de multitud de científicos. Estos rasgos cumplen un importante papel para los animales, ya que son sistemas de comunicación que determinan la resolución de multitud de conflictos. Sin embargo, no todos los individuos, incluso dentro de una misma especie, exhiben, ni los mismos rasgos, ni en la misma intensidad. Esta variabilidad en la expresión de las señales está determinada por diversos factores, que pueden ser tanto intrínsecos como extrínsecos a los individuos. El uso de rasgos coloridos es una de las formas más habituales de emitir una señal, particularmente en aves. El sistema más común de coloración en aves es a través de la deposición de pigmentos, especialmente melaninas, que

dan tonalidades desde negros a tonos marrones o rojizos. Los rasgos melánicos tienen un papel prominente en la comunicación animal, tanto señalando la calidad individual durante la reproducción, como señalando la capacidad competitiva de los individuos cuando estos compiten por recursos limitados.

El punto central sobre el que pivotan todas las preguntas planteadas en esta tesis es estudiar los factores que modulan la expresión de los rasgos melánicos y su papel en diferentes contextos usando al cernícalo vulgar, *Falco tinnunculus*, como especie de estudio. Los estudios realizados durante la misma tuvieron lugar en la región de Campo Azávaro (Segovia) cuya población de cernícalos se viene estudiando de forma continua desde el año 1994 y en una población en Villalar de los Comuneros (Valladolid).

Los resultados de esta tesis muestran como la expresión de los rasgos dependientes de melanina es sensible a la variación en la cantidad de alimento, a la edad de los individuos y a su sexo. Por una parte, encontramos que el número de motas presente en el manto de los machos y el porcentaje de coloración gris presente en los obispillos de las hembras cambia con la edad de los individuos. Mientras que el número de motas en los machos decreció a medida que estos envejecían, la cantidad de gris en el obispillo de las hembras aumentó. Por otra parte, el tamaño de las motas de los machos estaba mediado por la abundancia de su principal presa, el topillo campesino, *Microtus arvalis*, teniendo los machos motas más



Hembra adulta de cernícalo, *Falco tinnunculus*. / David López-Idiáquez

grandes cuando había más alimento. Estos patrones de influencia fueron diferentes para machos y hembras adultas, lo que podría evidenciar que los rasgos dependientes de melanina cumplen un papel diferente en machos y hembras. De forma específica, en esta tesis se sugiere que el moteado del manto de los machos podría funcionar como una señal de calidad durante la elección de pareja y que el gris del obispillo de las hembras funcionaría como una señal de estatus. Finalmente, también se estudió el papel de la coloración de los pollos volanderos, encontrando que la oscuridad de sus plumajes podría funcionar como una señal de estatus entre los individuos jóvenes, a pesar de que los rasgos melánicos en los volantones no estuvo relacionada con la supervivencia futura.

