



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 25 – DICIEMBRE DE 2009

“UN CASO PRÁCTICO DE INVESTIGACIÓN EVOLUTIVA EN PLANTAS: HIBRIDACIÓN EXPERIMENTAL EN LA FAMILIA COMPOSITAE”

AUTORÍA GEMA CRUZ MAZO
TEMÁTICA BIOLOGÍA EVOLUTIVA
ETAPA ESO Y BACHILLERATO

Resumen

Se realizó la hibridación experimental de tres especies vegetales de la familia Compositae con el objeto de conocer la compatibilidad existente entre las especies cruzadas y sus posibles relaciones evolutivas. Se encontraron diferencias en las barreras reproductivas de las tres especies. Los híbridos mostraron menor capacidad reproductiva y mayor vigor que los parentales. Es un trabajo científico de posible puesta en práctica en las materias de Biología y Geología de 4º de E.S.O. y Biología de Bachillerato.

Palabras clave

Compuestas, vegetales, evolución, hibridación, barreras reproductivas, capacidad reproductiva, germinación, vigor.

1. INTRODUCCIÓN

El proceso de especiación comprende el desarrollo de nuevas y diferentes combinaciones de genes en las poblaciones que se separan, así como la formación de mecanismos de aislamiento reproductivo generados por la divergencia evolutiva de las poblaciones (Grant, 1981). Una vez que se alcanza la formación de razas disyuntas, subspecies o especies, puede darse el caso de que se produzcan cruces reproductivos entre dichas poblaciones divergentes, siendo éste un fenómeno conocido como hibridación natural (Grant, 1981). Se produce de un modo relativamente frecuente en las plantas vasculares, aunque sin uniformidad entre las familias de las plantas superiores (Ellstry et al., 1996). A pesar de ser bastante frecuente en la familia Compuestas, en el género *Scorzoneroida* se han documentado pocos casos de hibridación natural.



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 25 – DICIEMBRE DE 2009

Los patrones de hibridación entre especies, tanto naturales como experimentales, han contribuido en gran medida a la identificación de procesos de microevolución, mostrando la compatibilidad entre las especies cruzadas, las barreras de aislamiento pre- y postcigóticas, la competición de polen, la capacidad reproductiva de la progenie híbrida, el papel de la selección natural y la introgresión (Nieto Feliner et al, 1996; Nieto Feliner, 1997).

Nuestro estudio se centra en la hibridación experimental de tres especies estrechamente emparentadas del género *Scorzoneroidea*, concretamente *S. palisae*, *S. salzmani* y *S. mueleri*. Todas las poblaciones analizadas se encuentran en una relativa proximidad geográfica, sur de la Península Ibérica y Marruecos. La filogenia molecular del género muestra que dichas especies forman parte de un grupo monofilético (subclado A) del clado I. Existen incongruencias en la posición filogenética de *S. salzmani* cuando se comparan las filogenias basadas en datos nucleares y cloroplásticos. En el primer caso, *S. salzmani* aparece como un taxón hermano del resto de las especies del subclado A, y según el segundo forma un grupo monofilético muy apoyado con *S. palisae*. Las incongruencias entre los datos filogenéticos derivados de diferentes genomas en plantas, se han explicado fundamentalmente por mecanismos de hibridación e introgresión (Rieseberg y Soltis 1991; Rieseberg et al., 1996).

Se pretende averiguar si existen barreras a la hibridación entre estas especies, y en caso de que se produzcan determinar si se expresan mediante la incompatibilidad de los cruces, la inviabilidad o debilidad de los híbridos o la esterilidad de los híbridos. Puede plantearse como un trabajo de investigación voluntario en las materias de 4º de E.S.O. y Biología de Bachillerato. Dada la lentitud de los procesos biológicos implicados, el trabajo en su conjunto requeriría de varios cursos escolares, siendo necesaria la concreción real de los objetivos planteados para cada grupo de alumnos y año. Supondría para los alumnos la puesta en práctica del método científico, la observación real de los mecanismos evolutivos estudiados en la materia y el respeto e interés por el mundo vegetal.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1 Plantas y zona de estudio

Son hierbas anuales, con raíz vertical, hojas en roseta basal de enteras a pinnatífidas y tallos ramificados. Cada capítulo presenta un involucre con 2-3 filas de brácteas, un receptáculo plano sin brácteas interseminales y lígulas amarillas. Los pelos, cuyo están presentes, son simples. Los frutos son de tipo aquenio y monospermos. En general los aquenios periféricos carecen de vilano y los aquenios centrales tienen un vilano de 10-12 pelos plumosos. En las poblaciones naturales normalmente comienza la floración a mediados de febrero, y continúan hasta finales de abril, con variaciones según la especie, la población y las condiciones climáticas del año en que se desarrollen; por tanto son especies anuales de invierno. Su periodo de vida se ajusta a los meses del año en los que no existe déficit hídrico. En el invernadero se observó que las tres especies muestran un tiempo de vida similar (alrededor de 4 meses y medio) y un periodo de floración de 3 meses aproximadamente.



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 25 – DICIEMBRE DE 2009

Scorzoneroida palisae se encuentra en el suroeste de la Península Ibérica, en algunas localidades del norte de Marruecos, y en las Islas Canarias (Tenerife). Puede habitar en lugares abiertos, tierras baldías, riberas de río y pantano, pinares, dehesas de encina y/o alcornoque, margen de cultivos, cunetas de caminos y carreteras, o en monte abierto por encima de 350 m de elevación (625 m en islas canarias) (Izuzquiza, 1991). Además se desarrolla en una gran variedad de tipo de suelos, preferentemente ácidos: arenosos, arcillosos, esquistosos y pizarrosos, bajo el predominio del clima mediterráneo, con inviernos templados y húmedos, y veranos largos, calurosos y secos. Se caracteriza por tres meses con déficit hídrico que corresponden al verano, una temperatura media anual de 16-20 °C, y una precipitación media anual de 500-750 mm.

Scorzoneroida salzmani es una especie endémica de Marruecos que se distribuye por el noroeste, sobre todo a lo largo de la llanura de la costa Atlántica, desde Tánger a Casablanca, encontrándose una mayor densidad de poblaciones en el bosque de La Mamora y en altitudes comprendidas entre 30 y 180 metros. Forma parte del pastizal nitrófilo que habita en los márgenes de cultivos, cunetas de caminos y carreteras, lugares abiertos, tierras baldías, alcornocales, pinares, y palmitares. Se desarrolla preferentemente sobre suelo silíceo arenoso. En esta zona predomina el clima mediterráneo, con temperaturas altas en verano y lluvias invernales intensas en el Rif Occidental (debido a una marcada influencia Atlántica) que descienden hacia el sur y el este. En las zonas costeras el clima se suaviza y cuanto más al sur, las lluvias son más escasas.

Scorzoneroida mueleri se distribuye alrededor de la cuenca mediterránea: norte de África y oeste de Asia, Italia, Cerdeña, Sicilia y sudeste de la Península Ibérica (Almería). Forma parte de estepas, palmitares, encinares, cunetas de carreteras y bordes de cultivo a altitudes comprendidas entre 30 y 1300 metros. Puede desarrollarse sobre distintos tipos de sustrato: arena, arenisca, yeso, cuarcita, esquisto, caliza o margas. Se sitúa bajo la influencia de un clima subdesértico, en el que las precipitaciones anuales raramente superan los 300 litros por metro cuadrado (soliendo ser torrenciales) y las temperaturas medias son superiores a los 17°C.

Tabla 1. Poblaciones estudiadas de *S. palisae*, *S. salzmani* y *S. mueleri*, especificándose la localización, la coordenada geográfica, la altitud, el tipo de suelo y la fecha de recolección.

Taxon	Población	Coordenada geográfica	Altitud	Hábitat	Sustrato	Fechas de recolección
S. palisae	P1. Villaverde del Río (Sevilla, Spain)	37° 35'N 5° 52'W	17 m.	Parcela abandonada entre cultivos y huertas.	Arcilla	29/02/2004
	P3. Hinojos, Finca de Coto Gelo (Huelva, Spain)			Pinares	Arenisca	02/03/04
S. salzmani	P7. Larache. Carretera nacional de Larache. El ksar el Kbir. (Morocco)	35°7'23.6''N 6° 9'30''W	50 m	Borde de camino y cultivo de cereales. A 500 m del acantilado costero.	Arenisca	17/04/2003
	P8. Bosque de la Mamora. Entre Sidi-	34° 8'2.2''N		Alcornocal	Arena	17/04/2003



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 25 – DICIEMBRE DE 2009

	Yahya-du-Gharb y Tiflèt (Morocco)	6° 9'32.1'' W				
S. mueleri	P9. Alrededores de Tabernas (Almería, Spain)	37° 2' 10.2'' N 2° 25' 5.2'' W	400 m.	Cuneta de carretera. Estepa	Marga	21/05/2004
	P10. Kenitra. Medhiya Plage. Puerto (Morocco)	34° 15' 50'', 6'' N 6°39'30'' W		Talud	Marga	17/04/03
	P11. Agadir. SE de Agadir, a 10 km de Biougra, en dirección a Tafraoute (Morocco)	30° 15'28,5''N- 25'33'' W		Arenales con Argania espinosa	Arena	20/04/03
	P12. Antiatlas. Entre Agadir y Tafraoute. A 18 km al S. de Aid-Baha (Morocco)	30° 1'41,4'',N 2'36'' W	980		Esquisto	20/04/03
	P13. Gran Atlas. Carretera Taroudant-Marrakech. A 25 km al sur de Tizi N-Test (Morocco)	30° 47'14'',7''N- 23'22'' W	950	Bosque de Argania espinosa	Caliza	21/04/03
	P14. Atlas Medio. Entre Marrakech y Beni-mellal. El Kelaa-des-sirarhna (Morocco)	32°3'31''N- 7°22'56''		Lugares nitrófilos de los alrededores del pueblo	Arcilla	20/04/03

2.2. Estudio interespecífico

- **Hibridación experimental**

Las plantas individuales se sembraron en macetas de plástico (18 x 15 cm) en un sustrato de turba y perlita (3:1 v/v) concretamente entre 10-15 aquenios por población en condiciones de fotoperiodo controlado (16h luz/8h oscuridad), temperatura (18°-22°C) y humedad (cada 4h), en un invernadero de la Universidad de Sevilla (España).

Para todos los tratamientos, antes del momento de la floración, los capítulos se embolsaron con una bolsa de té para evitar posibles contaminaciones. Se seleccionaron las plantas autoincompatibles. Las polinizaciones se hicieron en el estado de receptividad del estigma y se realizaron mediante la frotación suave de los capítulos para facilitar la transferencia de polen a los estigmas. Esta operación se repitió al menos dos veces durante el periodo de antesis del capítulo. Las flores y los frutos con embriones se contaron para estimar la razón entre el número de frutos producidos frente al número de flores del capítulo (número de flores transformados en frutos) para cada capítulo cruzado.

Desde Enero a Mayo de 2004, se llevaron a cabo cruces interespecíficos entre *S. palisae*, *S. salzmani* y *S. mueleri*, usyo cada especie como madre y/o donador de polen, según el tipo de cruce: *S. palisae* x *S. salzmani*, *S. salzmani* x *S. palisae*, *S. mueleri* x *S. palisae*, *S. palisae* x *S. mueleri*, *S. mueleri* x *S. salzmani* y *S. salzmani* x *S. mueleri* (la planta madre se indica primero). Para este propósito se usaron de 1 a 3 capítulos por individuo. Los aquenios producidos se recolectaron y almacenaron en sobres de papel a temperatura ambiente (22-25°C).



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 25 – DICIEMBRE DE 2009

- **Germinación, capacidad reproductiva y viabilidad del polen en los híbridos**

En Septiembre-Octubre de 2004, un total de 1056 aquenios de híbridos bien desarrollados, procedentes de los distintos cruces, fueron situados en una placa de Petri de 9 cm de diámetro sobre papel de filtro Whatman # 1 humedecido con agua destilada y mantenido a temperatura ambiente (22°C). Las placas se inspeccionaron diariamente, anotándose el número de semillas germinadas (aquellas con la radícula de más de 0,2 mm). El experimento duró 50 días, pero las placas se observaron durante 20 días más para confirmar que no germinaban más semillas (Baskin y Baskin, 1998). Para ver la respuesta de germinación, se calcularon la proporción de germinación final y la media del tiempo de germinación (t_{50} , i.e. número de días en el que se alcanza el 50% del total de germinación).

Treinta aquenios de la F1 de cada tipo de cruce, se sembraron con el objetivo de determinar su capacidad reproductiva. Desde Enero a Mayo de 2005, se realizaron cruces entre individuos de la misma raza híbrida, usando para este propósito (0)1-3(5) capítulos por individuo. Se estudió la auto-incompatibilidad usando (0)1-3 capítulos automáticamente autopolinizados y (0)1-3 capítulos polinizados manualmente por individuo.

La viabilidad del polen puede verse afectada por factores ambientales y genéticos, pero en este estudio, consideramos que bajo condiciones homogéneas de invernadero, la esterilidad del polen de los híbridos debía ser por un desapareamiento de los cromosomas durante la meiosis debido a la carencia de homología cromosómica (Nieto Feliner et al., 1996). Se recogieron botones florales de 10 individuos de cada raza híbrida y de las especies parentales (que crecían en el invernadero). Se fijaron en 96% etanol/ácido acético glacial (3/1) bajo 4°C durante 24 horas. Después se pasaron a etanol 70% en las mismas condiciones de temperatura y luego se tiñeron en ácido carmínico. Para obtener el polen, se diseccionaron tres flores tubulares por capítulo e individuo. En total se estudiaron dos muestras por individuo, contándose el número de granos de polen existente en un campo de microscopio para cada una de las muestras. Se identificaron los granos de polen viable (bien teñidos y con tamaño normal) y los no viable (sin teñir y pequeños), y se calculó el porcentaje de polen viable. El diámetro de los granos teñidos y sin teñir fue medido para cada taxón parental e híbrido con una regleta incorporada a la lente del microscopio óptico.

- **Parámetros biológicos y morfológicos de los capítulos en parentales e híbridos**

Los primeros capítulos de 81 plantas parentales y 139 híbridos fueron marcados y dejados sin polinizar, siendo un total de 138 y 228 capítulos respectivamente. Los diámetros de los capítulos se midieron al mediodía (12-15:00 horas) y en el segundo y tercer día del periodo de la antesis. También se anotó el número de días en que estaban abiertos los capítulos. Por otra parte se calculó el número



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 25 – DICIEMBRE DE 2009

de flores pertenecientes a 478 capítulos de 46 plantas parentales y 629 capítulos de 156 plantas híbridas.

- **Desarrollo y vigor de parentales e híbridos**

El tiempo de vida, la fenología y la producción de los capítulos se midieron en los parentales (20-32 individuos por cada especie parental) y en los híbridos (5-30 individuos por raza híbrida). También se anotaron el número de individuos que murieron jóvenes o con un crecimiento menor, la fecha de germinación, la fecha del comienzo y el final del periodo de floración, así como de la muerte de las plantas. Desde el comienzo de la floración se anotaron cada 15 días el periodo de floración, el número de botones florales, el número de capítulos abiertos y el número de capítulos marchitos.

3. RESULTADOS

3.1. Cruces interespecíficos

La proporción de frutos bien desarrollados producidos por los cruces entre *S. palisae* (como planta madre) y *S. salzmani* (como donador de polen) fue relativamente bajo o moderado (1,64-47,82%) con una media de $7,07 \pm 1,714$ y sólo seis plantas madre sin producción. Además cuyo *S. mueleri* actuó como macho, la fructificación no alcanzó el 2%.

Los cruces de *S. salzmani* (como planta madre) con *S. palisae* (como donador de polen) generó un porcentaje de fructificación moderado, con una media de $27,30 \pm 3,74\%$ y un rango de 3,17 – 94,87%, encontrándose un total de 95% de plantas madre productoras (Tabla 2). Por otra parte, en el cruce *S. salzmani* x *S. mueleri* la media de los porcentajes de fructificación descendió a $8,52 \pm 3,94$ con un máximo de 61,11% y sólo el 40% de las plantas madre produjeron frutos (Tabla 2).

El porcentaje de fructificación más elevado fue obtenido para el cruce *S. mueleri* x *S. palisae*, alcanzó el 95,60%, con una media de $30,75 \pm 4,074$ y un alto número de plantas madre productoras de frutos (88%). En el caso de *S. salzmani* como donante de polen, el porcentaje de fructificación decreció a $16,33 \pm 3,29$, con valores bajos o moderados (3,57 – 63,63) y con un 70% de plantas madre productoras de frutos.

3.2. Germinación, capacidad reproductiva y viabilidad del polen de los híbridos

Los aquenios obtenidos de los cruces *S. palisae* x *S. salzmani* y *S. salzmani* x *S. palisae* mostraron una germinación rápida (t_{50} alrededor de 3 días), siendo el porcentaje de germinación menor al 80% (78% y 76,90% respectivamente). Por otra parte, los aquenios híbridos *S. salzmani* x *S. mueleri* mostraron las germinaciones más lentas (t_{50} alrededor de 7 días) y los porcentajes de germinación



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 25 – DICIEMBRE DE 2009

menores (63,26%). Los mayores porcentajes de germinación se obtuvieron para los aquenios producidos en las plantas madre *S. mueleri* (93,72% para *S. mueleri* x *S. palisae* y 85,09% para *S. mueleri* x *S. salzmani*) con un t_{50} de 5 días en ambos tipos de híbridos.

El porcentaje de polen teñido fue casi igual en todos los tipos de híbrido (entre 33,88% y 66,66%), con una media similar para todos ellos. De todos modos, los híbridos mostraron una importante reducción de la fertilidad del polen si lo comparamos con los producidos por los parentales (en *S. palisae* : $99,20 \pm 0,13\%$, en *S. salzmani*: $97,01 \pm 1,14\%$; y en *S. mueleri*: $88,13 \pm 3,1\%$).

Por otra parte, todos los híbridos fueron auto-incompatibles, con la excepción de dos individuos de los cruces *S. salzmani* x *S. palisae* que fueron pseudo-autocompatibles. Además, los cruces entre híbridos del mismo tipo mostraron muy baja producción de frutos para todos ellos.

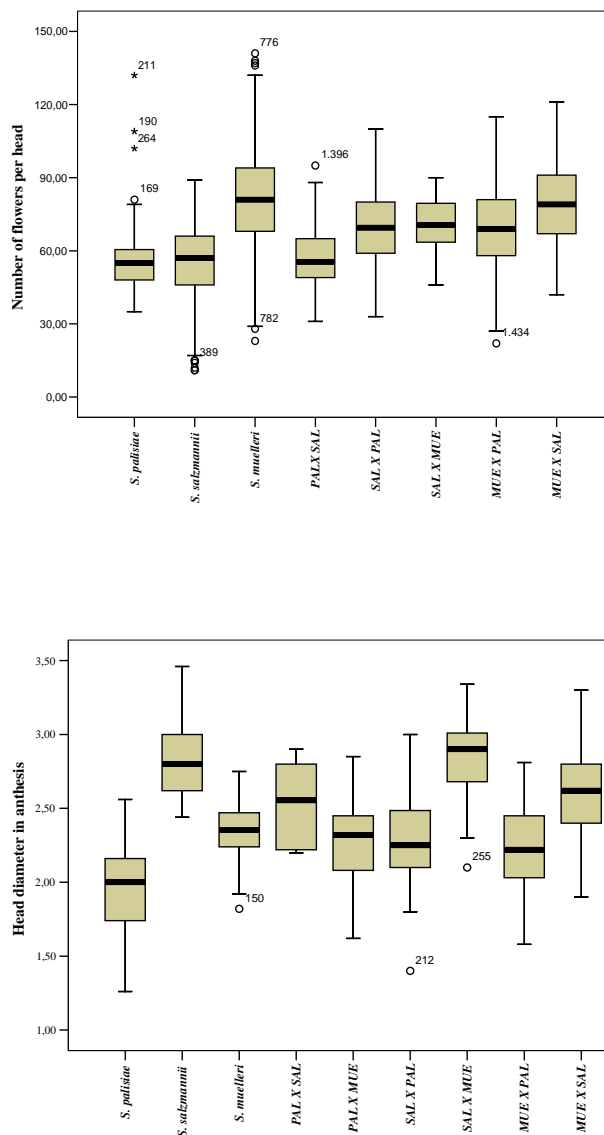
3.3. Parámetros morfológicos y biológicos de los capítulos de parentales e híbridos

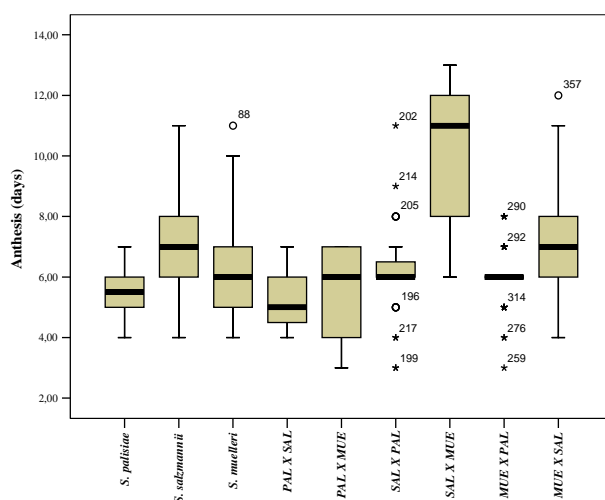
El número de flores por capítulo mostró diferencias estadísticas entre los taxones estudiados (ANOVAs, $F=103.766$, $p=0.000$). Los parentales *S. palisae* y *S. salzmani*. mostraron los capítulos de menor número de flores ($55,3220 \pm 0,65387$, $N=264$; $54,9760 \pm 1,01968$, $N=250$; $58,0789 \pm 2,25551$, $N=38$; respectivamente) y sin diferencias estadísticas entre ellos (Figura 1). Los mayores números se encontraron en *S. mueleri* ($81,3756 \pm 0,95301$, $N=426$) junto con el híbrido *S. mueleri* x *S. salzmani* ($78,7860 \pm 1,02539$, $N=257$). El resto de razas híbridas presentó una situación intermedia entre ambos extremos (Figura 1).

Respecto al diámetro de los capítulos en la antesis, se encontraron diferencias estadísticas entre los taxones (ANOVAs, $F= 36,841$, $p=0.000$). *S. palisae* presentó los menores diámetros de capítulo ($1,9409 \pm 0,05455$, $N=33$), mientras que *S. salzmani* los mayores ($2,8237 \pm 0,03730$, $N=41$) junto con el híbrido *S. salzmani* x *S. mueleri* ($2,8167 \pm 0,08499$, $N=15$). En general, el resto de los híbridos mostró un patrón intermedio entre los rangos característicos de los parentales (Figura 1).

El híbrido *S. salzmani* x *S. mueleri* mostró los periodos de antesis más largos (10.07 ± 0.66 , $N=13$) mientras que no se encontraron diferencias significativas en el resto de los taxones. Los análisis ANOVAs aplicados para todos ellos fueron significativos ($F= 12.64$, $P=0.000$) (Figura 1).

Figura 1. Número de flores por capítulo, diámetro de los capítulos (mm) en antesis y duración de la antesis (días) de los capítulos de las especies parentales y de los híbridos. Se indica la mediana, cuartiles, máximos, mínimos.





3.4. Desarrollo y vigor de los parentales y de la progenie híbrida

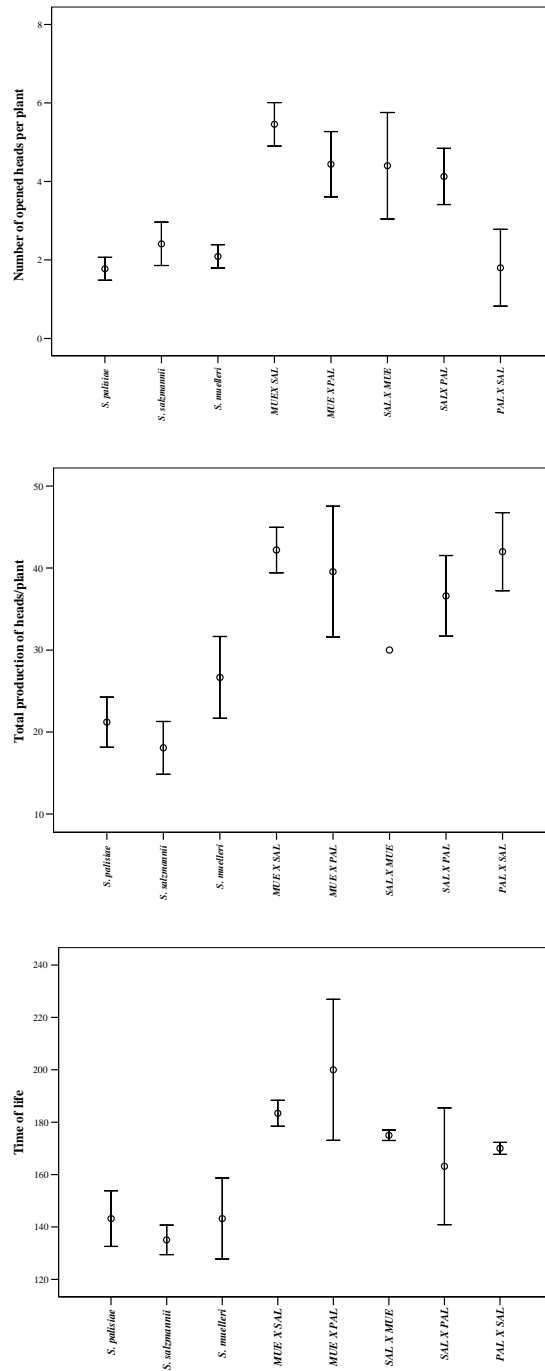
Se consideraron híbridos debilitados, a aquellos que vivieron un corto periodo de tiempo, y desarrollaron solamente un número limitado de hojas, con algún tipo de deformación. En todas las combinaciones de híbridos producidas, los porcentajes de plantas debilitadas fueron bajos, y alcanzaron como máximo el porcentaje de 10% en la combinación *S. muelieri* x *S. palisae*.

La mayoría de los híbridos fueron más vigorosos que los parentales, mostraron mayor tiempo de vida (ANOVAs, $F=11,085$, $P=0.000$), mayor producción de capítulos (ANOVAs, $F = 21,018$, $p=0.000$) y mayor número de capítulos abiertos simultáneamente (ANOVAs $F=22,57$, $p=0.000$) (con la excepción de *S. palisae* x *S. salzmani*) (Figura 2).

Figura 2. Número de capítulos abiertos por planta simultáneamente, total producción de capítulos por planta y tiempo de vida para los parentales e híbridos. Se indica la media +- 2 veces el error estándar.

**INNOVACIÓN
Y
EXPERIENCIAS
EDUCATIVAS**

ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 25 – DICIEMBRE DE 2009





ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 25 – DICIEMBRE DE 2009

DISCUSIÓN

La hibridación artificial permite determinar la existencia de posibles barreras entre los taxones involucrados, a través del porcentaje de fructificación obtenido para cada tipo de cruce realizado (Nieto Feliner et al., 1996). En nuestro caso, dicho porcentaje varía en función de los parentales y de la dirección de los cruces. Por ejemplo, no se detectó hibridación para el cruce entre *S. palisae* (como donador del óvulo) y *S. mueleri* (como donador de polen), aunque en el caso contrario (*S. mueleri* x *S. palisae*) se obtuvieron los mayores porcentajes de fructificación. Este fenómeno de asimetría ocurre, aunque de modo menos contrastado, en el resto de combinaciones. Según Chari y Wilson (2001), es frecuente que las barreras de aislamiento reproductivo sean altamente asimétricas en las plantas, debido fundamentalmente a la competencia existente entre los distintos tipos de polen en el momento de la formación del tubo polínico. En cualquier caso, las barreras reproductivas detectadas entre *S. palisae* y *S. salzmani* son más débiles que las que se encuentran entre *S. mueleri* y el resto, fundamentalmente cuando éste último actúa como planta madre.

Respecto a la germinación de las semillas híbridas, se obtuvieron diferentes resultados según el tipo de cruce llevado a cabo. Para *S. salzmani* x *S. mueleri*, los aquenios híbridos mostraron las germinaciones más lentas y los menores porcentajes de germinación. Por otra parte, el mayor porcentaje de germinación se obtuvo para *S. mueleri* cuando actuó como planta madre, mientras que las germinaciones más rápidas se encontraron para los cruces *S. palisae* x *S. salzmani* y *S. salzmani* x *S. palisae*. Es importante considerar que el porcentaje de semillas germinadas no depende solamente de viabilidad de las semillas, sino que también está influida por el grado de compatibilidad existente entre los parentales, así como por factores genéticos y ambientales. Si existe una homología incompleta de los genomas parentales, podría esperarse que se expresara como un tiempo de germinación tardío de las semillas híbridas o como el fenómeno contrario, debido a una ruptura de los mecanismos que gobiernan la dormancia (Dahl, 1992). En cualquier caso nuestros resultados no permiten dilucidar sus posibles relaciones evolutivas.

El potencial de producción de polen viable en todos los tipos de híbridos fue relativamente bajo (33,88 - 66,66%) si lo comparamos con el obtenido en los parentales. La esterilidad inicial de los híbridos F1 está causada probablemente por incompatibilidades génicas y cromosómicas entre los taxones parentales (Mráz y Paule, 2006). Este hecho afecta al éxito de la hibridación natural por reducción de la formación de progenie por cruces con los parentales (introgresión) (Campbell et al., 2002). Además, el éxito del híbrido depende de su producción de semillas, su capacidad de supervivencia en el medio ambiente y la cantidad de polen dispersado por los polinizadores (Campbell y Waser, 2001; Campbell et al., 2002; Campbell et al., 2003). Concretamente, la producción de semillas de los híbridos fue muy baja, comportándose todos ellos como auto-incompatibles y mostrando una baja fructificación tras el tratamiento de xenogamia realizado con individuos de la misma población. En contraste, los híbridos fueron más vigorosos que los parentales, con un mayor tiempo de vida, una mayor producción de capítulos y un mayor número de capítulos abiertos simultáneamente.



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 25 – DICIEMBRE DE 2009

Si relacionamos los parámetros biológicos y morfológicos de los capítulos con el sistema de reproducción, *S. palisae* mostró el número de flores más bajo así como el menor diámetro del capítulo. Dichos caracteres se asocian generalmente a un mayor grado de autocompatibilidad (Ortiz, 2006, French et al., 2005) que sin duda es más acusado en *S. palisae* que en las demás especies estudiadas. El diámetro del capítulo permite una diferenciación clara entre las tres especies, hecho que es importante dada la similitud morfológica que presentan.

BIBLIOGRAFÍA

Baskin, C.C. y Baskin, J.M. (1998): *Seeds Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination.*, San Diego, California, USA: Academic Press.

Campbell D. R., Alarcón R., Wu, C.A. (2003): Reproductive isolation and hybrid pollen disadvantage in *Ipomopsis*. *Journal of Evolution and Biology.*, número 16 (536-540).

Campbell, D.R. Waser, N.M., Pederson, G.T. (2002): Predicting patterns of mating and potential hybridization from pollinator behaviour. *American Naturalist.*, número 159 (438-450).

Campbell, D.R., Waser, N.M. (2001): Genotype by environment interaction and the fitness of plant hybrids in the wild. *Evolution*, número 55 (669-676).

Chari, J., Wilson, P. (2001): Factors limiting hybridization between *Penstemon spectabilis* and *Penstemon centranthifolius*. *Canadian Journal of Botany.*, número 79 (1439-1448).

Dahl, A. E. (1992): Artificial crossing experiments within *Hypecoum* sect. *Hypecoum* (*Papaveraceae*). *Nordic Journal Botany.*, volume 1, número 12 (13-29).

Ellstry, N.C., Whitkus, R., Rieseberg, L. H. (1996): Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, número 93 (5090-5093).

Finch, R.A., Sell, P.D. (1976): *Leontodon. Flora Europaea*. Cambridge: Cambridge University Press



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 25 – DICIEMBRE DE 2009

French, G. C., Ennos, R. A., Silverside, A. J., y Hollingsworth, P. M. (2005): The relationship between flower size, inbreeding coefficient y inferred selfing rate in British *Euphrasia* species. *Heredity*, número 94 (44–51).

Grant, V. (1981): *Plant speciation.*, New York, USA: Columbia University Press

Izuzquiza, A., Nieto Feliner, G. (1991): A new species and two new combinations of *Leontodon* (*Asteraceae*, *Hypochoeridinae*). *Nordic Journal of Botany*, número 11 (33–40).

Mráz P., Paule J. (2006): Experimental hybridization in the genus *Hieracium* s. str.: crosses between diploid taxa. *Preslia*, número 78 (1-26).

Nieto Feliner G., Izuzquiza A. y Lansac. A.R. (1996): Natural y experimental hybridization in *Armeria* (*Plumbaginaceae*): *A. villosa* subsp. *carratracensis*. *Plant systematic and evolution*, número 201 (163-177).

Nieto Feliner, G. (1997): Natural and experimental hybridization in *Armeria* (*Plumbaginaceae*). *A. salmantica*. *International Journal of Plant Sciences*, número 158 (585-592).

Ortiz, M.A., Talavera, S., García-Castaño, J.L., Tremetsberger, K., Stuessy, T.,

Balao, F., Casimiro-Soriguer, R. (2006): Self-incompatibility and floral parameters in *Hypochoeris* sect. *hypochoeris* (*Asteraceae*). *American Journal of Botany*, volume 2, número 93 (234–244).

Rieseberg, L.H. (1996): Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceedings of the National Academy Science, USA*, número 93 (5090-5093).

Rieseberg, L.H., Soltis, D.E. (1991): Phylogenetic consequences of cytoplasmic gene flow in plants. *Evolutionary Trends in Plants*, número 5 (65-83).



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 25 – DICIEMBRE DE 2009

Autoría

- Nombre y Apellidos: GEMA CRUZ MAZO
- Centro, localidad, provincia: I.E.S. "San Jorge", Villanueva del Trabuco, Málaga.
- E-mail: gcrumaz@upo.es