

Evolución de la agregación y separación de sexos: ¿Qué hemos aprendido de las poblaciones ibéricas de *Mercurialis annua*?

J. Pannell^{1,*}, L. Santos del Blanco¹

(1) Department of Ecology and Evolution, University of Lausanne, 1015 Lausanne, Switzerland

* Autor de correspondencia: J. Pannell [john.pannell@unil.ch]

> Recibido el 04 de febrero de 2014 - Aceptado el 22 de abril de 2014

Pannell, J., Santos del Blanco, L. 2014. Evolución de la agregación y separación de sexos: ¿Qué hemos aprendido de las poblaciones ibéricas de *Mercurialis annua*?. *Ecosistemas* 23(3): 13-22. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.03

La mayoría de las especies de plantas son hermafroditas, en las que las funciones reproductivas tanto femenina como masculina son llevadas a cabo por los mismos individuos. Sin embargo, la separación de los sexos en diferentes individuos (dioecia) ha evolucionado independientemente en numerosas ocasiones, probablemente en respuesta a la selección para evitar la depresión por endogamia o porque es beneficioso para los individuos especializarse en uno de los dos sexos. Aunque la evolución de la dioecia a partir del hermafroditismo tiende a ser considerada en este único sentido, la dioecia ha revertido en varias ocasiones para dar lugar a hermafroditismo. Uno de esos casos lo encontramos en el género *Mercurialis* (*Euphorbiaceae*), el cual es principalmente dioico. En el complejo de especies *M. annua*, las poblaciones diploides son dioicas, pero las poliploides pueden ser monoicas o androdioicas (coexistencia de machos junto con hermafroditas funcionales). Este complejo de especies ofrece múltiples posibilidades a la hora de abordar cuestiones relativas a la evolución y la ecología de la agregación frente a la separación de los sexos; la evolución del dimorfismo sexual secundario, que probablemente contribuye a la estabilización de la dioecia en el género; y la evolución y la genética de la determinación sexual y los cromosomas sexuales. *M. annua* también se presenta como una valiosa herramienta docente para tratar temas que van desde la selección en ratios de sexo hasta la competencia entre sexos.

Palabras clave: curvas de ganancia de eficacia biológica; depresión por endogamia; dimorfismo sexual; especialización sexual; recurso docente; sistemas de cruzamiento

Pannell, J., Santos del Blanco, L. 2014. Evolution of combined versus separate sexes: What have we learnt from the Iberian populations of *Mercurialis annua*?. *Ecosistemas* 23(3): 13-22. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.03

Most plant species are hermaphrodites, with both male and female functions performed by the same individuals. However, separate sexes (dioecy) have evolved on numerous independent occasions, probably either in response to selection for inbreeding avoidance, or because it pays individuals to specialize in one gender or the other. Although the evolution of dioecy from hermaphroditism tends to be thought of as a one-way path, dioecy has broken down to yield hermaphroditic populations on several occasions. One such case is found in the mainly dioecious genus *Mercurialis* (*Euphorbiaceae*). In the species complex *M. annua*, diploids are dioecious, but polyploid populations are variously monoecious or androdioecious (where males co-exist with functional hermaphrodites). This species complex offers rich material for addressing questions concerning the evolution and ecology of combined versus separate sexes, the evolution of secondary sexual dimorphism, which likely contributes to the stability of dioecy in the genus, and the evolution and genetics of sex determination and sex chromosomes. The species also offers itself as a valuable teaching tool for addressing topics ranging from sex-ratio selection to inter-sexual competition.

Key words: fitness gain curves; inbreeding depression; mating systems; sexual dimorphism; sexual specialization; teaching tool

Introducción

La gran mayoría de angiospermas son hermafroditas, aunque aproximadamente el 10 % de las especies tienen sexos separados en diferentes individuos, hallándose este sistema sexual repartido en la mitad de familias existentes (Thomson y Brunet 1990; Renner and Ricklefs 1995; Barrett 2002). Esta distribución filogenética muestra claramente que la separación de los sexos ha tenido lugar en numerosas ocasiones. Por lo tanto, mientras que la prevalencia del hermafroditismo entre las angiospermas sugiere la existencia de ventajas comunes en el uso de recursos destinados a la función sexual masculina y femenina (Charnov et al. 1976; Lloyd 1982), estas ventajas son probablemente neutralizadas por la selección debido a la aparición de mutaciones que esterilizan uno u otro sexo (Charlesworth 1999). Las ventajas relativas de la agregación o separación de los sexos que pudieran explicar su distribución filoge-

nética, biogeográfica y ecológica han sido discutidas exhaustivamente desde que Darwin (1877) se preguntara por qué los hermafroditas debieran volverse dioicos. Por otra parte, procesos a escala de linaje pueden explicar parte de la variación que observamos. Al parecer, una vez que evoluciona un linaje dioico, se diversifica más despacio que sus hermanos hermafroditas (Donoghue 1989; Heilbuth 2000; Vamosi y Vamosi 2004). Además es más propenso a la extinción, quizás porque sufren un coste demográfico debido a que la producción y dispersión de semillas se concentra en tan sólo la mitad de los individuos de sus poblaciones (Heilbuth et al. 2001; Wilson y Harder 2003). En cualquier caso, es importante tener en cuenta que la selección de la agregación frente a la separación de sexos tiene lugar dentro de poblaciones, entre individuos que presentan estrategias de asignación de recursos y apareamiento variables, y que es fundamentalmente en este nivel en el que deben entenderse las transiciones evolutivas.

En sentido amplio, hay dos hipótesis sobre cómo la dioecia puede evolucionar a partir del hermafroditismo: la hipótesis de evitación de la consanguinidad (Charlesworth y Charlesworth 1978; Charlesworth 1999), y la hipótesis de la especialización sexual (o selección sexual) (Bawa 1980; Thomson y Barrett 1981; Charnov 1982; Willson 1982; Kohn 1988). La hipótesis relativa a la evitación de la consanguinidad, propone que la principal ventaja de los individuos de un solo sexo (normalmente las hembras en primer lugar, ver más abajo) se atribuye al hecho de que su progenie debe proceder de fecundación cruzada (dado que la autofecundación no es posible) (Charlesworth y Charlesworth 1978; Kohn 1988). En poblaciones en las que los hermafroditas se autofecunden parcialmente, y donde las progenies consanguíneas sufran un cierto grado de depresión por endogamia (Charlesworth y Charlesworth 1987; Goodwillie et al. 2005; Charlesworth y Willis 2009), aquellos individuos capaces de asegurarse la polinización cruzada disfrutarán de una ventaja debido a la mejor calidad genética de su descendencia (Charlesworth 1999). De hecho, modelos teóricos sencillos muestran que, si no intervienen otros factores, tenderá a ser seleccionada una mutación que confiera esterilidad masculina (haciendo que los individuos sean hembras) (Lewis 1941; Bailey y Delph 2007; McCauley y Bailey 2009). La expansión dentro de la población debería producirse si $d \times s$ es menor que 0.5; siendo s la tasa de autopolinización y d el nivel de depresión por endogamia (definido como uno menos el ratio de eficacia biológica –fitness– entre la progenie procedente de autofecundación y la progenie procedente de polinización cruzada (Charlesworth y Charlesworth 1978). Numerosos estudios son consistentes con la hipótesis de evitación de la consanguinidad en la evolución de la separación de los sexos. Por ejemplo, la pérdida de la autoincompatibilidad como resultado de la duplicación genómica precedió a la propagación de la esterilidad masculina y la evolución de la ginodioecia (coexistencia de hembras con hermafroditas) en especies del género *Lycium* (Miller y Venable 2002; Yeung et al. 2005). Al contrario de lo que ocurre en la evolución de la androdioecia (coexistencia de machos con hermafroditas), diversos modelos teóricos muestran que la evolución de la ginodioecia podría aparecer por la selección dirigida a evitar la endogamia (Lloyd 1975; Charlesworth y Charlesworth 1978; Charlesworth 1999). La mucha mayor frecuencia de la ginodioecia frente a la androdioecia en las angiospermas (Charlesworth 1984; Pannell 2002) es también consistente con la importancia de la evitación de la endogamia para la evolución de la separación de sexos en plantas.

Las predicciones teóricas sobre la evolución de la separación de sexos en respuesta a la selección para la especialización sexual se basan principalmente en el análisis de curvas de ganancia de eficacia biológica. Estas curvas describen la eficacia biológica adquirida a través de las funciones masculina o femenina, dependiendo de los recursos invertidos en cada función sexual (Charnov 1982). Estos análisis sugieren que muchas de las características de la reproducción en plantas deberían ayudar a estabilizar el mantenimiento del hermafroditismo a pesar de existir mutaciones recurrentes que conducen a la esterilidad de una de las funciones sexuales. En concreto, dado que las plantas son sésiles y a menudo dispersan su polen y semillas por medio de un número limitado de vectores y a distancias cortas, se espera que los incrementos de eficacia biológica a través de ambas funciones sexuales se saturen a pesar del aumento en la inversión. Por lo tanto, los individuos que limiten la inversión en una función sexual y reasignen una fracción sustancial de sus recursos a la otra (i. e. aquellos que adopten una estrategia hermafrodita) podrían evitar las consecuencias más negativas de la saturación de las curvas de ganancia de eficacia biológica (Charnov et al. 1976) (Fig. 1). Si la especialización sexual ha tenido un papel importante en la pérdida del hermafroditismo y la evolución de la separación de sexos, entonces esperaríamos encontrar mecanismos que incrementen la dispersión de polen o semillas en plantas dioicas, y de esta manera disminuir la desaceleración de las curvas de ganancia de eficacia biológica. Es por lo tanto relevante, que las plantas dioicas a menudo inviertan en frutos carnosos que promueven la dispersión de

sus semillas a larga distancia por frugívoros (Renner y Ricklefs 1995) y a menudo también sean polinizadas por el viento o por insectos generalistas (Charlesworth 1993; Friedman y Barrett 2009).

Las hipótesis de la evitación de la consanguinidad y la especialización sexual no son mutuamente excluyentes, y ambas podrían jugar un papel en la evolución de la separación de los sexos (Charlesworth y Charlesworth 1981). De hecho, los sexos separados probablemente hayan evolucionado en muchas especies a través de la dispersión inicial de una mutación que propiciara la esterilidad masculina, en gran medida como respuesta a la selección para evitar la consanguinidad. Sin embargo, estas poblaciones podrían haber visto estabilizada la separación de sexos a través de la subsecuente evolución de caracteres que incrementaran la eficacia biológica ganada a través de cada función sexual de forma independiente. Tales caracteres suelen ser sexualmente dimórficos,

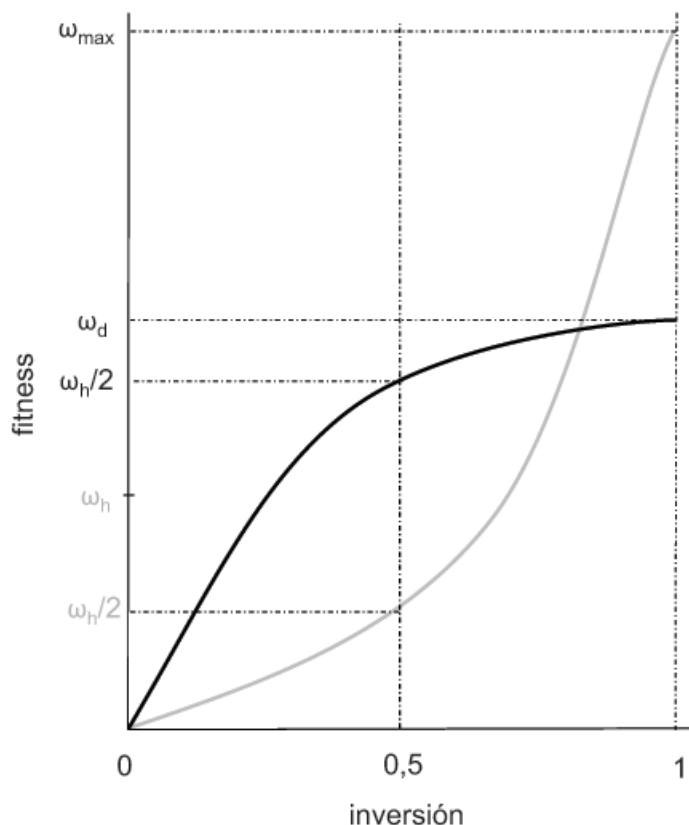


Figura 1. Representación de curvas de ganancia de eficacia biológica típicas de estrategias reproductivas hermafroditas y dioicas. Por simplificación, cada curva corresponde tanto a la función masculina como a la femenina. La estrategia reproductiva óptima (línea negra) sería el hermafroditismo, con el total de recursos disponibles, I , divididos a partes iguales (0,5) entre la función masculina y femenina, de forma que la eficacia biológica lograda es ω_{max} . En este caso, una estrategia reproductiva dioica reportaría una eficacia biológica de ω_d (negro), sensiblemente por debajo del óptimo. La línea gris representa una curva de ganancia de eficacia biológica de crecimiento exponencial, asociada con estrategias reproductivas dioicas. Los individuos que inviertan sus recursos en una única función sexual obtendrían la eficacia biológica máxima, mientras que aquellos que repartieran sus recursos hasta ω_h (gris).

Figure 1. Fitness gain curves corresponding to hermaphroditic and dioecious reproductive strategies. For the sake of simplicity, each curve corresponds both to male and female functions. The optimal resource strategy (black line) is hermaphroditism, with the total available resources, I , split equally between male and female functions, so that the total fitness achieved is ω_{max} . In this case, a dioecious strategy would yield a fitness of ω_d (black), notably below optimum. The grey line depicts an accelerating fitness gain curve, associated with dioecious reproductive strategies. Individuals investing all available resources in a single sexual function would obtain the maximum fitness, while those allocating equally to male and female functions would lower their fitness to ω_h (grey).

i. e. su expresión fenotípica difiere entre machos y hembras (Barrett y Hough 2013). Aunque no es tan pronunciado como suele ocurrir en animales (Lloyd y Webb 1977; Geber 1999), el dimorfismo sexual es común en plantas dioicas. Así, machos y hembras pueden presentar amplias diferencias en caracteres morfológicos (Eckhart 1999), de historia vital (Delph 1999) y fisiológicos (Dawson y Geber 1999). La evolución del dimorfismo sexual secundario i. e. aquél dimorfismo que no está directamente relacionado con las flores, suele conllevar un cambio en la forma de las curvas de ganancia de eficacia biológica, pasando a ser menos asintóticas (menos saturadas) o incluso de crecimiento exponencial (aceleradas). Por ejemplo, las estructuras de las inflorescencias que incrementan la dispersión de polen en los machos pero comprometen la recepción de polen en las hembras se asocian a menudo con la dioecia, particularmente en especies anemófilas (Niklas 1985). Por lo tanto, estos caracteres pueden considerarse como sexualmente antagonistas, dado que su expresión incrementa la eficacia biológica de una función sexual pero reduce la de la otra.

En general, la expresión génica sexualmente antagonista y el dimorfismo sexual, pueden ser vistos como una asociación entre un carácter (género) y otro (p. ej. un tipo de inflorescencia particular). Comúnmente, esas asociaciones pueden ser atribuidas bien a pleiotropía (donde la expresión de genes particulares afectan a más de un carácter), a ligamiento genético (donde los diferentes caracteres son el resultado de la expresión de genes diferentes que, sin embargo, están próximos en el genoma y tienden a ser heredados conjuntamente) o a epistasia (donde los genes para un carácter en particular se expresan de forma diferente en diferentes contextos genómicos). De cierto modo, el dimorfismo sexual siempre es el resultado de la expresión génica pleiotrópica, en la medida en que el gen que determina el sexo influya de forma inmediata no sólo en la expresión sexual primaria, sino también en otros caracteres directamente correlacionados con ella, p.ej. a través del control hormonal del crecimiento y desarrollo. Sin embargo, la distinción entre ligamiento y epistasia es particularmente relevante para conocer mejor la evolución de la separación de sexos y cómo se determinan el género y los dimorfismos sexuales. El dimorfismo sexual en plantas es probablemente el resultado de una expresión génica limitada en función del sexo. Es decir, un tipo especial de epistasia, mediante el cual un único o varios *loci* determinan el género de una planta y otros genes, que se hallan distribuidos en el resto del genoma responden en su expresión a esta decisión fundamental. Esto supone una solución a la limitación de que por segregación mendeliana, tanto hembras como machos reciban, de media, los mismos alelos. (e.g., Spigler et al. 2011). El origen evolutivo de esta expresión génica limitada en función del sexo, se cree relacionado con una modificación gradual de las rutas de desarrollo que finalmente producen fenotipos machos y hembras, como un paso posterior a la separación inicial de los sexos (Darwin 1871; Amundsen 2000). Por lo tanto, las plantas que heredan un alelo que determina la función masculina en un *locus* de determinación del sexo se desarrollan como machos, y genes en cualquier otra parte del genoma, se expresan de forma que dan lugar a caracteres sexuales secundarios masculinos.

Una "solución" alternativa al problema de la segregación independiente de alelos y su herencia indistinta por parte de machos y hembras, consiste en su unión con el *locus* de determinación del sexo a través un ligamiento físico (Rice 1987; Otto et al. 2011). En este caso, un alelo que confiera una mayor eficacia biológica en los machos pero menor en las hembras, se verá favorecido por la selección natural si está ligado al alelo de determinación de sexo masculino, y viceversa para genes que confieran una mayor eficacia biológica solo a las hembras (Rice 1984; 1987; Charlesworth y Charlesworth 2005; Otto et al. 2011). La teoría predice un enriquecimiento gradual de cromosomas sexuales con *loci* implicados en el dimorfismo sexual, así como la supresión de la recombinación

entre estos *loci* y el *locus* de determinación del sexo (Charlesworth y Charlesworth 2005). La supresión de la recombinación es, de hecho, uno de los mayores distintivos de los cromosomas sexuales (Nicolas et al. 2005). Varios estudios evidencian que la densidad de *loci* que afectan al dimorfismo sexual y que se hallan en desequilibrio de ligamiento es mayor de lo que cabría esperar por azar, tanto en animales (Jaquiere et al. 2013) como en plantas (Muyle et al. 2012). Existe menos información, sin embargo, sobre los *loci* que afectan al dimorfismo sexual y que se hallan en partes recombinantes de los cromosomas sexuales, o regiones pseudoautosómicas (Otto et al. 2011). En este caso, la teoría también predice un enriquecimiento relativo a los autosomas (i. e. los cromosomas no sexuales).

Como se deriva de los párrafos anteriores, la mayor parte del trabajo teórico y empírico sobre la evolución de la agregación vs. la separación de sexos en plantas se ha centrado en las transiciones del hermafroditismo hacia la dioecia. Sin embargo, la evolución de plantas hermafroditas autocompatibles también puede suceder como resultado de la pérdida de la dioecia, por ejemplo en respuesta a la selección para asegurar la reproducción cuando hay escasez de parejas para la reproducción o de polinizadores (Pannell 2001; Wolf y Takebayashi 2004). Esta transición ha sido mucho menos estudiada y apenas se han considerado algunas de las preguntas más importantes (Torices et al. 2011; Barrett 2013). En primer lugar, ¿qué rutas evolutivas se siguen en la evolución del hermafroditismo a partir de la dioecia, y qué pasos intermedios esperaríamos observar? Segundo, ¿cómo evoluciona la depresión por endogamia durante y tras una transición de la dioecia al hermafroditismo? Y tercero, ¿cuál es el destino de los cromosomas sexuales cuando la dioecia da lugar al hermafroditismo, y cómo evolucionan los caracteres sexuales dimórficos y sus genes subyacentes cuando ya no existen sexos separados en una población?

En la siguiente revisión, consideraremos estas preguntas prestando particular atención a la evolución de la agregación frente a la separación de sexos en la especie anual y ruderal *Mercurialis annua* L. (*Euphorbiaceae*) (Fig. 2). La evolución de sistemas sexuales en *M. annua* ha sido la principal protagonista de la investigación realizada en nuestro laboratorio a lo largo de dos décadas, consiguiéndose un notable avance en la descripción de los patrones de dimorfismo en poblaciones con sexos separados y de las causas de la pérdida de la dioecia. Además, hemos estudiado cuáles han sido las implicaciones para la evolución de la depresión endogámica y cómo los sexos separados han evolucionado de nuevo en algunas poblaciones. También hemos comenzado una línea de investigación en la que revisaremos aspectos relacionados con la evolución de la determinación sexual y de los cromosomas sexuales dentro del complejo de especies anuales del género *Mercurialis*. El objetivo principal de estos nuevos proyectos es entender cómo la transición bidireccional entre sexos combinados y separados se ve afectada por los mencionados fenómenos. En primer lugar, revisamos lo que se conoce sobre las rutas evolutivas que han seguido los linajes con sexos combinados y separados en *Mercurialis annua*, incluyendo aspectos relativos a la especialización sexual y la depresión por endogamia. Posteriormente revisamos los trabajos realizados en poblaciones de *M. annua* con sexos separados. Finalmente, describimos nuestro actual trabajo sobre la determinación sexual y los cromosomas sexuales en el complejo de especies. Este trabajo de revisión tiene dos objetivos fundamentales: (1) llamar la atención del lector sobre la importante diversidad de sistemas sexuales exhibidos por poblaciones de *M. annua* a lo largo del rango de distribución de la especie en la península ibérica y en cualquier otro lugar de Europa; y (2) reflexionar sobre las ideas que unen la ecología y la genética en el contexto de la evolución de las dos principales vías de reproducción sexual en las angiospermas, i. e. la agregación o la separación de sexos.

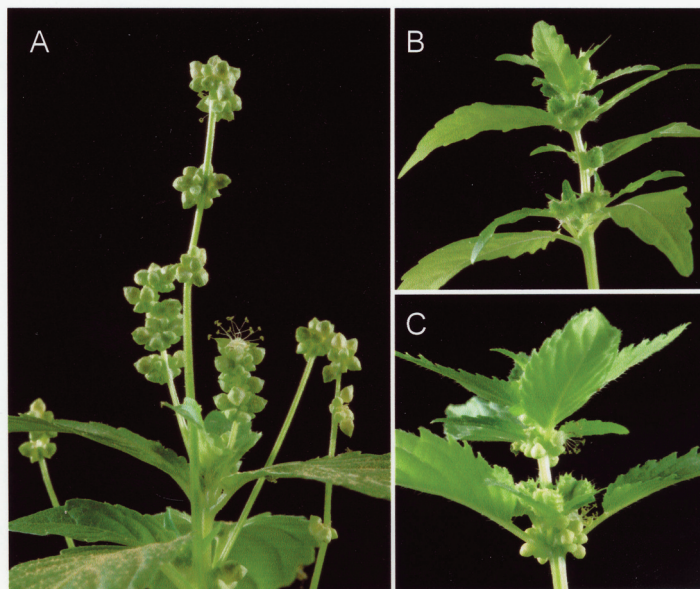


Figura 2. Individuos macho (A), hembra (B) y hermafrodita (monoico) (C) de la especie *Mercurialis annua*. Nótese que las flores masculinas en el macho y aquellas en el monoico tienen la misma morfología, aunque en el primero se sitúan en pedúnculos erectos. Nótese también que las flores femeninas tanto de las hembras como las de los hermafroditas tienen la misma morfología y posicionamiento en las axilas de las hojas (en las fotografías, se aprecia cómo las flores femeninas ya han dado lugar a frutos). Los machos de poblaciones diploides y hexaploides tienen la misma morfología. Las plantas monoicas son de hecho hembras que producen flores estaminadas alrededor de sus flores pistiladas. Extraído de Pannell et al. (2008).

Figure 2. A male (A), female (B) and hermaphroditic (monoecious) individual (C) of *Mercurialis annua*. Note that the male flowers on the male and the monoecious individuals have the same morphology, but male flowers are held on erect peduncles. Note also that female flowers of both females and monoecious plants have the same morphology and placement in the leaf axils (in the photographs, female flowers have already set fruit). Males of diploid and hexaploid populations have the same morphology. Monoecious plants are effectively females that produce staminate flowers around their pistillate flowers. From Pannell et al. (2008).

Transiciones entre la agregación y la separación de sexos en *Mercurialis annua*

El género *Mercurialis* (*Euphorbiaceae*) comprende principalmente especies dioicas leñosas y herbáceas, en las que el hermafroditismo (monoecia) se deriva de la dioecia en los linajes poliploides del clado anual *M. annua* (Tutin et al. 1968; Krahenbuhl et al. 2002; Obbard et al. 2005). En *Mercurialis*, así como en el resto de la familia *Euphorbiaceae*, los individuos con ambas funciones sexuales son técnicamente monoicos, con flores masculinas y femeninas separadas. Dado que la distinción entre monoecia y hermafroditismo de flores perfectas es secundaria para la comprensión de las transiciones de sistemas sexuales hacia y desde la dioecia, en el texto nos referiremos a los individuos monoicos de *M. annua* como hermafroditas, excepto cuando la distinción se haga necesaria. Tetraploides, octoploides y otros niveles mayores de polidía son exclusivamente hermafroditas, pero las poblaciones hexaploides van desde el hermafroditismo, pasando por la androdioecia hasta la subdioecia (presencia de individuos hermafroditas en una población dioica) en varias zonas de su rango de distribución (Durand 1963; Durand y Durand 1992). Los primeros estudios de la morfología y del comportamiento durante el apareamiento meiótico sugerían que *M. annua* era una especie autotetraploide (Durand 1963), pero un análisis más reciente apunta a una hipótesis más compleja de auto- y alopoliploidización, con la hibridación de *M. annua* tetraploides con la especie hermana diploide *M. huetii* (Obbard et al. 2005) (Fig. 3).

Según esta hipótesis, el raro sistema sexual de androdioecia, que sólo se halla en los hexaploides, podría haber surgido como resultado de la introgresión de elementos de determinación del sexo masculino procedentes de la especie dioica *M. huetii* en el contexto hermafrodita de *M. annua* tetraploide (Obbard et al. 2006a, y ver Fig. 3).

Es posible que la poliploidización en *M. annua* provocara un cambio de la dioecia al hermafroditismo (Durand 1963), pero no existe una correlación firme entre la poliploidización y el hermafroditismo en el complejo de especies o en el género. Por ejemplo, las poblaciones androdioicas de cerca de Fez (Marruecos) tienen ratios de sexos subdioicos cercanos a 1:1 (Durand 1963; Dorken y Pannell 2008); la estrechamente emparentada *M. canariensis* es tetraploide y dioica (Obbard et al. 2006c); y la poliploidía es común en *Mercurialis perennis*, también dioica (Pfeiffer et al. 2011). Esto podría indicar que la separación de sexos sería evolutivamente estable en un amplio rango de circunstancias, y que las transiciones de la separación de sexos a hermafroditismo y viceversa se habrían producido, al menos en parte, debido a la selección. Tal como proponemos más abajo, la estabilización de la separación de sexos en *Mercurialis* probablemente esté ligada a la evolución del dimorfismo sexual tanto en caracteres de la inflorescencia como vegetativos.

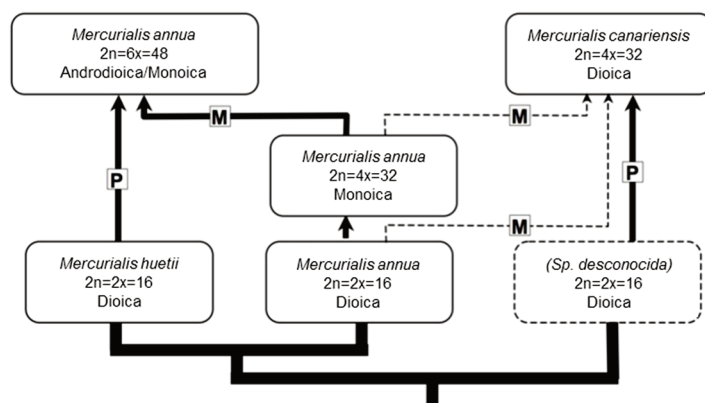


Figura 3. Hipótesis sobre las relaciones entre los linajes anuales de *Mercurialis*. Las líneas gruesas indican las relaciones filogenéticas entre especies diploides, y las flechas delgadas muestran eventos de poliploidización y/o hibridación; "M" indica el progenitor materno sugerido y "P" el progenitor paterno. *M. annua* diploides se proponen como el progenitor de *M. annua* poliploides. La heterogeneidad en la región ITS de los *M. annua* hexaploides muestra que tiene un origen alopoliploide mediante hibridación entre *M. annua* y *M. huetii*, y su complemento cromosómico hexaploide es consistente con una hibridación entre un linaje tetraploide y otro diploide, seguidos de una duplicación cromosómica. La región ITS también muestra que *M. canariensis* es originariamente un alopoliploide, probablemente un híbrido entre *M. annua* (sensu lato) y un taxón desconocido (recuadro de rayas). La similitud en la secuencia cloroplástica con *M. annua* (sensu lato) sugiere que *M. annua* fue el progenitor materno, y los números cromosómicos son consistentes con que ambos progenitores fueran diploides. Extraído de Obbard et al. (2006a).

Figure 3. Hypotheses for the relationships between the annual lineages of *Mercurialis*. Heavy lines indicate the phylogenetic relationships between diploid species, and thin arrows show polyploidization and/or hybridization events; 'M' indicates proposed maternal parentage, and 'P' indicates proposed paternal parentage. (A) Diploid *M. annua* is proposed as the parent of polyploid *M. annua*. The heterogeneous ITS types present in hexaploid *M. annua* show that it has an allopolyploid origin through hybridization between *M. annua* and *M. huetii*, and the hexaploid chromosome complement is consistent with hybridization between a tetraploid and a diploid lineage, followed by chromosome doubling. ITS data also show *M. canariensis* to be allopolyploid in origin, probably a hybrid between *M. annua* s.l. and an unknown taxon (dashed box). Chloroplast sequence similarity to *M. annua* s.l. suggests that *M. annua* s.l. was the maternal parent, and chromosome numbers are consistent with both parents being diploid. From Obbard et al. (2006a).

Las poblaciones diploides de *M. annua* se hallan alrededor de la cuenca mediterránea oriental y a lo largo de Europa del este, central y occidental (Durand 1963) (Fig. 4). Las poblaciones poliploides están restringidas principalmente a la cuenca mediterránea occidental y el noroeste de África (Durand 1963; Buggs y Pannell 2006). Los tetraploides se hallan al sur de Rabat, en la costa atlántica de Marruecos, y éstos se encuentran con poblaciones hexaploides hacia el norte (Durand 1963). En Cataluña y Galicia (norte de España), existen actualmente dos zonas de contacto entre los hexaploides en el sur y las poblaciones dioicas en el norte (Buggs y Pannell 2006). Los patrones de diversidad genética sugieren que las transiciones españolas entre los diploides y los hexaploides son, de hecho, zonas de contacto secundario, habiéndose expandido los diploides a través de Europa desde un refugio en el Mediterráneo oriental, y los hexaploides siguiendo una ruta hacia el norte, a lo largo de las costas de la península ibérica desde el sur de España o norte de África (Obbard et al. 2006b).

Las zonas de contacto entre diploides y hexaploides son especialmente interesantes porque se corresponden con transiciones geográficas entre la dioecia y el hermafroditismo que parecen encontrarse en movimiento (Buggs y Pannell 2006). La comparación con los registros históricos es interesante, pues sugiere que los diploides dioicos han desplazado a los hexaploides hermafroditas varios kilómetros por año a lo largo de varias décadas (Buggs y Pannell 2006). Los diploides dioicos son fisiológica y competitivamente superiores a sus equivalentes hexaploides (Buggs y Pannell 2007), lo que podría explicar el porqué de este desplazamiento. Más relevante, sin embargo, es el hecho de que los machos producen mucho más polen que los individuos hermafroditas (Pannell 1997b) y lo dispersan más eficientemente (Eppley y Pannell 2007a). Cuando los diploides y los hexaploides se encuentran, el polen de los machos diploides fertiliza los óvulos producidos por individuos hexaploides hermafroditas, dando lugar a tetraploides estériles, y comprometiendo seriamente la producción de semillas de los hexaploides a favor de la de los diploides (Buggs y Pannell 2007). Como hecho interesante, estudios de modelización han mostrado que es probable que el ritmo al que los diploides están

desplazando a los hexaploides durante su avance se acelere cuando encuentren poblaciones androdioicas más al sur (Dorken y Pannell 2007). Esto es debido a que las poblaciones androdioicas sufren la desventaja adicional de tener machos que son incapaces de fundar nuevas poblaciones por sí mismos (Dorken y Pannell 2007).

Las transiciones geográficas entre la dioecia y el hermafroditismo en el noreste y noroeste de España son sólo dos de varias transiciones similares entre regiones con presencia o ausencia de machos. En concreto, las transiciones también tienen lugar en otros lugares de la península ibérica y Marruecos entre regiones ocupadas exclusivamente por poblaciones hermafroditas y regiones androdioicas adyacentes en las que los individuos hermafroditas coexisten con machos (Eppley y Pannell 2007b; Pannell et al. 2008); en este caso, todas las transiciones ocurren dentro del linaje hexaploide, por lo que no guardan relación con diferencias en ploidad.

Para explicar estas transiciones, Pannell et al. (2014) han sugerido recientemente el mismo modelo de metapoblación descrito anteriormente como una hipótesis para explicar la variación de frecuencia de los machos dentro de zonas androdioicas (Pannell 1997a; 1997c). Dado que sólo los hermafroditas autofértiles, y no los machos, pueden colonizar por sus propios medios un hábitat desocupado, se espera que la dinámica de extinción-colonización reduzca la frecuencia regional de los machos hasta el punto en el que se pierdan por completo (Pannell 1997a). El modelo de metapoblación también predice que poblaciones en las regiones hermafroditas deberían ser más pequeñas que aquellas en las regiones androdioicas (porque hayan sido colonizadas, en promedio, más recientemente), y que las tasas de ocupación de hábitat deberían ser menores. Ambas predicciones parecen confirmarse en campo (Eppley y Pannell 2007b). Las observaciones de campo son también consistentes con la predicción de una menor variación genética dentro y entre poblaciones hermafroditas, en comparación con las androdioicas (Obbard et al. 2006b).

El modelo de metapoblación asume que los hermafroditas se pueden autofecundar para producir progenie cuando no exista polen de otros individuos, pero también que las tasas de polinización cruzada aumentan de acuerdo con el crecimiento de las poblaciones (Fig. 5). De hecho, Eppley y Pannell (2007a) hallaron que las tasas de autofecundación eran altas para poblaciones en las que los individuos se encontraban separados a más de aproximadamente 30 cm, pero descendían rápidamente en grupos más densos, de acuerdo con las asunciones del modelo. Estos resultados sugieren la existencia de una densidad umbral por debajo de la cual los machos deberían ser incapaces de invadir una población de hermafroditas. Esta previsión es igual que las realizadas para los modelos epidemiológicos, donde sólo una fracción de huéspedes potenciales (en nuestro caso, poblaciones hermafroditas a densidades mayores del umbral) son susceptibles de ser infectadas por una enfermedad (en nuestro caso, ¡los machos!).

El hecho de que los machos puedan invadir poblaciones hermafroditas depende no sólo de la densidad de la población (a través de la tasa de autopolinización), sino también de la cantidad de polen producida por los machos y de su eficiencia en la dispersión de polen (Pannell et al. 2014). En general, los machos solo pueden ser mantenidos junto a los hermafroditas si son capaces de ser padres de más del doble de prole (Lloyd 1975; Charlesworth y Charlesworth 1978). Esta condición tan restrictiva, ayuda a explicar el porqué de la rareza de la androdioecia en plantas (Pannell 2002) y animales (Weeks et al. 2006). Dado que los machos son incapaces de colonizar por sus propios medios, podría pensarse que las dinámicas de metapoblación restringirían aún más las condiciones para el mantenimiento de machos junto con hermafroditas autofértiles. Sin embargo, se espera que el reemplazo de las poblaciones y la colonización recurrente seleccionen individuos hermafroditas con una asignación sexual femenina muy sesgada y una baja producción de polen. Esto, en sí mismo, da inmediatamente a los machos una ventaja potencialmente importante en

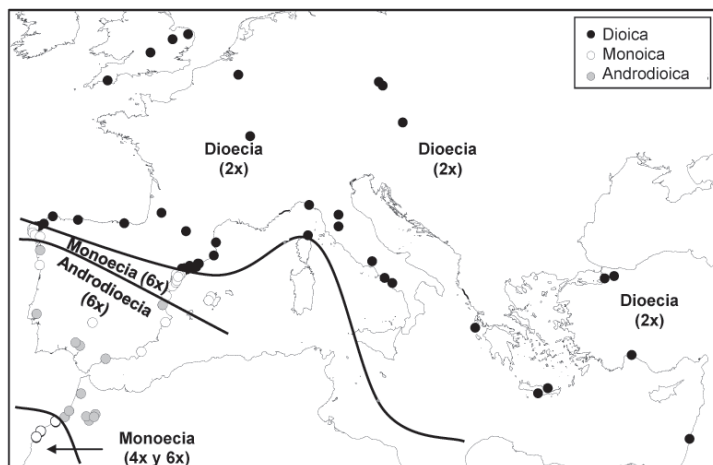


Figura 4. Distribución de *M. annua* en Europa y alrededor de la cuenca mediterránea. En el norte y este de su rango es dioica y diploide; mientras que en la península ibérica y norte de África es poliploide, bien hermafroditica (monoica) o bien androdioica. Los círculos indican la situación de las poblaciones utilizadas en Obbard et al. 2006. Las etiquetas "Dioecia", "Monoecia", y "Androdioecia" delimitan zonas ocupadas por el sistema sexual correspondiente (ver el texto). Modificado de Obbard et al. (2006b).

Figure 4. The distribution of *Mercurialis annua* in Europe and around the Mediterranean Basin. In the north and east of its range it is dioecious and diploid; while in Iberia and North Africa it is hermaphroditic (and androdioecious) and polyploid. Circles indicate the location of seed collections used in Obbard et al. 2006. Regions marked "Dioecy", "Monoecy", and "Androdioecy" denote zones occupied by the corresponding sexual system (see text). Modified from Obbard et al. (2006b).

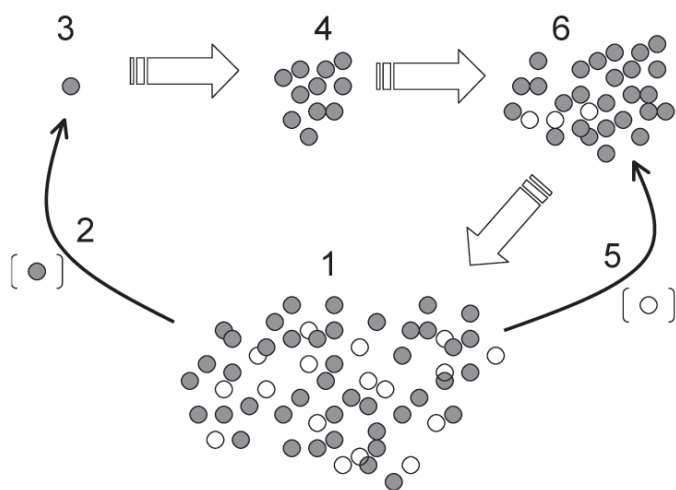


Figura 5. Representación gráfica de un modelo para el mantenimiento de la androdioecia (coexistencia de machos junto con hermafroditas) en una metapoblación. Los machos y hermafroditas corresponden con círculos blancos y negros, respectivamente; las flechas gruesas representan el crecimiento de la población; las flechas delgadas representan dispersión. De acuerdo con el modelo, poblaciones androdioecias establecidas (1) dispersan propágulos a lo largo de la metapoblación (2 y 5). Sólo los hermafroditas pueden establecer poblaciones como colonizadores únicos debido al aseguramiento reproductivo (2). Las poblaciones nuevas (3) inicialmente crecen mediante autopolinización (4). Con el crecimiento de la población, los niveles de autopolinización caen, permitiendo la invasión de los machos (6). La estructura de edad de la metapoblación se mantiene a través de un balance entre extinción y recolonización. La autopolinización durante repetidos eventos de colonización seleccionan estrategias de asignación sexual sesgadas hacia la función femenina en hermafroditas. Extraído de Pannell et al. (2004)

Figure 5. A graphical depiction of a model for the maintenance of androdioecy (the co-existence of males and hermaphrodites) in a metapopulation. Males and hermaphrodites are symbolised by open and closed circles, respectively; block arrows represent population growth; simple arrows represent dispersal. According to the model, established androdioecious populations (1) disperse propagules across the metapopulation (2 and 5). Only hermaphrodites can establish populations as sole colonisers due to reproductive assurance (2). New populations (3) grow initially through self-fertilisation (4). With population growth, levels of inbreeding fall, allowing the invasion of males (5). The age structure of the metapopulation is maintained through a balance of extinction and recolonisation. Inbreeding during repeated colonisation events selects for female-biased sex allocation in the hermaphrodites. From Pannell et al. (2004).

aquellas poblaciones que alcanzan un tamaño grande tras su establecimiento; de hecho, los machos de *M. annua* producen del orden de diez veces más polen que los hermafroditas (Pannell 1997b; Buggs y Pannell 2006; Eppley y Pannell 2007a). La eficacia biológica relativa de los machos se incrementa aún más por el hecho de que dispersan su polen desde pedúnculos erectos (tallos de la inflorescencia), aumentando en aproximadamente un 60 % el éxito reproductivo de sus granos de polen respecto de aquellos de los hermafroditas, cuyas flores aparecen en las axilas foliares (Eppley y Pannell 2007a). La diferencia en la arquitectura de la inflorescencia entre machos y hembras (en poblaciones dioicas) o machos y hermafroditas (en poblaciones androdioicas) representa un dimorfismo sexual secundario muy importante que, seguramente, contribuya al mantenimiento de la separación de los sexos en el género *Mercurialis*.

Dimorfismo sexual en *Mercurialis annua*

Los machos y hembras de *M. annua* difieren tanto en caracteres sexuales primarios como en secundarios. En primer lugar, existen diferencias fundamentales en su morfología y fenología floral. En las poblaciones dioicas de *M. annua*, los machos producen un elevado número de flores estaminadas, mientras que, las hembras

producen un número más modesto de flores pistiladas (datos sin publicar). Las flores femeninas poseen estigmas plumosos de unos 1.5 mm, extendiéndose hasta los 3 mm si no son fecundados (Pannell 1997c). Sus frutos son cápsulas dehiscentes que contienen de una a tres, normalmente dos, semillas dispersadas de forma balística. Las semillas también presentan aleosomas, denominados carúnculas en la familia *Euphorbiaceae*, que promueven la mirmecocoria (Lisci y Pacini 1997). Tanto las flores masculinas como las femeninas tienen capacidad fotosintética y son producidas de forma ininterrumpida durante toda la vida de la planta en cada nueva axila foliar (Pannell 1997c). En poblaciones hermafroditas, las inflorescencias son fuertemente protóginas, previniendo la autopolinización dentro de la misma inflorescencia, pero permitiéndola entre inflorescencias o cuando el polen de otros individuos es escaso (Pannell 1997c).

El dimorfismo sexual secundario en *M. annua*, afecta a la morfología de las inflorescencias y varios caracteres de historia vital y fisiológicos. Consideramos la inflorescencia como un carácter sexual secundario porque tanto machos como hermafroditas producen flores masculinas pero difieren en la arquitectura de su inflorescencia. De hecho, es particularmente llamativa la diferencia entre machos y hembras en la estructura de sus inflorescencias: mientras que las flores masculinas se disponen en espiral en lo alto de pedúnculos axilares erectos de 5-10 cm que sobresalen por encima de las hojas más altas, las femeninas son subsésiles y aparecen en las axilas de las hojas (Fig. 2). Estas características son comunes a muchas otras especies de polinización anemófila (Friedman y Barrett 2009), y se consideran adaptaciones de los machos para maximizar la dispersión de polen. Ciertamente, parece probable que las diferencias en la inflorescencia entre machos y hembras contribuyan a estabilizar la dioecia frente a la invasión de individuos hermafroditas, porque la eficiencia en la dispersión y captura del polen contribuyen a evitar la saturación de las curvas de ganancia de eficacia biológica tanto masculina como femenina (Fig. 1).

En poblaciones hermafroditas, la morfología de las inflorescencias monoicas es del todo similar a la de las hembras, estando tanto las flores masculinas como las femeninas dispuestas de forma subsésil en las axilas foliares (Pannell 1997c; Eppley y Pannell 2007a) (Fig. 2). Claramente, esto limita la dispersión de polen y aquellos individuos con una arquitectura de inflorescencia masculina semejante a la de los machos tendrían una ventaja competitiva sobre el resto (Eppley y Pannell 2007a). En cualquier caso, a lo largo de la mayoría del rango ocupado por individuos hermafroditas de *M. annua*, éstos continúan situando sus flores masculinas en inflorescencias subsésiles en las axilas de las hojas, a pesar de que esto compromete la capacidad de polinización cruzada. Es posible que la inflorescencia monoica haya sido mantenida por selección, no para favorecer la polinización cruzada, sino para mantener la capacidad de autofecundarse en ausencia de compañeros sexuales, tal como se supone en el modelo de metapoblación propuesto más arriba.

A pesar de que la inflorescencia monoica pueda estar relacionada con un mecanismo que permite la autofecundación bajo condiciones de escasez de compañeros sexuales (Pannell 1997b; 1997c), recientemente hemos descubierto varias poblaciones hermafroditas en la zona del Levante español en las que las flores masculinas se disponen en inflorescencias erectas similares a las de los machos, mientras que las flores femeninas tienden a hallarse en las partes bajas de la planta (aunque la posición de las flores femeninas también puede variar entre poblaciones).

Experimentos de cruces en bloque (en los que se disponen poblaciones experimentales compuestas por machos y hermafroditas, en las que ambos morfos compiten entre sí para fecundar óvulos) muestran que la inflorescencia de tipo masculino de estos individuos les confiere una ventaja sustancial a la hora de fecundar óvulos (L. Santos del Blanco, E. Tudor y J.R. Pannell, datos sin publicar). Lo cual plantea inmediatamente la cuestión de por qué la estrategia potencialmente superior de estos individuos no se ha expandido a lo largo de las poblaciones hexaploides de la península ibérica, en

las que los individuos hermafroditas son mayoría. Actualmente estamos abordando esta cuestión usando una combinación de la modelización del sistema de cruzamiento y de las estimaciones de las tasas de polinización cruzada y del flujo genético entre poblaciones.

Al igual que en muchas otras plantas dioicas y en animales, las poblaciones de *M. annua* con sexos separados muestran también un dimorfismo sexual razonablemente marcado en cuanto a caracteres vegetativos. Varios experimentos han mostrado que los machos tienen menor biomasa que las hembras (Sanchez-Vilas y Pannell 2010; Hesse y Pannell 2011a; Sanchez-Vilas y Pannell 2011b; Sanchez-Vilas et al. 2011), aunque no son necesariamente más bajos (Pannell 1997c). Además, estas diferencias en tamaño se mantienen a lo largo de gradientes de disponibilidad de nutrientes y competitivos (Sanchez-Vilas y Pannell 2010; Hesse y Pannell 2011a; Sanchez-Vilas y Pannell 2011b; Sanchez-Vilas et al. 2011). Este dimorfismo en tamaño, más que obedecer a un comportamiento estratégico, parece estar causado por costes de reproducción diferenciales debidos a que: (1) los machos comienzan a reproducirse antes que las hembras (Harris y Pannell 2008), (2) el esfuerzo reproductor de los machos tiende a ser mayor (Sanchez-Vilas y Pannell 2010), y (3) machos y hembras tienen diferentes requerimientos nutricionales. En concreto, el polen producido por los machos es un importante sumidero de nitrógeno, no tanto así los frutos producidos por las hembras (Harris y Pannell 2008). Evidencia de ello también es que la concentración de nitrógeno en las hojas jóvenes tiende a ser menor en los machos (Harris y Pannell 2008).

Los diferentes requerimientos de nitrógeno para la reproducción de los machos y las hembras son por lo tanto responsables, en gran medida, de varios caracteres sexualmente dimórficos que afectan a la morfología, la historia vital y la defensa frente a herbívoros. En respuesta a una mayor disponibilidad de nitrógeno, los machos aumentan la inversión en el sistema radical mientras que las hembras lo reducen (Harris y Pannell 2008). En consecuencia, cuando las condiciones ambientales no son limitantes para el crecimiento, es decir, condiciones de alta disponibilidad de nutrientes y ausencia de competencia, los machos tienden a aumentar su esfuerzo reproductor, mientras que las hembras lo reducen (Hesse y Pannell 2011a; Sanchez-Vilas y Pannell 2011b). Se ha podido demostrar, por ejemplo, que el mayor coste de reproducción en los machos se traduce en una menor habilidad competitiva, intra- e interespecífica (Sanchez-Vilas et al. 2011), así como en una menor capacidad de defensa frente a herbívoros (Sanchez-Vilas y Pannell 2011a). Además, los machos y hembras tienen diferentes efectos sobre el uso de nutrientes en el suelo, lo que contribuye a incrementar la heterogeneidad espacial en las zonas que habitan (Sanchez-Vilas y Pannell 2010). En poblaciones androdioicas, los hermafroditas se comportan de forma similar a las hembras puras, presentando mayor tamaño que los machos y mayor inversión relativa en reproducción en condiciones limitantes, a pesar de que también producen una cierta cantidad de polen. Esto puede indicar que los hermafroditas son un morfo derivado de las hembras y que su asignación sexual a la función masculina es típicamente baja (Hesse y Pannell 2011b).

Determinación sexual y evolución de cromosomas sexuales en *Mercurialis annua*

Aunque el sexo viene determinado por señales ambientales en algunos pteridofitos e.g. (Haig y Westoby 1988; Banks 1997), por lo que sabemos, todas las angiospermas con sexos separados que han sido investigadas hasta ahora tienen un sistema genético de determinación sexual. Típicamente, el sexo se determina por la segregación de dos alelos en un único locus, bien con sistemas XY o ZW (Ming et al. 2011). En un cierto número de especies, los cromosomas sexuales han divergido de forma importante a raíz de la supresión de la recombinación en los cromosomas Y o W; las etapas de la evolución de los cromosomas sexuales en plantas, así como sus causas, han sido revisadas por Ming et al. (2011).

Como se apuntó anteriormente, la principal hipótesis postula la supresión de la recombinación entre un locus de determinación de sexo y otros loci polimórficos que se hallen en el mismo cromosoma y tengan una expresión sexual antagonista, i. e., loci para los que la expresión de uno de los alelos confiere una mayor eficacia biológica a un sexo pero no al otro, y viceversa (Rice 1984; 1987; Charlesworth y Charlesworth 2005). Tales alelos deberían dar lugar a caracteres con expresión sexual dimórfica. Existen indicios de que los cromosomas sexuales en plantas están enriquecidos con alelos de expresión génica diferencial (Muyle et al. 2012). Además, un reciente estudio ha encontrado señales genéticas de selección divergente de machos frente a hembras en un locus de determinación de sexo, lo que sería compatible con la hipótesis de antagonismo sexual (Qiu et al. 2013). Sin embargo, se necesitan muchos más estudios antes de que podamos comprender bien las razones de la supresión de la recombinación en cromosomas sexuales o de los papeles que juegan el antagonismo sexual y la expresión génica limitada por el sexo en el dimorfismo sexual. En este contexto, *M. annua* ofrece un material de estudio potencialmente valioso.

Los primeros trabajos sobre determinación sexual en *M. annua* apuntaban a un modelo de tres loci, en vez del sistema de cromosomas sexuales, más simple y general (Louis 1989; Durand y Durand 1991). Sin embargo, otros trabajos más recientes han mostrado que el modelo de tres loci es erróneo. No sólo se ha encontrado un marcador molecular anónimo ligado a la condición de ser macho (Khadka et al. 2002), sino que los cruces entre machos y hembras en todo el rango de la especie también son consistentes con un modelo de locus único (J.R.W. Russell y J.R. Pannell, datos sin publicar). En este momento estamos trabajando en una caracterización más completa de la arquitectura genética del cromosoma sexual de *M. annua* mediante la secuenciación completa del genoma y transcriptoma, así como la elaboración de un mapa genético obtenido por RADseq (Miller et al. 2007). Un objetivo principal es determinar hasta qué punto se han mantenido los mismos loci de determinación sexual en todo el género, en particular en el clado de las especies anuales, en el que la separación de sexos ha evolucionado y se ha perdido más de una vez. En concreto, estamos testando la hipótesis de que la condición masculina en poblaciones androdioicas de *M. annua* se deba a un alelo introgrado en individuos de *M. annua* hermafroditas tetraploides como resultado de la hibridación con individuos de *M. huetii* dioicos diploides y su subsecuente hexaploidización (véase Fig. 3). Como se observó anteriormente, la teoría predice que la evolución de los machos a partir de individuos hermafroditas es un paso difícil desde el punto de vista evolutivo (Lloyd 1975; Charlesworth y Charlesworth 1978; Charlesworth 1984; Pannell 2002). La introgresión por hibridación a escala global de genes que produjeran machos totalmente funcionales, con alta producción de polen y caracteres sexuales secundarios que optimizaran su dispersión, proporcionaría una explicación clara sobre la evolución de la androdioecia y poliploidía en *M. annua* (Obbard et al. 2005).

Observaciones finales

Cuando uno de nosotros (JRP) visitó España por primera vez en 1993 con el objetivo de entender el mantenimiento de la androdioecia en poblaciones hexaploides de *M. annua*, los ecólogos evolutivos locales se sorprendieron por la elección del organismo de estudio: una mala hierba fea que crecía en aparcamientos abandonados, bordes de carreteras y montones de escombros. Particularmente, en un país bendecido con una flora rica y atractiva que crece en ese tipo de lugares que inspira a los estudiantes para llegar a ser biólogos de campo. Pero *M. annua* ha ofrecido un campo inusualmente fértil para abordar muchas cuestiones de gran importancia, no sólo aquellas concernientes a la separación o agregación de sexos, sino también al sistema de cruzamiento, dimorfismo sexual, dinámicas de zonas híbridas y saturación de polen, poliploidía, dinámicas de poblaciones y metapoblaciones, expansión de rangos, y recientemente, la evolución del genoma y

la evolución de la determinación del sexo y cromosomas sexuales. Aunque nuestro programa de investigación ha conducido a algunos hallazgos interesantes, aún queda mucho por aprender sobre esta pequeña y modesta hierba. Sería gratificante ver cómo investigadores con acceso fácil a sus poblaciones en la península ibérica la toman como modelo para testar hipótesis evolutivas y ecológicas de interés general.

Concluimos proponiendo a *M. annua* también como una herramienta docente. Durante las salidas de campo en la península ibérica, JRP ha llamado la atención de los estudiantes sobre la distribución de los ratios de sexos en *M. annua* hexaploides androdioicas (Pannell 2010). Primero, se anima a los estudiantes a formular sus propias hipótesis sobre cómo es posible el mantenimiento de los machos junto con los hermafroditas (Fig. 6), y después se les ayuda a desarrollar modelos simples que relacionan la dinámica de cruzamientos y la asignación sexual con los ratios de sexos. En un sólo día en el campo, se pueden testar los modelos directamente, comparando medidas y conteos con las predicciones teóricas. Mientras se discuten las discrepancias entre sus resultados y los modelos, se invita a los alumnos a pensar cómo la densidad puede afectar los patrones de cruzamiento, cómo una dinámica de metapoblación puede dar lugar a la subdivisión de las poblaciones, y cómo la deriva puede interactuar con la selección dependiente de la frecuencia para finalmente dar lugar a los patrones de variación observados.

Durante el transcurso de estos ejercicios, es fácil hacer alusión al dimorfismo sexual, cómo ha podido evolucionar y mantenerse, y discutir cuál puede ser su arquitectura genética, incluyendo cuestiones sobre la evolución de cromosomas sexuales. Dada la abundancia de *M. annua* en y cerca de muchas ciudades universitarias de la península ibérica y las limitaciones impuestas por los escasos recursos de las universidades, animamos a los docentes a considerar la incorporación de *M. annua* en sus prácticas sobre evolución. Se puede conseguir mucho con un poco de preparación, recursos sencillos y en sólo unas pocas horas de trabajo con una clase de tamaño medio (Pannell 2010). El hecho de que *M. annua* sea una especie anual que alcanza la madurez reproductiva en unas pocas semanas, también permite su incorporación en cursos en los que la manipulación y el análisis experimental sean relevantes.



Figura 6. Los estudiantes “descubren” un dimorfismo sexual, donde los machos coexisten con hermafroditas. Posteriormente pasan a testar su propio modelo que predice el ratio de sexos en la población. Imagen cortesía de Timothy Walker.

Figure 6. Students ‘discover’ a sexual polymorphism, where males co-exist with hermaphrodites. They go on to derive and test their own model that predicts the population sex ratio. Image courtesy of Timothy Walker.

Referencias

- Amundsen, T. 2000. Why are female birds ornamented? *Trends in Ecology and Evolution* 15:149-155.
- Bailey, M.F., Delph, L.F. 2007. A field guide to models of sex-ratio evolution in gynodioecious species. *Oikos* 116:1609-1617.
- Banks, J.A. 1997. Sex determination in the fern *Ceratopteris*. *Trends in Plant Science* 2:175-180.
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3:274-284.
- Barrett, S.C.H. 2013. The evolution of plant reproductive systems: how often are transitions irreversible? *Proceedings of the Royal Society B*. 280:20130913
- Barrett, S.C.H., Hough, J. 2013. Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany* 64:67-82.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:15-39.
- Buggs, R.J.A, Pannell, J. 2006. Rapid displacement of a monoecious plant lineage is due to pollen swamping by a dioecious relative. *Current Biology* 16:996-1000.
- Buggs, R.J.A, Pannell, J. 2007. Ecological differentiation and diploid superiority across a moving ploidy contact zone. *Evolution* 61:125-140.
- Charlesworth, D. 1984. Androdioecy and the evolution of dioecy. *Biological Journal of the Linnean Society* 23:333-348.
- Charlesworth, D. 1993. Why are unisexual flowers associated with wind-pollination and unspecialised pollinators? *American Naturalist* 141:481-490.
- Charlesworth, D. 1999. Theories of the evolution of dioecy. Pages 33-60 in Geber, MA, Dawson, TE., Delph, LF, editors. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer, Heidelberg, Alemania.
- Charlesworth, D., Charlesworth, B. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *American Naturalist* 112:975-997.
- Charlesworth, D., Charlesworth, B. 1981. Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biological Journal of the Linnean Society* 15:57-74.
- Charlesworth, D., Charlesworth, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:273-288.
- Charlesworth, D., Charlesworth, B. 2005. Sex chromosomes: evolution of the weird and wonderful. *Current Biology* 15:R129-R131.
- Charlesworth, D., Willis, J.H. 2009. The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics* 10:783-796.
- Charnov, E.L. 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton, NJ. Estados Unidos.
- Charnov, E.L., Maynard Smith, J., Bull, J.J. 1976. Why be an hermaphrodite? *Nature* 263:125-126.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London. Reino Unido.
- Darwin, C. 1877. *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. Appleton, New York. Estados Unidos.
- Dawson, TE, Geber, MA. 1999. Sexual dimorphism in physiology and morphology. Pages 175-215 in Geber, MA, Dawson, TE., Delph, LF, editors. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer, Heidelberg, Alemania.
- Delph, D.F. 1999. Sexual dimorphism in life history. Pages 149-173 in Geber, MA, Dawson, TE., Delph, LF, editors. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer, Heidelberg, Alemania.
- Donoghue, M.J. 1989. Phylogenies and the analysis of evolutionary sequences, with examples from seed plants. *Evolution* 43:1137-1156.
- Dorken, M.E., Pannell, J. 2007. The maintenance of hybrid zones across a disturbance gradient. *Heredity* 99:89-101.
- Dorken, M.E., Pannell, J.R. 2008. Density-dependent regulation of the sex ratio in an annual plant. *American Naturalist* 171:824-830.
- Durand, B. 1963. Le complexe *Mercurialis annua* L. s.l.: une étude biosystématique. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Paris* 12: 579-736.
- Durand, B., Durand, R. 1991. Sex determination and reproductive organ differentiation in *Mercurialis*. *Plant Science (Limerick)* 80:49-66.

- Durand, R., Durand, B. 1992. Dioecy, monoecy, polyploidy and speciation in annual mercuries. *Bulletin de la Société Botanique de France, Lettres Botaniques* 139:377-399.
- Eckhart, V.M. 1999. Sexual dimorphism in flowers and inflorescences. Pages 123-148 in Geber, MA, Dawson, TE., Delph, LF, editors. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer, Heidelberg, Alemania.
- Eppley, S.M., Pannell, J. 2007a. Density-dependent self-fertilization and male versus hermaphrodite siring success in an androdioecious plant. *Evolution* 61:2349-2359.
- Eppley, S.M., Pannell, J. 2007b. Sexual systems and measures of occupancy and abundance in an annual plant: testing the metapopulation model. *American Naturalist* 169:20-28.
- Friedman, J., Barrett, S.C.H. 2009. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Annals of Botany* 103:1515-1527.
- Geber, M.A. 1999. Theories of the evolution of sexual dimorphism. Pages 97-122 in Geber, MA, Dawson, TE., Delph, LF, editors. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer, Heidelberg, Alemania.
- Goodwillie, C., Kalisz, S., Eckert, C.G. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36:47-79.
- Haig, D., Westoby, M. 1988. Sex expression in homosporous ferns: An evolutionary perspective. *Evolutionary Trends in Plants* 2:111-120.
- Harris, M.S., Pannell, J. 2008. Roots, shoots and reproduction: Sexual dimorphism in size and costs of reproductive allocation in an annual herb. *Proceedings of the Royal Society of London B* 275:2595-2602.
- Heilbut, J.C. 2000. Lower species richness in dioecious clades. *American Naturalist* 156:221-241.
- Heilbut, J.C., Ilves, K.L., Otto, S.P. 2001. The consequences of dioecy for seed dispersal: modeling the seed-shadow handicap. *Evolution* 55: 880-888.
- Hesse, E., Pannell, J. 2011a. Sexual dimorphism in a dioecious population of the wind-pollinated herb *Mercurialis annua*: the interactive effects of resource availability and competition. *Annals of Botany* 107:1039-1045.
- Hesse, E., Pannell, J. 2011b. Sexual dimorphism in androdioecious *Mercurialis annua*, a wind-pollinated herb. *International Journal of Plant Sciences* 172:49-59.
- Jaquiere, J., Rispe, C., Roze, D., Legeai, F., Le Trionnaire, G., Stoeckel, S., Mieuzet, L., Da Silva, C., Poulain, J., Prunier-Leterme, N., Segurens, B., Tagu, D., Simon, J.C. 2013. Masculinization of the X Chromosome in the Pea Aphid. *Plos Genetics* 9:1-15.
- Khadka, D.K., Nejjdat, A., Tal, M., Golan-Goldhirsh, A. 2002. DNA markers for sex: Molecular evidence for gender dimorphism in dioecious *Mercurialis annua* L. *Molecular Breeding* 9:251-257.
- Kohn, J.R. 1988. Why be female? *Nature* 335:431.
- Krahenbuhl, M., Yuan, Y.M., Kupfer, P. 2002. Chromosome and breeding system evolution of the genus *Mercurialis* (Euphorbiaceae): implications of ITS molecular phylogeny. *Plant Systematics and Evolution* 234: 155-170.
- Lewis, D. 1941. Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants. *New Phytologist* 40:56-63.
- Lisci, M., Pacini, E. 1997. Fruit and seed structural characteristics and seed dispersal in *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 66:379-386.
- Lloyd, D.G. 1975. The maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiosperms. *Genetica* 45:325-339.
- Lloyd, D.G. 1982. Selection of combined versus separate sexes in seed plants. *American Naturalist* 120:571-585.
- Lloyd, D.G., Webb, C.J. 1977. Secondary sex characters in plants. *Botanical Review* 43:177-216.
- Louis, J.P. 1989. Genes for the regulation of sex differentiation and male fertility in *Mercurialis annua* L. *Journal of Heredity* 89:104-111.
- McCauley, D.E., Bailey, M.F. 2009. Recent advances in the study of gynodioecy: the interface of theory and empiricism. *Annals of Botany* 104: 611-620.
- Miller, J.S., Venable, D.L. 2002. The transition to gender dimorphism on an evolutionary background of self-incompatibility: An example from *Lycium* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 89:1907-1915.
- Miller, M.R., Dunham, J.P., Amores, A., Cresko, W.A., Johnson, E.A. 2007. Rapid and cost-effective polymorphism identification and genotyping using restriction site associated DNA (RAD) markers. *Genome Research* 17:240-248.
- Ming, R., Bendahmane, A., Renner, S.S. 2011. Sex chromosomes in land plants. *Annual Review of Plant Biology* 62:485-514.
- Muyle, A, Zemp, N, Deschamps, C, Mousset, S, Widmer, A., Marais, GAB. 2012. Rapid de novo evolution of X chromosome dosage compensation in *Silene latifolia*, a plant with young sex chromosomes. *Plos Biology* 10.
- Nicolas, M., Marais, G., Hykelova, V., Janousek, B., Laporte, V., Vyskot, B., Mouchiroud, D., Negrutiu, I., Charlesworth, D., Moneger, F. 2005. A gradual process of recombination restriction in the evolutionary history of the sex chromosomes in dioecious plants. *Plos Biology* 3:47-56.
- Niklas, K.J. 1985. The aerodynamics of wind-pollination. *Botanical Review* 51:328-386.
- Obbard, D.J., Harris, S.A., Pannell, J. 2005. The evolution of sexual systems in annual mercuries: a phylogenetic perspective. *Molecular Ecology*.
- Obbard, D.J, Harris, S.A, Buggs, R.J.A., Pannell, J. 2006a. Hybridization, polyploidy, and the evolution of sexual systems in *Mercurialis* (Euphorbiaceae). *Evolution* 60:1801-1815.
- Obbard, D.J., Harris, SA., Pannell, J. 2006b. Sexual systems and population genetic structure in an annual plant: testing the metapopulation model. *American Naturalist* 167:354-366.
- Obbard, D.J., Pannell, J., Harris, S.A. 2006c. *Mercurialis canariensis* (Euphorbiaceae), a new endemic to the Canary Islands. *Kew Bulletin* 61: 99-106.
- Otto, S, Pannell, J, Peichel, C, Ashman, T, Charlesworth, D, Chippindale, A, Delph, L, Guerrero, R, Scarpino, S., McAllister, B. 2011. About PAR: The distinct evolutionary dynamics of the pseudoautosomal region. *Trends in Genetics* 27:358-367.
- Pannell, J. 1997a. The maintenance of gynodioecy and androdioecy in a metapopulation. *Evolution* 51:10-20.
- Pannell, J. 1997b. Variation in sex ratios and sex allocation in androdioecious *Mercurialis annua*. *Journal of Ecology* 85:57-69.
- Pannell, J. 1997c. Widespread functional androdioecy in *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 61: 95-116.
- Pannell, J. 2001. A hypothesis for the evolution of androdioecy: the joint influence of reproductive assurance and local mate competition in a metapopulation. *Evolutionary Ecology* 14:195-211.
- Pannell, J. 2002. The evolution and maintenance of androdioecy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:397-425.
- Pannell, J. 2010. Putting data ahead of theory in biology practicals. *UK Centre for Bioscience Bulletin* 31:4.
- Pannell, J., Dorken, M.E., Pujol, B., Berjano, R. 2008. Gender variation and transitions between sexual systems in *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae). *International Journal of Plant Sciences* 169:129-139.
- Pannell, J., Eppley, S.M., Dorken, M.E., Berjano, R. 2014. Regional variation in sex ratios and sex allocation in androdioecious *Mercurialis annua*. *Journal of Evolutionary Biology* 27(7):1467-77.
- Pannell, J, Obbard, D.J., Buggs, R.J.A. 2004. Polyploidy and the sexual system: what can we learn from *Mercurialis annua*? *Biological Journal of the Linnean Society* 82:547-560.
- Pfeiffer, T., Roschanski, A., Pannell, J., Korbecka, G., Schnittler, M. 2011. Characterization of microsatellite loci and reliable genotyping in a polyploid plant, *Mercurialis perennis* (Euphorbiaceae). *Journal of Heredity* 102:479-488.
- Qiu, S., Bergero, R., Charlesworth, D. 2013. Testing for the footprint of sexually antagonistic polymorphisms in the pseudoautosomal region of a plant sex chromosome pair. *Genetics* 194:663-672.
- Renner, S.S., Ricklefs, R.E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* 82:596-606.
- Rice, W.R. 1984. Sex-chromosomes and the evolution of sexual dimorphism. *Evolution* 38:735-742.
- Rice, W.R. 1987. The accumulation of sexually antagonistic genes as a selective agent promoting the evolution of reduced recombination between primitive sex chromosomes. *Evolution* 41:911-914.
- Sanchez-Vilas, J., Pannell, J. 2011a. Sex-differential herbivory in androdioecious *Mercurialis annua*. *PLoS One* e22083.
- Sanchez-Vilas, J., Pannell, J. 2010. Differential niche modification by males and females of a dioecious herb: extending the Jack Sprat effect. *Journal of Evolutionary Biology* 23:2262-2266.

- Sanchez-Vilas, J., Pannell, J. 2011b. Sexual dimorphism in resource acquisition and deployment: both size and timing matter. *Annals of Botany* 107:119-126.
- Sanchez-Vilas, J., Turner, A., Pannell, J. 2011. Sexual dimorphism in intra- and interspecific competitive ability of the dioecious herb *Mercurialis annua*. *Plant Biology* 13:218-222.
- Spigler, R.B., Lewers, K.S., Ashman, T.L. 2011. Genetic architecture of sexual dimorphism in a subdioecious plant with a proto-sex chromosome. *Evolution* 65:1114-1126.
- Thomson, J.D., Barrett, S.C.H. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. *American Naturalist* 118:443-449.
- Thomson, J.D., Brunet, J. 1990. Hypotheses for the evolution of dioecy in seed plants. *Trends in Ecology and Evolution* 5:11-16.
- Torices, R., Méndez, M., Gómez, J.M. 2011. Where do monomorphic sexual systems fit in the evolution of dioecy? Insights from the largest family of Angiosperms. *New Phytologist* 190:238-248.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A. 1968. *Flora Europaea*. Cambridge University Press, Cambridge. Reino Unido.
- Vamosi, J.C., Vamosi, S.M. 2004. The role of diversification in causing the correlates of dioecy. *Evolution* 58:723-731.
- Weeks, S.C., Benvenuto, C., Reed, S.K. 2006. When males and hermaphrodites coexist: a review of androdioecy in animals. *Integrative and Comparative Biology* 46:449-464.
- Willson, M.F. 1982. Sexual selection and dicliny in angiosperms. *American Naturalist* 119:579-583.
- Wilson, W.G., Harder, L.D. 2003. Reproductive uncertainty and the relative competitiveness of simultaneous hermaphroditism versus dioecy. *American Naturalist* 162:220-241.
- Wolf, D.E., Takebayashi, N. 2004. Pollen limitation and the evolution of androdioecy from dioecy. *American Naturalist* 163:122-137.
- Yeung, K., Miller, J.S., Savage, A.E., Husband, B.C., Igic, B., Kohn, J.R. 2005. Association of ploidy and sexual system in *Lycium californicum* (Solanaceae). *Evolution* 59:2048-2055.