

Estudio morfométrico de una zona híbrida entre *Armeria beirana* y *A. pubigera* (Plumbaginaceae) en el noroeste de la Península Ibérica

por

Jaime B. Blanco-Dios

Centro de Formación y Experimentación Agroforestal de Lourizán, Consellería de Medio Rural, Xunta de Galicia, Apdo. 127, 36080 Pontevedra, España. jblanco@infobrión.com

Resumen

Blanco-Dios, J.B. 2007. Estudio morfométrico de una zona híbrida entre *Armeria beirana* y *A. pubigera* (Plumbaginaceae) en el noroeste de la Península Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid* 64(2): 229-235.

Se han estudiado varias poblaciones de híbridos entre *Armeria beirana* Franco y *A. pubigera* (Desf.) Boiss. localizadas en el término municipal de Carnota (A Coruña, España) a lo largo de un tramo litoral de unos 3 km de longitud en lo que puede ser considerada una zona híbrida. Un análisis morfométrico multivariante basado en 17 caracteres muestra que estos híbridos se diferencian nítidamente de sus progenitores y sugiere que en la zona híbrida coexisten individuos de otras generaciones híbridas además de la F₁.

Palabras clave: análisis morfométrico multivariante, hibridación, zona híbrida, *Armeria*, Plumbaginaceae, España.

Abstract

Blanco-Dios, J.B. 2007. Morphometric study of a hybrid zone between *Armeria beirana* and *A. pubigera* (Plumbaginaceae) in the Northwest of the Iberian Peninsula. *Anales Jard. Bot. Madrid* 64(2): 229-235 (in Spanish).

Several hybrid populations between *Armeria beirana* Franco and *A. pubigera* (Desf.) Boiss. have been studied in a hybrid zone located in Carnota (A Coruña, Spain) along a coastal stretch approximately 3 km long. A morphometric multivariate analysis based on seventeen characters has shown that natural hybrids differ clearly from their progenitors and suggest that individuals from other hybrid generations besides F₁ occur within the hybrid zone.

Key words: morphometric multivariate analyses, hybridization, hybrid zone, *Armeria*, Plumbaginaceae, Spain.

Introducción

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). Normalmente, este concepto implica que la integridad de las especies que se cruzan no se ve afectada fuera de la zona de contacto. Por eso, para poder hablar de una zona híbrida y no de otras situaciones en las que se generan híbridos, debe haber una clara limitación espacial. En la literatura sobre evolución en animales se han considerado como casos de gran interés para estudiar la especiación (Barton & Hewitt, 1989). En plantas, en cambio, aunque no faltan ejemplos, se han adoptado como enfoque para el estudio

de la hibridación de forma mucho más esporádica (Rivera & Obón, 1990; Cruzan & Arnold, 1993; Freeman & al., 1991). Ello es probablemente debido a que las zonas híbridas en origen (Bigelow, 1965) se definieron bajo el marco del concepto biológico de especie que, como es bien sabido, no tiene una buena adecuación a la realidad de muchos grupos de plantas (Grant, 1981).

Hay otra posible razón para la menor repercusión del marco conceptual de zonas híbridas en plantas hasta hace pocos años. Se han venido considerando dos grupos de explicaciones sobre las causas que supuestamente mantienen una zona híbrida. El modelo que ha tenido más apoyo hasta hace una década ha sido el defendido por Barton & Hewitt (1985) de *tension zone*, en el cual la interacción de los genotipos hí-

bridos con el ambiente no juega ningún papel en el mantenimiento de la zona híbrida porque este modelo asume que los híbridos siempre son adaptativamente desventajosos con respecto a los progenitores. El segundo modelo *–bounded hybrid superiority model* (Moore, 1977)– asume que los genotipos híbridos pueden ser adaptativamente tan ventajosos como los progenitores en hábitats intermedios o más que ellos. Este modelo admite una interacción híbrido-ambiente y ha recibido apoyos de estudios empíricos en épocas más recientes, sobre todo en plantas donde los sistemas genéticos son más abiertos y permiten la supervivencia de genotipos híbridos. Esto puede haber contribuido a que en la última década se hayan publicado más estudios de hibridación en plantas usando el concepto de zonas híbridas.

Aún cuando la polémica de los modelos de zonas híbridas sigue abierta, Arnold (1997) propone una vía de solución al indicar, basándose en sus estudios de *Iris*, que no pueden considerarse globalmente todos los distintos genotipos híbridos que se encuentran en una zona híbrida. En lugar de eso, de todas las clases de genotipos que se generan en estas zonas, unos pueden estar más adaptados a determinados hábitats mientras que otros serán invariablemente más desventajosos que los progenitores en todos.

Este trabajo pretende describir una zona híbrida utilizando datos morfométricos con dos objetivos: contribuir a la discusión de los modelos de zonas híbridas y examinar lo que puede representar un marco de este tipo en un género donde la hibridación es frecuente. En el género *Armeria*, la hibridación entre especies (o entidades biológicas reconocibles morfológicamente) es habitual debido a la debilidad de barreras reproductivas internas (Nieto Feliner & al., 1996). Este patrón es especialmente frecuente en la Península Ibérica, que es el principal centro de diversidad del género y favorece, por tanto, las situaciones de simpatria.

Durante la realización de diversos trabajos de campo en las dunas costeras gallegas (Blanco-Dios, 2001, 2003; Silva Pando & al., 2000) se han localizado varias poblaciones en las que conviven *Armeria beirana* Franco y *A. pubigera* (Desf.) Boiss. junto a individuos de presumible origen híbrido. Por la estructura espacial y la confluencia de dos hábitats propios de las especies citadas se puede hablar de una zona híbrida, como la recientemente descrita por Tauleigne-Gomes & Lefèbvre (2005). Pero a la novedad de este hallazgo contribuye el hecho de que no se conocía la existencia de *A. beirana* a nivel del mar, por lo que tampoco se conocía la existencia del híbrido entre ambas. Filogenéticamente, ambas especies no están estrecha-

mente emparentadas: *A. beirana* se encuadra en el grupo denominado Mediterráneo-Occidental, que incluye especies exclusivas de la Península Ibérica y norte de África, y *A. pubigera*, en el de *A. maritima* Willd. – *A. alpina* Willd., donde se encuadran táxones afines a estas dos especies (Fuertes Aguilar & Nieto Feliner, 2003).

Las especies implicadas en esta zona híbrida son ambas endemismos galaico-portugueses. *Armeria beirana* crece en lugares de influencia atlántica sobre sustratos ácidos con frecuencia procedentes de rocas graníticas, a altitudes entre el nivel del mar (conocida solamente de la localidad estudiada) y 1700 m. *Armeria pubigera* es propia de roquedos graníticos o arenales (0-50 m) en las costas del NW de la Península Ibérica, al N del río Duero (Nieto Feliner, 1990). Los híbridos se encuentran especialmente en dunas secundarias (tanto en el ámbito de la Ass. *Otantho-Ammophiletum arundinaceae* J.M. Géhu, Rivas-Martínez & R. Tuxen in Rivas-Martínez et al. 1980, como de la Ass. *Scrophulario-Vulpietum alopecuri* Br.-Bl., Rozeira & P. Silva 1972) y, en menor número, en roquedos (Ass. *Crithmo-Armerietum pubigerarum* Rozeira ex P. Silva & Teles 1972; *Cisto salvifolii-Ulicetum humilis* Br.-Bl., Rozeira & P. Silva 1964 subass. *silenetosum maritimae* P. Guitián 1989) o pastizales densos de acantilados (Ass. *Dauco gummifer-Festucetum pruinosa* Rivas Martínez 1978). Con respecto a los progenitores, *Armeria pubigera* coloniza los citados medios costeros, mientras que *A. beirana* aparece en esta zona sobre todo en pinares (Ass. *Ulici europaei-Ericetum cinereae* Bellot 1949 subass. *pinetosum pinastri* Bellot 1949), comunidades de brezal-tojal (Ass. *Ulici europaei-Ericetum cinereae* Bellot 1949 subass. *ericetosum cinereae*) o en cultivos abandonados, pero también se encuentra en las comunidades vegetales de primera línea de costa, donde convive y se hibrida con *A. pubigera* (Fig. 1).

Material y métodos

La zona híbrida muestreada abarca unos 3 km y está situada entre la punta de Prouso Loiro y la playa de Mar de Lira, parroquia de Lira (término municipal de Carnota, A Coruña), a una altitud entre 2 y 15 m sobre el nivel del mar (Fig. 1), dentro de dos LIC (Lugares de Importancia Comunitaria) de la Red Natura 2000 (Carnota-Monte Pindo, y Monte y Laguna de Louro). Dado el carácter perenne de los representantes del género y las débiles barreras reproductivas que muestran las especies estudiadas, no es extraño que se detecten distintas generaciones de híbridos y retrocruces mezclados en la misma población. Para este estudio se han

considerado tanto individuos jóvenes como maduros. Se han muestreado cuatro poblaciones híbridas y en el total de las cuatro se han detectado alrededor de 200 individuos de origen híbrido, a razón de unos 10-75 especímenes en cada una de ellas. También se han localizado un número indeterminado de individuos aislados de origen híbrido fuera de las cuatro poblaciones. Dado que las dos especies implicadas en la zona híbrida presentan diferencias morfológicas acusadas y que por tanto debería ser posible reconocer distintas generaciones híbridas (Nieto Feliner & al., 1996; Nieto Fe-

liner, 1997), se ha llevado a cabo un estudio morfométrico en dicha zona.

La estrategia de muestreo se ha ajustado a la variabilidad morfológica en cada población, de forma que se han muestreado más individuos en las poblaciones más variables (Rivera & Obón, 1990). Todas las medidas han sido hechas sobre especímenes de herbario, conservados como testigos en el herbario LOU (Centro de Información e Investigación Ambiental de Lourizán, Pontevedra, España; Tabla 1). De cada progenitor se han estudiado 25 muestras procedentes de

Tabla 1. Material estudiado.

Taxon	N.º de muestra	Localidad	Coordenadas UTM	Altitud (m)	Hábitat	Fecha	Recolector	N.º de herbario
<i>A. beirana</i> × <i>A. pubigera</i>	1-5	Hs, A Coruña, Carnota, Lira	29TMH8738	2-5	roquedo litoral	18-V-2001, 13-VI-2001	J.B. Blanco-Dios	LOU 29500-29504
<i>A. beirana</i> × <i>A. pubigera</i>	6-14	Hs, A Coruña, Carnota, Lira	29TMH8739	5	roquedo litoral	13-VI-2001, 18-V-2001	J.B. Blanco-Dios	LOU 29505-29513
<i>A. beirana</i> × <i>A. pubigera</i>	15	Hs, A Coruña, Carnota, Lira	29TMH8837	15	roquedo litoral	18-V-2001	J.B. Blanco-Dios	LOU 29514
<i>A. beirana</i> × <i>A. pubigera</i>	16-41	Hs, A Coruña, Carnota, Lira	29TMH8838	2-5	dunas	26-VI-2000, 18-V-2001, 13-VI-2001	J.B. Blanco-Dios	LOU 29515-29540
<i>A. beirana</i> × <i>A. pubigera</i>	42-43	Hs, A Coruña, Carnota, Lira	29TMH8839	5	roquedo litoral	18-V-2001	J.B. Blanco-Dios	LOU 29541-29542
<i>A. beirana</i> × <i>A. pubigera</i>	47-50	Hs, A Coruña, Carnota, Lira	29TMH8939	3	dunas	18-V-2001 13-VI-2001	J.B. Blanco-Dios	LOU 29543-29549
<i>A. beirana</i>	51-75	Hs, Pontevedra, Baiona, Baredo	29TNG0862	100-110	tojal litoral	31-VII-2002	J.B. Blanco-Dios	LOU 29550-29574
<i>A. pubigera</i>	76-100	Hs, A Coruña, Laxe, Soesto	29TMH9884	3	dunas secundarias	22-V-2002	J.B. Blanco-Dios	LOU 29575-29599

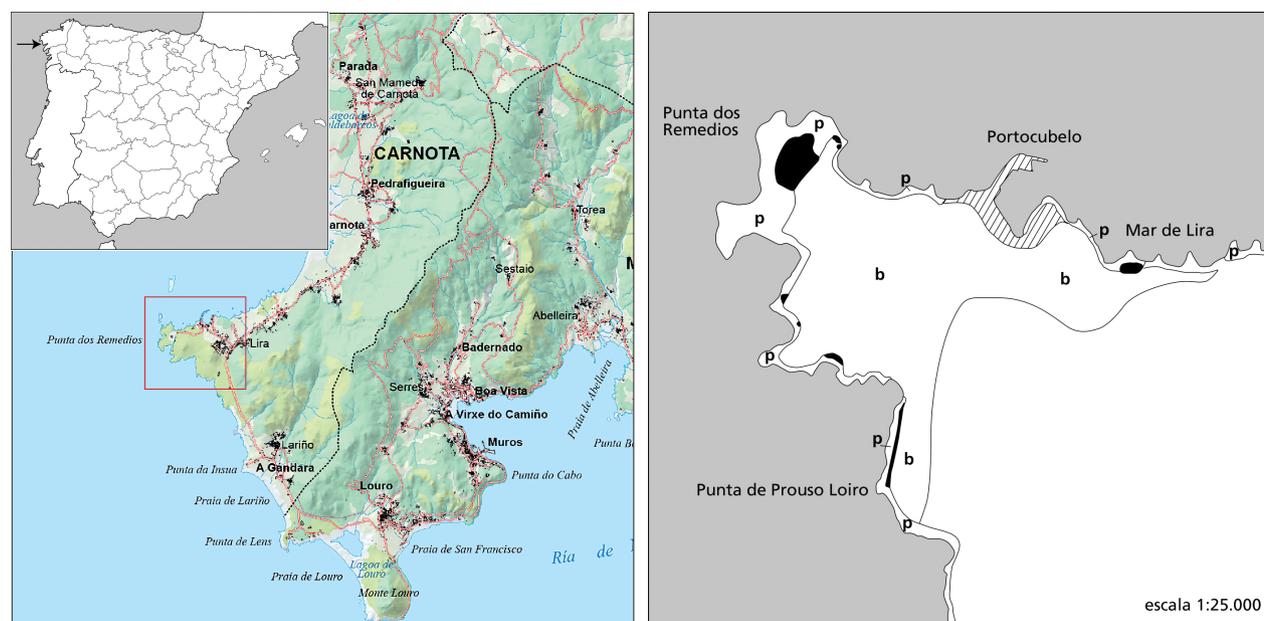


Fig. 1. Localización de las poblaciones híbridas y sus progenitores de Lira (Carnota, A Coruña) estudiadas en el análisis morfométrico multi-variante. *Armeria beirana* (b), *A. pubigera* (p), *A. beirana* × *A. pubigera* (sombreado negro); el núcleo urbano de Portocubelo (rayado).

otra localidad donde no existe sospecha de introgresión: Silleiro (Baiona, Pontevedra) en el caso de *Armeria beirana*, y para *A. pubigera*, Soesto (Laxe, A Coruña). En la zona híbrida de Lira se han estudiado un total de 50 ejemplares, por lo que el número total de muestras analizadas en el análisis morfométrico multivariante es 100 (Tabla 1). Han sido seleccionados 17 caracteres por su capacidad discriminadora (Tabla 2), basándonos en Nieto Feliner (1997) y Nieto Feliner & al. (1996, 2001). Doce de ellos son cuantitativos continuos (cinco de éstos son relaciones entre caracteres), uno es cuantitativo discreto (el número de brácteas) y cuatro son cualitativos (color de los pétalos, la pelosidad del escapo, de las brácteas y de las vainas).

Para los caracteres continuos, los valores en la matriz de datos son promedio de tres medidas por espécimen. Los caracteres métricos han sido medidos con la ayuda de una lupa binocular. Para examinar relaciones estructurales entre caracteres y entre especies y reducir el número de variables originales a unas pocas

no correlacionadas, se ha llevado a cabo un análisis de componentes principales (PCA), basado en la matriz de correlación. El estudio morfométrico se ha efectuado utilizando SAS 8 para Windows (SAS, 1999). La taxonomía sigue a Nieto Feliner (1990).

Resultados

Las diferencias morfológicas entre los dos progenitores afectan tanto a caracteres vegetativos como a aquellos relacionados con la reproducción. Entre los caracteres vegetativos, tamaño de hoja y longitud del escapo exhiben diferencias fácilmente detectables y cuantificables. Entre los caracteres reproductivos, diámetro involucral, longitud de la vaina involucral, número de brácteas involucrales, la longitud del cáliz, longitud de los lóbulos del cáliz, el color de los pétalos y la pelosidad del escapo, brácteas y vainas involucrales, son buenos caracteres diferenciales (Tabla 3). A ello hay que añadir la fenología de la floración, generalmente de febrero a mayo en *A. pubigera*, de mayo

Tabla 2. Caracteres utilizados en el análisis morfométrico multivariante.

Acrónimo	Descripción del carácter
LH	Longitud de la hoja
LH/AH	Relación longitud /ancho de la hoja
LE	Longitud del escapo
DI	Diámetro del involucro
DI/LVI	Relación entre el diámetro involucral y la longitud de la vaina involucral
NBI	Número de brácteas involucrales
LBIII	Longitud de las brácteas involucrales internas más largas
LBIII/LBIIC	Relación entre las brácteas involucrales internas más largas y las más cortas
ABII	Anchura de las brácteas involucrales internas
LBE/LBII	Relación entre la longitud de las brácteas espiculares y la longitud de las brácteas involucrales internas
LC	Longitud del cáliz
LLC/LC	Relación entre la longitud de los lóbulos del cáliz (incluida arista) y la longitud del cáliz
LES	Longitud del espolón
COL	Color de los pétalos: blanco (0), rosa pálido (1), rosa fuerte (2)
PELE	Escapo peloso (1), escapo no peloso (0)
PELBI	Brácteas involucrales pelosas (1), brácteas involucrales no pelosas (0)
PELVI	Vainas involucrales pelosas (1), vainas involucrales no pelosas (0)

Tabla 3. Diferencias entre los dos progenitores y los híbridos para distintos caracteres vegetativos y reproductivos (todos los caracteres métricos medidos en mm).

Caracteres	<i>A. beirana</i>	<i>A. pubigera</i>	<i>A. beirana</i> × <i>A. pubigera</i>
Tamaño de la hoja	135-250 × 6-13,5	10-53 × 1-4	26-165 × 1-8
Longitud del escapo	490-720	70-260	175-575
Diámetro involucral	20-30	15-23	17-27(33)
Longitud de la vaina involucral	(26)39-67	6-20	10-46
N.º de brácteas involucrales	11-23	8-12	(7)9-15(19)
Longitud del cáliz	6,5-8,7	5,5-7,4	5,5-8(8,3)
Longitud de los lóbulos del cáliz	1,5-2,9	0,2-1	0,7-2,5
Color de los pétalos	2	0-1	1-2
Pelosidad del escapo	0	1	0-1
Pelosidad de las brácteas involucrales	0	1	0-1
Pelosidad de las vainas involucrales	0	1	0-1

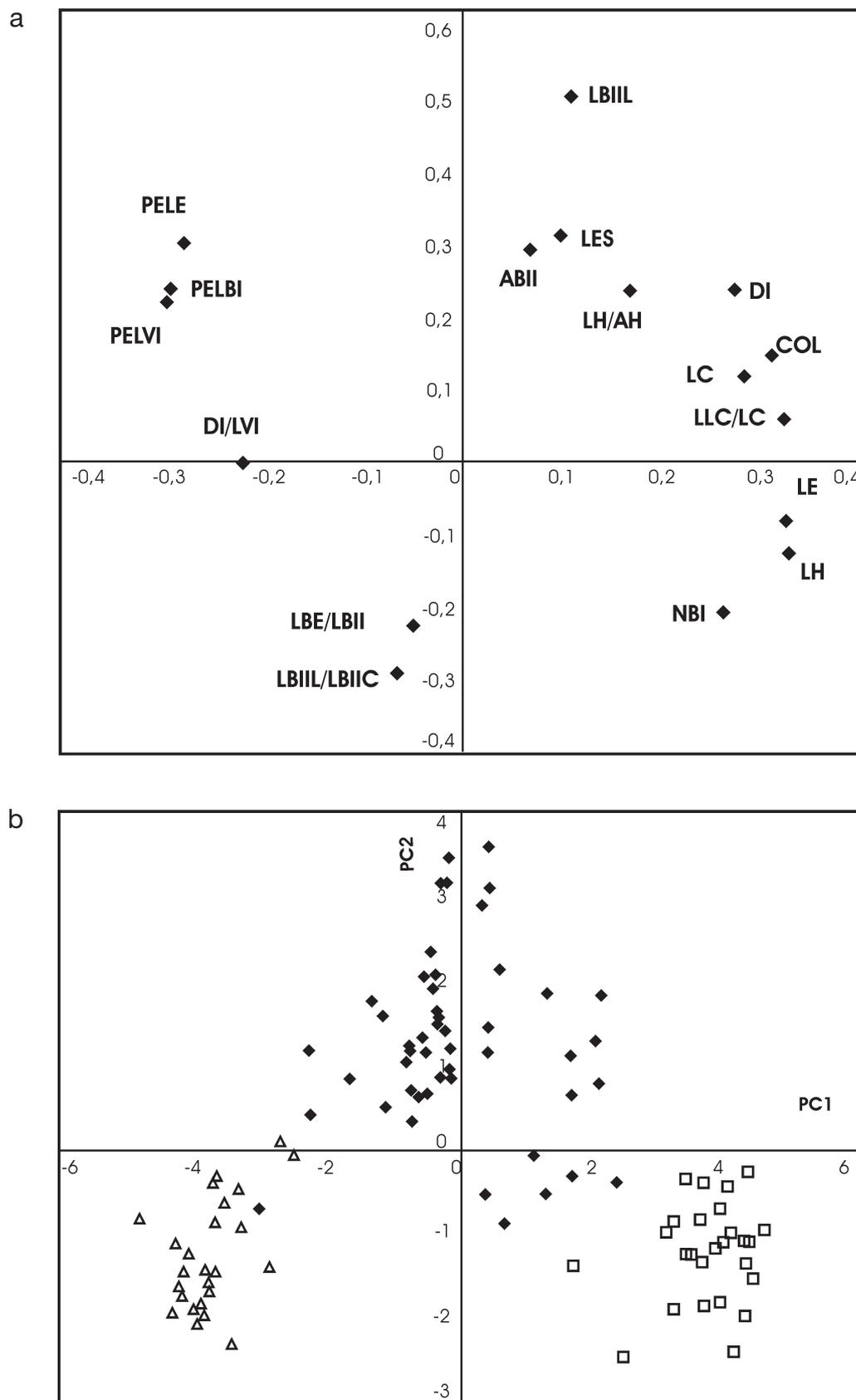


Fig. 2. Análisis de componentes principales de *Armeria beirana* (□), *A. pubigera* (△) y *A. beirana* x *A. pubigera* (◆): **a**, representación de las variables analizadas en el sistema de componentes principales; **b**, diagrama de dispersión de los especímenes con respecto a los dos primeros componentes principales.

a junio en *A. beirana* e intermedia en los especímenes híbridos (abril-mediados de junio).

Análisis morfométrico multivariante

Los tres primeros componentes principales explican juntos el 70 % de la varianza total (47,04 %, 13,59 % y 9,37 %, respectivamente). Los factores de carga de las variables que tienen más peso sobre el primer componente principal (CP1) son aquellos de las variables LH (0,32), LE (0,32), LLC/LC (0,32) y COL (0,31) (Tablas 2, 3). Las variables LBIIL (0,50), LES (0,31) y PELE (0,30) son las variables que contribuyen en mayor medida al segundo componente principal, mientras que LBE/LBII (0,48), ABII (-0,42), LBIIL/LBIIC (-0,38), LES (0,38), LH/AH (0,34), son los que más contribuyen respecto al tercer componente principal.

En la representación de las variables con respecto a los dos primeros componentes principales, se observa el peso de los caracteres cualitativos relacionados con el indumento (PELE, PELBI, PELVI) en el CP2 (Fig. 2). Con respecto al CP1, se observa la contribución de varios caracteres cuantitativos continuos o de relaciones entre ellos (LH, LE, DI, LC, LLC/LC) así como de caracteres discretos o cualitativos (NBI, COL).

El diagrama de dispersión de los 100 especímenes analizados con respecto a los dos primeros componentes principales ubica a los dos progenitores en dos grupos discretos en extremos opuestos con respecto al CP1. *Armeria beirana* presenta mayores valores que *A. pubigera* para todos los caracteres morfológicos métricos, tanto vegetativos como reproductivos, mientras que la descendencia híbrida ocupa mayoritariamente posiciones intermedias con respecto al primer eje que rellenan el hueco entre ambos progenitores. Con respecto al CP2, los progenitores presentan valores semejantes (en el entorno de los valores negativos para este componente principal) mientras que los híbridos se localizan en el entorno de los valores positivos altos para el mismo.

Discusión

El estudio morfométrico que se presenta confirma la naturaleza de la zona híbrida y es compatible con la existencia de individuos de más de una generación al margen de la F1. La dispersión de los individuos híbridos con respecto al primer componente principal permite suponer que hay representados en la zona híbrida generaciones híbridas posteriores y retrocruces (Fig. 2). Esta afirmación se basa en que los caracteres que contribuyen mayoritariamente al CP1 son continuos y, presumiblemente, de control poligénico y, por

ello, los valores intermedios para las variables diagnósticas pueden indicar generaciones distintas. Un patrón similar se encontró en otros casos de estudio que utilizaron datos morfométricos de *Armeria* (Nieto Feliner & al., 1996) aún cuando en otros grupos de plantas las pautas de variación morfológica de los híbridos sean más complejas (Hardig & al., 2000). El carácter no exactamente intermedio –para el CP2– de buena parte de los híbridos con respecto a los dos progenitores puede explicarse por el peso en este componente de tres caracteres cualitativos relacionados con el indumento (PELE, PELBI, PELVI) y que producirían un efecto más drástico en la disposición de algunos individuos híbridos en el espacio.

La existencia de generaciones híbridas más allá de una F1 es consistente con la debilidad de las barreras reproductivas y compatible con un modelo de zona híbrida en la que los híbridos no son todos necesariamente desventajosos; por tanto, no se ajustaría al modelo de *tension zone*. Así mismo, el hecho de que los dos progenitores ocupen hábitats tan diferentes y que éstos confluyan en la zona estudiada también iría en contra del modelo de *tension zone*, según el cual la zona híbrida, teóricamente, podría desplazarse en el espacio, puesto que la interacción genotipo híbrido-ambiente no jugaría ningún papel.

En la Península no se ha citado otra zona híbrida en este género al margen de la estudiada por Tauleigne-Gomes & Lefèbvre (2005) entre *Armeria pseudarmeria* (Murray) Mansf. y *A. welwitschii* Boiss. in DC. en las proximidades del cabo da Roca. Sin embargo, recientemente se ha localizado otra también en Galicia (Islas Cíes, Pontevedra) entre *A. pungens* (Link) Hoffmanns. & Link y *A. pubigera* (Rosalía Piñeiro, com. pers.). La localización geográfica de las tres zonas híbridas sugiere que en *Armeria* pueden ser más frecuentes este tipo de situaciones espacialmente organizadas en las costas o, al menos, pueden ser más fáciles de identificar allí. Ello pudiera deberse al carácter lineal del área de, al menos, uno de los progenitores, aquel cuya área es más costera. Un área de distribución lineal, de hecho, facilita la localización de los híbridos o el reconocimiento de la zona.

En un género como *Armeria*, donde la hibridación no sólo es frecuente si no que puede contribuir a la generación de nuevos linajes, el estudio de zonas híbridas podría ayudar a conocer etapas muy tempranas de la formación de tales linajes. Sin embargo, para la pervivencia y eventual aislamiento de linajes híbridos generados en una zona híbrida, no basta la formación de los genotipos híbridos y su supervivencia dentro de la zona híbrida. Dentro de ésta, el aislamiento reproductivo respecto de los progenitores es

muy difícil en un género sin barreras reproductivas y sin poliploidía. Por eso, para identificar estadios algo más avanzados de aislamiento de linajes híbridos generados en una zona híbrida se requerirían datos moleculares aplicados a individuos de dentro y fuera de la zona. Así mismo, aún cuando los datos que se presentan permiten confirmar la zona híbrida y sugerir la existencia de un enjambre de híbridos más que un predominio de individuos de la F₁, una aproximación basada en una regresión múltiple como la seguida en Tauleigne-Gomes & Lefèbvre (2005) podría ayudar a determinar clases de híbridos dentro y fuera de la zona híbrida.

Agradecimientos

Al Dr. G. Nieto Feliner, por las valiosas contribuciones a este trabajo; al Dr. F.J. Silva Pando, conservador del herbario LOU, por las facilidades dadas para el uso de dicho herbario; a X.R. García Martínez, por facilitarnos la situación de la localidad costera de *Armeria beirana* estudiada; al Dr. R. Zas Arregui (Centro de Información e Investigación Ambiental de Lourizán), por su inestimable ayuda en el tratamiento de datos; a Juan Piñeiro, por su colaboración en la elaboración de las figuras, y a las instituciones (Jefatura Provincial de Costas de A Coruña, Ayuntamiento de Carnota y Ejército) y empresas (TRAGSA, OHL, OSRL y Prodemar), sin cuya colaboración no se hubiese podido preservar las poblaciones híbridas de los devastadores efectos directos y colaterales del vertido del petrolero *Prestige*.

Referencias bibliográficas

- Arnold, M.L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford University Press.
- Barton, N.H. & Hewitt, G.M. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 113-148.
- Barton, N.H. & Hewitt, G.M. 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature* 341: 497-503.
- Bigelow, R.S. 1965. Hybrid zones and reproductive isolation. *Evolution* 19: 449-458.
- Blanco-Dios, J.B. 2001. Agaricales des dunes de Galice (Nord-Ouest de l'Espagne) 1: *Agaricus freirei*, sp. nov. *Documents Mycologiques* 121: 27-34.
- Blanco-Dios, J.B. 2003. Estudios sobre el género *Leucocoprinus* Pat. en la Península Ibérica (II). *Leucocoprinus castroi*, sp. nov. *Revista Catalana de Micología* 25: 41-47.
- Cruzan, M.B. & Arnold, M.L. 1993. Ecological and genetic associations in a Iris hybrid zone. *Evolution* 47: 1432-1445.
- Freeman, D.C., Turner, W.A., McArthur, E.D. & Graham, J.H. 1991. The characterization of a narrow hybrid zone between two subspecies of Big Sagebrush (*Artemisia tridentata tridentata* and *A. t. vaseyana*). *American Journal of Botany* 78: 805-815.
- Fuertes Aguilar, J. & Nieto Feliner, G. 2003. Additive polymorphisms and reticulation in an ITS phylogeny of thrifts (*Armeria*, Plumbaginaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 430-447.
- Grant, V. 1981. *Plant Speciation*, ed. 2. Columbia University Press, New York.
- Hardig, T.M., Brunsfeld, S.J., Fritz, R.S., Morgan, M. & Orians, C.M. 2000. Morphological and molecular evidence for hybridization and introgression in a willow (*Salix*) hybrid zone. *Molecular Ecology* 9: 9-24.
- Moore, W.S. 1977. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *Quarterly Review of Biology* 52: 263-278.
- Nieto Feliner, G. 1990. *Armeria* Willd. In: Castroviejo, S. & al. (eds.), *Flora iberica* 2: 642-721. Madrid.
- Nieto Feliner, G. 1997. Natural and experimental hybridization in *Armeria* (Plumbaginaceae): *A. salmantica*. *International Journal of Plant Sciences* 158: 585-592.
- Nieto Feliner, G., Fuertes Aguilar, J. & Roselló, J.A. 2001. A new species of *Armeria* (Plumbaginaceae) from southern Spain with molecular and morphometric evidence on its origin. *Botanical Journal of the Linnean Society* 135: 71-84.
- Nieto Feliner, G., Izuzquiza, A. & Lansac, A.R. 1996. Natural and experimental hybridization in *Armeria* (Plumbaginaceae): *A. villosa* subsp. *carratracensis*. *Plant Systematics and Evolution* 201: 163-177.
- Rivera, D. & Obón, C. 1990. Hybridization between *Sideritis serrata* Lag. and *Sideritis bourgaeana* Boiss. (Lamiaceae) in their hybrid zone in Spain. *Annals of Botany* 66: 147-154.
- SAS-Institute. 1999. *SAS/STAT user's guide, version 8*. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Silva Pando, F.J., Gómez Vigide, F., García Martínez, X.R. & Blanco-Dios, J.B. 2000. Aportacións á Flora de Galicia, VI. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 10: 21-33.
- Tauleigne-Gomes, C. & Lefèbvre, C. 2005. Natural hybridisation between two coastal endemic species of *Armeria* (Plumbaginaceae) from Portugal. 1. Populational in situ investigations. *Plant Systematics and Evolution* 250: 215-230.

Editor asociado: G. Nieto Feliner

Recibido: 25-XI-2004

Aceptado: 5-XI-2007