

## Algo que fascinó a Darwin: La evolución del polimorfismo floral en el género *Linum* (Linaceae).

José Ruiz-Martín

Departamento de Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Sevilla.

joserma@us.es

---

### RESUMEN.

*El género *Linum* L. ha jugado un papel importante en la economía y desarrollo social desde hace miles de años. Además, ha sido históricamente importante para el estudio de la heterostilia, desde el punto de vista de la investigación evolutiva.*

*La heterostilia es un mecanismo que promueve la fecundación cruzada, al mismo tiempo que evita la interferencia entre órganos femeninos y masculinos de las flores. Sin embargo, sólo recientemente se ha empezado a usar este género para reconstruir las transiciones evolutivas que han conducido a la construcción de la heterostilia o a su pérdida. Ello pasa por disponer primero de una reconstrucción de las relaciones filogenéticas entre las especies.*

*En el artículo se muestra una revisión de las características fundamentales del género *Linum*, como representante de la heterostilia en el mediterráneo y del proyecto de investigación que está desarrollándose actualmente cuyo objetivo es dar un primer paso hacia un enfoque macro (a nivel de todo el género) y micro evolutivo (dentro de especies agregadas, muy próximas entre sí, sin determinación taxonómica clara) y esclarecer las relaciones filogenéticas del género *Linum*, para poder así estudiar cómo ha acontecido la aparición de la heterostilia, cuál fue el estado ancestral y cómo ha evolucionado el polimorfismo floral.*

**Palabras claves:** heterostilia, filogeografía, *Linum*, mediterráneo.

### INTRODUCCIÓN.

---

El género *Linum* L. ha jugado un papel importante en la economía y desarrollo social desde hace miles de años. Antiguas civilizaciones que datan del mesolítico (12.000-4000 años), ya se dieron cuenta del valor del lino como fuente de fibras usables, al parecer la especie que hoy conocemos como *Linum bienne* Mill. (Pengilly, 2003). Aunque las semillas de lino arqueológicamente más antiguas, encontradas en excavaciones en Siria, están datadas en alrededor de 9.000 años a.c. (Hillman, 1975). El lino fue la primera planta cultivada en el mundo para obtener fibras (Zohary y Hopf, 2000) y fue la materia prima de una de las primeras industrias, la textil (Judd, 1995). Las semillas del lino han sido usadas directamente como alimento desde que el hombre comenzó a perfeccionar las técnicas de cultivo. Las propiedades fijadoras del aceite que contienen sus semillas, o aceite de linaza, las hace muy útiles como aditivos de pinturas protectoras y barnices preservantes. Las propiedades anticorruptibles de este aceite ya eran reconocidas desde el antiguo Egipto, donde se usaba para embalsamar a sus antecesores ayudándose además de finas tiras de fibra de lino para su momificación (Vaisey-Genser y Morris, 2003). Pero

## Proyectos de investigación-conservación

en el último siglo el cultivo del lino ha decrecido notablemente debido al uso extensivo del algodón y a la creación de nuevas fibras sintéticas.

Hoy en día las semillas de *Linum usitatissimum* L. son el producto que más usamos de todas las especies que pertenecen al género, como nos indica su propio nombre “usitatissimum”. Son utilizadas actualmente como producto nutricional, en medicina, y como fuente de aceite de linaza, componente de pinturas, tintas, barnices y lubricantes.

Aunque el género debe mucho su fama a este miembro mejorado del que hemos hablado, encontramos aproximadamente 180 especies de *Linum* alrededor del mundo y aproximadamente 70, alrededor de la cuenca mediterránea.

Contiene especies tanto anuales o herbáceas, como arbustivas llegando a medir como máximo un metro y medio aproximadamente como ocurre con *Linum arboreum* L. de Turquía y Grecia.

Las podemos encontrar en diferentes hábitats, desde roca caliza a dunas arenosas. Las flores son pentámeras (cinco pétalos, cinco estambres, cinco estilos y cinco sépalos). Sus frutos son tipo capsula dehiscente y producen unas 10 semillas por capsula. La mayoría presenta hojas alternas.

Debido a la gran cantidad de colores (azul, amarillos, rojas, rosas, blancas, violetas) y a la brillantez que presentan sus atractivas flores, algunas de las representantes del género han sido usadas de forma ornamental en parques y jardines de todo el mundo, tales como *Linum grandiflorum* Desf. (endémico de Argelia) con sus grandes flores rojas, el azul *Linum perenne* L. (natural de centro Europa), y el amarillo *Linum flavum* L. (natural de la zona del este de la cuenca Mediterránea).

Otros representantes de la Península Ibérica son estos (fotografías 1-3):



Fotografías 1-3: *Linum viscosum* Desf.; *Linum narbonense* L.; *Linum campanulatum* L. (Fotografías de Ruiz Martín, J.)

Actualmente, lignanos y ácidos  $\alpha$ -linoleicos contenidos en las semillas de los linos están siendo analizados y probados en tratamientos contra enfermedades cardiovasculares y especialmente en cáncer de mama (Rickard-Bon y Thompson, 2003). Estas nuevas aplicaciones medicinales han reavivado el interés en conocer las relaciones sistemáticas existentes entre las especies del género *Linum*.

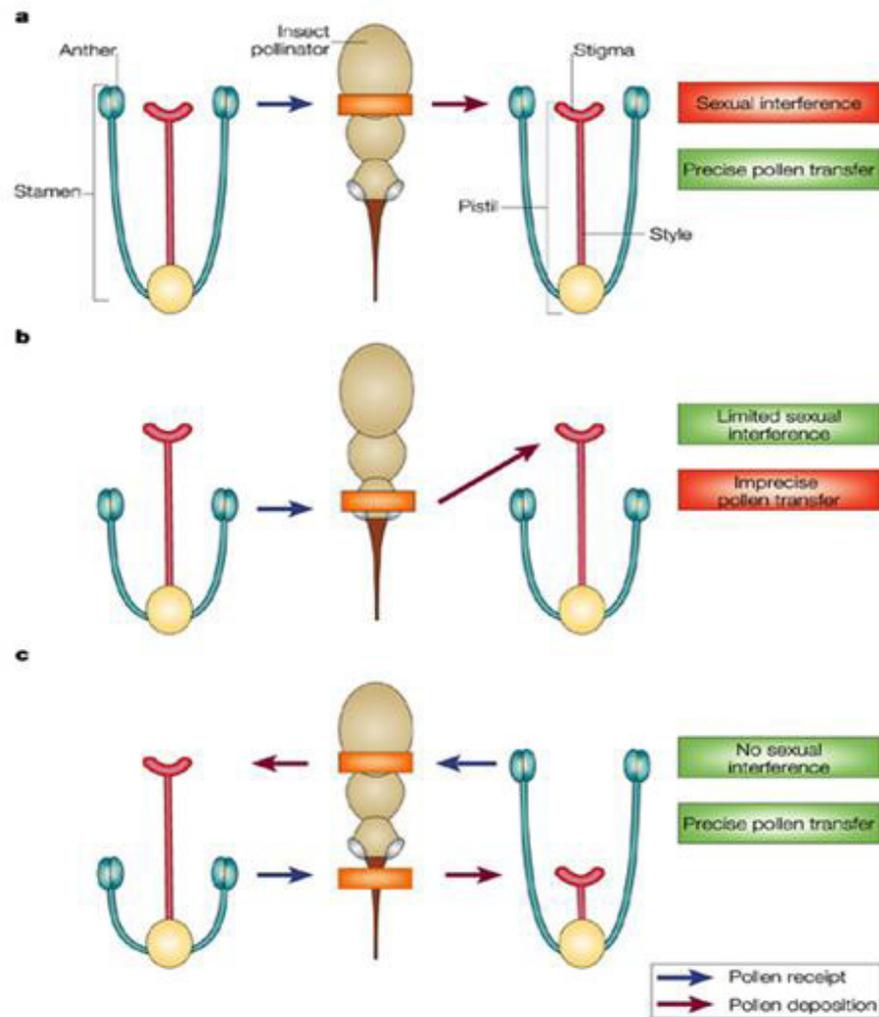
Este género ha sido históricamente importante para el estudio de la heterostilia, desde el punto de vista de la investigación evolutiva.

La heterostilia, es un mecanismo que promueve la fecundación cruzada al mismo tiempo que evita la interferencia entre órganos femeninos y masculinos de las flores, y el despilfarro de polen, el cual es muy costoso de producir por la planta.

**Proyectos de investigación-conservación**

Al evitar la autofecundación se favorece la calidad de la progenie. Aumenta significativamente la aptitud de la descendencia, se crea variabilidad genética. La fecundación cruzada ayuda en la difusión de caracteres ventajosos y elimina los genes perjudiciales, crea nuevas combinaciones de genes que pueden ser más aptas que las ya existentes.

En un sentido más concreto la heterostilia es un polimorfismo floral con base genética, que afecta a los órganos sexuales de la flor (estambres y pistilos) sin que ésta pierda la condición hermafrodita, y en la que en cada población se presentan dos (distilia) o tres (tristilia) morfos que difieren en la longitud relativa de estos órganos tanto en altura como en el ángulo que forman estos órganos con el eje principal de la planta. En su forma más típica, la altura que alcanzan anteras y estigmas es recíproca y la aparición de estos morfos está ligada a un sistema de incompatibilidad, es decir que no puede ser autofecundada con polen propio, llamado heteromórfico (dos morfos), en el que las plantas son autoincompatibles pero también lo son los morfos, de forma que los únicos cruces legítimos (productores de progenie fértil) son aquéllos que ocurren entre morfos distintos (Kohn y Barrett, 1992).



Nature Reviews | Genetics

Figura 1 a) Caso en el que toda población presenta flores homostilas, es decir, con estambres y estigmas a la misma altura, no hay hercogamia (separación espacial entre verticilos sexuales, es decir, entre estambres y estigmas). Alta interferencia sexual y baja precisión y eficacia en la deposición del polen por parte de un polinizador; b) Caso en el que toda población presenta flores monomórficas aunque hercógamas. Limitada interferencia sexual y transferencia de polen imprecisa; c) Población con flores heterostilas, donde no hay interferencia sexual y la deposición del polen va a ser muy precisa.

## Proyectos de investigación-conservación

Aunque conocida desde antiguo y mencionada explícitamente por Clusio (Ornduff, 1992), la heterostilia fue considerada casi una anécdota hasta que Darwin en 1862 e Hildebrand un año después propusieran un significado funcional a este polimorfismo, y en el caso del primero, también evolutivo (Ornduff, 1992). De hecho, Darwin usó este sistema reproductor como caso central para su obra: “The different forms of flowers on plants of the same species (Darwin, 1877)”. Uno de los ejemplos documentados en detalle por Darwin en la obra mencionada es el del género *Linum*, donde describe morfológicamente las dos formas florales de *Linum perenne* en 1864 junto con Hildebrand.

Han abundado los estudios sobre la heterostilia en especies de este género: descriptivos sobre la morfología (Rogers, 1981), sobre los sistemas de reproducción (Dulberger, 1992; Nicholls, 1985) y sobre la ecología evolutiva (Armbruster *et al.*, 2006). Además, la presencia de heterostilia se ha usado como carácter taxonómico en muchas ocasiones dada su gran variabilidad (por ej. Flora Europea). Sin embargo, sólo recientemente se ha empezado a usar este género para reconstruir las transiciones evolutivas que han conducido a la construcción de la heterostilia o a su pérdida. Ello pasa por disponer primero de una reconstrucción de la relaciones filogenéticas entre las especies. El primer intento, parcial porque solo incluía 44 especies de un total de 180, pero comprehensivo porque incluída especies de todas las secciones taxonómicas (5 secciones en el género *Linum*) de casi todas las regiones del globo, ha sido el de McDill *et al.* (2009). Sin embargo, en este estudio la distilia se considera tal y como aparece recogida en floras y monografías (presencia/ausencia), sin mayor detalle.

Recientemente se ha visto que las plantas heterostilas no muestran una reciprocidad perfecta de los órganos sexuales (Pérez *et al.*, 2004; Pérez-Barrales *et al.*, 2006; Sánchez *et al.*, 2008; Ferrero *et al.*, 2009). También se ha encontrado, en *Linum suffruticosum* L. (Lino blanco) de la península ibérica, la presencia de un nuevo tipo de heterostilia, llamada reciprocidad tridimensional, debido a que esta reciprocidad ocurre en altura de estambres y estigmas, en su disposición interna y externa respecto al eje vertical floral, y en la torsión hacia dentro o fuera de anteras y estigmas (Armbruster *et al.*, 2006) como se aprecia en la fotografías 4-6. Estos autores señalan que tal disposición mejora la transferencia legítima (entre morfos) de polen, en detrimento de la ilegítima (dentro de morfos, dentro de la flor). Por tanto representa un apoyo a ciertas hipótesis sobre la evolución de la heterostilia en las que esta promoción de la transferencia legítima es el factor clave (Lloyd *et al.*, 1992), como ya propuso Darwin (1877). De hecho, esta heterostilia tridimensional aparece de forma terminal en una filogenia muy preliminar de algunas especies de *Linum* (Armbruster *et al.*, 2006). Sin embargo, no se sabe si hay casos intermedios en esta evolución o una vez alcanzada ésta heterostilia, si es estable, es decir, si ha habido reversión o no de la condición floral a lo largo de la evolución.



Fotografías 4-6 Flores de *Linum suffruticosum* (Lino blanco). Nótese las posiciones reciprocas (en tres dimensiones) de anteras y estigmas en los dos morfos. (a) El morfo pin (de estilos largos, por encima de estambres), con mosca del género *Usia* (Bombyliidae) en su camino hacia dentro de la flor en búsqueda de polen, contactando con las anteras con su superficie ventral, y con los estigmas con la parte dorsal del tórax, el cual está cargado con polen del morfo thrum (de estilos por debajo de los estambres) recíproco. (b) El morfo thrum (de estilos cortos), con mosca *Usia* sp. en la base de la corola tomando néctar. (c) Los dos morfos comparados, sin los pétalos. (Fotografías de Ambruster *et al.*, 2006).

## Proyectos de investigación-conservación

Una de las características más interesantes de este tipo de polimorfismo floral o heterostilia en sentido amplio, en el género *Linum*, es que según la bibliografía y la experiencia personal, solo se da en climas mediterráneos.

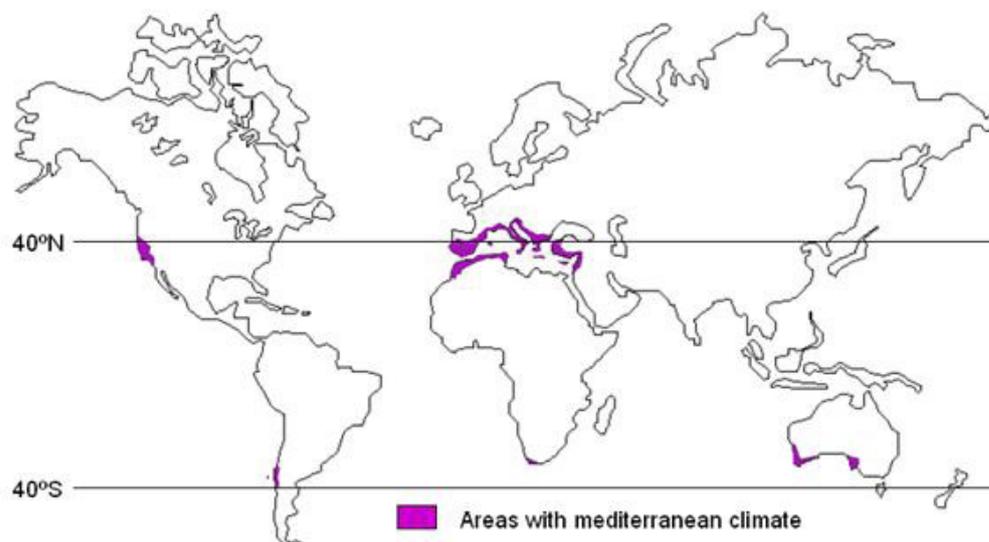


Fig. 2 Zonas de la tierra con clima mediterráneo (Mc Dill *et al.*, 2009).

Por todo esto el grupo de investigación liderado por el Vicedecano de Investigación de la Universidad de Sevilla y Catedrático, Juan Arroyo Marín planteó hace tres años el proyecto: “Macro y microevolución de la heterostilia y polimorfismos estilares relacionados” financiado por el Ministerio de Educación y Ciencia dentro del cual se contemplan los estudios de Evolución del polimorfismo floral en el género *Linum*, y que ha dado lugar a la tesis doctoral que actualmente estoy desarrollando.

### ¿Qué hemos hecho hasta ahora?

#### *Trabajo de campo.*

Todo el material utilizado para el estudio ha sido recolectado en el campo por mí y por colaboradores en su totalidad, por el Mediterráneo y Sudáfrica, zonas de distribución del género y de clima mediterráneo (Fig.2).

Tras localizar en el campo una población determinada, georreferenciarla y medir su tamaño, se tomaron muestras de ADN, es decir, 5-10 muestras individuales, de hojas frescas de cada población encontrada en el campo. Cada una de diferentes plantas, separadas entre sí al menos 1 metro, para evitar duplicados del mismo individuo.

Estas se guardaron en bolsa zip-lock con silica-gel para su mejor secado y conservación, si no es así las muestras se pueden pudrir de la humedad contenida en la planta. Además se tomaron muestras de frutos, aproximadamente de 5-10 plantas diferentes, y se guardaron en sobres.

Los frutos nunca hay que meterlos en bolsas de plástico con silica, porque al no transpirar y al estar el material todavía fresco, hará que estos no duren mucho tiempo sin pudrirse. Estos frutos están siendo usados para realizar trabajos de autocompatibilidad mediante cruzamientos controlados en el invernadero.

## Proyectos de investigación-conservación

En cada población se han tomado también: muestras de **botones florales**, aproximadamente 10 botones de distintos estadios de desarrollo (normalmente discriminando entre 5 estadios distintos elegidos a visu) para hacer futuros estudios de la ontogenia floral de distintas especies tanto homostilas como heterostilas de todo el mediterráneo y Reino del Cabo en Sudáfrica; **muestras de flores**, unas 100 por población separadas entre sí al menos 1 metro para evitar replicas de la misma planta, para comprobar la proporción de morfos de las diferentes especies (macroevolución), y además, dentro de una misma especie, en distintas poblaciones, para hacernos una idea de la variación ecológica, (microevolución). Con respecto a esto también se han tomado muestras de los distintos **polinizadores** los cuales pueden estar relacionados con este aspecto reproductivo y jugar un papel muy importante en la proporción de morfos florales en los diferentes nichos ecológicos.

Estas muestras se toman conservando al insecto en un eppendorf (pequeño tubo de plástico) con una mezcla de etanol y glicerol para que el polen adherido al insecto se conserve bien para un posterior análisis en el laboratorio, ya que este es un buen carácter taxonómico, incluso para la diferenciación de morfos de la misma especie.

La mayoría de la información recogida para realizar los trabajos de campo en los distintos países de la cuenca mediterránea ha sido tomada de distintas floras o inventarios botánicos:

Grecia: Conspectus florum Graeciae-E. De Halacsy. 1901; Turquia: Flore of Turkey. Marruecos: Catalogue des plantes vasculaires du nord du Maroc, incluant des clés d'identification (B. Valdés, M.Rejdali, A.Achhal El Kadmiri, J.L. Jury, J.M. Montserrat, 2002); Catalogue des plantes du Maroc-R. (Maire, L. Emberger 1941); Catalogue des plantes vasculaires rares, menacés ou en démiques du Maroc (Fennane, M. and M. I. Tattou 1998). España: Flora Ibérica (Castroviejo *et al.* 2007); Programa Anthos v2.1.; Italia: Nuova Flora Analitica D'Italia (Adriano Fiori 1929); Flora d'Italia (Sandro Pignatti 1984); Argelia: Nouvelle flore de L'Algérie et des regions desertiques meridionales (P. Quezel, S.Santa 1962). Francia: Flora de France (Marcel Guinochet y Roger de Vilmorin 1984); Europa: Mediterranean Check List (W. Greuter, H. M. Burdet & G. Long 1989); Flora europaea (D.J. Ockendon & S.M. Walters 1968).

Además mucha información ha sido proporcionada por diversos herbarios, los cuales fueron visitados durante los años 2009-2011, antes de realizar los diferentes trabajos de campo. Entre ellos destacar la inestimable colaboración de los herbarios del Real Jardín

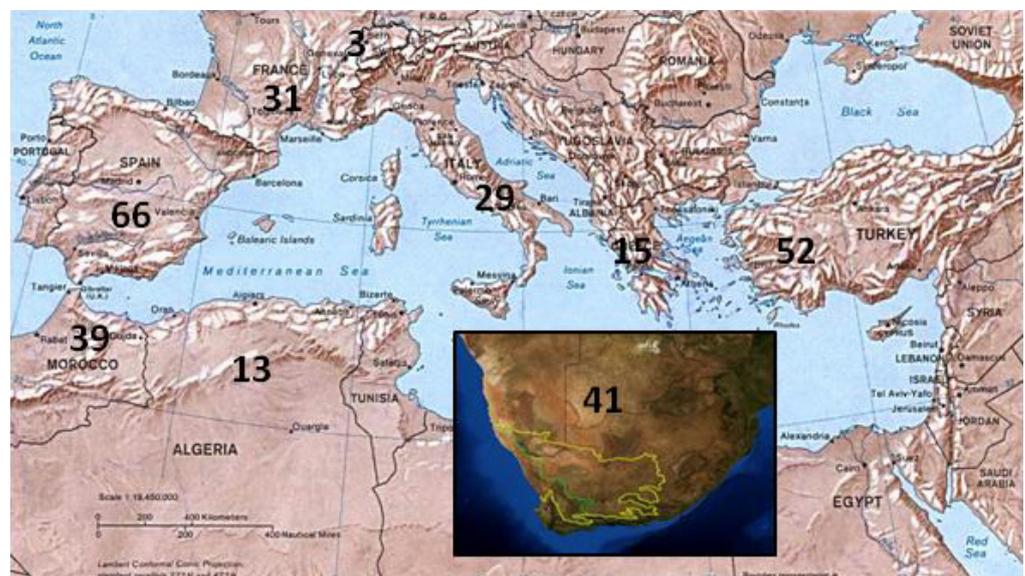


Fig. 3 Número de poblaciones del género *Linum* colectadas en cada lugar de muestreo, tanto en la cuenca del mediterráneo como en Sudáfrica. Un total de 190 poblaciones de unas 65 especies del género *Linum*.

## Proyectos de investigación-conservación

botánico de Madrid, La Sapienza en Roma, el herbario de Florencia (Universidad de Florencia), herbario de la Universidad de Atenas, incluso Herbarios de Kirstenbosh y Universidad de Ciudad del Cabo en Sudáfrica durante un el periodo de estancia del que tuve la oportunidad de disfrutar durante tres meses.

Otras fuentes y bases de datos consultadas, que han sido también de gran ayuda, fueron GBIF.org y Anthos v.2.2.

### **Análisis de datos en laboratorio.**

Una vez realizado el trabajo de campo por los países indicados en la fig.3, se pasó al trabajo de laboratorio.

Primero se extrae el ADN de la planta usando un sencillo kit de extracción convencional (DNEasy Plant Minikit de Qiagen). Una vez extraído el ADN se amplifican solo las zonas de este ADN que nos aportaran la información genética necesaria para inferir las relaciones filogenéticas entre especies, es decir las zonas de ADN más conservadas. Esto se obtiene haciendo múltiples PCR (Polimerasa Chain Reaction) o reacciones enzimáticas específicas y mandando las muestras a secuenciar a alguna empresa especializada. Una vez obtenidas las secuencias se usan programas filogenéticos para analizar los datos y obtener arboles evolutivos que nos dirán como se relacionan nuestras muestras filogenéticamente, es decir, veremos las relaciones de parentesco que hay entre las diferentes especies.

Además se sumará al análisis el carácter: ¿esta especie presenta heterostilia o no?, carácter que ha sido medido previamente con las flores que muestreamos de cada población. Así podremos inferir cual ha sido la condición ancestral y la derivada, además de las vías de dispersión que han llevado las especies a lo largo de su historia evolutiva. Además mediante el registro fósil se puede inferir, con programas que usan complicados algoritmos, el origen del género o incluso de las especies.

Los primeros análisis nos indican que el origen del género *Linum* puede estar en alrededor de los 20 millones de años (en el Mioceno temprano).

Con este estudio también se pretende arrojar luz en la taxonomía del género, ya que algunas de las especies del mismo son difíciles de determinar, es decir, de ponerles nombre y apellidos a las plantas, debido a la plasticidad fenotípica (la misma especie puede variar morfológicamente dependiendo de las condiciones del medio) que éstas presentan en algunas zonas.

En la sistemática general moderna el concepto de especie, tanto para plantas como para todo tipo de seres vivos, siempre debe conciliar o aunar observación visual con datos moleculares de ADN para estar seguros de que estamos hablando de la misma especie.

### **¿Qué podemos concluir?**

La heterostilia es probablemente el polimorfismo sexual de las plantas que más literatura ha generado desde que Darwin le dio un significado adaptativo. Desde entonces, han proliferado los estudios ecológicos sobre su funcionamiento. Sin embargo, los estudios a escala evolutiva se han planteado en algunos grupos de plantas pero son aún muy escasos. Por tanto, es necesario estudiar sistemas nuevos, para poder profundizar en los procesos macroevolutivos que modelan la aparición y el mantenimiento de la heterostilia.

En esta investigación se tiene por objetivo dar un primer paso hacia un enfoque macroevolutivo y esclarecer las relaciones filogenéticas del género *Linum*, para poder así estudiar cómo ha acontecido la aparición de la heterostilia, cual fue el estado ancestral y

cómo ha evolucionado el polimorfismo. Así se nos abre una cuestión principal, que es si el sistema reproductivo de la heterostilia funciona tan bien, porque no ha evolucionado en otros linajes, ya que la heterostilia se da solo en 23 familias de angiospermas; y si es el clima mediterráneo y todo lo que conlleva (condiciones ambientales, polinizadores que se dan en este tipo de clima), el modelador o causante de este tipo de polimorfismo floral.

## AGRADECIMIENTOS.

---

En primer lugar quiero agradecer a mis directores de tesis Juan Arroyo Marín y Rocío Pérez Barrales por haberme dado la oportunidad de realizar esta bonita tesis, con los tiempos que corren, y por darme la oportunidad de participar en el proyecto que tiene por título: EL PAPEL DE LOS POLINIZADORES EN LA EVOLUCION FLORAL: POLIMORFISMOS ESTILARES E INTEGRACION FENOTIPICA. (MICINN). Referencia del proyecto: CGL2006-13847-C02-01.

Al grupo de investigación al que pertenezco: ECOLOGÍA, EVOLUCIÓN Y CONSERVACIÓN DE PLANTAS MEDITERRÁNEAS (EVOCA). RNM-210 (PAIDI, Junta de Andalucía).

Y sobre todo a mis ayudantes de campo con los que he compartido momentos buenos y no tan buenos: P. Peñalver Duque, M. Benabent Burguer, A. Pérez Bueno, C.M. Rodríguez Domínguez entre otros.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

---

- ARMBRUSTER, W.S., R. PÉREZ-BARRALES, J. ARROYO, M. E. EDWARDS, AND P. VARGAS, 2006. Three-dimensional reciprocity of floral morphs in wild flax (*Linum suffruticosum*): a new twist on heterostyly. *New Phytologist*, 171: p. 581-590.
- DARWIN, C., 1877. The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species. John Murray. London.
- DAVIS, P.H., 1982. Flora of Turkei and the east Aegean Islands. Vol. 7.: Edinburgh University Press.
- DULBERGER R., 1992. *Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome*. En: Evolution and Function of Heterostyly (ed. S. C. H. Barrett), pp. 41-84. Monographs on Theoretical and Applied Genetics 15. Springer-Verlag. Berlin.
- FERRERO V, ARROYO J, VARGAS P, THOMPSON JD &, NAVARRO L., 2009. Evolutionary transitions of style polymorphisms in Lithospermeae (Boraginaceae). Perspectives in *Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 11: 111-125.
- HILLMAN, G., 1975. The plant remains from Tell Abu Hureyra: A preliminary report. *Proceedings of the Prehistoric Society* 41: 70 – 73.
- JOSHUA R. KOHN AND SPENCER C. H. BARRETT, 1992. Experimental Studies on the Functional Significance of Heterostyly. *Evolution*, Vol. 46, No. 1. pp. 43-55.
- JUDD, A., 1995. Flax-Some historical considerations. Pp. 1 – 10 in *Flaxseed in human nutrition*, eds. S. C. Cunnane and L. U. Thompson. Champaign, Illinois: AOCS Press.

**Proyectos de  
investigación-  
conservación**

- LLOYD, D. G., C. J. WEBB, AND R. DULBERGER, 1990. Heterostyly in species of *Narcissus* (*Amaryllidaceae*) and *Hugonia* (*Linaceae*) and other disputed cases. *Plant Systematics and Evolution*. Vol. 172: 215.
- MCDILL, J., M. REPPLINGER, B. B. SIMPSON AND J. W. KADEREIT, 2009. The Phylogeny of *Linum* and Linaceae Subfamily Linoideae, with Implications for Their Systematics, Biogeography, and Evolution of Heterostyly. *Systematic Botany*. Vol. 34: 386-405.
- NICHOLLS, M. S., 1985. The Evolutionary Breakdown of Distily in *Linum tenuifolium* (Linaceae). *Pl. Syst. Evol.* Vol. 150: 291-301.
- NICHOLLS, M. S., 1985. Pollen flow, population composition, and the adaptive significance of distily in *Linum tenuifolium* L. (Linaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 25: 235-242.
- ORNDUFF R., 1992. Historical perspectives on heterostyly. En: Evolution and function of heterostyly. (ed. SCH Barrett), pp. 31-39. *Monographs on Theoretical and Applied Genetics* 15. Springer-Verlag. Berlin.
- PENGILLY, N. L., 2003. Traditional food and medicinal uses of flaxseed. Pp. 252 – 267 in *Flax: the genus Linum*, eds. A. D. Muir and N. D. Westcott. London: Taylor and Francis.
- PÉREZ, R., P. VARGAS, AND J. ARROYO, 2004. Convergent evolution of flower polymorphism in *Narcissus* (*Amaryllidaceae*). *The New Phytologist*. Vol. 161: 235-252.
- PÉREZ-BARRALES, R., VARGAS, P., & ARROYO, J., 2006. New evidence for the Darwinian hypothesis of heterostyly: breeding systems and pollinators in *Narcissus* sect. Apodanthi. *New Phytologist*, vol. 171, 553-567.
- RICKARD-BON, S. E. AND L. U. THOMPSON, 2003. The role of flaxseed lignans in hormone-dependent and independent cancer. Pp. 181 – 203 in *Flax: The genus Linum* eds. A. D. Muir and N. D. Westcott. London: Taylor and Francis.
- ROGERS, C. M., 1981. A revision of the genus *Linum* in southern Africa. *Nordic Journal of Botany* 1: 711– 722.
- ROGERS C.M., 1981. Notes on the Genus *Linum* in Madagascar. *Plant Systematic and Evolution*, 139: p. 155-157.
- SANCHEZ JM, FERRERO V, NAVARRO L., 2008. A new approach to the quantification of degree of reciprocity in distylous (*sensu lato*) plant populations. *Ann Bot.* 2008 Sep ;102(3):463-72.
- VAISEY-GENSER, M. AND D. H. MORRIS, 2003. History of the cultivation and uses of flaxseed . Pp. 1 – 21 in *Flax: the genus Linum*, eds. A.D. Muir and N.D. Westcott . London : Taylor and Francis.
- ZOHARY, D. AND M. HOPF, 2000. Domestication of plants in the Old World. Oxford: Oxford University Press.

