

Relaciones genéticas y morfológicas del género *Thesium* en Canarias. DOI: 10.15366/cv2022.26.002

Thesium palmense, una nueva especie a conservar.

Genetic and morphological relationships of Thesium in the Canary Islands. Thesium palmense, a new species to conserve.

■ PRISCILA RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ¹, ALEJANDRO G. FERNÁNDEZ DE CASTRO², PEDRO LUIS PÉREZ DE PAZ³, LETICIA CURBELO¹, ÁNGEL PALOMARES⁴, RICARDO MESA⁵, AURELIO ACEVEDO⁶ y PEDRO A. SOSA¹

1. Instituto Universitario de Estudios Ambientales y Recursos Naturales (IUNAT), Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Campus Universitario de Tafira, 35017 Las Palmas de Gran Canaria, Canary Islands, Spain
2. Real Jardín Botánico, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC). Plaza de Murillo, 1 28049 Madrid, Spain
3. Depto. de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, Universidad de La Laguna, 38071 La Laguna, Canary Islands, Spain
4. Parque Nacional de la Caldera de Taburiente. Carretera de Padrón, 47. 38750 El Paso (La Palma), Canary Islands, Spain
5. Calle Francisco Bermúdez 6, 38500 Güímar. Santa Cruz de Tenerife, Canary Islands, Spain
6. Calle Barrial de Abajo N13A, 38750 El Paso, La Palma, Canary Islands, Spain

Resumen / Abstract

Thesium sect. *Kunkeliella* es un grupo de endemismos canarios de distribución restringida y con un alto grado de amenaza, con una de las especies descritas hasta la fecha ya considerada extinta. El descubrimiento de un nuevo taxón en La Palma nos ha llevado a caracterizar genéticamente las especies en Canarias tanto a nivel intra- como interespecífico, a la vez que revisar las características morfológicas del grupo. Todo ello ha contribuido a describir y a considerar el nuevo taxón como una especie diferente denominada *Thesium palmense* y a conocer las relaciones genéticas existentes entre todas las especies del género en Canarias. Además, servirá de base para las acciones de conservación *in situ* y *ex situ* que puedan derivarse de todas las poblaciones conocidas.

Thesium sect. *Kunkeliella* is a group of Canarian endemisms with a restricted distribution and a high degree of threat, with one of the species described to date already considered extinct. The discovery of a new taxon in La Palma has led us to genetically characterize the species in the Canary Islands both at intra- and inter-specific levels, while reviewing the morphological characteristics of the group. All this has contributed to describe and consider the new taxon as a different species called *Thesium palmense* and to know the genetic relationships between all the species of the genus in the Canary Islands. In addition, it will serve as the basis for *in situ* and *ex situ* conservation actions that may be derived from all known populations.

Palabras clave / Keywords

endemismo, especies amenazadas, hemiparasitismo, microsátelites, Santalaceae

endemism, endangered species, hemiparasitism, microsattellites, Santalaceae

Introducción

El género *Thesium* sect. *Kunkeliella* (Santalaceae) comprende 4 especies en Canarias descritas hasta la fecha: *T. canariense* en Gran Canaria, *T. subsucculentum*, *T. retamoides* y *T. psilotocladum* en Tenerife (Bañares-Baudet *et al.*, 2004). *Thesium psilotocladum*, que solo ha sido localizada en el macizo de Tenorio en el oeste de Tenerife, está extinta y no fue incluida en este estudio. Como es común en la familia Santalaceae, todas las especies canarias de *Thesium* son hemiparásitas, aunque los hospedadores todavía no se han identificado con exactitud. Sin embargo, las observaciones de campo y de cultivos en vivero sugieren que son plantas muy generalistas y pueden parasitar un alto rango de especies acompañantes.

Además de las 4 especies descritas, en 2011 se descubrieron algunas poblaciones en la isla de La Palma, en el Parque Nacional de la Caldera de Taburiente que en la actualidad cuentan con unos 200 individuos. Los distintivos rasgos morfoló-

gicos indicaban que se podía tratar de un taxón diferente, lo cual motivó a la realización de este estudio.

El estudio genético de los *Thesium*, en combinación con la caracterización morfológica y la modelización de nicho e idoneidad de hábitat forma parte de un estudio más amplio que aparece publicado en la revista *American Journal of Botany* (Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2022). En este artículo se expondrán los resultados obtenidos en cuanto a la caracterización morfológica y genética del género *Thesium* en Canarias, así como la presentación de la nueva especie *Thesium palmense* descrita para La Palma.

Especies estudiadas

La descripción morfológica de cada una de las especies se describe detalladamente en la Tabla 1, por lo que a continuación solo se indican algunos aspectos de cada una de ellas.

Tabla 1. Características morfológicas de las especies de *Thesium* sect. *Kunkeliella*.

	<i>T. canariense</i>	<i>T. psilotocladum</i>	<i>T. retamoides</i>	<i>T. subsucculentum</i>	<i>T. palmense</i>
Porte / Hábito	Arbusto de hasta 80 cm.	Arbusto de 60-100 cm.	Arbusto de hasta 200 cm.	Arbusto de menos de 80 cm.	Arbusto de hasta 150 cm.
Tallos	Muy ramificado con ramas glabras.	Muy ramificado, ramas setulosas.	Ramificación abundante con tallos purinosos o tomentosos.	Ramificación densa y divergente; ramas succulentas, setulosas	Ramificación densa, divaricadas, subsucculentas, estriadas y pulverulentas
Hojas	Escuamiformes triangulares, de 2 mm de largo.	Escuamiformes de 1-1,5 mm. Linear-subuladas de margen ciliado; dorso pubérulo	Escuamiformes. triangular-subuladas, ápice más o menos agudo	Escuamiformes, caedizas, de 1,5 mm, subtriangular, de ápice agudo.	Linear-subuladas, de 1-1,5 mm.
Flores	Pediceladas con dos bracteolas opuestas en la base; hermafroditas, de 2-3 mm de diámetro; disco no prominente.	Sésiles, las laterales estériles y la mediana fértil, de 3-4 mm de diámetro; disco prominente.	Cortamente pediceladas, las laterales estériles, la mediana fértil, de 3-4 mm de diámetro; disco no prominente.	Sésiles, de 2-2,5 mm de diámetro; hermafroditas; disco no prominente.	Subsésiles; de 3,5-4 mm de diámetro; bracteolas diminutas, subagudas; hermafroditas; disco no prominente.
Lóbulos perigonio (tépalos)	Triangulares, agudos.	Ovado-deltoides de ápice obtuso.	Agudos.	Triangulares, setulosas por fuera.	Deltoides, subagudos; verde y ligeramente puberulenta la cara externa y crema la interna.
Fruto	Globoso, de 3-6 mm, de color blanquecino en la madurez.	Oviforme a elíptico, verde claro, setuloso, de 3-5 x 2,5-4 mm.	Globoso, setulosos, de 6-7 x 5-6 mm.	Globoso, setuloso, de unos 6 mm.	Globoso, de color perla, subpuberulento, de aprox. 6 mm de diámetro, coronado por los estigmas persistentes, ocreos.

Thesium canariense (W.T.Stearn) F.Forest & J.C.Manning, *Bhotalia* 43 (2): 216 (2013).
= *Kunkeliella canariensis* W.T.Stearn en Cuaderno Botanica Canaria 16: 18 (1972).

Breve descripción:

T. canariense es un pequeño arbusto retamoide, especie endémica de Gran Canaria con una única población conocida. Se encuentra catalogada "En peligro crítico" (CR B2ab) en La Lista Roja de Flora Vasculosa Amenazada.

Thesium psilotocladum Svent. in *Additamentum ad Floram Canariensem* 1: 5 (1960).
= *Kunkeliella psilotoclada* (Svent.) W.T. Stearn, comb. nov. 16: 20 (1972).

Breve descripción:

T. psilotocladum fue la primera especie descrita en Canarias (Sventenius, 1960) y transferida al género *Kunkeliella* por Stearn (1972). Desde su descripción no se volvió a localizar hasta 1983. Prospecciones posteriores no han dado resultados positivos. La especie se cataloga actualmente como EX (extinta), siendo vista por última vez en 1983. El ganado asilvestrado parece haber sido el causante de la extinción.

Thesium retamoides (A.Santos) F.Forest & J.C.Manning, *Bhotalia* 43 (2): 216 (2013).
= *Kunkeliella retamoides* A. Santos, *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 51: 145 (1993).

Breve descripción:

T. retamoides es un arbusto relativamente grande en comparación con las otras especies. Fue localizada por primera

vez en 1969, en la Ladera de Güimar (Santos, 1993). Posteriormente se ha localizado en el barranco de Tamadaya y en el barranco de El Río, en el sur de la isla de Tenerife. En 1999 se localizó por encima de Vilaflor, en el barranco del Cuervo (TFMC 4.484) y en el Barranco de Erques en Guía de Isora: (TFMC 4.482). Estas dos nuevas poblaciones amplían la distribución de la especie a la vertiente suroeste de la Isla. Se encuentra catalogada como "En peligro de extinción" (EN B2) en la Lista Roja Española de Flora Vasculosa Amenazada.

Thesium subsucculentum (Kämmer) F.Forest & J.C.Manning, *Bhotalia* 43 (2): 216 (2013).
= *Kunkeliella subsucculenta* Kämmer. Cuadernos de Botánica Canaria 23/24: 69-79 (1975).

Breve descripción:

T. subsucculentum es un arbusto succulento y pequeño, con tallos y ramas sin hojas aparentes. Tallos leñosos en la base, de corteza rajada, de color grisáceo. Solo existen dos principales núcleos poblacionales en la zona costera entre Icod y La Guancha, en el norte de Tenerife. El censo poblacional se ha visto gravemente reducido hasta los 500 ejemplares contabilizados en 2016. Una extracción de áridos en la zona destruyó parte del hábitat y fragmentó la población en los dos núcleos que se conocen actualmente. Además, la recuperación de las poblaciones se dificulta por las sequías y la predación por herbívoros, principalmente conejos. Se encuentra catalogada "En peligro crítico" (CR B2ab) en La Lista Roja de Flora Vasculosa Amenazada.

Tabla 2. Diversidad genética por población y especie. N= Número medio de individuos analizados; Na = Número de alelos; PA = Número de alelos privados; He = Heterocigosidad esperada; FIS: Coeficiente de endogamia con equilibrio de Hardy Weinberg (HW) testado para un exceso de heterocigotos. No significativo (ns); *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$.

Especies	Localidad (Acrónimo)	N	Na	PA	He	F _{IS} (HW)
<i>T. canariense</i>	Guayadeque (CAN)	20,75	3,167	17	0,488	-0,335 ^{ns}
<i>T. palmense</i>	Calzones Rotos (LP-CR)	26,42	2,750	1	0,431	-0,476***
	Los Breñuscos (LP-BR)	32,75	2,750	0	0,422	-0,308*
	Hoyo Verde (LP-HV)	15,42	2,500	1	0,398	-0,367*
	Total	74,58	3,333	3	0,428	
<i>T. retamoides</i>	Barranco de Tamadaya 1 (RET-T1)	24,33	2,667	1	0,445	-0,508***
	Barranco de Tamadaya 2 (RET-T2)	23,83	2,500	1	0,455	-0,582***
	Güímar (RET-GU)	23,25	2,750	1	0,505	-0,517***
	El Cabuco (RET-CA)	15,33	2,583	1	0,515	-0,580***
	Total	86,75	3,333	5	0,500	
<i>T. subsucculentum</i>	Icod 1 (SUB-1)	18,50	2,583	0	0,419	-0,431**
	Icod 2 (SUB-2)	19,00	2,583	0	0,453	-0,447***
	Total	37,50	2,833	1	0,434	

Material y Métodos

Toma de muestras y aislamiento de marcadores microsatélites

Un total de 266 muestras de hojas de todas las especies de *Thesium* descritas en Canarias fueron recolectadas y analizadas (Tabla 1; Fig. 1C). Las muestras se almacenaron en gel de sílice hasta su procesamiento y los especímenes para pliegos de herbario fueron depositados en el herbario TFC de la Universidad de La Laguna. A continuación, se realizó el procesamiento de las muestras (extracción, purificación y amplificación de los marcadores seleccionados), en los laboratorios del grupo de Biología Integrativa y Recursos Biológicos de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, según los protocolos indicados en Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2022.

Con el fin de determinar la diversidad genética y las relaciones interespecíficas de las especies canarias de *Thesium*, se caracterizaron 12 marcadores microsatélites de *novus*.

Análisis genético

Con la base de datos de genotipos obtenida con los 12 *loci* microsatélites, se estimaron los índices de diversidad genética básicos para estimar variabilidad genética intrapoblacional, inferir el grado de endogamia de las poblaciones (mediante el equilibrio de Hardy-Weinberg) y el porcentaje de autocompatibilidad a nivel reproductivo. Además, se realizó un análisis para identificar eventos de cuello de botella recientes en cada una de las localidades de muestreo, teniendo en cuenta el modelo mutacional más adecuado para los marcadores microsatélites (Tabla 2; Fig. 1B-1D).

Con el fin de estimar las relaciones genéticas entre las poblaciones, se calculó el índice de diferenciación genética (FST) entre pares de poblaciones. Por otro lado, se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA), usando el método de la covarianza estandarizada de las distancias euclidianas entre individuos. Esto nos permite plasmar en un espacio

bidimensional las relaciones, diferencias y similitudes de los individuos, poblaciones y taxones estudiados.

Para comprobar si el estado taxonómico de las especies de estudio está en concordancia con la estructura genética detectada, los genotipos fueron examinados mediante inferencia bayesiana con 10 carreras independientes para cada valor de K (de 1 a 10), y una estimación posterior de la agrupación más probable acorde a los resultados.

Resultados y Discusión

Los 12 marcadores microsatélites elegidos para el genotipado final de *Thesium* fueron todos polimórficos y variables mostrando, además, un perfil diploide para todas las especies. Entre los resultados obtenidos cabe destacar que se detectó, de manera general, un exceso de heterocigotos en todas las localidades, dando lugar a desviaciones significativas del equilibrio de Hardy-Weinberg (Tabla 2). Los valores de heterocigosidad esperada (He) fueron similares entre todas las poblaciones y especies, y variaron entre 0,398 (LP-HV) y 0,515 (RET-CA). La presencia de alelos privados fue diferente entre especies, con *T. canariense* mostrando el mayor número de alelos privados (17) (Tabla 2).

Las estimaciones de los valores de autogamia (de 0 a 1) fueron bajas en todos los taxones *T. canariense* (0,000±0,015), *T. palmense* (0,061±0,049), *T. retamoides* (0,062±0,031) y *T. subsucculentum* (0,003±0,046), lo cual es un indicativo de pocas señales de autogamia para todas ellas. Sin embargo, se ha detectado un ejemplar completamente aislado con frutos fértiles, por lo que los porcentajes de autocompatibilidad deberían ser corroborados con estudios de campo de biología reproductiva.

Los análisis para detectar eventos de cuello de botella presentaron valores significativos ($p < 0,05$) de exceso de heterocigotos en *T. canariense* y *T. retamoides*. *Thesium pal-*

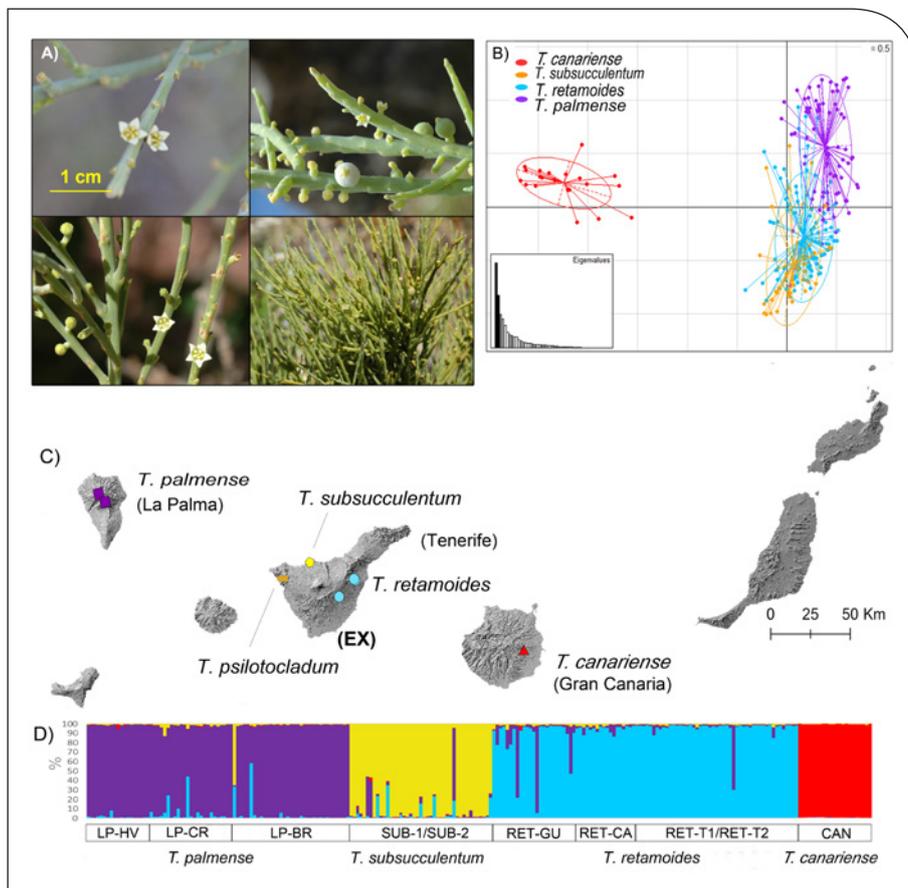


Figura 1. (A) Fotografías de las especies de *Thesium* incluidas en este estudio. De izquierda a derecha, *Thesium palmense*, *T. subsucculentum*, *T. retamoides*, *T. canariense*. Créditos: Ángel Palomares, Pedro Luis Pérez Paz y Ricardo Mesa. (B) Análisis de coordenadas principales (PCoA) basado en la distancia genética entre individuos. (C) Localidades muestreadas para cada especie en Canarias, incluyendo a la extinta *T. psilotocladum*. (D) Gráfico de barras de la inferencia bayesiana entre individuos ($K = 4$). Los colores indican la asignación de los ejemplares muestreados a cada grupo.

mense y *T. subsucculentum* no mostraron signos de eventos recientes de deriva genética.

Todas las especies de estudio mostraron valores moderados de diversidad genética en comparación con otras especies canarias analizadas con microsatélites (Sosa *et al.*, 2013). Los valores más bajos fueron encontrados en *T. palmense*. El patrón de colonización insular este-oeste encontrado en otras especies canarias, como *Phoenix canariensis* y *Lavatera acerifolia*, puede ser una de las causas de esta menor variación genética en la nueva especie de La Palma. Por otro lado, las causas biológicas que pueden explicar el exceso de heterocigosidad en las poblaciones abarcan desde tamaños poblacionales efectivos pequeños, sobredominancia asociativa, apareamiento selectivo negativo o reproducción asexual (Stoekel *et al.*, 2006). En este caso, no parece evidente la presencia de reproducción asexual o eventos de migración, por lo que el grave estado de conservación las poblaciones, con eventos de cuellos de botella recientes y tamaños poblacionales reducidos podrían explicar el exceso de heterocigotos en *Thesium* sect. *Kunkeliella* (Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2022).

Los índices de diferenciación genética F_{ST} mostraron importantes diferencias genéticas entre *T. canariense* y el resto de los taxones, con un rango de valores desde 0,381 a 0,446 (ver material suplementario en Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2022). Los valores obtenidos entre *T. retamoides*, *T. subsucculentum* y *T. palmense*, sin embargo, mostraron un mayor nivel de similitud entre estas especies, con un rango de F_{ST} de 0,107 a 0,226. En consonancia con estos resultados, la

figura del PCoA, también mostró una clara separación entre *T. canariense* y el resto de las especies (Fig. 1B).

Sin embargo, el análisis de estructura bayesiana identificó 4 agrupaciones genéticas con clara segregación de individuos, lo cual coincide precisamente con su origen taxonómico, y una representativa asignación para *T. palmense* (Fig. 1D).

Uno de los principales objetivos de este estudio era determinar si las diferencias genéticas del taxón encontrado en La Palma con otras especies de *Thesium* sect. *Kunkeliella* eran suficientes para describirla como una nueva especie. Además, pretendíamos esclarecer las relaciones genéticas entre todas las especies del género no extintas y conocidas en la actualidad. En este sentido, a pesar de la alta diferenciación genética de *T. canariense*, los otros tres taxones se encuentran muy relacionados entre ellos. En *T. palmense*, la mayoría de los alelos privados son raros y en baja frecuencia, indicando una diferenciación reciente (Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2022), al contrario que *T. canariense*, que si presenta alelos privados con altas frecuencias alélicas.

Los análisis detectaron mayor relación genética entre *T. palmense* y *T. retamoides*, a pesar de que *T. subsucculentum*, se encuentre geográficamente más cercana a La Palma, coincidiendo con las mayores similitudes morfológicas entre ambos taxones.

Thesium retamoides y *T. subsucculentum* son especies diferenciadas y bien caracterizadas morfológicamente (Tabla 1), con un valor F_{ST} medio entre los pares de poblaciones de 0,145. Por lo tanto, entendemos que el mismo tratamiento y consideración se le debe dar al nuevo taxón palmero, ya que la similitud genética con las otras dos especies es similar: $F_{ST} = 0,136$ (con *T. retamoides*) y $F_{ST} = 0,193$ (con *T. subsucculentum*). Dados los resultados obtenidos en este estudio y la distinción morfológica, describimos las poblaciones de *Thesium* de La Palma como *Thesium palmense*, cuya descripción se encuentra al final del artículo.

Conclusiones e implicaciones para la conservación

Los resultados obtenidos para los endemismos canarios de *Thesium* y publicados de manera más extensa en Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2022, aportan una visión multidisciplinar del estado actual de este grupo en Canarias como base para su conservación. Además, el descubrimiento de *T. palmense* debería recibir especial atención, ya que su escaso número de efectivos la hace candidata a ser incorporada en los catálogos de especies amenazadas y elaborar planes de recuperación. Debido a la distribución restringida de *T. palmense* y el bajo grado de autogamia, es una especie vulnerable a los cambios externos, principalmente a los herbívoros introducidos, a la fragmentación de sus poblaciones y al cambio

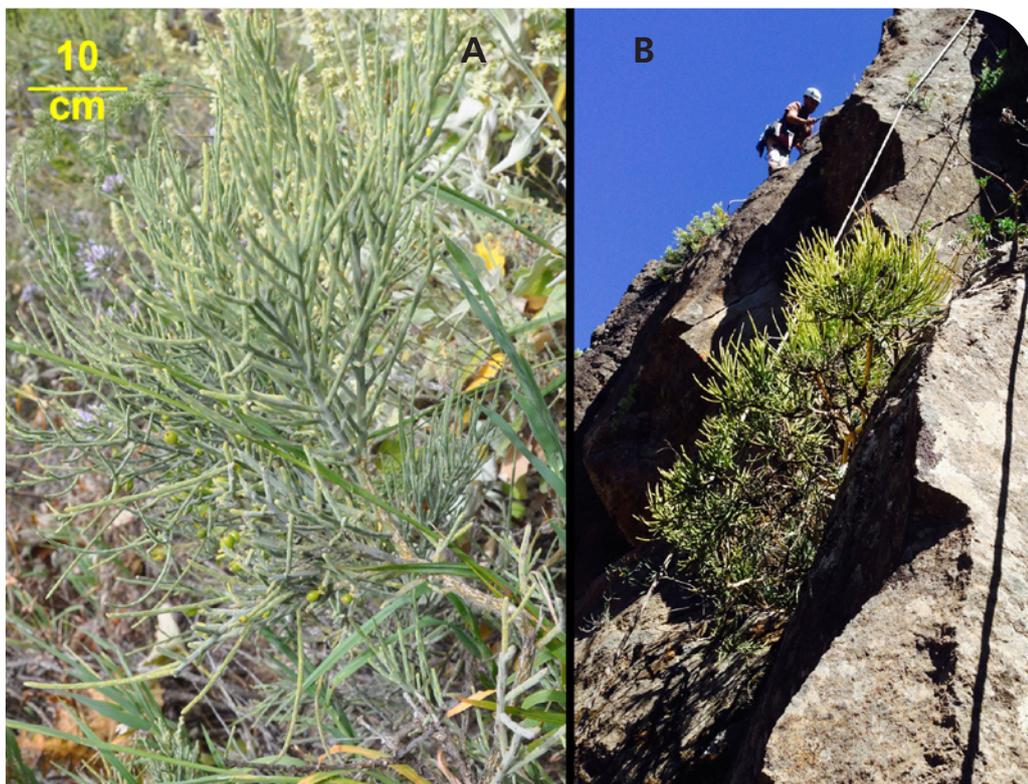


Figura 2. Fotografías de *Thesium palmense* / Localidad clásica: Andén de Calzones Rotos (A) Arbusto, (B) Trabajo de campo en la orografía escarpada donde habita *T. palmense*. Autor: Ángel Palomares.

climático. A la hora de elaborar un banco de germoplasma para la especie, los gestores deberían tener en cuenta tres fuentes semilleras diferentes, teniendo en cuenta la localidad de Jenebuque que todavía no ha sido analizada genéticamente. También sería importante hacer un seguimiento genético de los descendientes utilizados para las actividades de restauración y determinar su biología reproductiva

Este estudio también ha aportado información muy valiosa para *T. canariense*, *T. retamoides* y *T. subsucculentum*, las cuales se encuentran igualmente en un alto grado de amenaza a pesar de las acciones de recuperación llevadas a cabo en los últimos años.

Thesium palmense P. Pérez & P. Sosa, *American Journal of Botany* 109: 431 (2022)

Afin a *T. psilotocladum* y *T. retamoides* de Tenerife, pero se diferencia por:

Ramas más gruesas, divaricadas, subsuculentas; las viejas

beis oscuro, las jóvenes glaucas sutilmente es-triadadas y puberulentas. Hojas lineal-subuladas, de 1-1,5 mm, aplicadas, amarillentas, que se tornan marrones al enveje-cer. Flores subsésiles, con brácteas diminutas; con tépalos de color crema la cara interna, verdes y ligeramente puberulenta la externa; subagudos, intermedios entre *T. psilotocladum* (obtusos) y *T. retamoides* (agudos). Estambres subinclusos igualando el tubo del perigonio. Estigma trí-fido, ligeramente más largo que los estambres. Frutos globosos de apro-ximadamente 6 mm de diámetro, de color per-lado, coronado por los estigmas persistentes, ocre. (Fig. 2)

TIPIFICACIÓN:

Holotypus: Andén de Calzones Rotos, 1650 m. Parque Nacional de la Caldera de Taburiente, La Palma (Islas Canarias). Exposición NW. UTM 221413-3178337. 14 Marzo 2012.
Legit: A. Palomares, R. Arocha, A. Toledo, A. Rodríguez, G. Balsera, J.E. Lorenzo y A. Acevedo. Depositado en el Herbario de la Universidad de La Laguna: TFC 50.728 + 7 *isotypus*.

Agradecimientos

Durante la redacción de este artículo, uno de los miembros del equipo, Aurelio Acevedo, falleció como consecuencia de una fatal caída en la Caldera de Taburiente. Queremos desde aquí destacar su importante labor y su inestimable compromiso y dedicación por el conocimiento científico y la conservación de la flora y en general de la biodiversidad canaria, y honrar su memoria para siempre.

Bibliografía

- Bañares-Baudet Á, Blanca G, Güemes J, Moreno-Saiz JC & S Ortiz (2004) *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Forest F & JC Manning (2013) The minor genera *Kunkeliella* and *Thesidium* included in *Thesium* (Santalaceae). *Bothalia* 43: 214-216.
- Kämmer F (1975) Beiträge zur Kenntnis makaronesischer Santalaceae R. Br. *Cuadernos de Botánica Canaria* 23/24: 69-79.
- Rodríguez-Rodríguez P, Fernández de Castro AG, Pérez de Paz PL, Curbelo L, Palomares Á, Mesa R, Acevedo A & PA Sosa (2022) Evolution and conservation genetics of an insular hemiparasitic plant lineage at the limit of survival: the case of *Thesium* sect. *Kunkeliella* in the Canary Islands. *American Journal of Botany* 109(3): 419-436.
- Santos A (1993) *Kunkeliella retamoides* Santos, sp. nova (Santalaceae, sect. *Amphorogyne* Stauffer), nueva especie de la flora canaria. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 51 (1): 145-146.
- Sosa PA, MÁ González-Pérez, EA González-González & E Rivero (2013) Genetic diversity of Canary endemisms revealed by microsatellites: knowledge after one decade of analysis. En: Caujapé-Castells J, Nieto Feliner G & JM Fernández-Palacios (Eds), *Proceedings of the Amurga International Conferences on Island Biodiversity*, 94-100 pp. Maspalomas.
- Stearn WT (1972) *Kunkeliella*, a New Genus of Santalaceae in the Canary Islands. *Cuadernos de Botánica Canaria* XVI: 11-26.
- Sventenius ERS (1960) *Additamentum ad floram canariensem* I. Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas, Ministerio de Agricultura, Madrid, Spain.
- Stoeckel S, Grange J, Fernández-Manjarres JF, Bilger I, Frascaria-Lacoste N & S Mariette (2006) Heterozygote excess in a self-incompatible and partially clonal forest tree species - *Prunus avium* L. *Molecular Ecology* 15: 2109-2118.