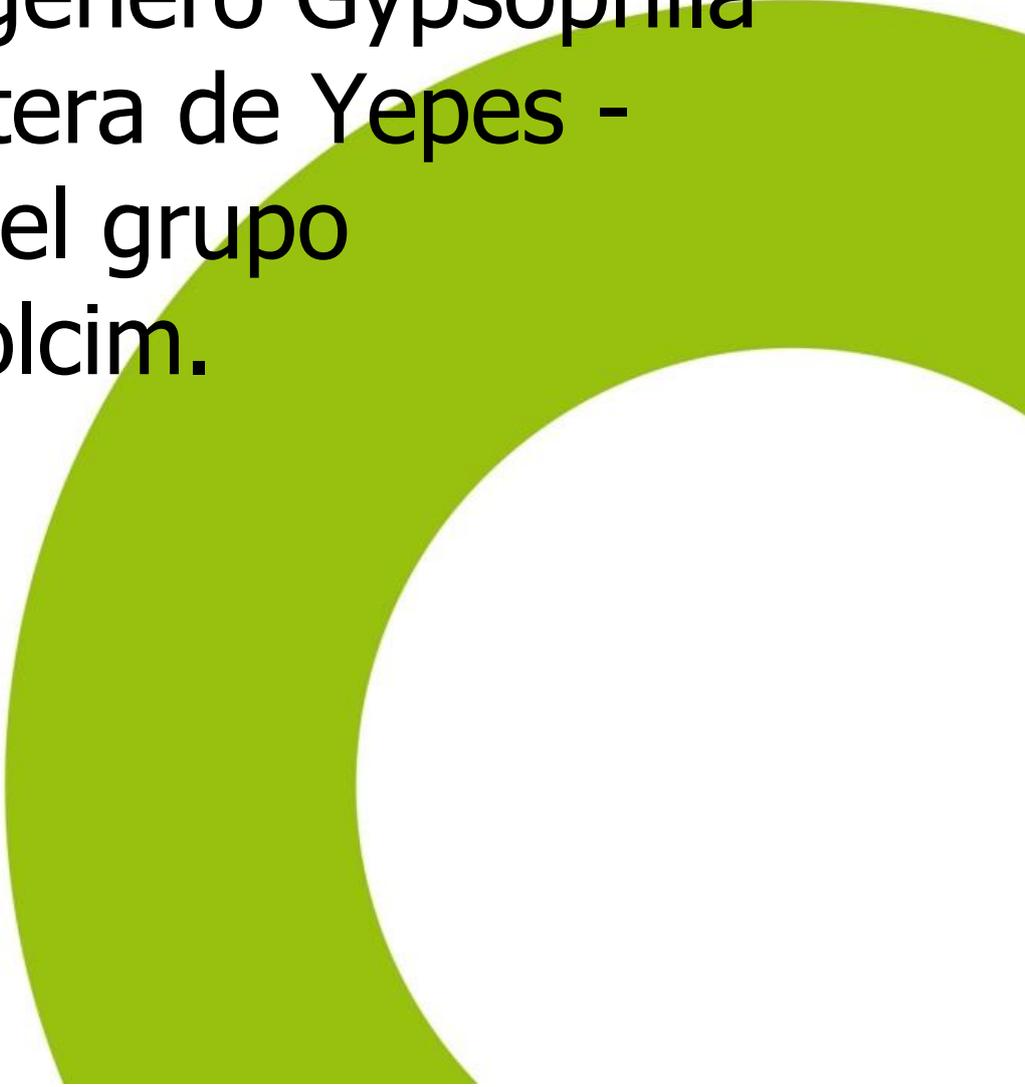


# CONAMA 2020

CONGRESO NACIONAL DEL MEDIO AMBIENTE

La Funcionalidad Evolutiva  
como mecanismo para la  
generación de diversidad  
genética en los fenómenos  
adaptación y especiación.  
Caso del género *Gypsophila*  
en la Cantera de Yepes -  
Ciruelos del grupo  
LafargeHolcim.





LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO GYPSOPHILA EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.

---

**Tutor Principal:** Olga Fernández-Arroyo Alumbrosos (Universidad de Castilla-La Mancha).

**Otros autores:** Jorge Isabel (Universidad de Castilla-La Mancha ); Santiago Sardinero (Universidad de Castilla-La Mancha).

## ÍNDICE

Palabras Clave.....	4
Resumen.....	4
Introducción.....	4
Metodología.....	7
Material estudiado.....	7
Análisis morfométrico.....	7
Análisis estadístico.....	13
Resultados.....	14
Grado de solapamiento de diferentes variables.....	14
Análisis de Componentes Principales (PCA).....	16
Clasificación jerárquica.....	19
Discusión.....	20
Conclusiones.....	23
Bibliografía.....	25
Anexo I.....	28

## PALABRAS CLAVE

Restauración ecológica, minería, LAFARGEHOLCIM, funcionalidad evolutiva, Soluciones basadas en la Naturaleza, especies nativas, especies protegidas, biodiversidad.

## RESUMEN

La cantera de Yepes-Ciruelos del Grupo LafargeHolcim constituye una reserva para la biodiversidad en el contexto de uso agrícola de la Mesa de Ocaña. La restauración ecológica tras la explotación de esta cantera es un ejemplo de Soluciones basadas en la Naturaleza. Uno de los objetivos de las SbNs, es la ganancia neta en biodiversidad a través de la mejora la integridad, la conectividad y la funcionalidad de los ecosistemas. De entre todas las funciones de los ecosistemas, la más importante es la función evolutiva. La evolución, se basa en que las poblaciones adquieren variabilidad genética que permite a los individuos adaptarse a las situaciones ambientales que encuentren en su hábitat o colonizar nuevos hábitats. Los flujos genéticos entre especies próximas originan fenómenos de hibridación que pueden originar nuevas especies; este proceso se ha observado en especies del género *Gypsophila* en la cantera de Yepes-Ciruelos. Se ha realizado un estudio morfométrico comparando algunos de los caracteres morfológicos, con especial interés en las semillas, de cuatro taxones del género *Gypsophila* (*Caryophyllaceae*) procedentes de algunas poblaciones del centro de España: *G. struthium* subsp. *struthium*, *G. tomentosa*, *G. x castellana* Pau (*G. struthium* subsp. *struthium* x *G. tomentosa*) y *G. bermejoi*, con el fin de observar sus diferencias y comprender los procesos de formación de híbridos y especiación de *G. bermejoi*. Los resultados muestran que los individuos de *G. x castellana* Pau presentan caracteres morfológicos intermedios entre *G. struthium* subsp. *struthium* y *G. tomentosa*, y además son diploides, al igual que éstos, por lo que la hipótesis más probable sería que la formación de este taxón provendría de la hibridación entre ambos taxones parentales. Los individuos de *G. bermejoi*, aunque son muy parecidos morfológicamente a los de *G. x castellana* Pau, son tetraploides, por lo que tienen el doble número de cromosomas que los híbridos. Así pues, la hipótesis más probable para la formación de *G. bermejoi* es que este taxón habría surgido a partir de los híbridos, mediante un proceso de aloploidización, obteniéndose una especie con independencia evolutiva que ya no necesita de la presencia de las especies ancestrales.

## INTRODUCCIÓN

La familia *Caryophyllaceae* consta de alrededor de 86 géneros con 2200 especies, distribuidos principalmente en las regiones templadas del hemisferio norte, con un centro en la región mediterránea e irano-turaniana. Dentro de esta familia se encuentra el género *Gypsophila* L., con aproximadamente 150 especies, uno de los géneros más abundantes de la familia (Bittrich, 1993).

Este género se distribuye por Asia y Europa principalmente, aunque también se encuentran especies en el norte de África, Australia, Norte América y China. Se caracterizan por ser hierbas o sufrútices, con hojas opuestas, enteras planas o subtriquetas, con flores pentámeras dispuestas en cimas corimbiformes, paniculiformes o capituliformes, que presentan cápsulas uniloculares, con semillas subreniformes, tubercuadas o lisas e hilo marginal (Barkoudah, 1962). La mayoría de las especies de *Gypsophila* prefieren laderas montañosas secas pero algunas especies crecen en desiertos arenosos o directamente sobre rocas desnudas (Amini et al., 2011). Estas especies de suelos yesosos -gipsófitas- dependen también del clima, ya que sólo se dan en climas áridos. No es sorprendente que en zonas de la Península Ibérica se encuentren magníficos ejemplos de este tipo de flora, donde se encuentran algunos endemismos locales (Merlo et al., 2015).

Un ejemplo es el de *G. struthium* subsp. *struthium* L., endemismo ibérico gipsícola estricto (Castellano-Maestrazgo-Manchego, Guadiciano-bacense, Almeriense) que acumula en sus hojas importantes cantidades de calcio, tal como ocurre con otros gipsófitos de hoja suculenta (Merlo et al., 2001). En cuanto a *G. tomentosa* L., crece sobre bordes de caminos, depresiones y lugares salinos, zonas interiores endorreicas de Castilla la Nueva y la Mancha, Valle del Ebro, región levantina y Hoya de Baza (Willk., 1853). Estas dos especies son fácilmente distinguibles una de otra. A primera vista se puede observar que *G. tomentosa* es de menor tamaño que *G. struthium* subsp. *struthium*, con menos de 70 cm de altura frente a los más de 85 de la segunda. Además, *G. tomentosa* es una planta densamente glandular-pubescente, leñosa en la base, mientras que *G. struthium* subsp. *struthium* es una planta más robusta con hojas de dimensiones más reducidas que *G. tomentosa*, e incluso la morfología de las hojas es diferente.

En cuanto a *Gypsophila bermejoi* G. López, es una especie endémica del centro de la península Ibérica, encontrada en Cuenca, Segovia, Valladolid, Guadalajara, Valencia y Madrid (López González, 1984), catalogada como especie “de interés especial” según la modificación del Catálogo Regional de Especies Amenazadas de Castilla-La Mancha (Decreto 200/2001, de 6 de noviembre; D.O.C.M. nº119), y parece que sustituye a *G. tomentosa* en los mismos medios ecológicos (G. López, 1984). Esta especie ha sido a veces confundida con *G. x castellana* Pau (*G. struthium* x *G. tomentosa*) a la que recuerda mucho morfológicamente. Dicho híbrido, estéril y bastante variable, se produce sólo cuando los padres se encuentran próximos, y presenta el indumento glanduloso de *G. tomentosa* (G. López, 1986), mientras que *G. bermejoi* se piensa que es una planta completamente glabra que produce abundantes semillas y se cría en áreas en donde no vive *G. tomentosa* (G. López, 1984). No se conocen estudios concretos sobre la capacidad de germinación de las semillas de *G. bermejoi* y *G. x castellana* Pau, pero sí sobre otras del género como *G. struthium* subsp. *struthium* o *G. tomentosa*, donde se concluye que las estrategias de germinación son similares en todos los taxones gipsícolas, presentando el patrón típico de las plantas que crecen en hábitats semiáridos mediterráneos (Escudero et al., 1997). “Ambas especies presentan un comportamiento similar, con ausencia de latencia de las semillas, estrategia oportunista y disponibilidad de agua como la principal limitación para la germinación y establecimiento de plántula” (Moruno et al., 2011).

La hibridación se define como la reproducción entre miembros de poblaciones genéticamente distintas (Barton & Hewitt, 1985). La hibridación puede facilitar la introgresión de los rasgos de las plantas y afectar en sus interacciones con los factores bióticos y abióticos, e incluso conducir a la formación de nuevas especies (Orians, 2000).

Las zonas híbridas son áreas de tamaño reducido donde poblaciones diferenciadas genéticamente o especies del mismo género entran en contacto, se cruzan y se produce

descendencia (Barton & Hewitt, 1985). Hewitt (1985) ha considerado a las zonas híbridas como laboratorios naturales donde estudiar procesos evolutivos relacionados con la especiación.

El resultado de la hibridación es la formación de nuevos “pozos génicos” que contienen una reserva considerablemente aumentada de variabilidad genética. A partir de este pozo génico aumentado, la selección natural puede escoger nuevas combinaciones génicas adaptativas mucho más efectivamente que lo pueden a partir de los pozos génicos más limitados que no han resultado de hibridación en el pasado inmediato (Stebbins, 1980).

Si dos poblaciones con aislamiento genético aún no completado totalmente entran en contacto en alguna etapa de divergencia, se puede producir el flujo de genes entre ellas, por lo que pueden hibridar. Estos híbridos pueden ser de baja eficacia biológica, o por el contrario, mostrar rasgos característicos que sean ventajosos frente a las especies parentales. Así se pueden formar zonas híbridas, donde según ciertos criterios de especie, se identifican a estos híbridos como nuevas especies. Incluso alguno de los híbridos pueden desarrollar independencia evolutiva y ser considerados como especies bajo todos los criterios. En general, la especiación por hibridación es un tipo de especiación ampliamente encontrada entre los vegetales (Grant, 1981). Existen tres métodos por los cuales puede cumplirse la estabilización de genes y por tanto la especiación, el mejor conocido es la poliploidía híbrida, aunque el aislamiento y la introgresión son también procesos bien documentados.

La poliploidía ha sido una de las vías más utilizadas por diversas especies vegetales originadas por hibridación para estabilizar sus genomas y obtener independencia evolutiva entre sus especies ancestrales (Perfectti, 2002). Este proceso consiste en la formación de un mayor número de cromosomas mediante la adición de juegos de cromosomas adicionales, es decir, es la presencia de tres o más conjuntos de cromosomas en un organismo (Grant, 1971). Ha sido reportado que la poliploidía es una característica común en plantas, donde ha jugado un papel importante en la historia evolutiva de muchos grupos. Se ha encontrado que cerca del 70% de las angiospermas y hasta el 95% de los arbustos tienen al menos un evento de poliploidización en su historia y muchas plantas que se creían diploides son en realidad poliploides (Alcántar Vázquez, 2014).

La poliploidía es el único modo conocido de especiación instantánea por medio de un solo evento genético (Futuyma, 2005; Ramsey & Ramsey, 2014), y puede surgir debido a una falla en la división reduccional de la meiosis, durante la primera división (probablemente profase I), así, el esperma u óvulo no reducido es diploide en lugar de haploide. Es bien conocido que la poliploidía es especialmente frecuente en grupos híbridos, ya que estos tienen altas tasas de formación de gametos no reducidos (Otto, 2007).

La contribución evolutiva de las alteraciones al genoma causadas por la poliploidía se basa en su habilidad de persistir a través del tiempo. Aunque la probabilidad de la duplicación de genes que dan lugar a un linaje poliploide es baja, (aproximadamente  $10^{-8}$  por copia de gen por generación), la vida media de ese duplicado genético es muy larga (más de 1 millón de generaciones) (Alcántar Vázquez, 2014).

Al menos la mitad de todos los poliploides naturales son de origen alopoliploide. Este proceso implica la duplicación de todos los cromosomas de un híbrido para dar lugar a un individuo con mayor grado de ploidía (Perfectti, 2002), lo que provoca una especiación casi instantánea.

Así pues, la hibridación y la poliploidía modelan la aparición y distribución de cientos de especies que perduran por millones de años, por lo que son dos procesos de vital importancia, no sólo desde el punto de vista evolutivo, sino también de los procesos genéticos y fisiológicos involucrados.

El objetivo de este trabajo es realizar un estudio morfométrico comparando algunos de los caracteres de los cuatro taxones del género *Gypsophila* mencionados, con el fin de observar las similitudes y diferencias entre ellos y tratar de comprender los procesos de formación de híbridos y especiación.

## METODOLOGÍA

Los cuatro taxones analizados en este estudio son del género *Gypsophila* (*Cariophyllaceae*): *Gypsophila struthium* subsp. *struthium*, *Gypsophila tomentosa*, *Gypsophila x castellana* (*Gypsophila struthium* subsp. *struthium* x *Gypsophila tomentosa*) y *Gypsophila bermejoi*. Estos ejemplares proceden de herborizaciones de diferentes zonas de las comunidades de Toledo y Cuenca.

## Material estudiado

- *Gypsophila struthium* subsp. *struthium*

Toledo: Yepes, cantera de LafargeHolcim, Sardinero, Usarek, Fernández- Arroyo *et al.* 8/10/2016.

- *Gypsophila tomentosa*

Toledo: Yepes, cantera de LafargeHolcim, Sardinero, Usarek, Fernández- Arroyo *et al.* 8/10/2016.

- *Gypsophila x castellana* Pau

Toledo: Yepes, cantera de LafargeHolcim, Sardinero, Usarek, Fernández- Arroyo *et al.* 8/10/2016.

- *Gypsophila bermejoi*

Cuenca: Huete, 525790 4441967, Sardinero, 5/10/2008. Montalbo, Laguna del Hito, 525293 4412300, Sardinero, 5/10/2008. Alcázar del Rey, 515549 4434886, Sardinero, 5/10/2008.

Algunos de estos ejemplares fueron prensados, y otros conservados en cámaras frigoríficas para su posterior análisis.

## Análisis morfométrico

Debido a que los taxones de estudio implicados en la hibridación (*G. struthium* subsp. *struthium* y *G. tomentosa*) presentan diferencias morfológicas acusadas, y existen dificultades para la identificación de *G. x castellana* Pau y *G.bermejoi*, se ha llevado a cabo un estudio morfométrico donde se estudiaron las variables más representativas de estos taxones. Para facilitar la identificación de los taxones, se asignó un valor a cada uno de ellos:

1: *Gypsophila struthium* subsp. *struthium*

2: *Gypsophila x castellana* Pau

3: *Gypsophila bermejoi*

4: *Gypsophila tomentosa*

## Ancho y Largo de las hojas

Se tomaron medidas del ancho y del largo de tres hojas de cada individuo de *G.struthium*, *G.tomentosa*, *G.x castellana* Pau y *G.bermejoi* con ayuda de una lupa binocular y una regla, y se anotó la media de las tres medidas en una base de datos. A su vez, también se obtuvo la relación entre el largo y el ancho de las hojas tratadas.

## Inflorescencias

También se cuantificaron las inflorescencias de los cuatro taxones recogidos. Debido a la imposibilidad de tomar medidas cuantitativas, y observando que unos taxones poseen inflorescencias más compactas y otros más laxas, se procedió a clasificar los individuos cualitativamente según diversos rangos, así pues, se asignó un valor a cada tipo de inflorescencia, donde:

1: Cima capituliforme. Inflorescencia cimosa sumamente contraída que adopta una forma más o menos globular.

2 y 3: Cima corimbiforme. Inflorescencia donde el desarrollo de las ramas inferiores permite que todas las flores se sitúen en una superficie plana o ligeramente cóncava o convexa. Se asignará el valor 2 a aquellas inflorescencias más compactas, y el valor 3 a aquellos individuos que presenten inflorescencias más laxas.

4: Cima dicotómica o dicasio. Inflorescencia donde bajo el ápice del eje principal terminado en flor, se desarrollan dos ramas laterales floríferas. También conocida como panícula.

## Indumento

Para analizar el indumento se observó la pilosidad tanto del tallo como de las inflorescencias y brácteas de cada individuo de los cuatro taxones estudiados, y se siguió el mismo procedimiento de clasificación por valores que se realizó con las inflorescencias, asignando un valor según la presencia o no de indumento, donde:

0: Ausencia de indumento.

1: Presencia de indumento.

## Semillas

Por último, para la clasificación de las semillas, se observaron tres variables: El largo y el ancho de las semillas y su ornamentación. Para cuantificar el largo y el ancho de las semillas se midieron

## LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO *GYPHOPHILA* EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.

---

semillas de cada individuo de los cuatro taxones anotando los resultados en nuestra base de datos. En cuanto a la ornamentación de las semillas se observaron las semillas de cada taxón y sus características diferenciales, y se realizó el mismo procedimiento de clasificación por valores que se realizó con las inflorescencias y el indumento, donde:

- 1: Semillas lisas o rugosas, sin tubérculos prominentes.
- 2: Semillas con tubérculos poco prominentes o rudimentarios.
- 3: Semillas con tubérculos con alto grado de prominencia.

Cabe destacar que otras variables de las semillas como son la forma y el color se descartaron para este análisis, ya que todas poseen forma subreniforme propia de la familia *Caryophyllaceae*, y en cuanto al color, al depender del grado de maduración de las semillas, no se obtendrían datos representativos.

Para ver las medidas realizadas en los diferentes taxones de estudios véase Anexo I, Cuadro 1.

LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO *Gypsophila* EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.



**Viñeta 1:** *Gypsophila struthium* subsp. *struthium*



**Viñeta 2:** Detalle de la hoja de *Gypsophila struthium* subsp. *struthium*



**Viñeta 3:** Detalle de la inflorescencia de *Gypsophila struthium* subsp. *struthium*



**Viñeta 4:** Detalle indumento de *Gypsophila struthium* subsp. *struthium*



**Viñeta 5:** Detalle de las semillas de *Gypsophila struthium* subsp. *struthium*

LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO *Gypsophila* EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.



**Viñeta 6:** *Gypsophila x castellana* Pau



**Viñeta 7:** Detalle de la hoja de *Gypsophila x castellana* Pau



**Viñeta 8:** Detalle de la inflorescencia *Gypsophila x castella* Pau



**Viñeta 9:** Detalle del indumento de *Gypsophila x castellana* Pau



**Viñeta 10:** Detalle de las semillas de *G x castellana* Pau

LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO *Gypsophila* EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.



**Viñeta 11:** *Gypsophila bermejoi*



**Viñeta 12:** Detalle del indumento y tallo de *Gypsophila bermejoi*



**Viñeta 13:** Detalle de las inflorescencias de *G. bermejoi*



**Viñeta 14:** Detalle del indumento de *G.bermejoi*



**Viñeta 15:** Detalle de las semillas de *Gypsophila bermejoi*

LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO *Gypsophila* EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.



**Viñeta 16:** *Gypsophila tomentosa*



**Viñeta 17:** Detalle de las hojas de *Gypsophila tomentosa*



**Viñeta 18:** Detalle de las inflorescencias de *G. tomentosa*



**Viñeta 19:** Detalle del indumento de *G. tomentosa*



**Viñeta 20:** Detalle de las semillas de *G. tomentosa*

## Análisis estadístico

Con los datos del estudio morfométrico, se procedió al análisis exploratorio de los datos con la ayuda del programa “Statgraphics”. Para ello se realizaron diferentes análisis, como la comparación del grado de solapamiento de diversas variables (*Ancho de la hoja*, *Largo de la hoja*, *Ancho de las semillas* y *Longitud de las semillas*) en los taxones estudiados, esto se realizó mediante un estudio de los análisis de varianza (ANOVAS) y diagramas de cajas. También se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA), donde se incluyeron todas las variables estudiadas, lo que nos permite conocer las variables que poseen mayor peso o importancia en el estudio, así como la correlación entre ellas. Por último, se realizó un estudio general con todas las variables mediante un dendrograma, con método Ward y distancia Euclídea, para la obtención de la clasificación jerárquica de los taxones.

## RESULTADOS

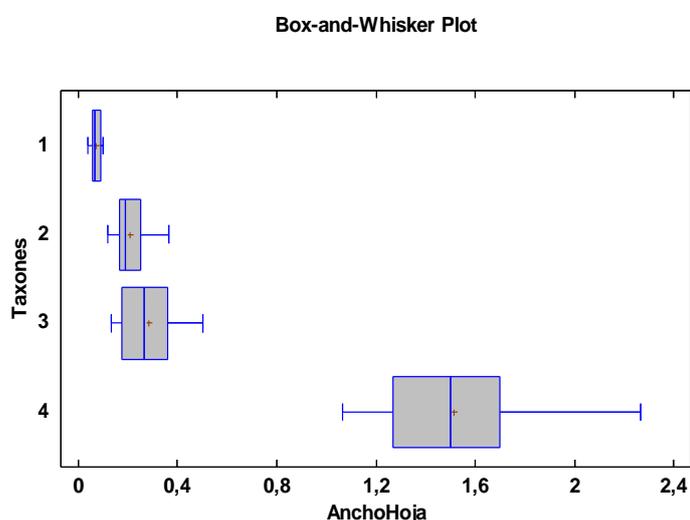
### Grado de solapamiento de diferentes variables. Diagramas de cajas.

**Cuadro 1:** Variance Check para la variable *Ancho de Hoja*.

Comparision	Sig.	P-Value
1 - 2	*	0,0001
1 - 3	*	0,0000
1 - 4	*	0,0000
2 - 3		0,2105
2 - 4	*	0,0001
3 - 4	*	0,0003

\* denotes a statistically significant difference ( $P < 0.05$ ).

Fuente: Statgraphics.



**Figura 1:** Diagrama de cajas para la variable *Ancho de hoja*, Statgraphics.

Para la variable *Ancho de la hoja*, se observa que *G. tomentosa* posee hojas significativamente más anchas que el resto de los taxones (Figura 1), mientras que los otros tres taxones poseen hojas más parecidas entre ellos. Además (Cuadro 1), se observa que entre el híbrido y *G. bermejoi* no existen diferencias estadísticamente significativas, donde las medidas de la anchura de las hojas se solapan. El resto de los taxones sí son significativamente diferentes, mostrándose

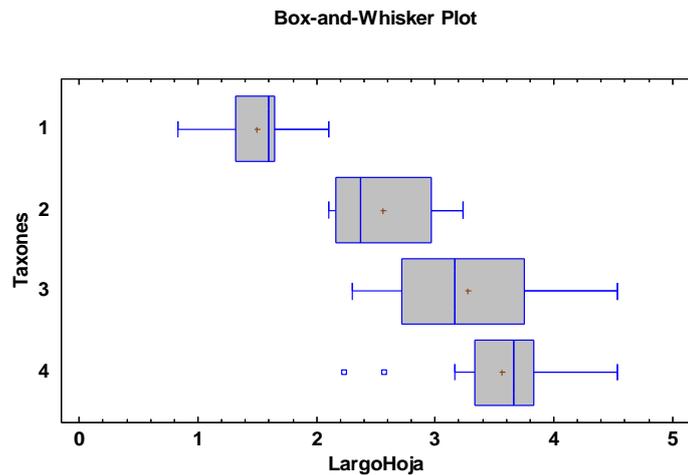
la mayor variación de anchura entre los taxones de *G. struthium* subsp. *struthium* y *G.tomentosa*, siendo *G. struthium* subsp. *struthium* el taxón con hojas más estrechas y *G. tomentosa* el taxón con hojas más anchas.

**Cuadro 2:** Variance Check para la variable *Largo de Hoja*.

Comparison	Sig.	P-Value
1 - 2		0,4244
1 - 3	*	0,0163
1 - 4	*	0,0353
2 - 3		0,1359
2 - 4		0,2223
3 - 4		0,7787

\* denotes a statistically significant difference (P <0.05).

Fuente: Statgraphics.



**Figura 2:** Diagrama de cajas para la variable *Largo de hoja*, Statgraphics.

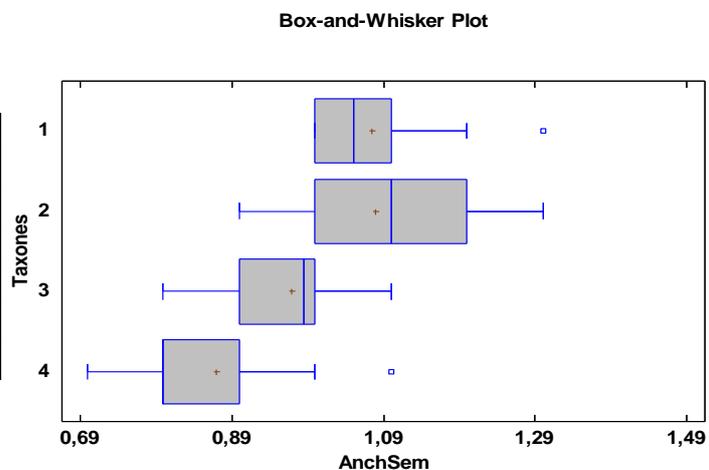
Para la variable *Largo de la hoja*, se observa que *G. struthium* subsp. *struthium* posee unas hojas más cortas que el resto de los taxones (Figura 2), mientras que los otros tres taxones poseen hojas más largas, además se observa un solapamiento entre *G. x castellana* y *G. bermejoi*, y entre esta y *G. tomentosa*. Este hecho se justifica en la Cuadro 2, donde solo se muestran diferencias significativas entre *G. struthium* subsp. *struthium* y *G.bermejoi*, y entre la primera con *G.tomentosa*, no existiendo diferencias entre el híbrido, *G.bermejoi* y *G. tomentosa*.

**Cuadro 3:** Variance check para la variable *Ancho de las Semillas*.

Comparison	Sig.	P-Value
1 - 2		0,3290
1 - 3		0,3955
1 - 4		0,6520
2 - 3		0,0610
2 - 4		0,5692
3 - 4		0,1745

\* denotes a statistically significant difference. (P <0.05).

Fuente: Statgraphics.



**Figura 3:** Diagrama de cajas para la variable *Ancho de las semillas*, Statgraphics.

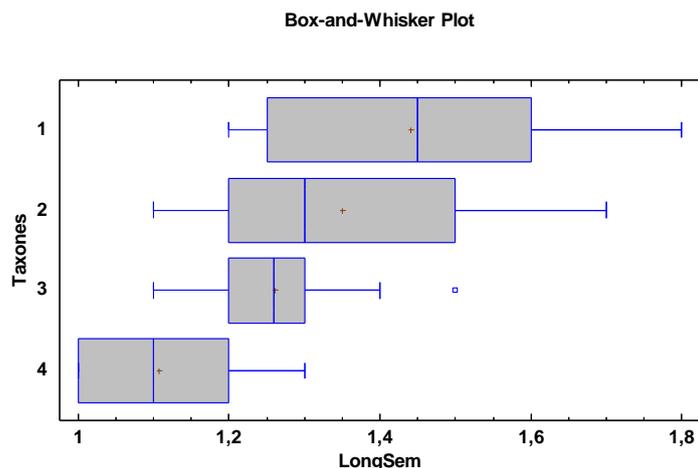
Para la variable *Ancho de las semillas*, se observa que las más anchas corresponden a *G. x castellana* (Figura 3), mientras que las que menos anchura tienen son las de *G. tomentosa*. Además, las semillas del híbrido son las más variables, y se solapan con las semillas de *G. struthium* subsp. *struthium*. A pesar de las diferencias observadas, en el análisis de varianza no se muestran diferencias significativas entre ningún taxón para esta variable.

**Cuadro 4:** Variance check para la variable *Longitud de las semillas*.

Comparision	Sig.	P-Value
1 - 2		0,8036
1 - 3	*	0,0055
1 - 4	*	0,0257
2 - 3	*	0,0033
2 - 4	*	0,0167
3 - 4		0,6890

\* denotes a statistically significant difference.(P <0.05).

Fuente: Statgraphics.



**Figura 4:** Diagrama de cajas para la variable *Longitud de las semillas*, Statgraphics.

Para la variable *Longitud de las semillas*, se observa el taxón que presenta una mayor longitud de las semillas es *G. struthium* subsp. *struthium*, mientras que el taxón que menor longitud posee es *G. tomentosa* (Figura 4), Además, se observa que existe un solapamiento entre la longitud de las semillas de *G. struthium* subsp. *struthium* y *G. x castellana*, siguiendo el mismo patrón que ocurría con la anchura. Así pues, estos dos taxones no poseen diferencias significativas (Cuadro 4). Sin embargo, si existen diferencias significativas entre la longitud de las semillas del híbrido y *G. bermejoi*, aunque también se solapan, mientras que entre *G.bermejoi* y *G.tomentosa* no existen diferencias significativas.

## Análisis de Componentes Principales (PCA)

**Cuadro 5:** Resumen de análisis de Componentes Principales.

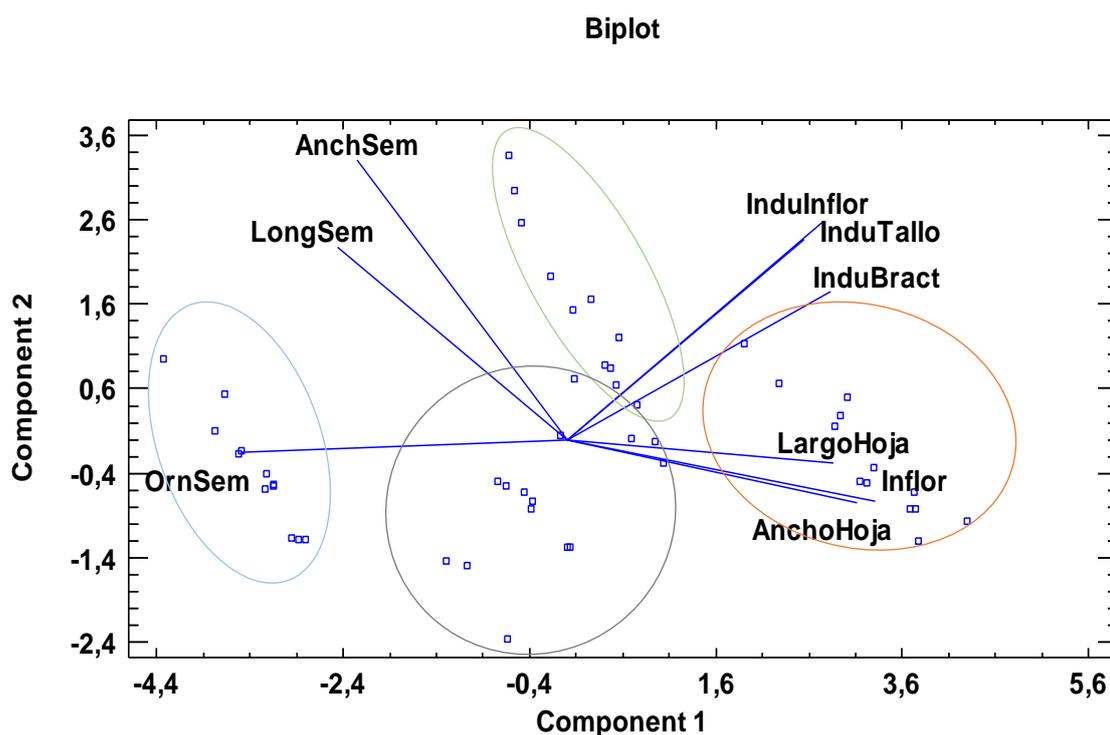
### Principal Components Analysis

Component Number	Eigenvalue	Percent of Variance	Cumulative Percentage
1	5,72991	63,666	63,666
2	1,35743	15,083	78,748
3	0,728411	8,093	86,842
4	0,48856	5,428	92,270
5	0,26504	2,945	95,215

LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO GYPSOPHILA EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.

6	0,210658	2,341	97,556
7	0,124144	1,379	98,935
8	0,0823531	0,915	99,850
9	0,0134868	0,150	100,000

Fuente: Statgraphics.



**Figura 5:** Representación gráfica del Análisis de Componentes Principales (PCA), 2D Biplot, Statgraphics. De izq. a dcha. aparecen rodeados los individuos de *G.struthium* subsp. *struthium*, *G.bermejoi*, *G x castellana* Pau y *G. tomentosa*.

El diagrama de componentes principales (Figura 5), consiste en la realización de una nueva variable (Componente 1), que es combinación lineal de todas y recoge la máxima varianza, en este caso el 63,6 % (Cuadro 5), mientras que en el componente 2 se encuentran las variables con una importancia secundaria, que en este caso representan el 15 % de la varianza, por lo que entre los dos ejes se explica el 78,7% de la misma.

El componente 1 se distribuye de izquierda a derecha, mientras que el componente 2 lo hace de arriba a abajo, y cuanto más paralela se encuentre una variable al eje, mayor será su correlación con el mismo.

Las variables que son más paralelas al componente 1, y por tanto tienen más peso en la diferenciación de los taxones son el *Ancho de la hoja*, *Largo de la hoja* y tipo de *Inflorescencia*,

## LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO *GYPSOPHILA* EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.

---

variables que aumentan de izquierda a derecha, además de la *Ornamentación de las semillas*, que aumenta de derecha a izquierda, inversa a las anteriores.

El resto de las variables, *Indumento del tallo*, *Indumento de la inflorescencia* e *Indumento de las brácteas*, que aumentan de izquierda a derecha, así como el *Ancho de las semillas* y *Longitud de las semillas*, que aumentan al revés, es decir, de derecha a izquierda, reparten su peso entre el componente 1 y el componente 2 más o menos equitativamente.

En este diagrama se representan los individuos de cada taxón rodeados por un círculo, así pues, de izquierda a derecha, el círculo azul claro engloba los individuos de *G. struthium* subs. *struthium*, el círculo gris los individuos de *G. bermejoi*, el círculo verde los individuos de *G. x castellana* Pau y el círculo rojo los individuos de *G. tomentosa*.

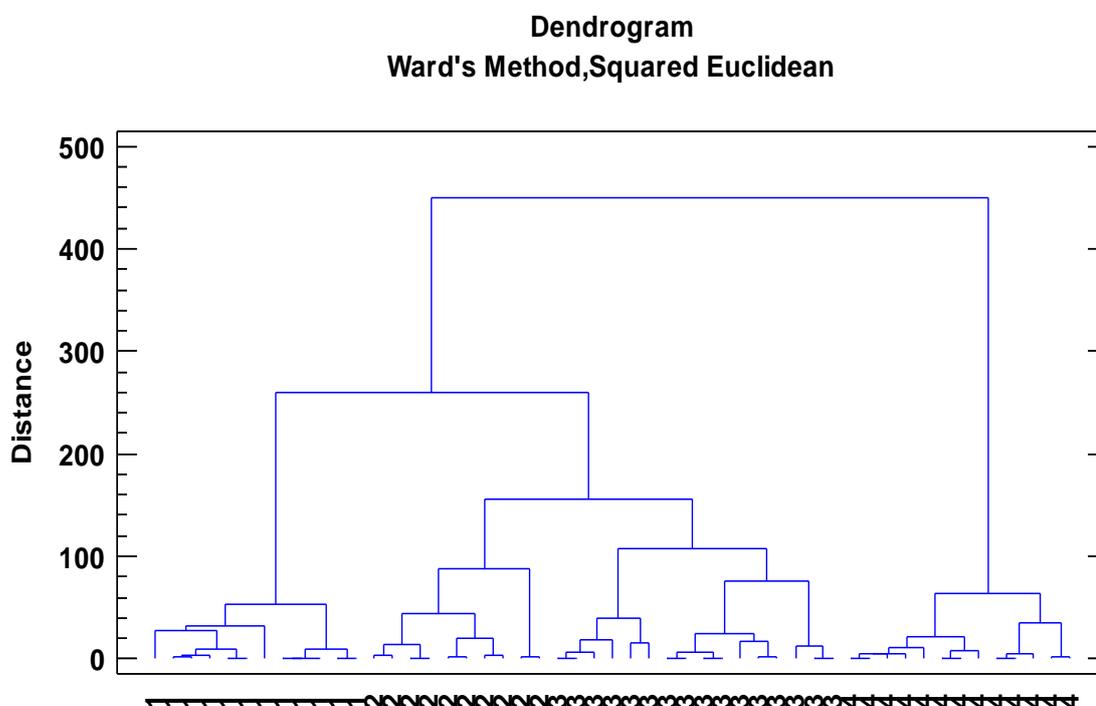
Se observan tres gradientes en la distribución de las variables, por un lado el *Ancho de la hoja*, *Largo de la hoja* e *Inflorescencias*, correlacionadas con el componente 1, por otro lado el *Indumento del tallo*, *Indumento de las Inflorescencias* y el *Indumento de las brácteas*, correlacionados con ambos ejes, y por otro el *Ancho de las semillas* y *Largo de las semillas*, también correlacionados con ambos ejes.

Los individuos de *G. tomentosa* presentan mayor grado de indumento, y además sus hojas son más largas y anchas que el resto, por lo que se encuentra más a la derecha. Los individuos de *G. x castellana* poseen hojas más estrechas y cortas que los de *G. tomentosa*, y además presentan menor grado de indumento. Estos individuos muestran solapamiento con los de *G. bermejoi* en cuanto al ancho y largo de la hoja, aunque las variables de indumento separan estos taxones, ya que los híbridos presentan indumento tanto en el tallo como en las inflorescencias y brácteas, mientras que los individuos de *G. bermejoi* presentan mayor variabilidad que el resto de los taxones en cuanto a indumento e inflorescencias. Los individuos de *G. struthium* subs. *struthium* presentan hojas más estrechas y cortas que el resto de taxones, y además son glabras, y no presentan indumento en ninguna de sus partes.

En cuanto a las semillas, las más largas corresponden con los individuos de *G. struthium* subs. *struthium* y *G. x castellana* Pau, mientras que las semillas de *G. bermejoi* y *G. tomentosa* presentan menor longitud y anchura, siendo las más pequeñas las de *G. tomentosa*. La ornamentación es mayor en *G. struthium* subs. *struthium*, mientras que en *G. x castellana* y *G. bermejoi* la prominencia es menor, solapándose los dos taxones, y siendo *G. tomentosa* el taxón con menor ornamentación.

Esto explica lo mencionado anteriormente en cuanto a las variables de ornamentación de las semillas y ancho y largo de las hojas, son opuestas, por lo que los individuos de *G. struthium* poseen las semillas con mayor grado de ornamentación y hojas más estrechas y cortas, mientras que las de *G. tomentosa* poseen las hojas más grandes y las semillas más pequeñas y menos ornamentadas.

## Clasificación jerárquica. Dendrograma.



**Figura 6:** Dendrograma, clasificación jerárquica por taxones, método Ward, distancia euclídea, *Statgraphcs*. De izq. a dcha. se representan en el eje de abscisas los individuos de *G. struthium* subsp. *struthium*, *G. x castellana* Pau, *G. bermejoi* y *G. tomentosa*.

En el dendrograma (Figura 6), se muestra la clasificación jerárquica de los taxones estudiados. Con el número 1 se representan a los individuos de *G. struthium* subsp. *struthium*, con el número 2 a los híbridos (*G. x castellana* Pau), con el 3 a los de *G. bermejoi* y con el 4 a los de *G. tomentosa*. Así pues, se observa que *G. tomentosa* es el taxón que difiere más del resto, pues es el que antes se separa, mientras que *G. struthium* subsp. *struthium*, *G. x castellana* Pau y *G. bermejoi* se parecen más entre ellos. Sin embargo, *G. struthium* subsp. *struthium* se separa antes del híbrido y *G. bermejoi*, teniendo estos dos taxones más correlación entre ellos como se muestra en el análisis de componentes principales (Figura 5), ya que poseen aspectos similares para varias variables. Cabe destacar que en los individuos de *G. bermejoi* se diferencian tres grupos de individuos, lo que se corresponde con la mayor variabilidad en el indumento y tipo de inflorescencia que se muestra en el análisis de componentes principales para este taxón (Figura 5).

## DISCUSIÓN

Gracias al estudio taxonómico se observan las variables morfológicas que distinguen unos taxones de otros. Se confirmaron resultados esperados en cuanto a las variables diferenciales de los taxones *G. struthium* subsp. *struthium* y *G. tomentosa*, pues estos taxones parentales son los que más diferencias muestran en cuanto al ancho, largo de la hoja, indumento, tamaño y ornamentación de las semillas, siendo *G. struthium* subsp. *struthium* una planta con las hojas más estrechas y cortas, glabra, y con mayor dimensión y prominencia de tubérculos en sus semillas, mientras que *G. tomentosa* es una planta con dimensiones foliares significativamente mayores, además de poseer semillas con dimensiones más reducidas y lisas o rugosas sin tubérculos, lo que demuestra que se trata de dos especies distintas.

En cuanto a los individuos de *G. x castellana* Pau, tienen características morfológicas intermedias entre ambas especies parentales. La longitud y anchura de las hojas de estos individuos son mayores que las de *G. struthium* subsp. *struthium*, pero menos que las de *G. tomentosa*. En cuanto al indumento, son pelosas en todas sus partes, característica que comparte con *G. tomentosa*, sin embargo, sus semillas son mucho más parecidas en tamaño y ornamentación a las semillas de *G. struthium* subsp. *struthium*. Por último, sus inflorescencias se disponen en cimas corimbiformes, mientras que las de *G. struthium* subsp. *struthium* se disponen en cimas capituliformes, y las de *G. tomentosa* en cimas dicotómicas, lo que corrobora el gradiente que va desde las más compactas a las más laxas, donde *G. x castellana* Pau se encontraría en el término medio entre ambas especies.

Otro factor importante a tener en cuenta al analizar posibles híbridos es el número de cromosomas en sus células. *G. struthium* subsp. *struthium* posee células diploides  $2n=34$  (Valdés Vermejo & López García, 1976), al igual que *G. tomentosa*, al igual que *G. x castellana* Pau, lo que sugiere que efectivamente es un híbrido proveniente del cruce de ambas.

Para los individuos de *G. bermejoi*, se observa que son morfológicamente más parecidos a los individuos de *G. x castellana* Pau, por lo que también poseen características conjuntas de *G. struthium* subsp. *struthium* y *G. tomentosa*. Estos dos taxones se asemejan en variables como el tamaño de sus hojas, ya que la anchura y largura se superponen, además del tipo de inflorescencias, ambas poseen inflorescencias corimbiformes, así como el tamaño y ornamentación de las semillas, con tamaños similares y tubérculos prominentes. Sin embargo, también existen diferencias entre ellos, como ocurre con sus indumentos, siendo esta variable la única estudiada que difiere significativamente en estos dos taxones. Mientras que el híbrido presenta indumento en todas sus partes, los individuos de *G. bermejoi* poseen tallos glabros, presentando algunos individuos indumento en las inflorescencias y brácteas, lo que podría explicarse siguiendo la hipótesis de que el indumento es un factor que va desapareciendo gradualmente de unos taxones a otros, primero de los tallos seguido de las inflorescencias y por último las brácteas.

Los ejemplares de *G. bermejoi* son además los que más variabilidad poseen, este hecho se observa mejor en sus indumentos y tipo de inflorescencia, mientras que el resto de taxones posee indumento en las mismas zonas para todos los ejemplares, o poseen el mismo tipo de inflorescencias, *G. bermejoi* es el único taxón que presenta variabilidad entre los individuos

## LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO GYPSOPHILA EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.

---

estudiados para estas variables, por ejemplo, se estudiaron ejemplares con cimas capituliformes, muy parecidas a *G.struthium* subsp. *struthium*, pero también cimas corimbiformes, más características del taxón y parecidas a *G.tomentosa*

El estudio de las semillas revela que tanto en el híbrido como en *G. bermejoi*, las semillas poseen la misma ornamentación, con tubérculos prominentes y tamaños parecidos, sin embargo, difieren en el número y grado de esterilidad. Mientras que los híbridos de *G. x castellana* Pau mostraron menor producción de semillas, con alto grado de esterilidad y semillas sin maduración, los individuos de *G.bermejoi* producen abundantes semillas fértiles, y aunque no se conocen los modos de dispersión, se piensa que lo hacen independientemente tras la dehiscencia de la cápsula por caída libre, aunque los tubérculos de su superficie hacen pensar que la epizocoría sea también un factor importante a tener en cuenta, además del viento, que arrastra las partes secas de la planta (Santos Vicente et al., 2009).

Aunque *G. x castellana* Pau y *G. bermejoi* se asemejan en muchas características morfológicas, *G. x castellana* Pau se produce sólo cuando los individuos de *G. struthium* subsp. *struthium* y *G. tomentosa* se encuentra próximos, mientras que *G. bermejoi* se trata de una especie muy rara de las que se conocen pocas poblaciones, algunas de las más abundantes localizadas en áreas de la Alcarría conquense, donde no se encuentra *G. tomentosa* (López González,1990).

En contra de lo que podría esperarse, las poblaciones con mayor número de individuos no son las que presentan un estado de conservación más favorable, por ejemplo, las poblaciones de *G. bermejoi* localizadas en Aldeamayor de San Martín y Valledado-Mata de Cuéllar, que albergan entre las dos más de 5000 individuos, se encuentran en zonas muy alteradas, en cunetas y zonas removidas (Santos Vicente et al., 2009).

Bornemann & Sacristán, 1993, por otra parte, incidieron en la dificultad para la identificación de algunos híbridos de pliegos madrileños, (*G. bermejoi* x *G. struthium* subsp. *struthium* y *G.struthium* subsp. *hispanica* x *G. tomentosa*). Además, en el programa Anthos, aparecían incorrectamente asignadas por sinonimización, individuos nombrados como *Gypsophila bermejoi*, que corresponderían a *G. struthium* subsp. *hispanica* (Willk) G.López (*G.hispanica* Willk.). Este hecho pone de manifiesto la gran cantidad de híbridos que se forman de manera espontánea así como su dificultad para identificarlos.

En cuanto a su número de cromosomas, *G. bermejoi* es tetraploide , con  $2n= 68$ , es decir, posee el doble de cromosomas que *G. struthium* subsp. *struthium* y *G. tomentosa*, ya que estos taxones poseen  $2n=34$  (Valdés Vermejo & López González, 1984), por lo que son diploides.

Todas estas características llevaron a López González, 1986, a considerar que *G. bermejoi* derivaría de los taxones parentales *G.struthium* subsp. *struthium* y *G.tomentosa*, habiéndose formado por el proceso de aloploidía entre ambos.

“Un factor importante a tener en cuenta en el proceso de la hibridación son las perturbaciones del ambiente, ya que pueden estimular el cambio evolutivo por procesos de aislamiento y selección. Las adaptaciones evolutivas se producen cuando existen muchos genotipos que difieren con respecto a genes que controlan la adaptación, y cuando se hallan en estado heterocigótico, por lo que el proceso lento de la mutación espontánea es muy poco adecuado para capacitar la adaptación a estos nuevos ambientes que aparecen rápidamente.

Evidentemente, dichas condiciones se cumplen mejor en descendencias híbridas que se producen entre poblaciones con normas adaptativas diferentes, por lo que la hibridación ocurre muy comúnmente en hábitats perturbados” (Stebbins, 1980).

“Si dos plantas que difieren constantemente en uno o varios caracteres se cruzan, numerosos experimentos han demostrado que los caracteres comunes son transmitidos sin cambios a los híbridos y su progenie; pero cada par de caracteres diferenciadores, por otra parte, se unen en el híbrido para formar un nuevo carácter, el cual en la progenie del híbrido es normalmente variable. Los híbridos en apariencia externa presentan o una forma intermedia entre las especies originales o se parecen estrechamente a uno o al otro tipo, y a veces difícilmente se pueden distinguir de éste” (Mendel, 1865).

Si los híbridos poseen ventaja adaptativa dependiente de un entorno concreto, la zona híbrida puede perdurar en ese entorno, en cambio, si los híbridos presentan ventaja en otros ambientes, o innovaciones genéticas ventajosas, puede producirse la especiación (Arnold, 1997). Por último, si los híbridos presentan la misma eficacia biológica que los parentales, las poblaciones híbridas pueden hacerse más amplias con el tiempo.

Así pues, la hipótesis de formación de *G. x castellana Pau* es que se generó a partir del cruce de dos especies diploides cuyas normas adaptativas diferían, en este caso *G. struthium* subsp. *struthium* y *G. tomentosa*, en un periodo de perturbación, lo que facilitó la reproducción de ambas especies y la formación de poblaciones híbridas, también diploides, con nuevas combinaciones génicas diferentes a los taxones parentales. Estas nuevas formaciones de *G x castellana Pau* se caracterizan por poseer mayor variabilidad genética, mayor resistencia a la selección natural, y por tanto, mayor capacidad evolutiva.

A pesar de las ventajas evolutivas de los híbridos frente a los parentales, estos conglomerados generalmente presentan esterilidad parcial o completa, como se ha observado en las semillas de los individuos estudiados, así como cierto grado de desequilibrio génico. Las diferencias en el sistema de reproducción son el problema principal que deben afrontar los híbridos en el camino hacia la estabilización de sus genomas, y por lo tanto hacia la especiación por hibridación (Stebbins, 1980).

Existen mecanismos de especiación que pueden derivar estas poblaciones en poblaciones fértiles que se reproduzcan homogéneamente, uno de ellos es la mencionada anteriormente estabilización por poliploidía híbrida.

La poliploidía en forma de tetraploidía puede ser asociada con importantes transiciones evolutivas, grandes saltos en el desarrollo y/o radiaciones adaptativas de especies (Roth et al., 2006). Los eventos tetraploides o de duplicación genómica doblan la cantidad de material genético sobre el cual la evolución puede trabajar ya que los genes duplicados pueden ofrecer un ventaja selectiva a largo plazo (De Bodt et al., 2005), gracias a ello la duplicación genómica es una prominente fuerza en la evolución de plantas y animales a escalas temporales que abarcan miles de años, con profundos efectos desde escalas moleculares hasta ecológicas (Adams & Wendel, 2005; De Bodt et al., 2005).

En el paisaje adaptativo, la especiación por poliploidía se forma a partir de la hibridación entre especies progenitoras diploides localmente adaptadas, generando mayores combinaciones de

genes y un aumento de las especies poliploides establecidas. Se postula que la colonización de nuevos ambientes facilita el establecimiento de poliploides mediante la evitación de competencia con los progenitores (Parisod & Broennimann, 2016). En cuanto a los nichos ecológicos ocupados por los nuevos taxones, pueden averiguarse a partir de la combinación de los nichos de los progenitores diploides.

El mecanismo más común de poliploidía en plantas es la anfiploidia o aloploidia, estos individuos se caracterizan por contener conjuntos de cromosomas de diferentes especies como consecuencia de la hibridación interespecífica.

“Este proceso se genera después de la formación de un híbrido, por el cual se produce un proceso de endoreduplicación de los cromosomas, donde cada cromosoma tiene su homólogo, evitando así problemas meióticos derivados de un mal apareamiento cromosómico, que habitualmente conducen a la esterilidad, restableciéndose la reproducción sexual y obteniéndose independencia evolutiva de las especies ancestrales” (Perfectii, 2002).

Las especies aloploidias bien establecidas ocurren a menudo en hábitats donde sus parientes diploides no se encuentran (Brochmann et al., 2004). Es factible entonces, que los cambios en el ambiente y divergencias ecológicas sean un importante motor del establecimiento de los aloploidias, lo que permite a estas nuevas especies escapar a la desventaja resultante de la intercomunicación con un progenitor (Levin, 1975).

Esta situación se observa en el caso de estudio, donde el híbrido entre *G. struthium* subsp. *struthium* y *G. tomentosa*, (*G. x castellana* Pau), se encuentra en zonas donde se hallan ambos progenitores, mientras *G. bermejoi* crece en zonas donde no se encuentra *G. tomentosa*, por lo que mediante el proceso de aloploidia, *G. bermejoi* habría adquirido independencia evolutiva, pudiendo reproducirse por sí misma, al contrario de lo que ocurre con los híbridos.

## CONCLUSIONES

Con este estudio se ha pretendido realizar un estudio morfométrico que nos ayude a explicar y demostrar los mecanismos implicados en los procesos de reproducción y formación de nuevas especies, así como resolver los problemas de identificación entre los taxones *G. x castellana* Pau y *G. bermejoi*, comentado por algunos autores. Los resultados indican pues que ambos taxones se parecen en muchos caracteres morfológicos tales como el tipo de inflorescencias, longitud y ancho de sus hojas, tamaño y forma de semillas etc., mientras que difieren en otros como el indumento y la pubescencia de alguna de sus partes. Este hecho se explica por la hipótesis de que ambas provendrían de los mismos taxones parentales, habiéndose formado primero *G. x castellana* Pau por hibridación de *G. struthium* subsp. *struthium* y *G. tomentosa*, y una vez formado este, por un proceso de especiación y duplicación de cromosomas (aloploidia), formaría un nuevo taxón con independencia reproductora de los taxones parentales, conocido como *G.bermejoi*.

Durante el proceso de identificación de los aspectos morfológicos de los diferentes taxones se pueden encontrar dificultades, pues la identificación y determinación de si un carácter se parece

## LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO GYPSOPHILA EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.

---

más a menos a cada uno de los individuos parentales es un proceso complejo y depende en gran medida de la subjetividad del observador que lo analiza. Este factor puede contribuir a volver los resultados fluctuantes e inciertos, a pesar de la más cuidadosa observación y diferenciación, como ya comentaba Mendel en sus estudios.

En cuanto al material de estudio, los individuos estaban considerados buenos ejemplares, y se diferenciaban en un gran número de caracteres. A parte de los caracteres más significativos, que son una cuestión de gran o poca similitud, también se analizaron caracteres que son a menudo difíciles de cuantificar, como ocurría con las variables cualitativas asignadas con valores, ya que a pesar de su dificultad, sirven para dar a las formas una apariencia concreta.

Otro factor importante a tener en cuenta es el número de plantas muestreadas, ya que si no se tiene un número relativamente grande de plantas experimentales, los resultados podrían ser solo aproximaciones, y podrían no ser consideradas muestras representativas de la realidad. Para solucionar estos problemas convendría realizar más estudios, y verificar las diferencias taxonómicas estudiadas, así como las confusiones surgidas en la identificación de especies. En la naturaleza se producen gran cantidad de cruces e hibridaciones, encontrándose además una gran variedad entre individuos de mismos taxones, por lo que la distinción entre unos y otros requiere de estudios más exhaustivos, con mayores números de individuos y caracteres a analizar.

## BIBLIOGRAFÍA

- [1] Abbott R, Albach D, Ansell S, Arntzen JW, Baird SJE, Bierne N, Boughman J, Brelsford A, Buerkle CA, Buggs R, Butlin RK, Dieckmann U, Eroukhmanoff F, Grill A, Cahan SH, Hermansen JS, Hewitt G, Hudson AG, Jiggins C, Jones J, Keller B, Marczewski T, Mallet J, Martinez-Rodriguez P, Möst M, Mullen S, Nichols R, Nolte AW, Parisod C, Pfenning K, Rice AM, Ritchie MG, Seifert B, Smadja CM, Stelkens R, Szymura JM, Väinölä R, Wolf JBW. & Zinner D. 2013. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, 26:229-246.
- [2] Adams KL, Wendel JF. 2005. Novel patterns of gene expression in polyploidy plants. *Trends in Genetics*. Vol. 21. 539-543.
- [3] Alcántar Vázquez JP. 2014. La poliploidía y su importancia evolutiva. *Temas de ciencia y tecnología*. Vol. 18, 54:17-29. Universidad de Papaloapan, México.
- [4] Amini E, Zarre S. & Assadi M. 2011. Seed micro-morphology and its systematic significance in *Gypsophila* (Caryophyllaceae) and allied genera. In Arne Strid (ed.) *Nordic Journal of Botany*. Vol 29: 660-669.
- [5] Arnold, ML. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford University Press. New York.
- [6] Barkoudah Y. 1962. A revision of *Gypsophila*, *Bolanthus*, *Ankyropetalum* and *Phryna*, In Barkoudah Y, *Wentia*, 9:4-32. Botanical museum and herbarium, Utrecht.
- [7] Barton NH. & Hewitt GM. 1985. Analysis of Hybrid Zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*. vol. 16:113-148.
- [8] Bittrich V. 1993. Flowering Plants. Dicotyledons, Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. In Kubitzki K. (ed.), *The families and genera of vascular plants*. Vol. II, 206-236. Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH.
- [9] Brochmann C, Brysting AK, Alsos IG, Borgen L, Grundt HH, Scheen AC & Elven R. 2004. Polyploidy in arctic plants. In Leitch AR, Soltis DE, Soltis PS, Leitch IJ & Pires JC. (ed.) *Biological relevance of polyploidy: ecology to genomics*. Vol 82, 521-536.
- [10] De Bodt S, Maere S. & Van de Peer YV. 2005. Genome duplication and the origin of angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 20. 591-597.
- [11] Decreto 33/1998. Catalogo Regional de Especies amenazadas. DO. Castilla-La Mancha, num.22/19981. Modificado por Decreto 200/2001.DO.Castilla-La Mancha, num.119/2001.
- [12] Escudero A, Carnes LF. & Pérez-García F. 1996. Seed germination of gypsophytes and gypsovags in semi-arid central Spain. *Journal of Arid Environments*, Vol. 36:487-497.

- [13] Font Quer P. 1989. *Diccionario de Botánica*. Editorial Labor, S.A.
- [14] Futuyma, DJ. 2005. *Evolution*. USA: Sinauer Associates Inc.
- [15] Grant V. 1971. *Plant Speciation*. Columbia University Press. NY.
- [16] Grant V. 1981. *Plant Speciation 2ª Edition*. Columbia University Press. NY.
- [17] Levin D. 1975. Minority cytotype exclusion in local plant populations. *Taxon*. Vol 24: 35-43.
- [18] López González G. 1984. *Gypsophila bermejoi* G. López, *sp. nov.* y algunos comentarios sobre el género *Gypsophila* con relación a *Flora Iberica*. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 41(1): 35-38.
- [19] López González G. 1986. *Gypsophila*. In Castroviejo et al. (ed.), *Flora Iberica*, vol. II. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.
- [20] Mendel G. 1865. *Experimentos en la Hibridación de las Plantas*.
- [21] Merlo ME, Rodríguez ML, Jiménez ML. & Mota JF. 2001. Recapitulación sobre el comportamiento biogeográfico de algunos gipsófitos y halófitos ibéricos. *Monografías de Flora y Vegetación Béticas*, 12:77-95.
- [22] Merlo ME, Martínez F, Mendoza AJ, Pérez FJ, Martínez MI, Garrido JA, Salmerón-Sánchez E, Gil C. & Mota JF. 2015. Areas of endemism as a conservation criterion for Iberian gypsophilous flora: A multi-scale test using the NDM/VNDM program. *Plant biosystems. An International Journal Dealing with all aspects of Plant Biology*, 149: 483-493.
- [23] Moruno F, Soriano P, Vicente O, Boscaiu M. & Estrelles E. 2011. Opportunistic germination behaviour of *Gypsophila* (Caryophyllaceae) in two priority habitats from semi-arid mediterranean steppes. *Not. Bot Hort. Agrobot. Cluj.*, 39: 18-23. Elsevier Academic Press.
- [24] Orrians CM. 2000. The effects of hybridization in plants on secondary chemistry: implications for the ecology and evolution of plant- herbivore interactions. *American Journal of Botany*. Vol 87, 1749-1756.
- [25] Otto SP. 2007. The evolutionary consequences of polyploidy. *Cell*. Vol. 131, 452-462.
- [26] Parisod C. & Broennimann. 2016. Towards unified hypotheses of the impact of polyploidy on ecological niches. *New Phytologist*. Vol 212, 540-542. University of Neuchatel, Switzerland.
- [27] Perfectti F. 2002. Especiación: Modos y mecanismos. In Soler Cruz M (coord.), *Evolución: La base de la biología*, 307-322. Proyecto Sur.

- [28] Ramsey J, Ramsey TS. 2014. Ecological studies of polyploidy in the 100 years following its discovery. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 369.
- [29] Roth, CR, Rastogi S, Arvestad L, Dittmar K, Lights S, Ekman D, Liberles DA. 2006. Evolution after gene duplication, models, mechanism, sequences, system, and organisms. *Journal of Experimental Zoology part B: Molecular and Developmental Evolution*. Vol. 308, 58-73.
- [30] Santos Vicente M, Bariego P, Marcos P, Pinto D, Rico Hernández E. 2009. Fichas con recopilación de información sobre las especies incluidas en el Decreto 63/2007. *Gypsophila bermejoi*. 14 pp. Junta de Castilla y León.
- [31] Stebbins GL. 1963. El ciclo de hibridación - diferenciación. University of California. Pp 425- 446.
- [32] Stebbins GL. 1980. Polyploidy in Plants: Unsolved Problems and Prospects. In Lewis WH (ed.) *Polyploidy. Basic Life Sciences* 13: 495-520. Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH.
- [33] Tate JA, Soltis DE. & Soltis PS. 2005. Polyploidy in Plants. In Gregory TR (ed.), *The Evolution of the Genome*, 371-414. Elsevier Academic Press.
- [34] Valdés Bermejo E. & Gómez García J. 1976. Notas cariosistemáticas sobre Flora Española, I. *Acta Botánica Malacitana* 2:39-50.

## ANEXO I

Cuadro 1: Resumen de las medidas de las variables analizadas en los individuos de estudios, donde *AnchoHoja* corresponde con la anchura de las hojas (cm), *LargoHoja* con el largo de las hojas (cm), *Inflor* con el tipo de inflorescencia, *InduTallo* con el indumento del tallo, *InduInflor* con el indumento de las inflorescencias, *InduBract* con el indumento de las brácteas, *LongSem* con la longitud de las semillas (cm), *AnchSem* con la anchura de las semillas (cm) y *OrnSem* con el tipo de ornamentación de las semillas.

Taxones	AnchoHoja	LargoHoja	Inflor	InduTallo	InduInflor	InduBract	LongSem	AnchSem	OrnSem
1 GS 0.1	0,10	0,83	1	0	0	0	1,8	1,2	3
1 GS 0.2	0,09	1,63	1	0	0	0	1,7	1	3
1 GS 0.3	0,09	1,60	1	0	0	0	1,5	1	3
1 GS 0.4	0,06	1,10	1	0	0	0	1,6	1,1	3
1 GS 0.5	0,06	1,43	1	0	0	0	1,2	1	3
1 GS 0.6	0,08	1,60	1	0	0	0	1,3	1,1	3
1 GS 0.7	0,08	2,10	1	0	0	0	1,6	1	3
1 GS 0.8	0,06	1,63	1	0	0	0	1,2	1	3
1 GS 0.9	0,04	1,73	1	0	0	0	1,4	1,3	3
1 GS 10	0,04	1,67	1	0	0	0	1,3	1,1	3
1 GS 11	0,06	1,20	1	0	0	0	1,2	1	3
1 GS 12	0,07	1,47	1	0	0	0	1,5	1,1	3

LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO GYPSOPHILA EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.

4 GT 0.1	1,73	3,83	4	1	1	1	1	0,8	1
4 GT 0.2	1,30	3,47	4	1	1	1	1,1	0,8	1
4 GT 0.3	1,80	3,53	4	1	1	1	1	0,8	1
4 GT 0.4	1,50	3,73	4	1	1	1	1	0,7	1
4 GT 0.5	1,20	3,67	4	1	1	1	1,2	0,9	1
4 GT 0.6	1,53	4,07	4	1	1	1	1,2	1	1
4 GT 0.7	2,27	4,53	4	1	1	1	1	0,8	1
4 GT 0.8	1,70	3,17	4	1	1	1	1	0,9	1
4 GT 0.9	1,67	4,33	4	1	1	1	1,1	0,8	1
4 GT 10	1,07	2,23	4	1	1	1	1,2	1,1	1
4 GT 11	1,17	2,57	4	1	1	1	1,2	1	1
4 GT 12	1,47	3,80	4	1	1	1	1,3	0,9	1
4 GT 13	1,27	3,33	4	1	1	1	1,1	0,8	1
2 GSGT 0.1	0,17	2,10	2	1	1	1	1,2	1,1	2
2 GSGT 0.2	0,17	2,97	2	1	1	1	1,7	1,2	2
2 GSGT 0.3	0,23	2,40	2	1	1	1	1,1	0,9	2

LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO GYPSOPHILA EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.

2	GSGT 0.4	0,25	3,23	2	1	1	1	1,7	1,3	2
2	GSGT 0.5	0,28	2,90	2	1	1	1	1,3	1,1	2
2	GSGT 0.6	0,18	2,30	2	1	1	1	1,5	1,2	2
2	GSGT 0.7	0,12	2,17	2	1	1	1	1,1	1	2
2	GSGT 0.8	0,13	2,33	2	1	1	1	1,2	0,9	2
2	GSGT 0.9	0,20	2,17	2	1	1	1	1,4	1,1	2
2	GSGT 10	0,37	3,03	2	1	1	1	1,3	1	2
3	GB 0.1	0,40	3,67	3	0	1	1	1,2	1	2
3	GB 0.2	0,35	2,67	3	0	0	1	1,3	1	2
3	GB 0.3	0,17	3,70	2	0	0	1	1,5	0,9	2
3	GB 0.4	0,18	3,80	2	0	0	1	1,2	1	2
3	GB 0.5	0,13	3,23	2	0	0	1	1,3	1	2
3	GB 0.6	0,13	2,47	2	0	1	1	1,1	1	2
3	GB 0.7	0,50	4,33	3	0	1	1	1,3	0,9	2
3	GB 0.8	0,27	3,23	3	0	0	1	1,2	0,9	2
3	GB 0.9	0,47	4,27	3	0	1	1	1,2	1	2

LA FUNCIONALIDAD EVOLUTIVA COMO MECANISMO PARA LA GENERACIÓN DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS FENÓMENOS ADAPTACIÓN Y ESPECIACIÓN. CASO DEL GÉNERO GYPSOPHILA EN LA CANTERA YEPES-CIRUELOS DEL GRUPO LAFARGEHOLCIM.

3 GB 10	0,33	4,53	3	0	1	1	1,4	1,1	2
3 GB 11	0,30	3,10	3	0	0	1	1,2	0,9	2
3 GB 12	0,37	2,93	3	0	1	1	1,3	1,1	2
3 GB 13	0,27	2,77	3	0	0	0	1,2	0,8	2
3 GB 14	0,15	2,30	3	0	0	0	1,26	0,97	2
3 GB 15	0,27	2,77	3	0	0	0	1,26	0,97	2
3 GB 16	0,27	2,67	3	0	0	1	1,26	0,97	2

Fuente: Elaboración propia