

UNIVERSITAT POLITÈCNICA DE VALÈNCIA

ESCOLA TÈCNICA SUPERIOR D'ENGINYERIA
AGRONÒMICA I DEL MEDI NATURAL



**Análisis de la distribución espacial en el complejo poliploide de
Centaurea aspera (2n) - *C.x subdecurrens* (3n) - *C. seridis* (4n) en
sus zonas de contacto**

TRABAJO FINAL DE GRADO EN INGENIERÍA
AGROALIMENTARIA Y DEL MEDIO RURAL

Autor:

D. Miguel Gómez Laporta

Curso académico:

2015-2016

Tutores:

Prof. Alfonso Garmendia Salvador

Prof. María Ferriol Molina

Valencia, Julio de 2016

Título del TFG

Análisis de la distribución espacial en el complejo poliploide de *Centaurea aspera* (2n) - *C. x subdecurrens* (3n) - *C. seridis* (4n) en sus zonas de contacto.

Autor

Alumno: D. Miguel Gómez Laporta

Tutor académico

Prof. D. Alfonso Garmendia Salvador

Localidad y Fecha

Valencia, Julio de 2016

Cotutor

Prof. Dña. María Ferriol Molina

Resumen

El género *Centaurea L.* pertenece a la familia *Asteraceae (Compositae)*. Esta familia es una de las más diversas, ya que incluye unos 1.620 géneros y más de 23.600 especies. Esta gran diversificación de *Centaurea* se produce en gran medida mediante mecanismos de poliploidización e hibridación. De hecho, la capacidad de hibridación en el género *Centaurea* es una de las más altas conocidas, afectando sobre todo a especies cercanas o de la misma sección (Mateo y Crespo, 2009).

A lo largo de la costa levantina contamos con uno de los complejos poliploides más interesantes de este género, producido por la hibridación de *C. aspera* subsp. *stenophylla* (2n), *C. seridis* subsp. *maritima* (4n) y su híbrido estéril *C. x subdecurrens* (3n). La genética y taxonomía de estos complejos híbridos han sido estudiados recientemente por el equipo de investigación que dirige este proyecto (Ferriol 2015 y anteriores) aunque las relaciones ecológicas y la distribución espacial a micro y meso escala todavía no están suficientemente estudiadas.

Ruíz (Ruiz et al., 2014) ya realizó una primera aproximación a la distribución espacial a macro y microescala y estudió las condiciones del microhábitat de cada uno de los taxones de este complejo poliploide en el Saler, utilizando parcelas estrechas y alargadas para intentar dilucidar los gradientes asociados con la distancia al mar.

En este estudio se han comparado los patrones de distribución espacial en complejos híbridos de diferentes localidades, desde Chilches a Calblanque, pasando por la Marjal dels Moros, El Saler, Guardamar del Segura, Torrevieja (La Mata) y Santa Pola.

En cada una de estas localidades, se han realizado parcelas lo más grandes posibles, de forma sistemática, tomando datos de posicionamiento de cada individuo.

Se ha observado una segregación espacial entre *C. aspera* y *C. seridis* en función de la distancia al mar a un nivel de mesoescala, aunque a microescala no quede tan claro.

La distribución espacial ha resultado ser agregada en los tres taxones, formando manchas de las que se excluye en gran medida al resto de taxones, excepto en el caso de *C. x subdecurrens* que suele aparecer siempre cerca de *C. aspera*.

Palabras clave

Diploide, triploide, tetraploide, híbrido, competencia, mutualismo, micro, meso escala, relación ecológica.

Resum

El gènere *Centaurea* L. pertany a la família *Asteraceae* (*Compositae*). Aquesta família és una de les més diverses, ja que inclou uns 1.620 gèneres i més de 23.600 espècies. Aquesta gran diversificació de *Centaurea* es produeix en gran mesura mitjançant mecanismes de poliploidització i hibridació. De fet, la capacitat d'hibridació en el gènere *Centaurea* és una de les més altes conegudes, afectant sobretot a espècies properes o de la mateixa secció (Mateu i Crespo, 2009).

Al llarg de la costa lleuantina comptem amb un dels complexos poliploides més interessants d'aquest gènere, produït per la hibridació de *C. aspera* subsp. *stenophylla* (2n), *C. seridis* subsp. *maritima* (4n) i el seu híbrid estèril *C. x subdecurrens* (3n). La genètica i taxonomia d'aquests complexos híbrids han estat estudiats recentment per l'equip d'investigació que dirigeix aquest projecte (Ferriol 2015 i anteriors) encara que les relacions ecològiques i la distribució espacial a micro i meso escala encara no estan prou estudiades.

Ruíz (Ruiz et al., 2014) ja va realitzar una primera aproximació a la distribució espacial a macro i microescala i va estudiar les condicions del microhàbitat de cadascun dels taxons d'aquest complex poliploide al Saler, utilitzant parcel·les estretes i allargades per intentar dilucidar els gradients associats amb la distància al mar.

En aquest estudi s'han comparat els patrons de distribució espacial en complexos híbrids de diferents localitats, des de Xilxes a Calblanque, passant per la Marjal dels Moros, El Saler, Guardamar del Segura, Torrevella (La Mata) i Santa Pola.

En cadascuna d'aquestes localitats, s'han realitzat parcel·les el més grans possibles, de forma sistemàtica prenent dades de posicionament de cada individu.

S'ha observat una segregació espacial entre *C. aspera* i *C. seridis* en funció de la distància al mar a un nivell de mesoescala, encara que a microescala no quedi tan clar.

La distribució espacial ha resultat ser agregada en els tres taxons, formant taques de les quals s'exclou en gran manera a la resta de taxons, excepte en el cas de *C. x subdecurrens* que sol aparèixer sempre prop de *C. aspera*.

Paraules clau

Diploide, triploide, tetraploide, híbrid, competència, mutualisme, micro, meso escala, relació ecològica.

Abstract

The genus *Centaurea* L. belongs to the family *Asteraceae* (*Compositae*). This family is one of the most varied, since it includes more than 1,620 genera and more than 23,600 species. This great diversification of *Centaurea* occurs largely through mechanisms of hybridization and polyploidization. In fact, the ability of hybridization in the genus *Centaurea* is one of the highest known, affecting mostly closely related species or the same section (Matthew and Crespo, 2009).

Along the East Coast we have one of the most interesting complex polyploids of this genus, produced by the hybridization of *C. aspera* subsp. *stenophylla* (2n), *C. seridis* subsp. *maritima* (4n) and its sterile hybrid, *C. x subdecurrens* (3n). Genetics and taxonomy of these complex hybrids have been studied recently by the research team that leads this project (Ferriol 2015 and earlier) Although ecological relationships and spatial distribution to micro and meso scale still are not sufficiently studied.

Ruiz (Ruiz et al., 2014) already made a first approach to macro and microscale spatial distribution and studied conditions of the microhabitat of each of the taxa of this polyploid complex in El Saler, using plots, narrow and elongated to try dilucidar gradients associated with the distance to the sea.

In this study the patterns of spatial distribution in hybrid complexes of different localities, have compared from Chilches to Calblanque, passing through the Marjal dels Moros, El Saler, Guardamar del Segura, Torrevieja (La Mata) and Santa Pola.

En each one of these places, there have been plots the largest possible, systematically, tomarando positioning of each individual data.

A spatial segregation has been observed between *C. aspera* and *C. seridis* in function of the distance to the sea to a mesoscale level, although microscale is not so clear.

The spatial distribution has proven to be added in the three taxa, forming stains that excluded largely to other taxa, except for *C. x subdecurrens* which usually always appear about *C. aspera*.

Key words

Diploid, triploid, tetraploid, hybrid, competition, mutualism, micro, meso scale, ecological relationship.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer con estas palabras, a todas las personas que se hayan visto involucradas en ayudarme a llegar hasta donde estoy, sobretodo agradecer a:

Mis directores de proyecto: Alfonso Garmendia y María Ferriol, por toda la ayuda prestada y por armarse de paciencia a la hora de compartir sus conocimientos y ayudarme a solucionar las muchas dudas que me han ido surgiendo en la elaboración del presente proyecto. Así como al profesor Hugo Merlé por aportar al inicio ideas para la elaboración del diseño del muestreo. Gracias a todos por hacer posible la realización de este TFG, sin vosotros no hubiese podido optar por la rama que más me apasiona: la ecología y más concretamente la investigación en la distribución espacial y ecología terrestre.

A mis familiares, en especial a mi madre M.^a Rosario Laporta y a mi hermana Sofia Gómez Laporta, sin su ayuda y constante apoyo no hubiera sido posible llegar hasta donde estoy y haber conseguido el desarrollo intelectual actual y todo el que vendrá.

A mi tío Miguel Laporta por introducirme en este mundo y por plantar en mi la semilla de una ciencia tan importante e insustituible como es la ecología, así como el sentimiento de pasión hacia los animales y naturaleza en general.

A todos mis compañeros de clase que durante todos estos años hemos convivido día a día y hemos sufrido y disfrutado de grandes momentos.

A mi amigo Javier Cañete por acompañarme en algunos muestreos y hacer más llevadero y ameno el arduo trabajo de recopilación de datos

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Clasificación taxonómica.....	1
1.2 Generalidades del género <i>Centaurea L.</i>	3
1.2.1 Morfología.....	3
1.2.2 Sección <i>Seridia</i> (JUSS.)CZEREP.....	4
1.3 Histórico del género <i>Centaurea L.</i>	5
1.4. Zonas de contacto e hibridación de citotipos poliploides.....	5
1.5 Complejo poliploide objeto de estudio.....	6
2. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS	9
3. MATERIALES Y MÉTODOS	10
3.1. Estudio de la distribución del complejo híbrido.....	10
3.1.1. Estudio de la distribución a macro-escala.....	10
3.1.2. Estudio de la distribución a meso-escala.....	10
3.1.3. Estudio de la distribución a micro-escala.....	10
3.2. Toma de datos.....	11
3.3. Análisis estadístico.....	11
3.3.1. Análisis estadístico de la distribución a meso-escala.....	11
3.3.2. Análisis estadístico de la distribución a micro-escala.....	12
<u>3.3.2.1 Patrón de distribución intraespecífica</u>	<u>12</u>
3.3.2.1.1. Distribución real vs aleatoria de Poisson.....	12
3.3.2.1.2. Representación de densidades y distancias de cada taxón.....	13
<u>3.3.2.2. Relación de proximidad entre el híbrido y los parentales</u>	<u>13</u>
<u>3.3.2.2.1. Representación del híbrido sobre densidades y distancias a parentales</u>	<u>13</u>
<u>3.3.2.2.2. Test de Kolmogorov-Smirnov</u>	<u>13</u>
<u>3.3.2.3. Competencia espacial entre parentales</u>	<u>14</u>
<u>3.3.2.3.1. Competencia entre parentales por el espacio. Densidades y distancias</u>	<u>14</u>
<u>3.3.2.3.2. Test de Kolmogorov-Smirnov</u>	<u>14</u>
<u>3.3.2.4. Predicción de híbridos a partir de distancias a parentales</u>	<u>14</u>
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	15
4.1. Distribución a macro-escala.....	15
4.2. Distribución a meso-escala.....	16
4.3. Distribución a micro-escala.....	21
4.3.1. Patrón de distribución intraespecífica.....	21
<u>4.3.1.1. Distribución real vs aleatoria de Poisson</u>	<u>21</u>

4.3.1.2. Representación de densidades y distancias de cada taxón.....	23
4.3.2. Relación de proximidad entre el híbrido y los parentales.....	25
4.3.2.1. Representación del híbrido sobre densidad y distancia a parentales.....	25
4.3.2.2. Test de Kolmogorov-Smirnov.....	26
4.3.3. Competencia espacial entre parentales.....	27
4.3.3.1. Competencia entre parentales por el espacio. Densidad y distancia.....	27
4.3.3.3. Test de Kolmogorov-Smirnov.....	28
4.3.4. Predicción de híbridos a partir de distancias a parentales.....	30
5. CONCLUSIONES.....	31
6. BIBLIOGRAFÍA.....	32
6.1. WEBBGRAFÍA.....	38
7. ANEXOS.....	39
ANEXO I. Conceptos básicos de diversidad y especiación del género <i>Centaurea</i>	40
ANEXO II. Tracks realizados en el muestreo de cada una de las parcelas.....	46
ANEXO III. Proporción de taxones en las diferentes parcelas de estudio.....	51
ANEXO IV. Polígonos de las áreas de muestreo.....	52
ANEXO V. Distribución de taxones en las parcelas de muestreo.....	57
ANEXO VI. Comparativa entre distribuciones real y Poisson.....	62
ANEXO VII. Funció K-Ripley para distribuciones reales y teóricas de Poisson.....	65
ANEXO VIII. Mapa de densidades 2D y 3D a <i>C. aspera</i> , <i>C. seridis</i> y <i>C. x subdecurrens</i> . .	73
ANEXO IX. Mapa de distancias 2D y 3D a <i>C. aspera</i> , <i>C. seridis</i> y <i>C. x subdecurrens</i>	76
ANEXO X. Mapa de distancias y densidades representado con curvas de nivel.....	79
ANEXO XI. <i>C. x subdecurrens</i> sobre densidad de sus parentales.....	82
ANEXO XII. <i>C. x subdecurrens</i> sobre distancias de sus parentales.....	83
ANEXO XIII. <i>C. x subdecurrens</i> sobre densidades de sus parentales. Test kolmogórov-Smirnov.....	84
ANEXO XIV. <i>C. x subdecurrens</i> sobre distancias de sus parentales. Test kolmogórov-Smirnov.....	85
ANEXO XV. Gráficas análisis de las densidades entre híbrido y parentales.....	86
ANEXO XVI. Gráficas análisis de las distancias entre híbrido y parentales.....	87

ANEXO XVII. Intensidad del híbrido a diferentes distancias de los parentales.....	88
ANEXO XVIII. Distribución de un parental sobre densidades del otro parental.....	89
ANEXO XIX. Distribución de un parental sobre distancias del otro parental.....	90
ANEXO XX. Análisis de la distribución por densidad alta-media-baja entre parentales....	91
ANEXO XXI. Análisis de la distribución por distancia alta-media-baja entre parentales...	92
ANEXO XXII. Gráfica análisis de las densidades entre parentales.....	93
ANEXO XXIII. Gráficas análisis de la distancia entre parentales.....	94
ANEXO XXIV. Predicción de la densidad del híbrido a partir de la distancia a <i>C. aspera</i> y <i>C. seridis</i>	95

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Taxonomía del género *Centaurea* y especies de estudio..... **1**

Tabla 2. Clasificación en secciones de *Centaurea* según tipos polínicos, biogeografía y características morfológicas..... **4**

Tabla 3. Análisis cuantitativo de la densidad y recuentos de cada parcela y para cada taxón..... **23**

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Árbol filogenético de las subfamilias, tribus y géneros de la familia <i>Asteraceae</i> . (Panero y Funk, 2008).....	2
Figura 2. Larva de lepidóptero en planta del género <i>Centaurea</i> L.....	4
Figura 3. Capítulos jóvenes y hojas superiores de <i>C. seridis</i> subsp. <i>maritima</i> (Duf.) Dostál	6
Figura 4. Capítulo y hojas superiores de <i>C. seridis</i> subsp. <i>maritima</i> (Duf.) Dostál.....	6
Figura 5. Planta entera de <i>Centaurea aspera</i> subps. <i>stenophylla</i> (Dufour) Nyman.....	7
Figura 6. Rebrote de una flor de <i>Centaurea aspera</i> subps. <i>stenophylla</i> (Dufour) Nyman. .	7
Figura 7. Capítulo de <i>Centaurea x subdecurrens</i> Pau nothosubsp. <i>subdecurrens</i> Mateo y Crespo.....	8
Figura 8. Planta entera de <i>Centaurea x subdecurrens</i> Pau nothosubsp. <i>subdecurrens</i> Mateo y Crespo.....	8
Figura 9. Distribución de <i>C. aspera</i> en la península Ibérica y Baleares. (Anthos, 2016). .	15
Figura 10. Distribución de <i>C. seridis</i> en la península Ibérica y Baleares. (Anthos, 2016).	15
Figura 11. Mapa de distribución a mesoescala de las zonas de estudio elegidas dentro del área de solape de los parentales (Comunitat Valenciana y Murcia).....	16
Figura 12. Chilches (Castellón). Representación de la distribución geográfica de los diferentes taxones objeto de estudio.....	18
Figura 13. Marjal dels Moros (Castellón). Representación de la distribución geográfica de los diferentes taxones objeto de estudio.....	18
Figura 14. El Saler (Valencia). Representación de la distribución geográfica de los diferentes taxones objeto de estudio.....	19
Figura 15. Guardamar del Segura (Alicante). Representación de la distribución geográfica de los diferentes taxones objeto de estudio.....	19

Figura 16. Calblanque (Murcia). Representación de la distribución geográfica de los diferentes taxones objeto de estudio.....	20
Figura 17. Distribución real vs Poisson. Parcela de El Saler.....	21
Figura 18. Funció K-Ripley para distribuciones reales y aleatoria de Poisson. El Saler...	22
Figura 19. Mapa de densidades 2D y3D a <i>C. aspera</i> . El Saler.....	24
Figura 20. Mapa de distancias 2D y 3D a <i>C. aspera</i> . El Saler.....	24
Figura 21. Mapa de densidades y distancias a <i>C. aspera</i> con curvas de nivel. El Saler.	24
Figura 22. <i>C. x subdecurrens</i> sobre densidad de sus parentales.....	25
Figura 23. <i>C. x subdecurrens</i> sobre distancias a sus parentales.....	25
Figura 24. <i>C. x subdecurrens</i> sobre densidades de sus parentales. Test kolmogórov-Smirnov. El Saler.....	26
Figura 25. <i>C. x subdecurrens</i> sobre distancias a sus parentales. Test kolmogórov-Smirnov. El Saler.....	26
Figura 26. Distribución de un parental sobre densidades del otro parental. El Saler.....	28
Figura 27. Distribución de un parental sobre distancias del otro parental. El Saler.....	28
Figura 28. Análisis de la distribución por densidad alta-media-baja entre parentales.....	29
Figura 29. Análisis de la distribución por densidad alta-media-baja entre parentales. El Saler.....	30

1. INTRODUCCIÓN

Los individuos objeto de estudio: *Centaurea aspera* subsp. *stenophylla* (2n), *Centaurea seridis* subsp. *maritima* (4n) y *Centaurea x subdecurrens* subsp. *subdecurrens* (3n), pertenecen a la familia *Asteraceae* (*Compositae*), la cual reúne 1620 géneros y más de 23.500 especies (Stevens, 2001; Susanna y Garcia-Jacas, 2007).

1.1. Clasificación taxonómica

La familia *Asteraceae* pertenece al orden *Asterales*, subclase *Asteridae*, clase *Magnoliopsida* (eudicotiledóneas), división *Magnoliophyta* (angiospermas) y reino *Plantae*. (tabla 1).

Tabla 1. Taxonomía del género *Centaurea* y especies de estudio.

Dominio	Eukaryota
Reino	Plantae
Subreino	Tracheobionta
División	Magnoliophyta
Clase	Magnoliopsida
Subclase	Asteridae
Orden	Asterales
Familia	Asteraceae
Subfamilia	Carduoideae sweet
Tribu	Cynareae (Cardueae cass.)
Subtribu	Centaureinae Dumort
Género	<i>Centaurea</i>
Especie	<i>Centaurea aspera</i>
	<i>Centaurea seridis</i>
	<i>Centaurea x subdecurrens</i>
Subespecie	<i>C. aspera</i> subsp. <i>stenophylla</i>
	<i>C. seridis</i> subsp. <i>maritima</i>
	<i>C. x subdecurrens</i> subsp. <i>subdecurrens</i>

Los estudios moleculares de (Panero y Funk, 2002, 2008) reconocen 12 subfamilias cada una monofilética y 38 tribus. La subfamilia *Carduoideae Sweet*, comprende 82 géneros y unas 2700 especies, es fundamentalmente del Viejo Mundo y probablemente de origen africano (Susanna y Garcia-Jacas, 2009), tiene una distribución cosmopolita y se extiende sobretodo por Eurasia y norte de África. Son hierbas anuales, bienales o perennes, a veces arbustos y excepcionalmente árboles, frecuentemente espinosos, hermafroditas, monoicos o dioicos. y fruto en aquenio.

La tribu Cynareae (Cardueae Cass.) incluye 72 géneros y unas 2.600 especies (Susanna y Garcia-Jacas, 2009) es la más diversificada de las 4 tribus pertenecientes a la subfamilia *Carduoideae Sweet* y la única con representación en territorio español de este tipo de flora. Se extiende sobre todo por Eurasia, N de África y N de América, y es mucho más escasa en el Hemisferio Sur (América del Sur y Australia). Su máxima diversidad se presenta en las regiones Mediterránea e Irano-Turaniana, y en el centro de Asia (Bremer, 1994; Susanna y Garcia-Jacas, 2007). En esta tribu se reconocen 5 subtribus. La subtribu *Centaureinae* comprende unos 32 géneros y algo más de 600 especies (Susanna y Garcia-Jacas, 2007), con una muy buena representación en la Región Mediterránea y es

prácticamente cosmopolita de Europa, Asia templada, Norte de África y América del Norte. (Figura 1).

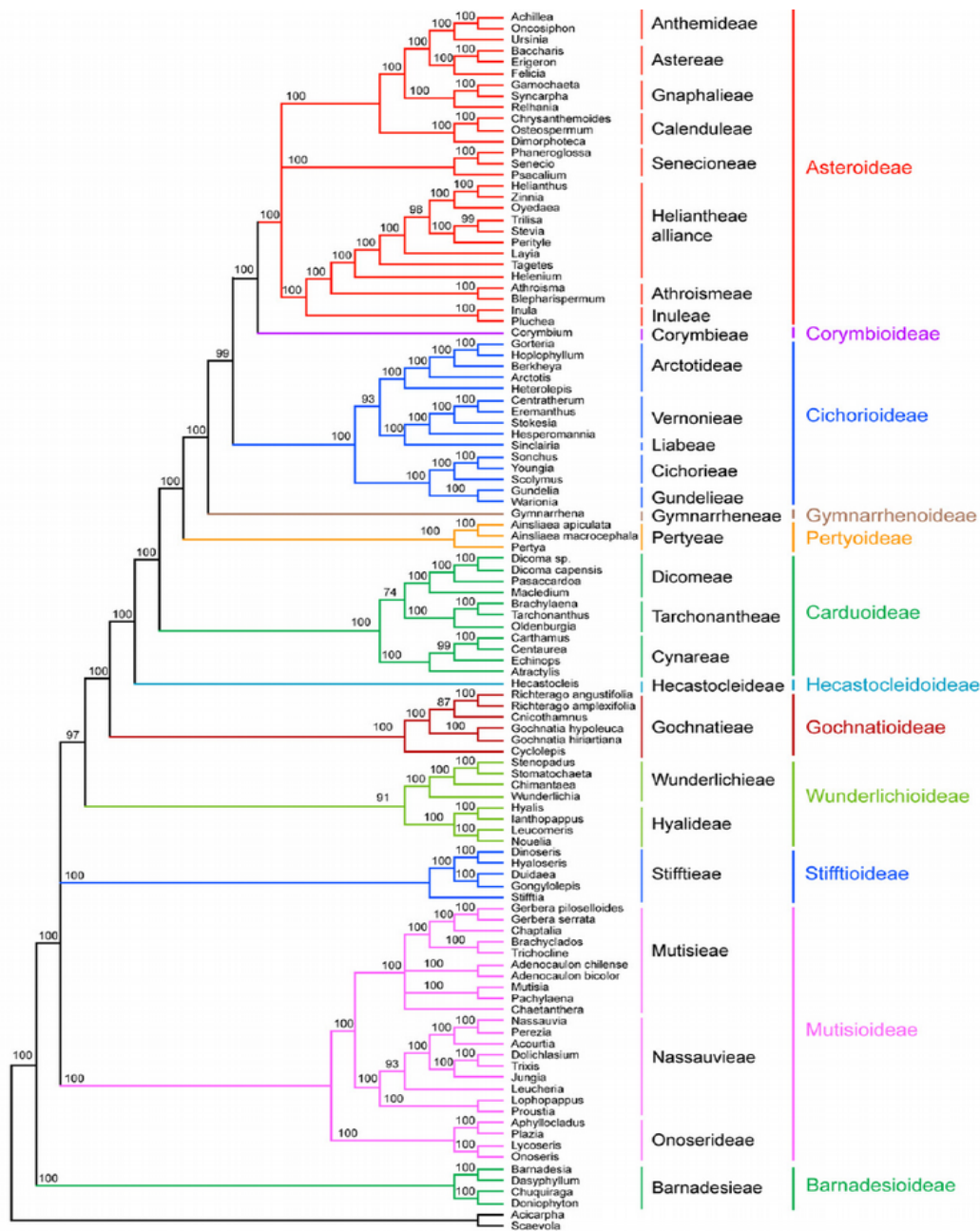


Figura 1. Árbol filogenético de las subfamilias, tribus y géneros de la familia Asteraceae. (Panero y Funk, 2008).

1.2. Generalidades del género *Centaurea* L.

Centaurea L. es uno de los géneros más conocidos y amplios de la familia de las *Asteráceae*, su distribución se extiende desde Asia hasta la cuenca mediterránea, actualmente está constituido por unas 600 especies, algunas muy extendidas y otras muy localizadas (Bremer, 1994). Esta gran diversidad está vinculada a la aparición, hace miles o decenas de miles de años, de numerosos individuos microendémicos (endemismos), es decir, taxones bien diferenciados morfológicamente que podían hibridar. Estos microendemismos forman, con las especies comunes de las que derivan, complejos muy interesantes entre especies (Wagenitz y Hellwig, 1994).

El género *Centaurea* tiene una grandísima diversidad y complejidad, además de la tradicional dificultad para clasificar las especies dentro de los subgéneros y en más de 40 secciones (Dittrich, 1977), Su clasificación está basada fundamentalmente en caracteres morfológicos, cariológicos y polínicos, y se ha puesto en evidencia el carácter parafilético del género en su concepción clásica (Susanna et al., 1995; Garcia-Jacas et al., 2000), por ello actualmente se está revisando su clasificación, gracias a estudios de la filogenia, con el uso de caracteres moleculares (Bremer et al., 1994; Wagenitz y Hellwig, 1994; Gabrielian et al., 1995; Susanna et al., 1995; Garcia-Jacas et al., 2000, 2001). Como resultado de ello subgrupos reconocidos (*Centaurea* L. subgen. *Centaurea*), que han sido segregados hasta en diferentes géneros (*Rhaponticoides* Vaill), por la inconsistencia de mantener a (*Centaurea centaurium* L.) como especie de tipo *Centaurea*, ya que ésta y sus afines tiene una ocupación aislada del resto de individuos del género (Gabrielian et al., 1995; Garcia-Jacas et al., 2000).

1.2.1. Morfología

Las centaureas son plantas herbáceas que también pueden ser subarborescentes y en ocasiones espinosas, anuales, bienales o perennes, con raíz axonomorfa o bien con raíces fasciculadas tuberizadas, o rizomatosas. Las hojas pueden ser más o menos pecioladas, caulinares bien desarrolladas, más o menos decurrentes o no decurrentes, rosuladas, enteras, dentadas, pinnatífidas o lobuladas. Las flores se reúnen en inflorescencias de tipo capítulo, con todas la flores con corola tubulosa, de color amarillo, rosado o violáceo, siendo frecuentemente las más externas del capítulo más grandes y llamativas. Capítulos multifloros, terminales o axilares, solitarios, reunidos en grupos o dispuestos en inflorescencias complejas paniculiformes o corimbiformes. Involucro cilíndrico, fusiforme, ovoide o globoso, formado por varias filas de brácteas casi siempre rematadas en su ápice por una estructura llamada apéndice con diversa morfología, generalmente fimbriado o incluso espinoso. brácteas dispuestas en (3) 4-9 series, herbáceas, ± coriáceas, mayores hacia el interior o las medias mayores que el resto, las externas y medias con un apéndice apical, de forma muy variada –triangular, semilunar, elíptico, lanceolado, etc. Estambres con filamentos libres, papilosos, pelosos o con espículas. El fruto es seco de tipo aquenio (cipsela), habitualmente con vilano formado por varias hileras de setas o pelos escamosos escábridos implantadas en un reborde de la placa apical. Las cipselas de muchas especies del género están provistas de un eleosoma basal-lateral para su dispersión exozoocora por las hormigas (mirmecocoria), (Van der Pijl, 1982; Vittoz y Engler, 2007) en un buen ejemplo de mutualismo biológico.

Estas plantas son abundantes productoras de néctar, siendo en general polinizadas por himenópteros y lepidópteros. Algunas especies de insectos utilizan este género de plantas, sobre todo los capítulos, como fuente de alimento para sus larvas (Figura 2).



Figura 2. Larva de lepidóptero en planta del género *Centaurea* L.

1.2.2. Sección *Seridia* (JUSS.) CZEREP.

Los taxones objeto de estudio pertenecen a la sección *Seridia*, la cual está dentro del clado (tipo polínico) *Jacea*, uno de los tres grandes linajes que se reconocen en *Centaurea* (García-Jacas et al., 2001) y dentro del subclado *Mediterráneo-Occidental* (García-Jacas et al., 2000, 2006). A la sección *Seridia* se le reconocen unas 22 especies a nivel mundial, todas hierbas anuales o perennes, con hojas caulinares superiores a menudo decurrentes y apéndice de las brácteas involucrales palmeado-espinoso (Trabaud et al., 1980). Se distribuyen sobretodo por la geografía mediterránea, pudiendo alcanzar costas atlánticas de Marruecos y Portugal; *Centaurea aspera* L. está mucho más extendida y llega a alcanzar varios países de la Europa continental y se reconoce como introducida en América y Australia (Dengler et al., 2012) (Tabla 2).

Tabla 2 Clasificación en secciones de *Centaurea* según tipos polínicos, biogeografía y características morfológicas.

Género <i>Centaurea</i>			
Tipo polínico y biogeografía		Secciones	
<i>Serratula</i> y <i>Centaurea centaurium</i>		Plectocephalus y <i>Centaurea</i>	
<i>Cyanus</i> y <i>Montana</i>		<i>Plectocephalus</i>	
<i>Scabiosa</i>		<i>Acrocentron</i>	
<i>Dealbata</i>		<i>Psephellus</i>	
<i>Jacea</i>	Circunmediterránea y euro-siberiana	<i>Acrolophus</i> <i>Ammocyanus</i> <i>Phalolepis</i> <i>Calcitrapa</i> <i>Cynaroides</i>	<i>Willkomia</i> <i>Jacea-Lepteranthus</i> <i>Ptosimopappus</i> <i>Phaeopappus</i>
	Mediterránea oriental	<i>Microlophus</i> <i>Rhizocalathium</i> <i>Cheirolepis</i>	<i>Chartolepis</i> <i>Grossheimia</i> <i>Pseudophaeopappoides</i>
	Mediterránea occidental	<i>Hymenocentron</i> <i>Mesocentron</i>	<i>Melanoloma</i> <i>Seridia</i>

Se ha demostrado gracias a estudios basados en marcadores moleculares, que dentro del clado *Mediterráneo-Occidental* no está clara la segregación de dichos taxones respecto a los de otras secciones reconocidas en el mismo (García-Jacas et al., 2006), como *Melanoloma* (Cass.) DC., *Hymenocentron* (Cass.) DC., *Mesocentron* (Cass.) DC. y

Calcitrapa (*Heister ex Fabr.*) DC., bien delimitadas morfológicamente, haciendo necesarios más estudios que analicen esta situación.

El conocimiento taxonómico del grupo en la Península Ibérica y Baleares está actualmente incompleto, y se apoya fundamentalmente en los tratamientos genéricos de (Willkomm, 1865) y (Thomas et al., 1980).

A esto se añaden las diferentes floras regionales y muchas publicaciones sobre nuevos híbridos del complejo formado por: *C. aspera* y *C. seridis* L. (Pau, 1898, 1926; Font Quer, 1924; Talens y Mansanet, 1980; Fernandez Casas, 1988; Crespo y Mateo, 1990; Merlé et al., 2009), cabe destacar la de (Ferriol et al., 2012), donde se hace un análisis molecular y morfométrico del complejo híbrido entre *C. aspera* y *C. seridis* en el levante español.

Sobre algunos de los taxones peninsulares existen también estudios polínicos (Tormo, 1987; Jiménez y Molina, 1988, 1995) y cariológicos (Rodríguez Invernón, 2013).

1.3. Histórico del género *Centaurea* L.

La probabilidad de que ocurriesen hibridaciones entre los distintos linajes del género *Centaurea* fue muy alta, sobretodo entre poblaciones geográficamente adyacentes (parapátricas).

El Pleistoceno (Desde 2 millones a 10.000 años) estuvo definido por fuertes y frecuentes oscilaciones climáticas con consiguientes cambios en la vegetación. La distribución de los principales clados del género *Centaurea* habrían, por tanto, cambiado con frecuencia, permitiendo la convivencia (simpatria) de clados antes geográficamente alejados (alopatria) , donde en casos extremos la hibridación puede haber causado la desaparición total de una separación morfológica y molecular clara entre dos o más poblaciones. (Hilpold, 2012) .

Se considera que la diversificación del género *Centaurea* es bastante moderna y pudo empezar hace unos 5 millones de años, entre el Plioceno (Desde hace 5.332.000 años hasta hace 2.588.000 años) y el Pleistoceno (Desde hace 2.000.000 años hasta hace 10.000 años) (Hellwig, 2004).

Además de estas razones históricas, existen multitud de factores para justificar la gran diversidad del género *Centaurea*, entre los que destacan como causa de tipo genético: La dispoloidía, la poliploidización y la hibridación. En el (Anexos I) se amplía la información acerca de estos factores y la influencia del patrón geográfico en el desarrollo de los complejos poliploides, además se detallan las estrategias ecológicas y reproductivas que influyen a los complejos poliploides afectando a su supervivencia y reproducción , tales como: El principio del citotipo minoritario, métodos de supervivencia, influencia del tamaño del genoma, flujo génico y mecanismos de aislamiento reproductivo, efectos de la duplicación del genoma, cruzamientos selectivo y equilibrio entre citotipos.

1.4. Zonas de contacto e hibridación de citotipos poliploides

En la naturaleza donde están representados ininidad de individuos o citotipos, se encuentra en ocasiones áreas geográficas donde existe el contacto entre citotipos (simpatria), en estas zonas son frecuentes los fenómenos de hibridación y poliploidización.

La poliploidización es uno de los motores de diversificación y especiación más importantes, en ello cabe destacar la especial influencia que tiene el periodo de adaptación de los neopoliploides que pasan inicialmente por una fase de inestabilidad, antes de adaptarse y convertirse en eficaces competidores de sus parentales diploides (Comai, 2005). Esta competición es muy patente cuando individuos diploides y tetraploides -pertenecientes o no a especies distintas, de ahí que se les denomine citotipos- coexisten en zonas híbridas.

1.5 Complejo poliploide objeto de estudio

Se reconocen al menos 5 especies con elevada capacidad de hibridación dentro de la sección *Seridia* del género *Centaurea*. En el parental tetraploide *Centaurea seridis* L. (= *C. jacobi* Dufour) se incluyen dos subespecies con diferencias morfológicas y de hábitat, que están presentes en la zona de estudio (la costa de levante del mediterráneo español). *C. seridis* subsp. *maritima* (Duf.) Dostál (Figuras 3 y 4) y *C. seridis* subsp. *cruenta* (Willd.) Dostál (Magallón, 1972; Tutin et al., 1976; Bolòs y Vigo, 1984; Arnaiz, 1987; Laguna Lumbreras y Atienza Tamarit, 1998; Gil, 1999;). Las dos subespecies de *C. seridis* no comparten un hábitat común, por lo que se encuentran muy aisladas entre sí. La subespecie *C. seridis* subsp. *maritima* se encuentra en zonas mucho más próximas a la costa, donde ocupan áreas de dunas de arena y/o cantos rodados algo ruderalizados a lo largo de la costa levantina, desde Almería hasta el norte de Castellón, donde algunas zonas presentan modificaciones antrópicas. Es una subespecie que no tiende a introducirse hacia el interior como la subespecie *cruenta* que se extiende en el interior de la provincia de Alicante y sobretodo a lo largo del valle seco del Vinalopó, siendo un endemismo raro de los sectores Serránico, Lucénico y Diánico (Bolòs y Vigo, 1984; Gil, 1999).



Figura 3. Capítulos jóvenes y hojas superiores de *C. seridis* subsp. *maritima* (Duf.) Dostál.



Figura 4. Capítulo y hojas superiores de *C. seridis* subsp. *maritima* (Duf.) Dostál.

Las principales diferencias morfológicas entre estas dos subespecies de *C. seridis* son los órganos foliares, donde la subespecie *maritima* presenta hojas basales y medias pinnatipartidas y además es de tendencia robusta y muy pelosa. La subespecie *cruenta* tiene las hojas inferiores y medias dentadas, liradas o pinnatífidas y las superiores aserradas oblanceoladas (Bolòs y Vigo, 1984; Arnaiz, 1987), presenta un mayor número de espinas por bráctea involucral, hojas generalmente más largas y anchas, más redondeadas, con lóbulo apical más marcado y entrenudos más largos que la subsp. *maritima*.

Centaurea aspera L., también presenta dos subespecies en la zona de estudio del levante español: *C. aspera* subsp. *aspera* y *C. aspera* subsp. *stenophylla* (Dufour) Nyman (Figuras 5 y 6) (Tutin et al., 1976; Bolòs y Vigo, 1995; Sanz y Crespo, 2009). Observando la distribución de ambas subespecies, se contempla un carácter vicariante (sustitutivo) en la costa de levante, donde la subsp. *aspera* ocupa territorios de Cataluña, norte de Castellón e interior de la península ibérica y la subsp. *stenophylla* se presenta en territorios más al sur de Castellón, en la provincia de Valencia y Alicante (Willkomm y Lange J., 1870; Magallón, 1972; Tutin et al., 1976; Bolòs y Vigo, 1995; Laguna Lumbreras y Atienza Tamarit, 1998; Mateo y Crespo, 2009) *C. aspera* subsp. *stenophylla* aparece desde Calblanque (Cartagena) hasta Santa Pola (Alicante), en ecosistemas dunares (Alcaraz Ariza et al., 1985).



Figura 5. Planta entera de *Centaurea aspera* subsp. *stenophylla* (Dufour) Nyman



Figura 6. Rebrote de una flor de *Centaurea aspera* subsp. *stenophylla* (Dufour) Nyman.

Las principales diferencias morfológicas entre las subespecies de *C. aspera* están relacionadas con el involucre y las brácteas involucrales, siendo la subsp. *aspera* con brácteas involucrales con (3)5 espinas y hojas relativamente amplias y la subsp. *stenophylla* posee un involucre más estrecho, presentando brácteas involucrales con 1-3(5) espinas y hojas bastante más estrechas.

Al híbrido entre los parentales *C. aspera* subsp. *stenophylla* y *C. seridis* subsp. *maritima* se le denomina *C. x subdecurrens*. (Pau, 1898).

Actualmente se ha realizado una nueva organización de varios sinónimos que hacían referencia a este taxón (Sanz y Crespo, 2009), obteniendo como resultado: *Centaurea x subdecurrens* Pau nothosubsp. *subdecurrens* Mateo & Crespo (Figuras 7 y 8) (*C. aspera* subsp. *stenophylla* x *C. seridis*) [= *C. x albuferae* M.J. Costa; *C. x subdecurrens* nothosubsp. *albuferae* (M.J. Costa) M.J. Costa, M.B. Crespo y Mateo; = *C. x Valentina* Rouy; = *C. x valentina* nothosubsp. *albuferae* (M.J. Costa) Susanna; = *C. x aemiliae* Font Quer; = *C. x valentina* Rouy nothvar. *aemiliae* (Font Quer) Susanna. *Centaurea x subdecurrens* Pau nothosubsp. *segobricensis* (Pau) Mateo & M.B. Crespo (*C. aspera* subsp. *aspera* x *C. seridis*) [= *C. x segobricensis* Pau; = *C. x subdecurrens* var. *segobricensis* (Pau) M.B. Crespo y Mateo]. En ninguno de los dos taxones se especifica la subespecie del parental *C. seridis*, aunque teniendo en cuenta lo expuesto anteriormente, queda claro que se trata de la subespecie *C. seridis* subsp. *maritima* por la ubicación y el hábitat de los individuos citados.

Centaurea x subdecurrens nothosubsp. *subdecurrens* aparece en las zonas donde sus parentales coexisten (Garmendia et al., 2009). En cuanto a la morfología del taxón híbrido, presenta caracteres morfológicos intermedios entre los dos parentales, existiendo un rango variable en cuanto a proximidad hacia uno u otro taxón parental. Se trata de individuos triploides por lo que los fenómenos de retrocruzamiento entre el híbrido y el parental diploide o tetraploide están ausentes o son muy raros (Ferriol et al., 2012).



Figura 7. Capítulo de *Centaurea x subdecurrens* Pau nothosubsp. *subdecurrens* Mateo y Crespo.



Figura 8. Planta entera de *Centaurea x subdecurrens* Pau nothosubsp. *subdecurrens* Mateo y Crespo

Existen citas sobre ocho zonas de contacto entre parentales donde aparece éste híbrido triploide en el levante peninsular (Garmendia et al., 2010):

Calblanque (Murcia), donde existen pocos individuos del complejo poliploide debido a la presencia de dunas de arena fósiles bien conservadas donde no crece vegetación. La Mata (Alicante), Guardamar (Alicante), Santa Pola (Alicante) donde hay un recuento muy elevado de *C. seridis* y muy bajo de *C. aspera* y del híbrido *C. x subdecurrens*. El Saler (Valencia), donde el complejo poliploide híbrido se encuentra bien desarrollado en dunas de arena cerca de edificaciones. Marjal dels Moros (Valencia) y Chilches (Castellón), que presentan comunidades vegetales nitrófilas y ruderalizadas en dunas de cantos rodados y gravas, debido a la presencia de ganado. Se pueden consultar los tracks realizados y vista aérea de las parcelas en (Anexo II).

En otras zonas al norte de Castellón, suelen aparecer alternativamente uno u otro parental pero rara vez coinciden, habiéndose encontrado un único individuo de *C. x subdecurrens* en la playa de Burriana.

El resto de la costa dentro del área de distribución de las dos especies, o está compuesta por ambientes no adecuados para estas especies: Acantilados costeros, saladares, marjales o se encuentran fragmentados por la existencia de paseos marítimos y edificios, que dificultan la presencia de vegetación. En muchos casos las barreras anteriormente citadas impiden la llegada a la costa del diploide *C. aspera* subsp. *stenophylla* y por tanto del híbrido, pero no de *C. seridis* subsp. *maritima*, especie más especialista de la zona costera.

Por último, (Merlé et al., 2009) citan otra subespecie del híbrido triploide (*C. x subdecurrens* nothosubsp. *oblanceolata*) en una nueva zona situada en Sax (Alicante), a más de 30 kilómetros de la costa. Es otra subespecie ya que el parental tetraploide en este caso es *C. seridis* subsp. *cruenta*.

2. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

El Departamento de Ecosistemas Agroforestales de la ETSIAMN sigue una línea de investigación desde hace 9 años centrada en el estudio de la diversidad y patrones evolutivos en la sección *Seridia* del género *Centaurea L.* (Compositae). El género *Centaurea L.* es uno de los géneros más conocidos y amplios de la familia de las Asteráceas, actualmente está constituido por unas 600 especies, algunas muy extendidas y otras muy localizadas (Bremer, 1994).

Existen en la costa del Mediterráneo occidental, en lugares que presentan ecosistemas dunares tanto de arena como de grava gruesa, unas zonas donde se produce el contacto entre dos citotipos del género *Centaurea L.*, estos son el diploide *C. aspera* y el tetraploide *C. seridis*. Estos citotipos generan en dichas zonas de solape un individuo híbrido llamado *C. x subdecurrens*, con el que forman el complejo poliploide objeto de estudio, del que hacen falta más estudios respecto a su distribución espacial para dilucidar las relaciones ecológicas entre los citotipos y su patrón de distribución.

Anteriormente a este proyecto (Ruíz, P., 2014) realizó un Trabajo Final de Grado en el que se realizó una primera aproximación a la distribución espacial de los tres taxones integrantes del complejo híbrido en tres escalas diferentes, desde un nivel de macro-escala (Península Ibérica) hasta un nivel de micro-escala (parcelas de 2400 metros cuadrados), para tratar de comprender la posible estructura geográfica y ecológica distintiva entre citotipos. Se quiso conocer su distribución en la Península Ibérica y más concretamente en las zonas de solape del levante, además de intentar dilucidar la frecuencia y estructura de las zonas de solape de los citotipos, y profundizar en el análisis a pequeña escala en el Saler, así como la caracterización de los parámetros ecológicos de un área que fuese representativa de un ecosistema dunar en la que apareciese el complejo híbrido completo, para averiguar cómo influye cada uno de ellos en la distribución de los tres taxones en el espacio.

Este proyecto sirvió para desechar la hipótesis de que existían parámetros ecológicos relacionados con el sustrato de suelo donde convivían los citotipos, ya que los análisis realizados no resultaron significativos. Se observó además que el tamaño de las parcelas resultaban ser demasiado pequeños como para obtener unos resultados realistas y sólidos acerca de la distribución espacial del complejo poliploide. Las parcelas se trazaron en forma de transectos perpendiculares al mar para obtener información acerca de los distintos gradientes del ecosistema dunar y poder utilizar las muestras obtenidas para el estudio de los parámetros ecológicos del suelo. Este método de juntar el análisis de la distribución y los parámetros ecológicos del suelo resultó en la necesidad de reducir las parcelas del estudio.

Por tanto se generó la necesidad de ampliar al máximo el área de muestreo y el número de parcelas, y que estas fuesen lo más representativas posibles de las zonas de contacto a lo largo del levante peninsular, para intentar obtener el máximo posible de información y que además esta fuese lo más representativa posible en cuanto a la distribución de los taxones. Por ello, los objetivos del presente estudio son:

1. Comparar los patrones de distribución espacial en diferentes complejos híbridos de diferentes localidades, desde Chilches (Castellón) a Calblanque (Murcia), pasando por la Marjal dels Moros (Castellón), El Saler (Valencia) y Guardamar del Segura (Alicante).

2. En cada una de estas localidades, realizar parcelas lo más grandes posible, de forma sistemática, para por un lado comparar las proporciones existentes de los tres taxones a lo largo de un gradiente latitudinal, y por otro lado poder observar los patrones de distribución de éstos a diferentes escalas.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Estudio de la distribución del complejo híbrido

3.1.1. Estudio de la distribución a macro-escala

La escala de estudio abarca el territorio peninsular e islas Baleares, elaborando un mapa de la distribución de los parentales, mediante la búsqueda de citas de los taxones objeto de estudio en bases de datos y publicaciones nacionales tales como el sistema de información sobre las plantas de España (Anthos, 2016) , con cerca de 800 citas aportadas. Se ha utilizado el mapa generado al realizar dicha búsqueda de los parentales para poder explicar gráficamente la distribución a macroescala en la península ibérica y Baleares y poder localizar gráficamente las posibles zonas de solapamiento entre el taxón diploide y el tetraploide, donde existe la posibilidad de encontrar individuos híbridos.

3.1.2. Estudio de la distribución a meso-escala

La distribución a meso-escala abarca en este estudio el territorio de la costa de levante en el mediterráneo occidental, ya conocidas las zonas donde *C. aspera* (2n) y *C. seridis* (4n) se solapan (macro-escala), se procede a seleccionar de entre estas zonas representativas del complejo, cinco parcelas a lo largo de la costa, desde Chilches (Castellón) hasta Calblanque (Murcia), pasando por las localidades de Marjal dels Moros (Castellón), El Saler (Valencia) y Guardamar del Segura (Alicante), teniendo en cuenta que abarcasen el máximo territorio posible de la costa mediterránea y que sean representativas de los distintos ecosistemas que conforman las zonas de contacto, para así poder realizar un análisis comparativo entre zonas del levante español a un nivel de meso-escala.

Con los datos obtenidos en todas las zonas de muestreo se ha elaborado un mapa de levante con el programa Quantum Gis 2.12.1-Lyon, donde se pueden diferenciar dichas zonas, y siendo requisito indispensable que estas se sitúen a lo largo de toda la costa en las zonas de solape. Estas zonas de solapamiento donde se produce la hibridación han sido recopiladas y actualizadas recientemente por nuestro equipo de investigación, y publicadas en (Merlé et al., 2009) y (Garmendia et al., 2010).

3.1.3. Estudio de la distribución a micro-escala

Esta escala representa el estudio de las relaciones entre los citotipos desde un nivel de pocos centímetros hasta unas decenas de metros, así como su distribución espacial, su frecuencia de aparición en zonas de contacto, densidad y distancia entre citotipos, además se hace individual y conjuntamente para cada taxón.

Se han realizado muestreos en cada una de las parcelas, abarcando el máximo terreno posible y haciendo un pequeño estudio previo al muestreo, con la aplicación Google maps (Google Maps, 2016) para delimitar el área de muestreo. Para tener una visión más física del análisis, se ha hecho uso del software libre Quantum GIS 2.12.1-Lyon ("Qgis," 2016), para verificar que los datos muestreados (coordenadas geográficas de cada taxón) correspondían con una buena representación de la realidad. Para ello se visualizan los datos muestreados sobre una capa física en un mapa de google y se corroboran que las distribuciones coinciden con lo observado. Todas las parcelas del estudio están elegidas a sabiendas de que pertenecían a zonas de hibridación y se tuvo en cuenta en la elección que representasen los distintos ecosistemas donde *C. aspera* y *C. seridis* coincidieran físicamente.

3.2. Toma de datos

La recogida de datos se llevó a cabo desde finales de Febrero a principios de Mayo de 2016, ya que es la época en que los tres taxones florecen y así es fácil su visualización y localización desde varios metros de distancia. El muestreo se ha realizado siguiendo un patrón en zig-zag en tramos de cinco metros de ancho como máximo, para evitar pasar por alto algún individuo y hasta completar toda el área prevista, lo que confería al muestreo de un carácter de minuciosidad y alerta bastante altos, con el consiguiente gasto de tiempo necesario para ello. En las parcelas de mayor tamaño (El Saler y Guardamar) fueron necesarios varios días de reconocimiento, y dadas las grandes dimensiones de estas dos zonas, hubo que delimitar el muestro, se supusieron tamaños de parcela suficientemente grandes como para obtener resultados representativos de la distribución espacial de los tres taxones, teniendo en cuenta que se incluyesen ciertos condicionantes que previamente se han querido tener en cuenta en el estudio, como parkings, caminos, bordes de edificaciones, que pueden influir en la distribución de los taxones. En el resto de parcelas se procedió a la recogida de datos de toda la zona prevista.

Para la toma de datos se ha utilizado un GPS marca Garmin modelo Oregon 600t, el cual está provisto de un comando con el que directamente guarda un PDI (punto de interés) o WP (way point). Cada WP representa un individuo y su coordenada georeferenciada, además para organizar el reconocimiento de los taxones se anotaba en una libreta previamente preparada, el correspondiente taxón (A, S, X) con su valor georeferenciado, así como la delimitación del área de muestreo mediante PDI o WP de referencia (R). Además, el GPS es capaz de crear un TRACK o un seguimiento del recorrido realizado, donde se observa perfectamente el recorrido en zig-zag.

Tras la recogida de datos de cada parcela, se volcaron los datos en el programa informático Garmin base camp Versión 4.6.3 (4.6.3), un software libre de Garmin (Garmin, 2016) y con una capa vectorial de mapas topográficos llamada Topohispania_Dem_2.04, capa vectorial gratuita que ofrecen distintos usuarios y desde donde es posible su descarga (Topohispania, 2016), representando la distribución de los taxones en las distintas parcelas. Tras la comprobación de que coinciden todos los registros en su posición real se guarda el archivo de las coordenadas en formato GPX (Formato de Intercambio GPS) el cual se puede usar para describir puntos (waypoints), recorridos (tracks), y rutas (routes) y otro documento con los datos tomados a mano en la libreta de campo con mismo número de caracteres que el GPX, para hacer coincidir cada punto muestreado con su correspondiente de las tres especies en formato CSV (*comma-separated values*) que es un tipo de documento en formato abierto sencillo para representar datos en forma de tabla, por lo que cada parcela tiene dos documentos, un GPX (Coordenadas de cada punto muestreado) y un CSV (una especie para cada punto muestreado, así como parcela, fecha y hora, altura sobre el nivel del mar y número de WP). Luego desde el software Rstudio son llamados cada uno de estos archivos para su posterior análisis estadístico.

3.3. Análisis estadístico

3.3.1. Análisis estadístico de la distribución a meso-escala

Posteriormente al muestreo, se introdujeron los datos en el programa de análisis estadístico RStudio (Version 0.99.902) (Rstudio Team, 2016), y el paquete spatstat (Baddeley y Turner 2005) en R (R Core Team 2016), un software libre que permite realizar análisis espaciales con datos de coordenadas geográficas, y caracteres numéricos y alfanuméricos. Con este estudio se pretende obtener las proporciones de cada taxón en cada una de las zonas de contacto para poder compararlas y así poder extraer información sólida acerca de las similitudes o discrepancias en dichos recuentos en relación con la zona.

Se han generado gráficas de proporción con las que poder discutir los resultados. Además, se redujo la posibilidad de error eliminando todos los registros taxonómicos que

coincidieran en coordenadas georreferenciadas y en el nombre del taxón, considerándose esta coincidencia como muestreos repetidos.

3.3.2. Análisis estadístico de la distribución a micro-escala

Para analizar la distribución espacial de los taxones objeto de estudio se utilizaron todas las coordenadas recogidas en los muestreos de las distintas parcelas, así como para delimitar el área de muestreo y para su posterior análisis de las densidades con el paquete spatstat de R.

Se marcaron también coordenadas georreferenciadas de los puntos que delimitan la parcela llamados puntos de referencia (R), generando polígonos en cada parcela de estudio.

Las líneas básicas sobre las que este estudio se apoya y sobre las cuales se ha profundizado para dilucidar que hipótesis se cumplen y cuales no, así como para aportar nuevas ideas y/o nuevos parámetros que ayuden en el análisis de la distribución espacial en este estudio y para futuros estudios relacionados han sido: el patrón de distribución intraespecífica, la relación de proximidad entre el híbrido y los parentales (que puede dar claves acerca de la maternidad y paternidad, ya que los aquenios se dispersan a distancias menores que el polen) y la competencia por el espacio entre los parentales.

3.3.2.1 Patrón de distribución intraespecífica

Para poder evaluar la distribución espacial de los tres taxones por separado, el paquete spatstat de R nos ofrece varios tipos de análisis estadísticos, proporcionando herramientas y resultados tanto cuantitativos (valores numéricos de los resultados) como cualitativos (gráficas donde se expresan los resultados) donde se observa a simple vista el resultado obtenido.

3.3.2.1.1. Distribución real vs aleatoria de Poisson

Primero, para poder estimar si los individuos se distribuyen de manera agregada (taxones agrupados) o uniforme (cuando tienden a evitarse) se han representado en gráficas de la distribución real de los distintos citotipos para poder hacer una comparativa enfrentando la distribución real de estos frente a la distribución teórica de Poisson, en la cual se muestra la distribución de los citotipos si siguiesen una distribución completamente aleatoria. Se elaboraron dichos modelos de aleatoriedad con el número total de individuos de cada citotipo para cada parcela de estudio. Esta herramienta es muy útil, ya que proporciona información acerca de cómo sería una distribución uniforme, otorgando un límite de uniformidad o de aleatoriedad que comparando con la distribución real se puede afirmar con solidez el carácter de la distribución, pudiendo observar también los resultados en las gráficas K-Ripley (Ripley, 1977) elaboradas para este estudio, donde se enfrenta a la distribución real con la teórica de Poisson y así poder cuantificar la agregación o uniformidad en la distribución de los individuos a diferentes escalas, además de la competencia por el espacio. Teniendo en cuenta que existen infinitas posibilidades para una distribución aleatoria, se ha realizado un Test de Montecarlo de 300 repeticiones para sacar la desviación típica de las distribuciones de Poisson y tener así un rango de variabilidad para las distribuciones aleatorias y poder tener resultados más sólidos. Este intervalo de valores se representa como un área gris en torno a la línea de distribución media de Poisson (línea discontinua). Para poder evaluar el tipo de distribución de los individuos debemos fijarnos en la línea de la distribución real de las plantas en la parcela (línea continua), cuando esté por encima del intervalo de distribución aleatoria representa una distribución agregada, si por el contrario aparece por debajo representa uniformidad en la distribución y si está dentro del área sombreada es que no se puede separar de lo que sería una distribución aleatoria de Poisson.

3.3.2.1.2. Representación de densidades y distancias de cada taxón

Más tarde se realizó el estudio de la intensidad o densidad media de individuos por unidad de superficie. Para ello se elaboraron mediante R distintas gráficas para visualizar las densidades tanto de manera cualitativa como cuantitativa. La intensidad de un citotipo en diferentes zonas de la parcela puede ser igual o variar tanto gradualmente como de golpe, por lo tanto, si la intensidad no varía se dice que es uniforme y si varía a lo largo de la parcela se contempla que existe heterogeneidad en la distribución e intensidad, además se ha realizado el mismo análisis con la variable distancia, donde distancias cortas denotan un carácter agregado de la distribución y baja competencia interespecífica y largas distancias entre individuos demuestran que entre citotipos puede existir competencia por el espacio.

Por último se representaron las densidades y distancias reales en gráficas con curvas de nivel, lo que puede servir para observar los resultados de la distribución de un primer vistazo y sin la representación de individuos.

3.3.2.2. Relación de proximidad entre el híbrido y los parentales

Para realizar el estudio de la proximidad entre el híbrido y los parentales se han realizado análisis complementarios para la variable densidad y para la variable distancia.

3.3.2.2.1. Representación del híbrido sobre densidades y distancias a parentales

En primer lugar, utilizando las gráficas anteriores de distribuciones reales por densidad y distancia de los parentales se posicionó sobre ellas la localización real de los individuos híbridos, este análisis muestra a primera vista como se distribuyen los individuos híbridos en relación a las variables densidad y distancia de sus parentales.

3.3.2.2.2. Test de Kolmogorov-Smirnov

A continuación se realizó partiendo de las gráficas anteriores el test Kolmogorov-Smirnov, una herramienta de análisis que proporciona resultados gráficos y estadísticos, donde una vez posicionados los híbridos en las distribuciones reales por densidad y distancia de los parentales, se evaluó con el "Quadrat counting test for CSR" el cual nos proporciona la información acerca de el nivel de significación respecto a distancias y densidades que presenta la distribución de los híbridos, siendo significativos niveles de P-valor < 0,05. Se utilizó a su vez el "test Chi-cuadrado" para dividir la parcela en tres niveles tanto de densidad como de distancias, lo que sirve para analizar como se distribuyen los híbridos en cada nivel dando valores de significación para cada variable y proporcionando la información necesaria para su evaluación.

Además se realizaron complementariamente gráficas tanto para densidad como para distancias, donde se muestra la intensidad del individuo híbrido sobre cada una de las dos variables a analizar, y observar cuantas veces aparece el híbrido de media en cada valor de densidad o distancia del parental mediante la función R_{hohat} y R_{ho2hat} (spatstat), la cual calcula una estimación de suavizado de la intensidad de un proceso de puntos, en función de una covarianza espacial (continua). Esta técnica supone que la covarianza tiene valores continuos. No es aplicable a covariables con valores categóricos (factor) o valores discretos tales como números enteros pequeños.

Para mayor solidez y mayor facilidad en la interpretación de resultados, se realizan otras gráficas de dispersión, donde se presenta la intensidad del híbrido para diferentes distancias de los parentales, denotando para que distancias de cada parental se obtienen mayores densidades del híbrido.

Por último se ha intentado realizar con los datos obtenidos anteriormente, una predicción de la densidad de los individuos híbridos teniendo en cuenta las distancias a los parentales, donde solamente se generó respuesta para tres de las cinco parcelas.

3.3.2.3. Competencia espacial entre parentales

3.3.2.3.1. Competencia entre parentales por el espacio. Densidades y distancias

En este estudio, se han realizado los mismos análisis que los del apartado anterior pero entre los dos parentales. Así se han generado tanto para las densidades como para las distancias, gráficas donde sobre la representación de densidad o distancias de uno u otro parental se han superpuesto la distribución del otro, haciendo visible el carácter de la distribución de un parental sobre el otro, con la finalidad de encontrar si existe una relación espacial o no.

3.3.2.3.2. Test de Kolmogorov-Smirnov

Para cuantificar este análisis anterior, se ha recurrido otra vez al test Kolmogorov-Smirnov donde posicionando un parental sobre el otro en relación a las distribuciones de densidad y distancias obtenidas anteriormente y evaluando con el "Quadrat counting test for CSR" se obtiene un nivel de significación que demuestra o rechaza la agregación de la distribución de una especie en relación a la densidad de la otra. En este estudio se ha procedido a la división de las parcelas en tres niveles de densidades y distancias (alta-media-baja), gracias al "test Chi-cuadrado" de R. Donde además de proporcionarnos el nivel de significación con el valor del P-valor, nos hace el recuento de los individuos incluidos en cada nivel para poder corroborar los resultados obtenidos.

3.3.2.4. Predicción de híbridos a partir de distancias a parentales

Con los datos obtenidos en el Test Kolmogorov-Smirnov para la variable distancia, en el análisis de la relación de proximidad del híbrido con los parentales, se ha utilizado la función (predict Rho2hat) (spatstat), para predecir la posible dispersión que tendrán los híbridos. Tomando como referencia todos los datos de distancias entre individuos y citotipos, este análisis genera una gráfica donde localiza posibles puntos de generación de nuevos individuos híbridos.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Distribución a macro-escala

El área de distribución de *C. aspera* a nivel peninsular es mayor que la de *C. seridis*, ya que *C. aspera* habita zonas tanto de interior como de la costa y *C. seridis* se encuentra solamente en el litoral (Figura 9 y 10), con excepción de la subespecie *cruenta* que se extiende en el interior de la provincia de Alicante, a lo largo del valle del Vinalopó, siendo un endemismo raro de los sectores Serránico, Lucénico y Diánico (Bolòs y Vigo, 1984; Gil, 1999).

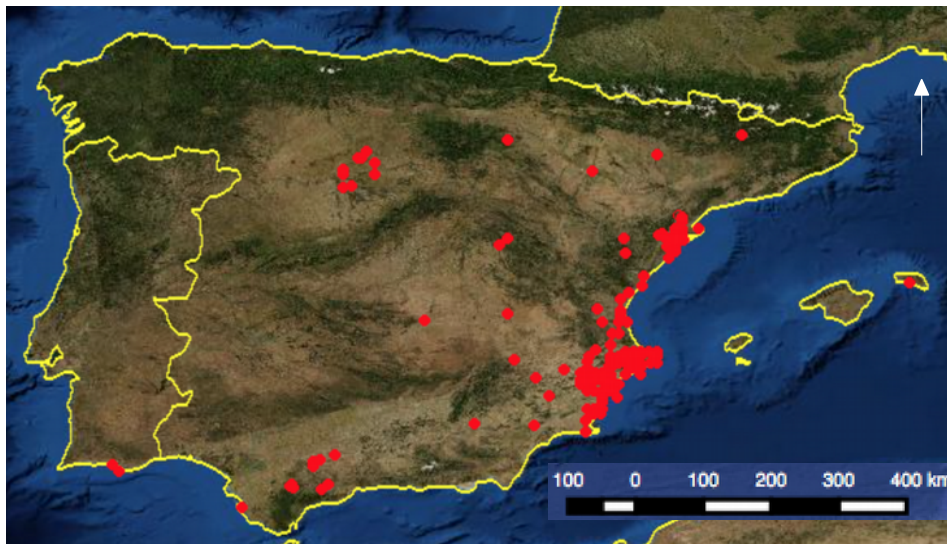


Figura 9. Distribución de *C. aspera* en la península Ibérica y Baleares. (Anthos, 2016).



Figura 10. Distribución de *C. seridis* en la península Ibérica y Baleares. (Anthos, 2016).

Centaurea aspera se extiende por toda la mitad oriental, sur de la Península Ibérica y en las Islas Baleares. La reducida superficie foliar y menores tamaños del involucre, capítulo y robustez en general, son las principales características morfológicas de diferenciación con su congénere *C. seridis*, que denotan una mayor adaptabilidad a climas más continentales (Bolòs y Vigo, 1984).

Centaurea seridis se distribuye sobretodo por la cuenca mediterránea occidental y Baleares, en herbazales, campos, caminos cercanos al litoral, ecosistemas dunares y en tierras bajas de valles fluviales (subsp. *cruenta*) internándose unas decenas de kilómetros hacia el interior. Morfológicamente presenta mayores tamaños de los órganos y estructuras vegetales frente a *C. aspera* a causa de la duplicación genómica que sufre como individuo tetraploide, dándole a la especie un carácter más termófilo que *C. aspera*, además de proporcionarle una mayor selectividad en los cruzamientos, mayor atracción de polinizadores, mejor adaptación a nichos ecológicos limitantes, etc.

4.2. Distribución a meso-escala

A nivel de mesoescala (Figura 11) el recuento de individuos presento un mayor porcentaje de individuos tetraploides *C. seridis* subsp. *maritima* que de el diploide *C. aspera* subsp. *stenophylla*, en todas las parcelas objeto de estudio excepto en El Saler (Valencia) (Anexo III).

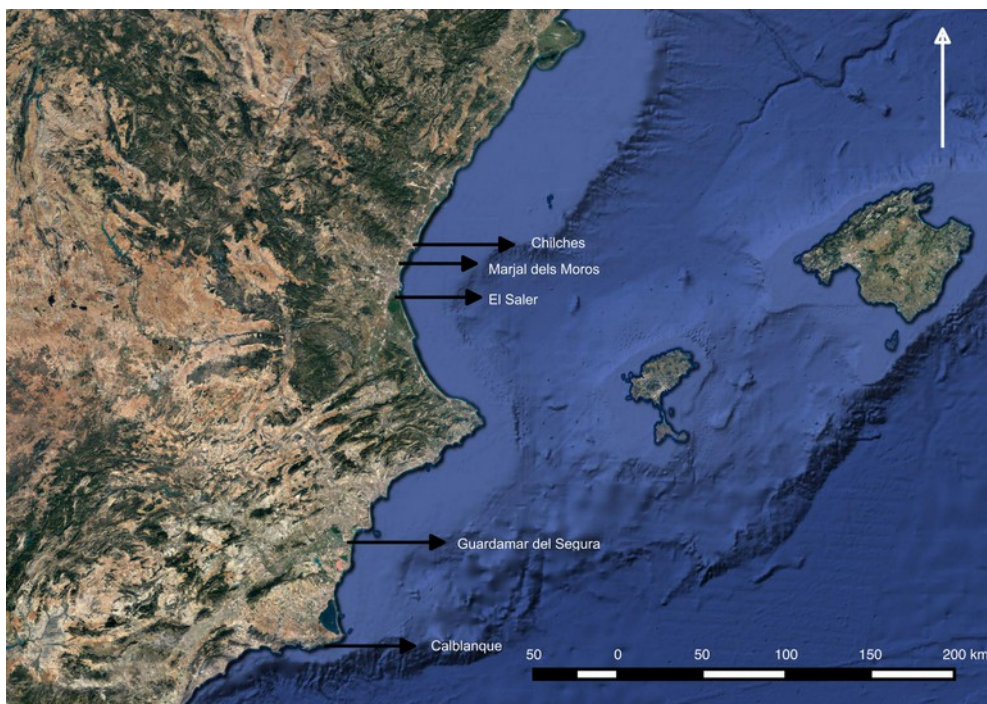


Figura 11. Mapa de distribución a mesoescala de las zonas de estudio elegidas dentro del área de solape de los parentales (Comunitat Valenciana y Murcia).

El área de estudio en la parcela de El Saler (Valencia) es una de las más extensas, presenta un ecosistema dunar mayor y prácticamente no tiene barreras antrópicas y/o topográficas que impidan o dificulten la entrada de *C. aspera* a las zonas más próximas al mar, donde se encuentra el parental tetraploide. Esta ausencia de barreras antrópicas es posiblemente debida a la existencia y conservación del bosque en la Devesa del parque natural de la Albufera, y justificaría la mayor proporción del diploide en comparación con las demás parcelas. Además es una zona donde el complejo poliploide parece estar más desarrollado y tener una mayor edad que en el resto de las zonas de estudio.

En el resto de parcelas, el ecosistema dunar es más reducido, prácticamente formado por dunas móviles, justificando las proporciones mayores de *C. seridis*. Al ampliar el área de muestreo hacia el interior, aparecen más taxones diploides y el número de individuos tetraploides disminuye, y por tanto cesa el solapamiento entre taxones y la producción de híbridos.

En las zonas de contacto existe un solapamiento evidente entre taxones en la costa levantina por lo que hay una alta probabilidad de hibridación y generación del complejo poliploide objeto de estudio. Las zonas de estudio van desde Chilches, en Castellón, hasta Calblanque en Murcia, pasando por Marjal dels Moros (Castellón), El Saler (Valencia) y Guardamar (Alicante). Estas son las zonas donde se han reconocido los híbridos (*Centaurea x subdecurrens* Pau nothosubsp. *subdecurrens* Mateo y Crespo) del complejo poliploide. Estas zonas presentan características edafológicas y geográficas variables. Consultar áreas y distribución en (Anexos IV y V).

Las dos zonas más al norte Chilches (Figura 12) y Marjal dels Moros (Castellón) (Figura 13), son ecosistemas dunares de grava gruesa y/o cantos rodados, ruderalizados y modificados antrópicamente, tanto por constituir una zona de fuerte erosión marina a causa de la proximidad del puerto de Sagunto y de canteras próximas, donde existe la necesidad de rellenar con desechos de obra y de la misma cantera para evitar mayores pérdidas de tierras costeras (Marjal dels Moros), como por la existencia de caminos, aparcamientos, edificaciones y paseos marítimos en primera línea de playa (Chilches). Estas modificaciones antrópicas promueven la aparición de *C. seridis* contribuyendo a la prosperidad del complejo híbrido.

El área de El Saler (Valencia) está flanqueada por el Oeste por el Parque Natural de la Albufera, por lo que la zona conserva un ecosistema natural formado sobre todo por pinares (*Pinus halepensis*) en viejas dunas estabilizadas, matorrales y plantas herbáceas en las diferentes líneas dunares paralelas al mar en el que se divide este tipo de ecosistema dunar. Esta falta de barreras topográficas que no han impedido la alta presencia de *C. aspera* en esta zona y junto con las modificaciones antrópicas que presenta El Saler (edificaciones puntuales, carreteras, caminos, aparcamientos, etc.), las cuales benefician a la aparición de *C. seridis*, hacen de la parcela de El Saler una de las zonas con mejor representación del complejo poliploide objeto de estudio (Figura 14).

Más al sur, ya en la provincia de Alicante se muestreó una amplia extensión de dunas de arena fina en Guardamar del Segura, separada del interior por una zona boscosa de pinos y eucaliptos. Presenta una altísima proporción de *C. seridis* a comparación de *C. aspera*, la cual aparece en el extremo norte de la parcela y con muy pocos representantes. La hipótesis que se plantea es que esto se debe a que el área de estudio está centrada en los primeros transectos del ecosistema dunar, es decir, en la parte de dunas móviles y semifijas, donde apenas aparecen representantes diploides. Sin embargo sí que constituye una zona de solapamiento, ya que se reconocen unos pocos individuos híbridos a lo largo de toda la parcela, coincidiendo con la presencia de algún camino que haya podido influir en la dispersión de *C. aspera* y fomentar la hibridación (Figura 15).

Por último, en Murcia se hizo un reconocimiento de la zona de Calblanque, una zona caracterizada por una edafología de dunas de arena fósil, que dificulta el crecimiento de organismos vegetales. Se encuentra al pie de un pequeño sistema montañoso que cierra la playa por el noroeste, lo que supone una barrera física que impide la intrusión de *C. aspera*. En la parte Nordeste no existe ningún tipo de barrera física y esto se manifiesta en la distribución de los taxones. *Centaurea aspera* aparece claramente en esta parte Nordeste, existiendo evidencia de la entrada de ésta desde el interior aunque con pocos individuos, en cambio, *C. seridis* muestra una distribución más extendida por toda la parcela (Figura 16).

En general, a un nivel de meso-escala, en estas zonas de solape, aparecen individuos de la especie híbrida *C. x subdecurrens*, la cual se desarrolla en las zonas de dunas, tanto de arena como de gravas, a partir de la segunda línea de dunas desde el mar (Garmendia et al., 2010). *Centaurea seridis* se desarrolla en las dunas móviles más cercanas a la costa, aunque se adentra hacia el interior en los bordes de caminos y terrenos removidos (antrópicos) y *C. aspera* se mantiene en las dunas semifijas, más alejadas de la primera

línea de costa, entremezclándose los individuos de ambas especies en las dunas semifijas con mayor presión antrópica.



Figura 12. Chilches (Castellón). Representación de la distribución geográfica de los diferentes taxones objeto de estudio.

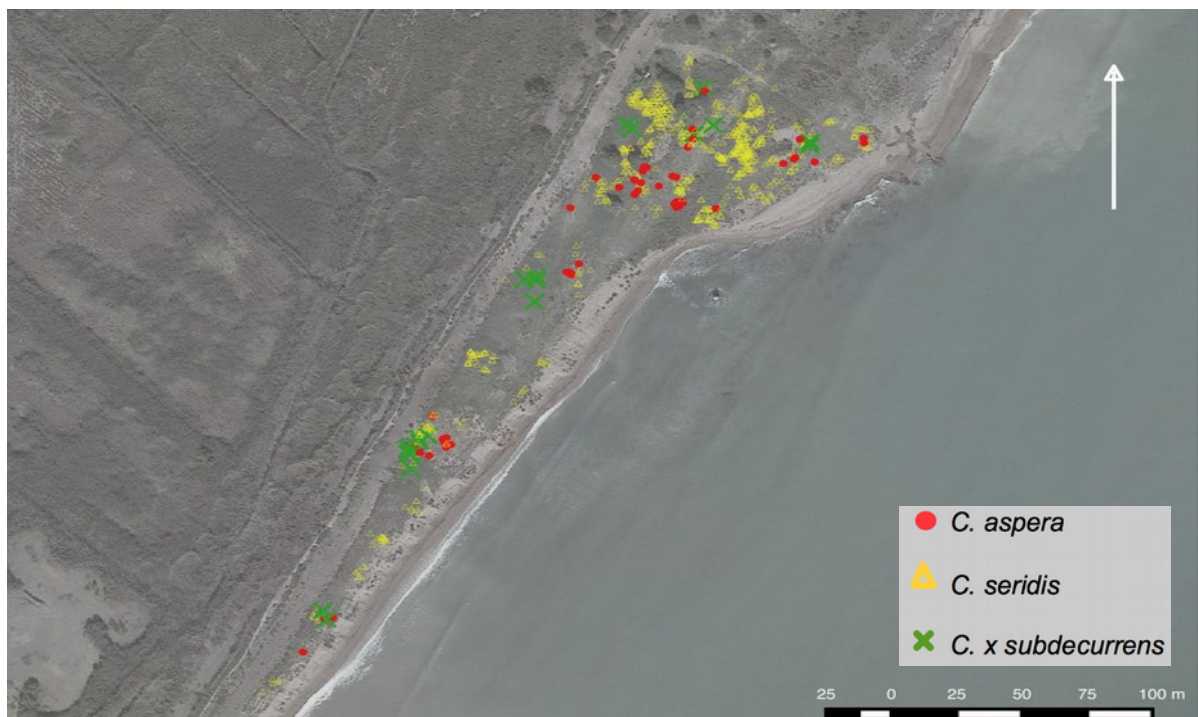


Figura 13. Marjal dels Moros (Castellón). Representación de la distribución geográfica de los diferentes taxones objeto de estudio.

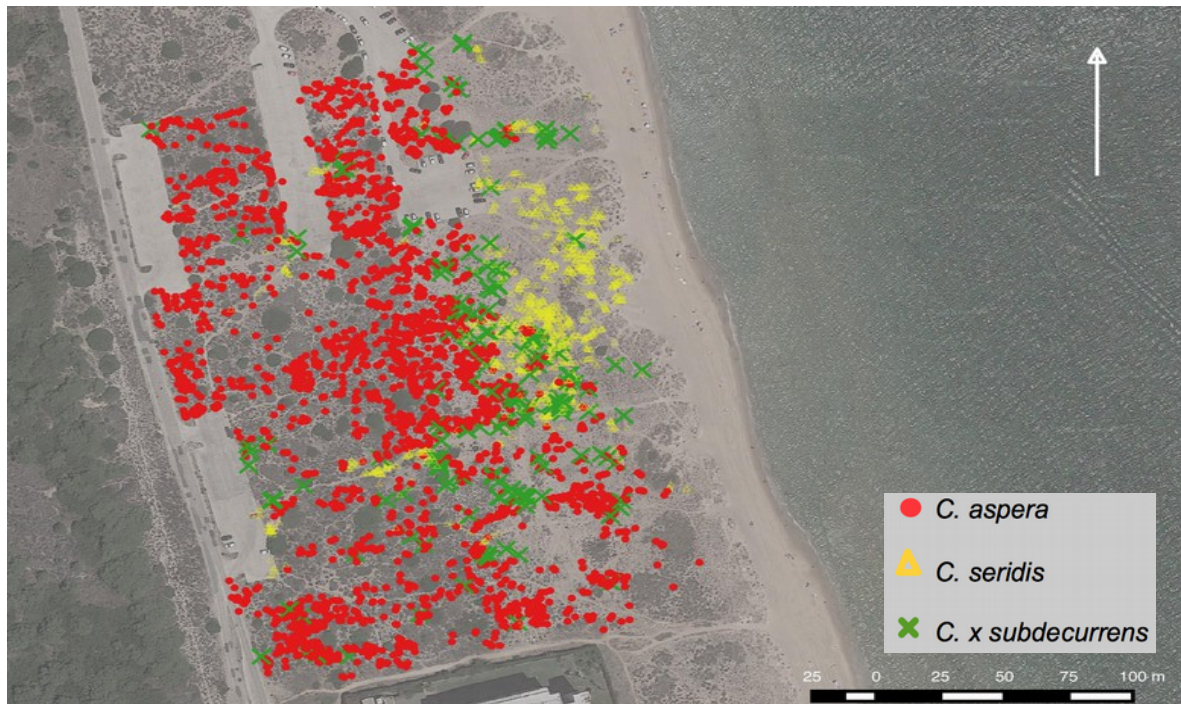


Figura 14. El Saler (Valencia). Representación de la distribución geográfica de los diferentes taxones objeto de estudio.



Figura 15. Guardamar del Segura (Alicante). Representación de la distribución geográfica de los diferentes taxones objeto de estudio.



Figura 16. Calblanque (Murcia). Representación de la distribución geográfica de los diferentes taxones objeto de estudio.

Existen zonas costeras en las que por su localización cabría esperar la aparición de una zona de solape entre parentales y formación del complejo poliploide objeto de estudio, pero no ocurre así a causa de diversas razones. La presencia de urbanizaciones, carreteras, caminos, paseos marítimos y saladares fomentan la presencia de *C. seridis* pero no de *C. aspera* (Garmendia et al., 2010). Esta última se localiza más hacia el interior, desde donde procede, por lo que estas modificaciones antrópicas afectan a *C. aspera*, pero no a *C. seridis*, evitando el contacto y por tanto el cruzamiento entre parentales y su hibridación. Lo mismo ocurre igual en las zonas de acantilados y/o zonas de costa rocosas, que actúan como barrera para el cruzamiento, impidiendo de nuevo la formación de híbridos (zonas del levante, desde el sur de Denia hasta Moraira, Calpe e incluso Benidorm).

Otros estudios a nivel de macro y meso-escala donde se analiza la distribución espacial de taxones emparentados, muestran resultados diversos, lo que evidencia la importancia de relacionar las zonas de solapamiento de parentales para cada caso concreto. En *Ranunculus adoneus* por ejemplo no hay solapamiento entre el parental diploide y tetraploide, por lo que escasean las poblaciones mixtas (Baack, 2004).

Lo mismo sucede con *Chamerion angustifolium*, donde no suele existir solapamiento, y si lo hay, aparece un citotipo mayoritario, atribuyéndose a que posee una distribución en mosaico y no en gradiente (Husband y Schemske, 1998). Cuando entre citotipos se presenta una distribución parapátrica (adyacentes), prácticamente no existe el contacto o es muy raro, existiendo una gran diferenciación espacial a macro y meso-escala entre citotipos diploides y tetraploides, como en el caso de *Melampodium cinereum* DC. y *M. leucanthum* Torr. & A. Gray (diploide y tetraploide respectivamente) (Stuessy et al., 2004), y en los citotipos *Empetrum nigrum* L. y *E. hermaphroditum* Hagerup (Suda et al., 2004). Incluso en complejos poliploides con zonas híbridas muy difusas, pueden existir una separación entre citotipos de al menos 500 metros, como es el caso de *Aster amellus* L. (Mandakova y Münzbergová, 2006).

Por el contrario, los distintos citotipos de *Senecio carniolicus* Willd (diploide, tetraploide y hexaploide) crecen segregados por altitud en los Alpes orientales, con zonas de solape muy amplias (Sonnleitner et al., 2010) y los citotipos de *Centaurea stoebe* (diploide y tetraploide) aparecen simpátricamente, en Europa central, donde es frecuente encontrar poblaciones mixtas en zonas de solape (Španiel et al., 2008), muy similar a nuestro estudio en cuanto a resultados.

4.3. Distribución a micro-escala

4.3.1. Patrón de distribución intraespecífica

El estudio del patrón de distribución intraespecífica da información acerca de cómo se distribuye una especie en un determinado espacio. Es posible clasificar el carácter de la distribución en tres tipos. Así cuando la distribución es uniforme, todo el territorio donde crece la especie es apto, existiendo además una fuerte competencia intraespecífica por los recursos del suelo, ya que los individuos presentan una mayor densidad (individuos/ m²). Cuando la distribución es aleatoria, todo el terreno posee unas características similares y se diferencia con la anterior por la cantidad de individuos presentes, con menor competencia. Por último al presentarse una distribución agregada, se deduce que el territorio posee zonas de características diversas, donde los taxones se agrupan en aquellas zonas cuyas condiciones les resulten más adecuadas para su desarrollo, dejando las zonas de menor calidad vacías.

4.3.1.1. Distribución real vs aleatoria de Poisson

En el (Anexo VI) se muestra una comparativa entre la distribución real de cada uno de los taxones en cada una de las parcelas de estudio frente al análisis estadístico de la distribución teórica de Poisson, el cual muestra la distribución de los taxones si estos presentasen una distribución completamente aleatoria. Con ello podremos comparar visualmente el carácter de la distribución que presentan los taxones. (Figura 17).

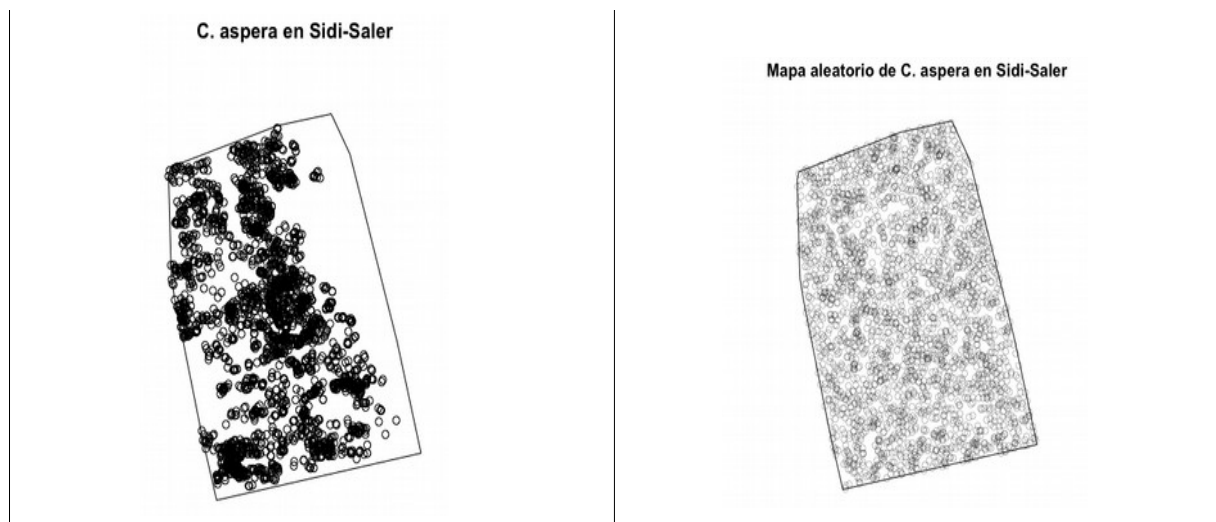


Figura 17. Distribución real vs Poisson. Parcela de El Saler.

Al enfrentar estas dos distribuciones se observa un alto grado de agregación por parte de los taxones, los cuales aparecen juntos en diversas zonas de las parcelas, dejando espacios vacíos claramente delimitados. *Centaurea seridis* es el taxón que presenta una mayor agregación de sus individuos. En las parcelas donde hay una mayor cantidad de individuos, éstos se concentran a una cierta distancia del mar, en las dunas móviles a lo largo de toda la parcela. En cuanto a *C. aspera* que proviene del interior peninsular, presenta también una marcada agregación de sus taxones, esta vez en zonas más alejadas de la primera línea de costa, en las dunas semifijas, que es la zona donde se produce el solapamiento entre parentales y la hibridación. Por tanto *C. x subdecurrens* se desarrolla en zonas intermedias entre las áreas de distribución de los dos parentales, entre dunas semifijas y dunas móviles. Aún así el análisis de la estimación de la K de Ripley para evaluar estadísticamente los resultados gráficos (Anexo VII), muestra para *C. x subdecurrens* un cierto grado de aleatoriedad frente a sus parentales, lo que podría deberse a que la polinización cruzada se produce de manera más dispersa que la intraespecífica. En general *C. subdecurrens* presenta distribución agregada para todas las parcelas, excepto en Marjal dels Moros, donde presenta un cierto grado de aleatoriedad. *Centaurea seridis* es la que presenta la mayor agregación, ya que en las gráficas de K de Ripley, la distribución real dista bastante del área gris que denota aleatoriedad, seguido de *C. aspera*, que se encuentra en un nivel intermedio de agregación comparado con los otros dos taxones, presentando cierto grado de aleatoriedad en la parcela de Marjal dels Moros. (Figura 18)

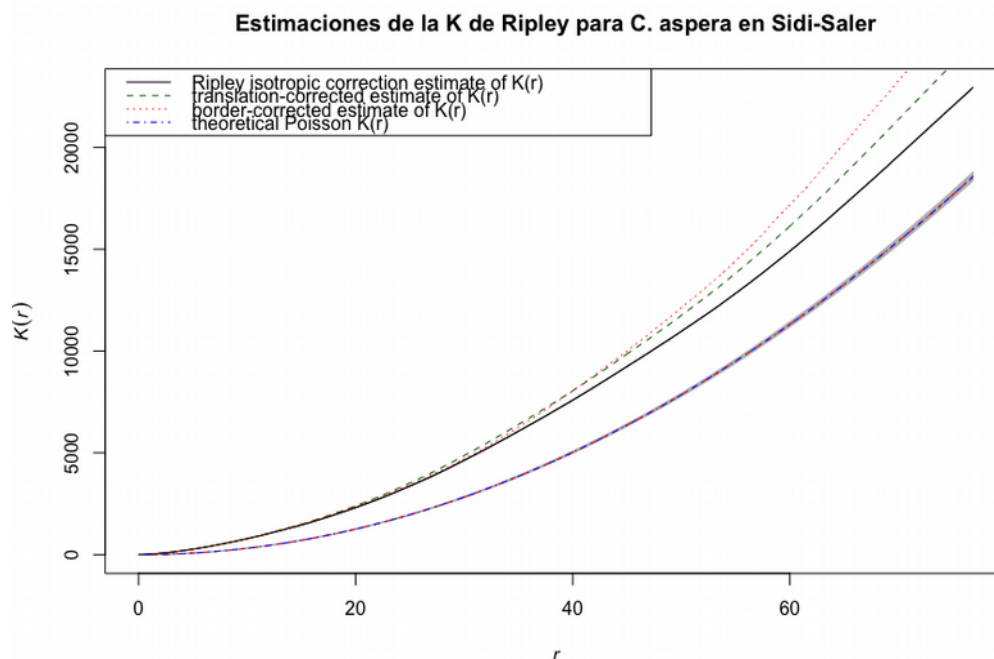


Figura 18. Función K-Ripley para distribuciones reales y aleatoria de Poisson. El Saler.

Para justificar cuantitativamente los resultados descritos en los Anexos VI y VII donde *C. seridis* es considerado el taxón más numeroso y agregado seguido por *C. aspera* y *C. x subdecurrens*, se muestra la (tabla 3), donde se observa el área de cada parcela, densidades totales e individuales, así como los promedios, resultando para *Centaurea aspera* una densidad media total de 0,0019 individuos/m², *C. seridis* de 0,0042 individuos/m² y *C. x subdecurrens* de 0,00024 individuos/m², denotando la mayor presencia de *C. seridis* en todas las parcelas excepto en El Saler (Valencia).

Tabla 3. Análisis cuantitativo de la densidad y recuentos de cada parcela y para cada taxón

Parcela	Área (m ²)	Nº Total ind.	Densidad Total (ind/ha)	Nº <i>C. aspera</i>	Densidad <i>C. aspera</i>	Nº <i>C. seridis</i>	Densidad <i>C. seridis</i>	Nº <i>C. x subdecurrens</i>	Densidad <i>C. x subdecurrens</i>
Chilches	52.404,10	1068	203,00	149	28,43	839	160,10	80	15,27
Marjal-Moros	31.667,39	875	276,31	53	16,74	801	252,94	21	6,63
El Saler	88.361,77	4483	507,35	2570	290,85	1707	193,18	206	23,31
Guardamar	1.138.900,41	3022	26,53	37	0,32	2938	25,80	47	0,41
Calblanque	197.437,70	223	11,29	81	4,10	138	6,99	4	0,20
TOTALES	1.508.771,37	9671	1.025,29	2890	0,00192	6423	0,00426	358	0,00024
PROMEDIOS	301.754,27	1934	205,06	578	68,09	1285	127,80	72	9,71

Este carácter agregado es común en estas especies, dada la baja dispersión de aquenios que presentan (Hilpold, 2012). En *C. stoebe* se describe coincidiendo con nuestros resultados, una distribución agregada de sus citotipos (Mráz et al., 2012).

4.3.1.2. Representación de densidades y distancias de cada taxón

En los (Anexos VIII y IX) y (Figuras 19 y 20) se representan los individuos en su posición real, y se dividen las parcelas respecto a las densidades y distancias que presentan cada uno de ellos. Además se muestran gráficas 3D donde un carácter abrupto del relieve representa distribuciones heterogéneas siendo sinónimo de agregación. Al observar estas gráficas se hace evidente el carácter agregado que demuestran los tres taxones y en qué medida lo hacen en cada parcela. Las intensidades mayores de *C. aspera* se encuentran a distancias relativamente cortas de *C. seridis*, excepto en El Saler y Calblanque donde a pesar de existir individuos que conviven a corta distancia, las máximas intensidades de *C. aspera* se encuentran a una mayor distancia de *C. seridis* que en el resto de parcelas. Lo mismo ocurre si se invierten los parentales (*C. seridis* sobre distancias de *C. aspera*), excepto en Calblanque, donde existe una alta intensidad de *C. seridis* tanto a cortas como a largas distancias. En el caso del híbrido con sus parentales las gráficas denotan que altas intensidades del híbrido se encuentran sobretodo a distancias cortas de los parentales, aunque prácticamente para todas las distancias se observa un nivel de intensidad del híbrido considerable, lo que demuestra que el híbrido tiende a desarrollarse en un nivel intermedio entre los parentales, con cierta afinidad hacia *C. seridis*.

Se presenta además el mismo análisis en unas gráficas que representan dichas distancias y densidades con curvas de nivel, lo que permite observar mejor los resultados (Anexo X) y (Figura 21).

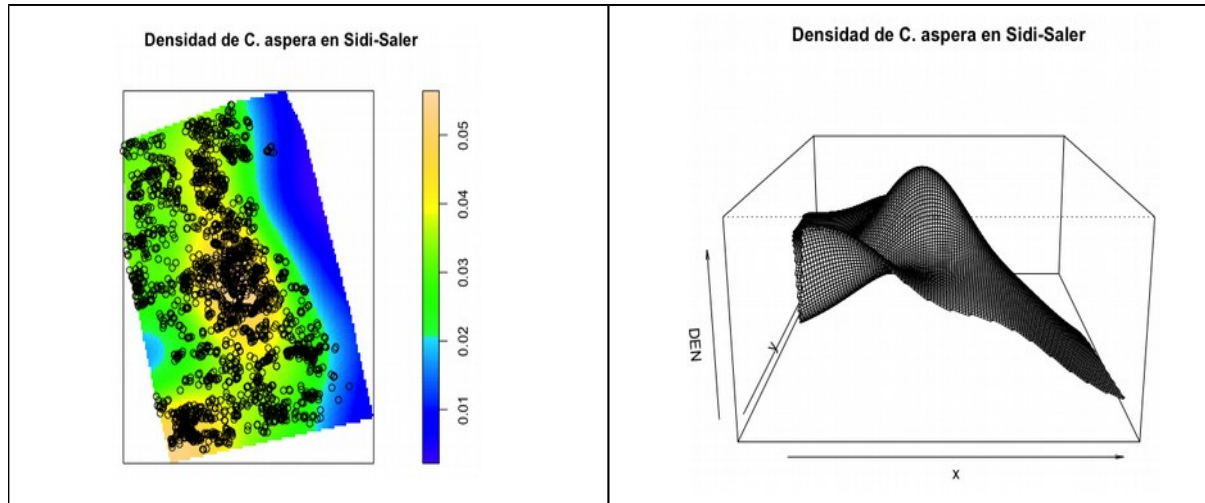


Figura 19. Mapa de densidades 2D y3D a *C. aspera*. El Saler

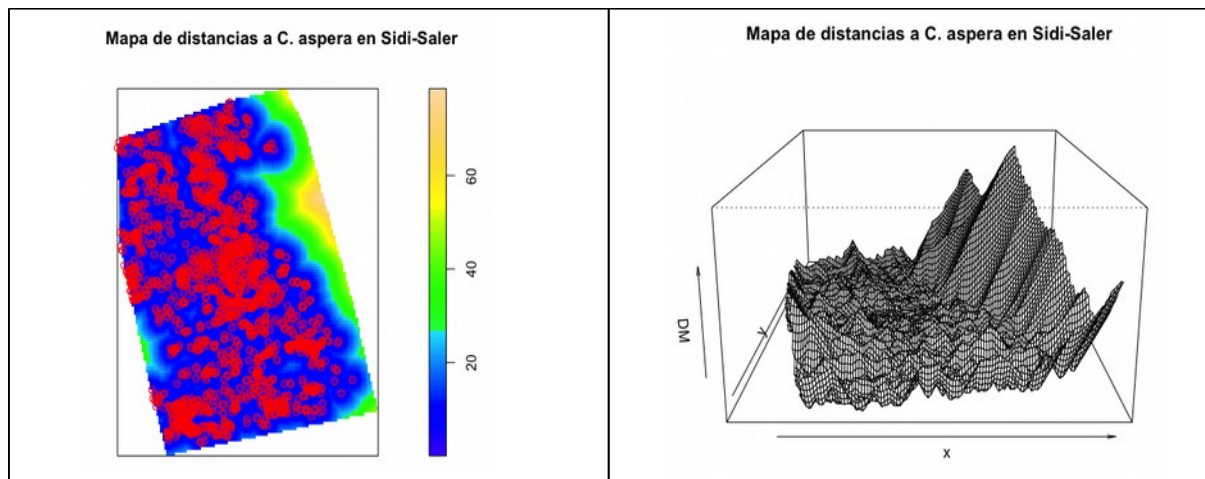


Figura 20. Mapa de distancias 2D y 3D a *C. aspera*. El Saler

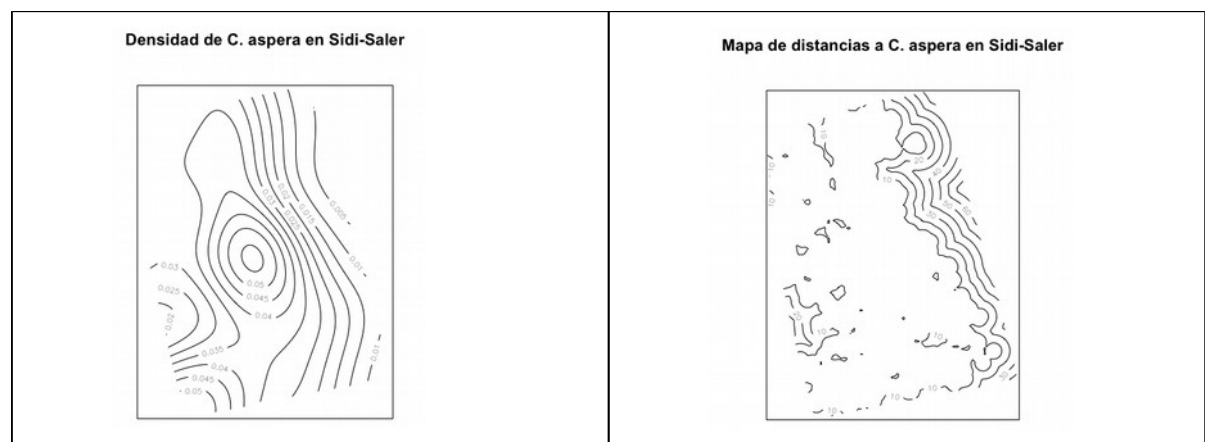


Figura 21. Mapa de densidades y distancias a *C. aspera* con curvas de nivel. El Saler

4.3.2. Relación de proximidad entre el híbrido y los parentales

El objetivo principal de este estudio es intentar averiguar el sentido unidireccional o bidireccional que adopta la polinización cruzada en las poblaciones objeto de estudio. Es un hecho que resulta de gran importancia para el futuro del citotipo minoritario (Levin, 1975), ya que si la dirección es bidireccional y este actúa como receptor de gametos además de cómo donador, se estaría realizando un gasto considerable de ovulación y energía en la creación de híbridos estériles.

4.3.2.1. Representación del híbrido sobre densidades y distancias a parentales

Teniendo en cuenta la baja dispersión de aqenios característica de estas especies, se realiza un primer análisis para realizar una comparación en la distribución del citotipo triploide con la de sus parentales. Para ello se generan gráficas de dispersión donde se superpone la distribución de los individuos híbridos en un mapa de la distribución por densidad y otro por distancias a los parentales (Anexo XI y XII) respectivamente y (Figuras 22 y 23). Los resultados muestran que *C. x subdecurrens* se encuentra en mayor medida en las franjas donde contactan los parentales, coincidiendo con las zonas de mayores densidades tanto para *C. aspera* como para *C. seridis*, ya que la probabilidad de que se produzca la polinización cruzada es mayor en estas zonas.

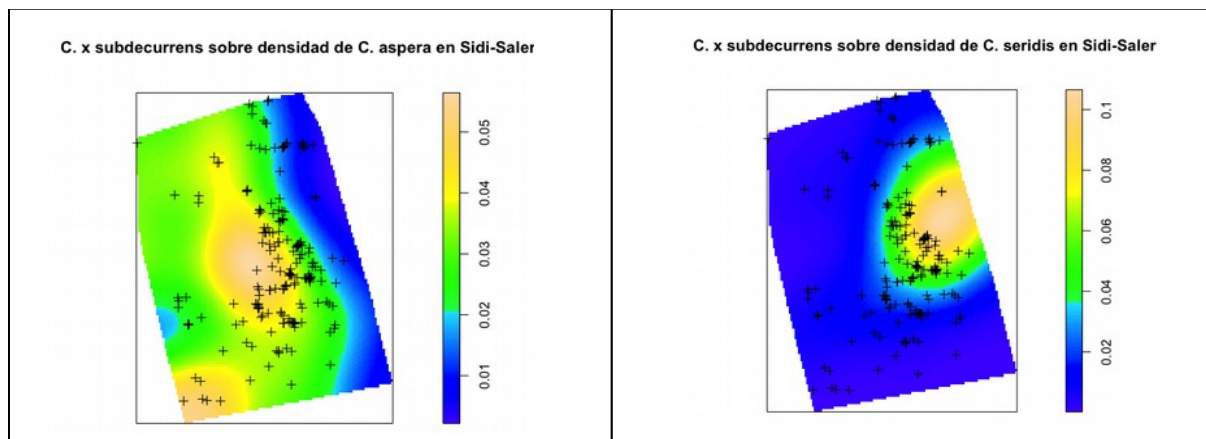


Figura 22. *C. x subdecurrens* sobre densidad de sus parentales.

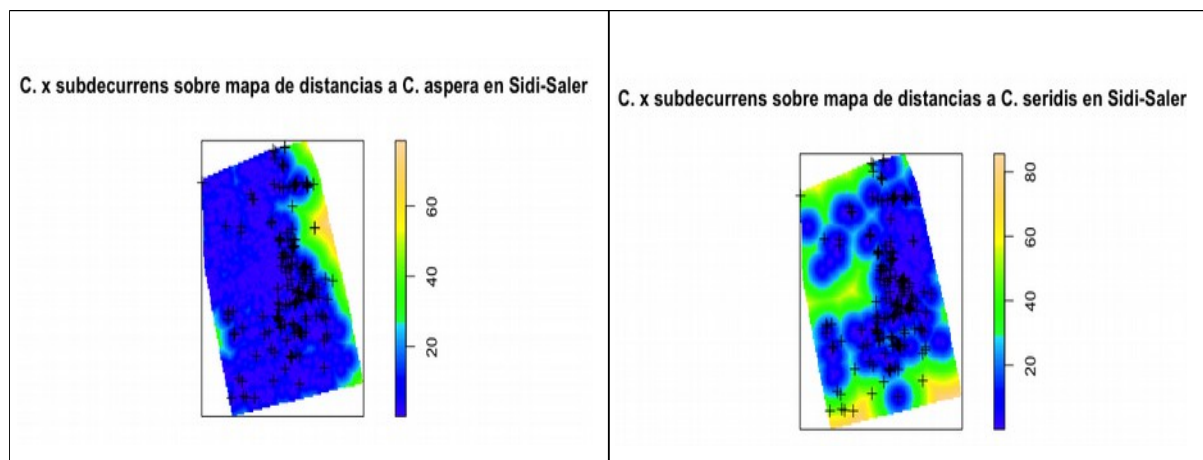


Figura 23. *C. x subdecurrens* sobre distancias a sus parentales.

4.3.2.2. Test de Kolmogorov-Smirnov

En este contexto, se ha realizado un test de Kolmogorov-Smirnov, para cuantificar la correlación entre densidades o distancias de los parentales y la distribución del híbrido (Anexo XIII y Anexo XIV) y (Figuras 24 y 25), así como sus respectivas gráficas (Anexo XV y XVI) mostrando los resultados con carácter cuantitativo. La afinidad del híbrido con los dos parentales ha resultado significativa en todas las parcelas excepto en Marjal dels Moros, con algunas variaciones.

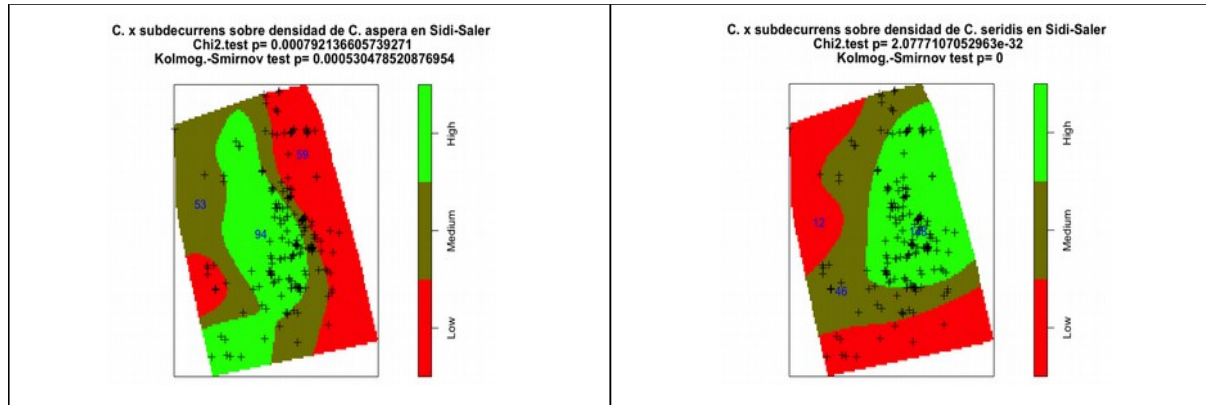


Figura 24. *C. x subdecurrens* sobre densidades de sus parentales. Test kolmogórov-Smirnov. El Saler.

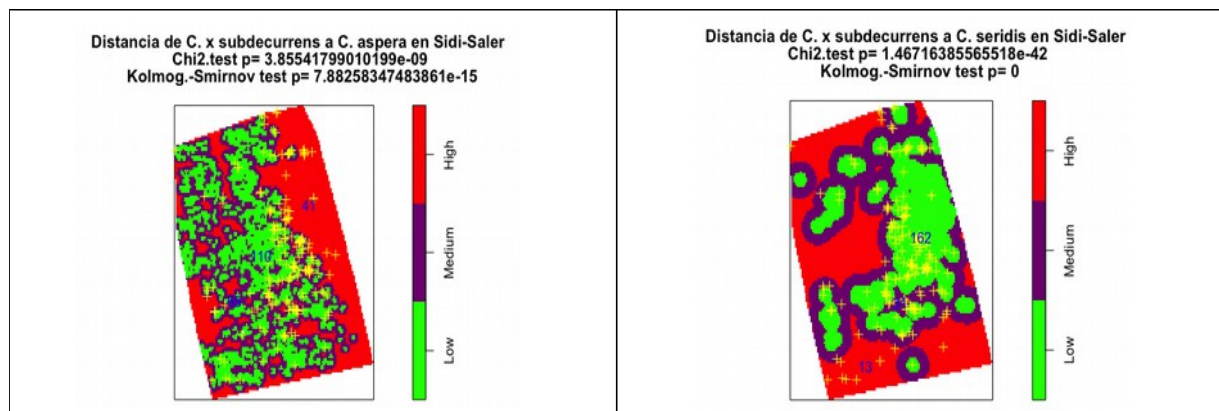


Figura 25. *C. x subdecurrens* sobre distancias a sus parentales. Test kolmogórov-Smirnov. El Saler.

En cuanto a la variable densidad, los resultados muestran una mayor presencia del híbrido en densidades altas de *C. seridis* en todas las parcelas e intensidades menores en el tercio intermedio y superior de las densidades de *C. aspera*. Estos resultados son contrarios a los presentados por (Ruíz, P., 2014) donde se realizaron los muestreos en transectos de menor tamaño en El Saler. En este caso se observó que existía la necesidad de ampliar las parcelas para obtener resultados más sólidos y así se ha realizado en el presente proyecto. Al realizar dicha ampliación observamos una distribución y densidad más representativa de los taxones, obteniéndose mayores densidades de *C. seridis* con la consecuente variación en los resultados obtenidos.

A su vez, si se observan los resultados obtenidos en las gráficas elaboradas con el método Kolmogorov-Smirnov (Anexo XV), se distinguen distintas intensidades del híbrido en diferentes densidades de los parentales, siendo una vez más la afinidad con el parental

tetraploide mayor en las densidades medias y altas de éste. Calblanque es la excepción, donde posiblemente esté afectando a la distribución del complejo poliploide la cercanía de una barrera montañosa que limita la entrada del parental diploide por el noroeste.

En cuanto a la variable distancia, se ha realizado el mismo procedimiento anterior realizado con la variable densidades, obteniendo unos resultados que indican claramente que las mayores intensidades del híbrido aparecen siempre a distancias cortas de los parentales en todas las parcelas, con algunas variaciones. En Chilches, los resultados muestran la mayor intensidad de híbridos en distancias a *C. aspera* de entre 1 y 5 metros, y de 2 a 4 metros de distancia a *C. seridis*, teniendo más afinidad el híbrido por *C. seridis*. En Marjal dels Moros la mayor intensidad del híbrido se encuentra entre 1 y 3 metros de *C. aspera* y entre 1 y 4 metros de *C. seridis*, mostrando el híbrido una mayor afinidad por *C. aspera*. En El Saler, como parcela más representativa, la mayor intensidad del híbrido se encuentra entre 15 y 20 metros de *C. aspera* existiendo un pico de intensidad del híbrido a los 55 metros y a 1 y 4 metros de *C. seridis*, denotando mayor afinidad hacia *C. seridis*. En Guardamar del Segura la mayor intensidad del híbrido la encontramos entre 0 y 100 metros, aunque en esta parcela *C. aspera* está solamente localizada en una pequeña área en la zona norte, por lo que la intensidad del híbrido respecto a las distancias de *C. aspera* se reparten a lo largo de más de dos kilómetros de costa. También existe una alta intensidad del híbrido entre 5 y 12 metros de *C. seridis*, denotando una mayor afinidad hacia esta especie. Por último en Calblanque se observa una intensidad mayor del híbrido en las zonas más alejadas a *C. aspera*, entre 370 y 380 metros, y una alta intensidad del híbrido a corta distancia con *C. seridis*, entre 1 y 10 metros de esta (Anexo XVI).

Concluyendo, la afinidad híbrido parental en la variable distancia es muy similar a la obtenida para la variable densidad, siendo en general el híbrido más afín con el parental *C. seridis*, excepto en las parcelas de Marjal dels Moros y Calblanque, donde la afinidad resulta ser algo más repartida sin presentar grandes diferencias. Aun así las mayores intensidades del híbrido aparecen siempre en las zonas de mayor densidad y menor distancia de los parentales.

Se adjunta un tercer análisis donde se muestra en una gráfica las distancias de los parentales, uno en cada eje de la gráfica, y a los individuos híbridos como una nube de puntos dependiendo de la distancia que les separa de cada uno de los parentales (Anexo XVII).

En el trabajo de (Ruíz, P., 2014), se concluye que la afinidad del híbrido es mayor con *C. aspera*, contrariamente a los presentes resultados. Entonces se hipotetizó que *C. aspera* podría actuar como madre y *C. seridis* desplaza al híbrido por competencia. Por tanto queda revocada dicha hipótesis en presencia de los resultados obtenidos.

4.3.3. Competencia espacial entre parentales

Este análisis tiene la finalidad de definir si existe una competencia entre parentales por el hábitat y si es así, en qué medida se encuentra dicha competencia. Para ello se han realizado, con el principal objetivo de comparar las distribuciones respecto a la densidad y distancia entre parentales, dos análisis muy similares a los del apartado anterior, pero entre los individuos *C. aspera* y *C. seridis*.

4.3.3.1. Competencia entre parentales por el espacio. Densidades y distancias

Atendiendo al análisis interparental de la variable densidad, los resultados muestran distribuciones parentales bastante diversas, (Anexo XVIII) y (Figura 26). En cuanto al estudio de la competencia interparental con la variable distancia, también hubo diferencias significativas en las distintas parcelas. El (Anexo XIX) y (Figura 27), muestran las distribuciones reales de cada parental sobre un mapa de distancias al otro parental, con la

finalidad de obtener resultados acerca de su distribución y conocer si por cercanía existe competencia espacial o no.

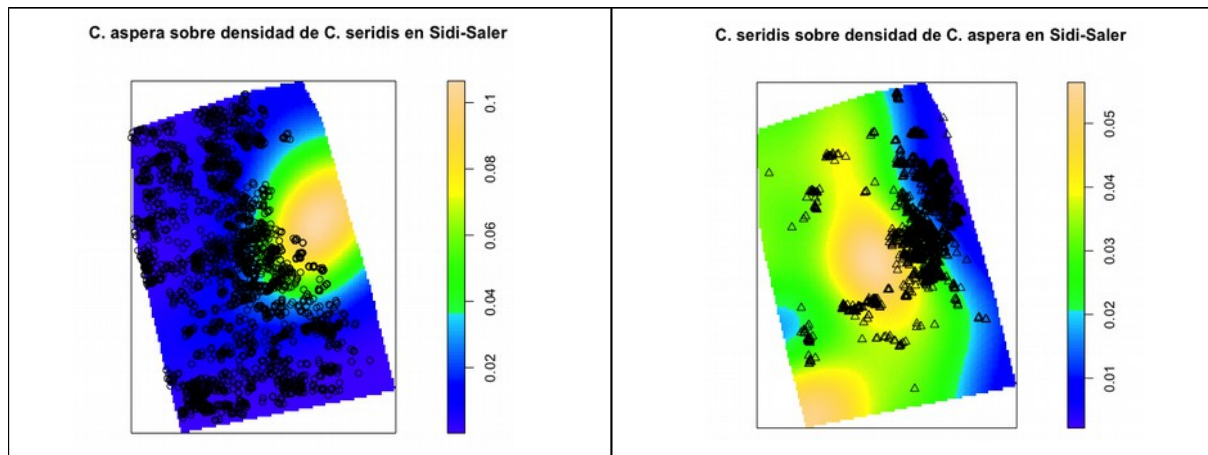


Figura 26. Distribución de un parental sobre densidades del otro parental. El Saler.

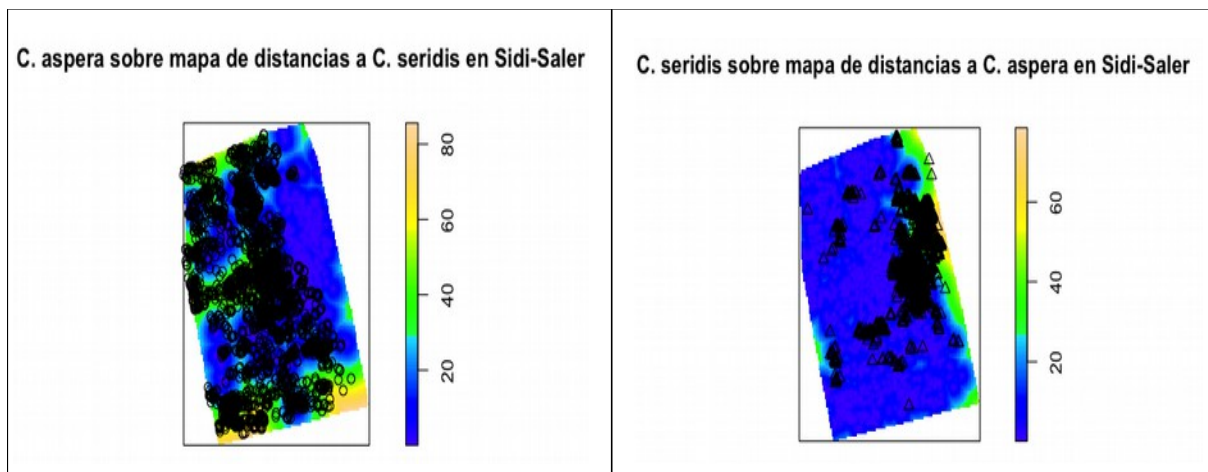


Figura 27. Distribución de un parental sobre distancias del otro parental. El Saler.

4.3.3.3. Test de Kolmogorov-Smirnov

Para obtener resultados cuantitativos se ha realizado un test de Kolmogorov-Smirnov evaluado con un Quadrat countig test for CSR y utilizando el test Chi-cuadrado para la división de la parcela por niveles de densidades o distancias (Anexo XX y XXI) y (Figuras 28 y 29).

En cuanto a la variable densidad, en la parcela de Chilches, altas intensidades de *C. aspera* aparecen donde son mayores las densidades de *C. seridis*, apareciendo también una intensidad intermedia de *C. aspera* en densidades intermedias de *C. seridis*, lo mismo ocurre con altas intensidades de *C. seridis* sobre altas y medias densidades de *C. aspera*, por lo que existe competencia interparental. En Marjal dels Moros *C. aspera* presenta su mayor intensidad en densidades medias de *C. seridis* e igual es el resultado de las intensidades de *C. seridis* que se encuentran en densidades medias y altas de *C. aspera*, por lo que existe competencia pero en un nivel más bajo que en otras parcelas. En El Saler ocurre todo lo contrario, tanto las densidades de *C. aspera* como las de *C. seridis* se encuentran en densidades bajas y medias de *C. seridis* y *C. aspera* respectivamente. En cuanto a lo observado en Guardamar del Segura, dada la gran diferencia entre el número de

individuos observados de *C. seridis* frente a *C. aspera*, los resultados obtenidos no tienen la suficiente consistencia como para afirmar un tipo de distribución que genere competencia interparental, aun así los resultados indican que la mayor intensidad de *C. aspera* se encuentra donde existe una alta densidad de *C. seridis*, pero no en toda la parcela, solo en la parte norte donde se encuentran los únicos individuos de *C. aspera*. Por el contrario, dada la alta densidad de *C. seridis*, los resultados indican alta intensidad de este citotipo en cualquier rango de densidad de *C. aspera*, sin llegar a generar competencia espacial. Por último en la parcela de Calblanque se observa la mayor intensidad de *C. aspera* en altas densidades de *C. seridis* y por el contrario, las máximas intensidades de *C. seridis* se observan en densidades medias de *C. aspera*. Son fácilmente interpretables estos resultados de manera cuantitativa si observamos el (Anexo XXII).

En cuanto a la variable distancia, se han obteniendo los siguientes resultados:

En la parcela de Chilches, los dos parentales presentan mayores intensidades en distancias cortas con el otro parental, por lo que existe competencia espacial. En Marjal dels Moros, ocurre algo similar, *C. aspera* se encuentra en mayor medida zonas donde la distancia a *C. seridis* es menor, por lo que existe competencia, al igual que para las intensidades altas de *C. seridis* que se encuentran a poca distancia de individuos de *C. aspera* así como a distancias intermedias, generando competencia espacial. En El Saler, parcela más representativa, ya que comprende cantidades similares de ambos individuos, se observa que las intensidades de ambos parentales aparecen en zonas más alejadas con el otro parental, aunque en distancias cortas existe también intensidades más bajas, generando menor competencia que en otras parcelas. En Guardamar se puede observar que altas intensidades de *C. aspera* se encuentran a poca distancia de *C. seridis*, pero por el hecho de ser mucho mayor la cantidad de individuos tetraploides se observa que altas intensidades de *C. seridis* se encuentran en mayor medida a distancias muy alejadas de *C. aspera*, del orden de hasta 4 kilómetros de distancia. Y en Calblanque, las intensidades altas de *C. aspera* se encuentran alejadas entre 100 y 120 metros de *C. seridis*, y las intensidades altas de *C. seridis* se encuentran tanto cerca como a nivel intermedio y a un nivel más alejado de *C. aspera*, entre 0 y 10 metros, 300 y 320 metros y 460 y 480 metros respectivamente. Esto denota que existen varias zonas de agregación de *C. seridis* frente a solamente una de *C. aspera*, además de un baja competencia y en general bajo número de individuos en esta parcela. Son fácilmente interpretables estos resultados de manera cuantitativa si observamos el (Anexo XXIII).

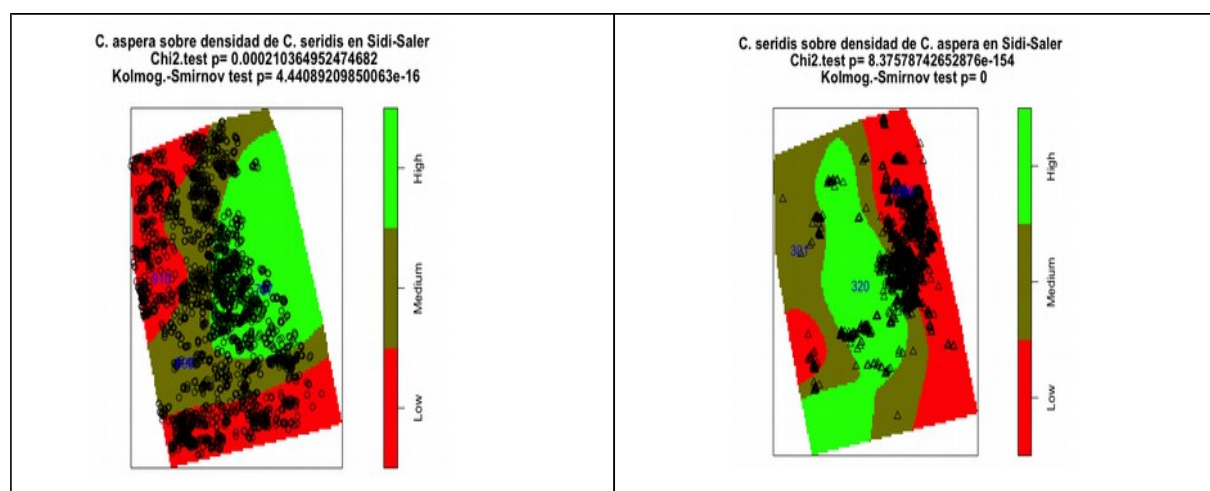


Figura 28. Análisis de la distribución por densidad alta-media-baja entre parentales.

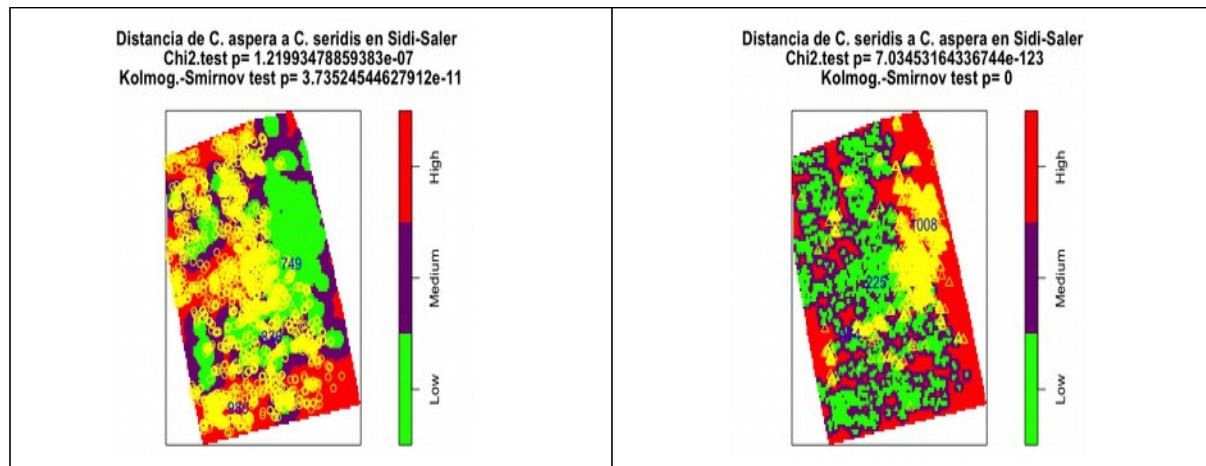


Figura 29. Análisis de la distribución por distancia alta-media-baja entre parentales. El Saler

Estos resultados no poseen un único patrón determinado, por lo que no existe un citotipo dominante en cuanto a la competencia interespecífica parental en las parcelas estudiadas. Es posible que se trate de dos especies con requerimientos ecológicos muy similares en las áreas donde su distribución se solapa. Además, la alteración del hábitat por mecanismos antrópicos genera que las especies sigan un patrón de distribución peculiar para cada parcela, afectando esto sobre todo a *C. seridis*.

4.3.4. Predicción de híbridos a partir de distancias a parentales

Con los resultados obtenidos de densidades y distancias se ha realizado un análisis utilizando estas dos variables para realizar una predicción de la dispersión de individuos híbridos en las zonas de estudio. Conociendo la intensidad real del híbrido en cada parcela, la función ρ_2 de spatstat supone que dicha intensidad se distribuye como una teórica de Poisson y utilizando como covariantes la distancia y la densidad obtenidas con anterioridad, se predice la intensidad y la localización del individuo híbrido en cada parcela.

Solamente se han obtenido resultados de 3 de las 5 parcelas, esta función ρ_2 no genera las gráficas de El Saler y Calblanque (Anexo XXIV).

Los resultados obtenidos en los análisis con el modelo de distancias han resultado más significativos que en el modelo de densidades, ya que las distancias entre taxones en las distintas parcelas son muy similares y varían en pocas unidades (metros), tanto entre híbrido y parentales como entre parentales, en cambio la densidad de los taxones en las distintas parcelas varía latitudinalmente, por lo que los resultados presentan una mayor heterogeneidad influyendo así en este último análisis de predicción de los individuos híbridos y siendo imprecisa su representación.

5. CONCLUSIONES

- El estudio de la distribución a macroescala indica que *C. aspera* se desarrolla sobretodo en la parte oriental del interior peninsular y *C. seridis* crece fundamentalmente en la costa mediterránea, por lo que las áreas de distribución de ambas especies presentan regiones de solape a lo largo de la franja mediterránea peninsular donde se genera el complejo poliploide y la hibridación.
- A nivel de mesoescala es necesario realizar muestreos con transectos de superficie considerable para la obtención de datos sólidos en el estudio de la distribución espacial del género *Centaurea*.
- En las zonas de solapamiento el taxón *C. seridis* es el más numeroso en todas las parcelas excepto en El Saler por lo que el gradiente latitudinal parece afectar a la proporción de citotipos en las parcelas.
- En cuanto a la distribución a microescala, el patrón de distribución intraespecífica se presenta claramente agregado en los tres taxones, dicha agregación es más patente en *C. seridis*, luego *C. aspera* y por último *C. x subdecurrens*, creando pequeñas diferencias entre híbrido y parentales en preferencia de nichos.
- La relación entre el híbrido y los parentales muestra que *Centaurea x subdecurrens* tiende a aparecer más próximo al parental *C. seridis* que a *C. aspera*, posiblemente debido a que *C. seridis* actúe como madre.
- El Híbrido presenta un cierto grado de aleatoriedad debido a que sobre él actúa en mayor medida la polinización cruzada que la intraespecífica, frente a los otros citotipos.
- En la competencia interparental, no existe un patrón definido de competencia entre *C. aspera* y *C. seridis*, esto puede indicar que ambas especies tienen requerimientos de hábitat similares, ocupando nichos ecológicos muy parecidos en ecosistemas dunares que presentan un grado variable de alteración antrópica, lo cual afecta claramente en la distribución de *C. seridis*.

6. BIBLIOGRAFÍA

- ALCARAZ ARIZA, F.J., GARRE BELMONTE, M., SÁNCHEZ GÓMEZ, P., 1985. Catálogo de la flora cormofítica de los sistemas de dunas litorales comprendidos entre Santa Pola y Calblanque (SE de España).
- ADAMS, K.L., WENDEL, J.F., 2005. Novel patterns of gene expression in polyploid plants. *TRENDS Genet.* 21, 539–543.
- ARNAIZ, R.S., 1987. Flora de Almería: plantas vasculares de la provincia. Instituto de Estudios Almerienses.
- BAACK, E.J., 2004. Cytotype segregation on regional and microgeographic scales in snow buttercups (*Ranunculus adoneus*: Ranunculaceae). *Am. J. Bot.* 91, 1783–1788. doi:10.3732/ajb.91.11.1783
- BAACK, E.J., 2005. Ecological factors influencing tetraploid establishment in snow buttercups (*Ranunculus adoneus*, Ranunculaceae): minority cytotype exclusion and barriers to triploid formation. *Am. J. Bot.* 92, 1827–1835.
- BAACK, E.J., STANTON, M.L., GALLOWAY, L., 2005. Ecological factors influencing tetraploid speciation in snow buttercups (*Ranunculus adoneus*): niche differentiation and tetraploid establishment. *Evolution* 59, 1936–1944.
- BAKER, H.G., 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants, in: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. Cold Spring Harbor Laboratory Press, pp. 177–191.
- BALAO, F., CASIMIRO-SORIGUER, R., TALAVERA, M., HERRERA, J., TALAVERA, S., 2009. Distribution and diversity of cytotypes in *Dianthus broteri* as evidenced by genome size variations. *Ann. Bot.* 104, 965–973.
- BARRINGER, B.C., 2007. Polyploidy and self-fertilization in flowering plants. *Am. J. Bot.* 94, 1527–1533.
- BARTON, N.H., 1979. The dynamics of hybrid zones. *Heredity* 43, 341–359.
- BARTON, N.H., BENGTSSON, B.O., 1986. The barrier to genetic exchange between hybridising populations. *Heredity* 57, 357–376.
- BARTON, N.H., HEWITT, G.M., 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature* 341, 497–503.
- BOLÒS, O., VIGO, J., 1984. Flora dels països catalans. Editor. Barcino Barc. 2002.
- BOLÒS, O., VIGO, J., 1995. *Centaurea* L. Flora Països Catalans 3, 912–945.
- BREMER, K., 1994. Tribe Cardueae. Asteraceae Cladistics Classif. K Bremer Ed Timber Press Portland Or. 112–156.
- BREMER, K., OTHERS, 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10, 295–304.
- BURTON, T.L., HUSBAND, B.C., 1999. Population cytotype structure in the polyploid *Galax urceolata* (Diapensiaceae). *Heredity* 82, 381–390.
- COMAI, L., 2005. The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nat. Rev. Genet.* 6, 836–846.
- CRESPO, M.B., MATEO, G., 1990. Novelties on taxonomy and nomenclature of Spanish vascular hybrids. *Collect. Bot. Spain.*
- CUI, L., WALL, P.K., LEEBENS-MACK, J.H., LINDSAY, B.G., SOLTIS, D.E., DOYLE, J.J., SOLTIS, P.S., CARLSON, J.E., ARUMUGANATHAN, K., BARAKAT, A., OTHERS, 2006. Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Res.* 16, 738–749.
- DE BODT, S., MAERE, S., VAN DE PEER, Y., 2005. Genome duplication and the origin of angiosperms. *Trends Ecol. Evol.* 20, 591–597.

- DENGLER, J., BERENDSOHN, W., BERGMEIER, E., CHYTRÝ, M., DANIHELKA, J., JANSEN, F., KUSBER, W.-H., LANDUCCI, F., MÜLLER, A., PANFILI, E., OTHERS, 2012. The need for and the requirements of EuroSL, an electronic taxonomic reference list of all european plants.
- DITTRICH, M., 1977. Cynareae systematic review. Biol. Chem. Compos.
- FERNANDEZ CASAS, J., 1988. Asientos para una flora occidental, 9. Fontqueria 18, 51.
- FERNÁNDEZ CASAS, J., DE LA SERNA, S., OTHERS, 1985. Monografía de la sección Chamaecyanus Willk. del género Centaurea L.
- FERNÁNDEZ CASAS, J., FERNÁNDEZ MORALES, M.J., 1979. Centaurea lainzii, un triploide natural.(Centaurea lainzii, un triploide natural). Mem Soc Bot Genève 115–122.
- FERRIOL, M., GARMENDIA, A., RUIZ, J.J., MERLÉ, H., BOIRA, H., 2012. Morphological and molecular analysis of natural hybrids between the diploid Centaurea aspera L. and the tetraploid C. seridis L. (Compositae). Plant Biosyst. - Int. J. Deal. Asp. Plant Biol. 146, 86–100. doi:10.1080/11263504.2012.727878
- FONT QUER, P., 1924. Formes noves de plantes. Memòries Mus. Ciènces Nat. Barc. Sèrie Botànica 1.
- FUTUYMA, D.J., 1998. Evolutionary biology. Sinauer.[JH] Gallup Organization (1999) Americans remain very religious, but not necessarily in conventional ways.
- GABRIELIAN, E.T., HIND, D.J.N., JEFFREY, C., POPE, G.V., 1995. On the generic status of certain groups of Centaureinae (Compositae). Adv. Compos. Syst. 145–152.
- GARCIA-JACAS, N., 1998. Centaurea kunkelii (Asteraceae, Cardueae), a new hybridogenic endecaploid species of sect. Acrocentron from Spain, in: Annales Botanici Fennici. JSTOR, pp. 159–167.
- GARCIA-JACAS, N., SOLTIS, P.S., FONT, M., SOLTIS, D.E., VILATERSANA, R., SUSANNA, A., 2009. The polyploid series of Centaurea toletana: Glacial migrations and introgression revealed by nrDNA and cpDNA sequence analyzes. Mol. Phylogenet. Evol. 52, 377–394.
- GARCIA-JACAS, N., SUSANNA, A., GARNATJE, T., VILATERSANA, R., 2001. Generic delimitation and phylogeny of the subtribe Centaureinae (Asteraceae): a combined nuclear and chloroplast DNA analysis. Ann. Bot. 87, 503–515.
- GARCIA-JACAS, N., SUSANNA, A., ILARSLAN, R., 1996. Aneuploidy in the Centaureinae (Compositae): is $n=7$ the end of the series? Taxon 39–42.
- GARCIA-JACAS, N., SUSANNA, A., MOZAFFARIAN, V., ILARSLAN, R., 2000. The natural delimitation of Centaurea (Asteraceae: Cardueae): ITS sequence analysis of the Centaurea jacea group. Plant Syst. Evol. 223, 185–199.
- GARCIA-JACAS, N., UYSAL, T., ROMASHCHENKO, K., SUÁREZ-SANTIAGO, V.N., ERTUĞRUL, K., SUSANNA, A., 2006. Centaurea revisited: a molecular survey of the Jacea group. Ann. Bot. 98, 741–753.
- GARDOU, C., 1972. Recherches biosystématiques sur la Section Jacea Cass. et quelques sections voisines du genre Centaurea L. en France et dans les régions limitrophes. Feddes Repert. 83, 311–472.
- GARMENDIA, A., FARINÓS, H.M., SEGURA, I., FERRIOL, M., 2010. Biogeografía de Centaurea x subdecurrens Pau nothosubsp. subdecurrens como indicador del estado de degradación de las dunas litorales del levante español, in: Biogeografía: Una Ciencia Para La Conservación Del medio:(VI Congreso Español de Biogeografía, Alicante, 2010). Asociación de Geógrafos Españoles, pp. 463–469.
- GIL, F.T.M., 1999. Notas sobre la flora vascular endémica de Sax (Alicante). Blancoana 16, 3–21.
- GRANT, V., 1956. The influence of breeding habit on the outcome of natural hybridization in plants. Am. Nat. 319–322.

- GREUTER, W., WAGENITZ, G., AGABABIAN, M., HELLWIG, F.H., 2001. (1509) Proposal to conserve the name *Centaurea* (Compositae) with a conserved type. *Taxon* 50, 1201–1205.
- GUINOCHET, M., 1957. Contribution à l'étude caryologique du genre *Centaurea* L. sens. lat.
- GUINOCHET, M., FOISSAC, J., 1962. Sur les caryotypes de quelques especes du genre *Centaurea* L. et leur signification taxonomique. *Bull. Société Bot. Fr.* 109, 373–389.
- HARDY, O.J., VANDERHOEVEN, S., DE LOOSE, M., MEERTS, P., 2000. Ecological, morphological and allozymic differentiation between diploid and tetraploid knapweeds (*Centaurea jacea*) from a contact zone in the Belgian Ardennes. *New Phytol.* 146, 281–290.
- HELLWIG, F.H., 2004. *Centaureinae* (Asteraceae) in the Mediterranean—history of ecogeographical radiation. *Plant Syst. Evol.* 246, 137–162.
- HILPOLD, A., 2012. Evolution of the *Centaurea Acrolophus* subgroup. Phd Thesis, University of Barcelona, Barcelona.
- HODALOVA, I., GRULICH, V., HOROVA, L., VALACHOVIČ, M., MARHOLD, K., 2007. Occurrence of tetraploid and octoploid cytotypes in *Senecio jacobaea* ssp. *jacobaea* (Asteraceae) in Pannonia and the Carpathians. *Bot. J. Linn. Soc.* 153, 231–242.
- HUSBAND, B.C., BALDWIN, S.J., SUDA, J., 2013. The incidence of polyploidy in natural plant populations: major patterns and evolutionary processes. Springer.
- HUSBAND, B.C., OZIMEC, B., MARTIN, S.L., POLLOCK, L., 2008. Mating consequences of polyploid evolution in flowering plants: current trends and insights from synthetic polyploids. *Int. J. Plant Sci.* 169, 195–206.
- HUSBAND, B.C., SCHEMSKE, D.W., 1998. Cytotype distribution at a diploid–tetraploid contact zone in *Chamerion* (*Epilobium*) *angustifolium* (Onagraceae). *Am. J. Bot.* 85, 1688–1694.
- HUSBAND, B.C., SCHEMSKE, D.W., 2000. Ecological mechanisms of reproductive isolation between diploid and tetraploid *Chamerion angustifolium*. *J. Ecol.* 88, 689–701.
- JIAO, Y., WICKETT, N.J., AYYAMPALAYAM, S., CHANDERBALI, A.S., LANDHERR, L., RALPH, P.E., TOMSHO, L.P., HU, Y., LIANG, H., SOLTIS, P.S., OTHERS, 2011. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature* 473, 97–100.
- JIMÉNEZ, J.L.U., MOLINA, R.T., 1995. Tipos polínicos de la Tribu Cardueae en la península Ibérica. *Monogr. Jardín Botánico Córdoba* 5–52.
- JIMÉNEZ, J.U., MOLINA, R.T., 1988. Palinología y clasificación infragenérica en *Centaurea* L. *Lagascalia* 15, 383–390.
- KIM, S., RAYBURN, A.L., BOE, A., LEE, D.K., 2012. Neopolyploidy in *Spartina pectinata* Link: 1. Morphological analysis of tetraploid and hexaploid plants in a mixed natural population. *Plant Syst. Evol.* 298, 1073–1083.
- KOLÁŘ, F., ŠTECH, M., TRÁVNÍČEK, P., RAUCHOVÁ, J., URFUS, T., VÍT, P., KUBEŠOVÁ, M., SUDA, J., 2009. Towards resolving the *Knautia arvensis* agg.(Dipsacaceae) puzzle: primary and secondary contact zones and ploidy segregation at landscape and microgeographic scales. *Ann. Bot.* 103, 963–974.
- LAGUNA LUMBRERAS, E., ATIENZA TAMARIT, V., 1998. Flora endémica, rara o amenazada de la Comunidad Valenciana. Generalitat Valenciana, Conselleria de Medio Ambiete.
- LEVIN, D.A., 1975. Minority Cytotype Exclusion in Local Plant Populations. *Taxon* 24, 35–43. doi:10.2307/1218997
- LEXER, C., VAN LOO, M., 2006. Contact zones: natural labs for studying evolutionary transitions. *Curr. Biol.* 16, R407–R409.
- MABLE, B.K., 2003. Breaking down taxonomic barriers in polyploidy research. *Trends Plant Sci.* 8, 582–590.

- MABLE, B.K., 2004. "Why polyploidy is rarer in animals than in plants": myths and mechanisms. *Biol. J. Linn. Soc.* 82, 453–466.
- MAGALLÓN, A.R., 1972. Flora y vegetación de la provincia de Alicante (el paisaje vegetal alicantino). Alicante Inst Estud Alicant. Xx 403p Illus. Coloured Illus. Map Geog 1.
- MANDAKOVA, T., MÜNZZBERGOVÁ, Z., 2006. Distribution and ecology of cytotypes of the *Aster amellus* aggregates in the Czech Republic. *Ann. Bot.* 98, 845–856.
- MARSDEN-JONES, E.M., TURRILL, W.B., OTHERS, 1954. British knapweeds. A study in synthetic taxonomy., in: Roy. Soc. London.
- MARTINSEN & WHITHAM, 1994. Martinsen: More birds nest in hybrid cottonwood trees.
- MARTINSEN ET AL, M., 2001. Martinsen: Hybrid populations selectively filter.
- MATEO, G., CRESPO, M.B., 2009. Sobre algunos híbridos ibéricos del género *Centaurea* (Compositae). *Flora Montiber* 41, 28–34.
- MAXIME, V., 2008. The physiology of triploid fish: current knowledge and comparisons with diploid fish. *Fish Fish.* 9, 67–78.
- MERLÉ FARINÓS, H., GARMENDIA SALVADOR, A., FERRIOL MOLINA, M., 2009. Nuevo híbrido del género *Centaurea* L.(Compositae) sección *Seridia* (Juss.) Czerep.
- MRÁZ, P., ŠPANIEL, S., KELLER, A., BOWMANN, G., FARKAS, A., ŠINGLIAROVÁ, B., ROHR, R.P., BROENNIMANN, O., MÜLLER-SCHÄRER, H., 2012. Anthropogenic disturbance as a driver of microspatial and microhabitat segregation of cytotypes of *Centaurea stoebe* and cytotype interactions in secondary contact zones. *Ann. Bot.* 110, 615–627. doi:10.1093/aob/mcs120
- NOVAK, S.J., SOLTIS, D.E., SOLTIS, P.S., 1991. Ownbey's *Tragopogons*: 40 years later. *Am. J. Bot.* 1586–1600.
- OTTO, S.P., WHITTON, J., 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annu. Rev. Genet.* 34, 401–437.
- PANERO, J.L., FUNK, V.A., 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 115, 909–922.
- PANERO, J.L., FUNK, V.A., 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: major clades of the Asteraceae revealed. *Mol. Phylogenet. Evol.* 47, 757–782.
- PAU, C., 1898. Noticia de algunas plantas curiosas o nuevas. *Actas Soc Esp Hist Nat* 27, 197–200.
- PAU, C., 1926. Notas sobre plantas de algún interés etimológico. *Brotéria Sér Bot* 22, 107–123.
- PETIT, C., BRETAGNOLLE, F., FELBER, F., 1999. Evolutionary consequences of diploid–polyploid hybrid zones in wild species. *Trends Ecol. Evol.* 14, 306–311.
- PETIT, C., LESBROS, P., GE, X., THOMPSON, J.D., 1997. Variation in flowering phenology and selfing rate across a contact zone between diploid and tetraploid *Arrhenatherum elatius* (Poaceae). *Heredity* 79, 31–40.
- PETIT, C., THOMPSON, J.D., 1999. Species diversity and ecological range in relation to ploidy level in the flora of the Pyrenees. *Evol. Ecol.* 13, 45–65.
- PODDUBNAJA-ARNOLDI, W., 1931. Ein Versuch der Anwendung der embryologischen Methode bei der Lösung einiger systematischer Fragen: 1. Vergleichende embryologisch-zytologische Untersuchungen über die Gruppe *Cynareae*, Fam. Compositae.
- RAMSEY, J., RAMSEY, T.S., 2014. Ecological studies of polyploidy in the 100 years following its discovery. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 369, 20130352.
- RIPLEY, B.D., 1977. Modelling spatial patterns. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Methodol.* 172–212.

- RIVERO-GUERRA, A.O., 2008. Cytogenetics, geographical distribution, and pollen fertility of diploid and tetraploid cytotypes of *Santolina pectinata* Lag. (Asteraceae: Anthemideae). *Bot. J. Linn. Soc.* 156, 657–667.
- RODRÍGUEZ INVERNÓN, V., 2013. Estudio taxonómico de *Centaurea* Sect. *Seridia* (Juss.) DC. en la Península Ibérica e Islas Baleares.
- ROTH, C., RASTOGI, S., ARVESTAD, L., DITTMAR, K., LIGHT, S., EKMAN, D., LIBERLES, D.A., 2007. Evolution after gene duplication: models, mechanisms, sequences, systems, and organisms. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.* 308, 58–73.
- RUIZ, P., 2014. Distribución y microhábitat de *Centaurea aspera* (2n), *C. seridis* (4n) y *C. x subdecurrens* (3n) en la provincia de Valencia. TFC. UPV, Valencia.
- SANZ, G.M., CRESPO, M.B., 2009. Sobre Algunos Híbridos Ibéricos Del Género *Centaurea* L. (Compositae).
- SILJAK-YAKOVLEV, S., 1986. Etude cytogénétique et palynologique de Compositae endémiques ou reliques de la flore yougoslave. Univ.
- SOLTIS, D.E., ALBERT, V.A., LEEBENS-MACK, J., BELL, C.D., PATERSON, A.H., ZHENG, C., SANKOFF, D., WALL, P.K., SOLTIS, P.S., OTHERS, 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. *Am. J. Bot.* 96, 336–348.
- SOLTIS, D.E., SOLTIS, P.S., 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends Ecol. Evol.* 14, 348–352.
- SOLTIS, D.E., SOLTIS, P.S., PIRES, J.C., KOVARIK, A., TATE, J.A., MAVRODIEV, E., 2004. Recent and recurrent polyploidy in *Tragopogon* (Asteraceae): cytogenetic, genomic and genetic comparisons. *Biol. J. Linn. Soc.* 82, 485–501.
- SONNLEITNER, M., FLATSCHER, R., GARCÍA, P.E., RAUCHOVÁ, J., SUDA, J., SCHNEEWEISS, G.M., HÜLBER, K., SCHÖNSWETTER, P., 2010. Distribution and habitat segregation on different spatial scales among diploid, tetraploid and hexaploid cytotypes of *Senecio carniolicus* (Asteraceae) in the Eastern Alps. *Ann. Bot.* 106, 967–977. doi:10.1093/aob/mcq192
- ŠPANIEL, S., MARHOLD, K., HODÁLOVÁ, I., LIHOVÁ, J., 2008. Diploid and tetraploid cytotypes of *Centaurea stoebe* (Asteraceae) in Central Europe: morphological differentiation and cytotype distribution patterns. *Folia Geobot.* 43, 131–158.
- STA AHLBERG, D., 2009. Habitat differentiation, hybridization and gene flow patterns in mixed populations of diploid and autotetraploid *Dactylorhiza maculata* sl (Orchidaceae). *Evol. Ecol.* 23, 295–328.
- STEBBINS, G.L., 1957. Self fertilization and population variability in the higher plants. *Am. Nat.* 91, 337–354.
- STEVENS, P.F., 2001. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008 [and more or less continuously updated since]." will do.
- STRICKBERGER, M.W., 1978. *Genetica*. Ed. Omega SA Barc.
- STUESSY, T.F., WEISS-SCHNEEWEISS, H., KEIL, D.J., 2004. Diploid and polyploid cytotype distribution in *Melampodium cinereum* and *M. leucanthum* (Asteraceae, Heliantheae). *Am. J. Bot.* 91, 889–898.
- SUDA, J., MALCOVÁ, R., ABAZID, D., BANAŠ, M., PROCHÁZKA, F., ŠÍDA, O., ŠTECH, M., 2004. Cytotype distribution in *Empetrum* (Ericaceae) at various spatial scales in the Czech Republic. *Folia Geobot.* 39, 161–17
- SUDA, J., WEISS-SCHNEEWEISS, H., TRIBSCH, A., SCHNEEWEISS, G.M., TRÁVNÍČEK, P., SCHÖNSWETTER, P., 2007. Complex distribution patterns of di-, tetra-, and hexaploid cytotypes in the European high mountain plant *Senecio carniolicus* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 94, 1391–1401.

- SUSANNA, A., GARCIA-JACAS, N., 2007. Tribe Cardueae. Fam. Genera Vasc. Plants 8, 123–147.
- SUSANNA, A., GARCIA-JACAS, N., 2009. Cardueae (Carduoideae). Syst. Evol. Biogeogr. Compos. 171–189.
- SUSANNA, A., JACAS, N.G., SOLTIS, D.E., SOLTIS, P.S., 1995. Phylogenetic relationships in tribe Cardueae (Asteraceae) based on ITS sequences. Am. J. Bot. 1056–1068.
- TALENS, M.C., MANSANET, J.M., 1980. Los ecosistemas dunares levantinos: la Dehesa de la Albufera de Valencia, in: Anales Del Jardín Botánico de Madrid. Real Jardín Botánico, pp. 277–299.
- THOMAS, J.A., RAWES, M., BANNER, W.J.L., 1980. TG Tutin, VH Heywood, NA Burges, DH Valentine, SM Walters, DA Webb. Flora Eur. 1964–1980.
- THOMPSON, J.D., LUMARET, R., 1992. The evolutionary dynamics of polyploid plants: origins, establishment and persistence. Trends Ecol. Evol. 7, 302–307.
- TORMO, R., 1987. Palinología de la tribu Cardueae Cass.(Compositae) en la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Universidad de Cordoba.
- TRABAUD, L., SANCHEZ, J.M., FERRANDIS, P., GONZÁLEZ-OCHOA, A.I., HERRANZ, J.M., 1980. TG Tutin, VH Heywood, NA Burges, DH Valentine, DM Moore, SM Walters, DA Webb. Flora Eur. Camb. Univ. Press Camb. 1964–1980.
- TUTIN, F.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M., WEBB, D.A., 1976. Flora Europea, vol 4: Plantaginaceae to Compositae (and Rubiaceae). Cambridge University Press, Cambridge.
- VAN DER PIJL, L., 1982. Principles of dispersal. Springer.
- VAN DIJK, P., BAKX-SCHOTMAN, T., 1997. Chloroplast DNA phylogeography and cytotype geography in autopolyploid *Plantago media*. Mol. Ecol. 6, 345–352.
- VANDERHOEVEN, S., HARDY, O., VEKEMANS, X., LEFEBVRE, C., LOOSE, M. DE, LAMBINON, J., MEERTS, P., 2002. A morphometric study of populations of the *Centaurea jacea* complex (Asteraceae) in Belgium. Plant Biol. 4, 403–412.
- VITTOZ, P., ENGLER, R., 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. Bot. Helvetica 117, 109–124.
- WAGENITZ, G., 1955. Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung *Centaurea* L. s. L.
- WAGENITZ, G., HELLWIG, F.H., 1994. Evolution of characters and phylogeny of the Centaureinae, in: Compositae: Systematics. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew. pp. 491–510.
- WENDEL, J.F., 2000. Genome evolution in polyploids, in: Plant Molecular Evolution. Springer, pp. 225–249.
- WHITHAM ET AL, 1994. Whitham: Plant hybrid zones as centers of biodiversity.
- WILLKOMM, H.M., 1865. *Centaurea* L. Prodrumus Florae Hisp. 2, 138–169.
- WILLKOMM, H.M., LANGE J., 1870. Orobanchaceae. Prodrumus Florae Hisp. 2, 620–632.

6.1. WEBBGRAFÍA

ADRIAN BADDELEY, ROLF TURNER (2005). (Consultado el 1.6.16). spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns. Journal of Statistical Software 12(6), 1-42. URL <http://www.jstatsoft.org/v12/i06/>.

ANTHOS, 2016. Sistema de información sobre las plantas de España (Consultado el 22 .6.16). <http://www.anthos.es/>.

GARMIN, 2016. (Consultado el 14.4.16). <http://www.garmin.com/es>

GOOGLE MAPS, 2016. (Consultado el 12.6.16). <https://www.google.es/maps/>

QGIS, 2016. (Consultado el 28.5.16). URL <http://www.qgis.org/es/site/>

R CORE TEAM (2016). (Consultado el 17.6.16). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

RSTUDIO TEAM, 2016. (Consultado el 17.6.16). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

TOPOHISPANIA, 2016. (Consultado el 20.3.16). <http://www.elgps.com/>.