

**STRATEGIES D'ALLOCATION DES RESSOURCES
ET SEX-RATIO CHEZ LES ESPECES
VEGETALES DIOIQUES: EXEMPLE DU
RUMEX ACETOSELLA L. (POLYGONACEES) ET
COMPARAISON AVEC D'AUTRES ESPECES**

Josep ESCARRÉ¹, Claudié HOUSSARD¹ & Alain LACOSTE²

En homenatge al Dr. Oriol de Bolòs i Capdevila, antic professor d'un de nosaltres (J.E.) que aprenqué de l'homenatjat la diversitat fascinant del món vegetal i la importància del treball de camp.

ABSTRACT

Resource allocation and sex ratio in dioecious plant species: the case of *Rumex acetosella* (*Polygonaceae*) and comparison with other dioecious species

Biased sex ratios (Males/Females) of adult flowering individuals of dioecious plant species may be the result of a trade-off in resource allocation between growth and reproduction. Differences between the two sexes in their energetic costs of sexual reproduction may lead to a greater mortality or reduced vegetative growth of females. Published sex ratios of dioecious species were compared to the results of a study of natural populations of *Rumex acetosella* (*Polygonaceae*) along a successional gradient of old fields differing in their date since abandonment, in two sites 30 km south of Paris (France). In early successional stages (from 6 months to 1 year after abandonment) sex ratios of flowering individuals were near unity or with a slight predominance of females. In fields 4 years after abandonment there was an increase in the proportion of male ramets and after 15 years the sex ratio was significantly male-biased. Experimental results showed that male-biased sex ratios in old successional stages may be linked to a greater cost of flowering in female plants than in male plants, such that the allocation of resources to vegetative propagation in females is reduced following flowering. Therefore female individuals less competitive than males will decline in abundance as succession proceeds. A literature survey showed that male-biased sex ratios are rather common in natural populations of dioecious plant species. However there were some examples where

¹ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UPR 9056 (CNRS), 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5.

² Laboratoire de Biologie Végétale (Populations et Communautés), URA 2154 (CNRS), Univ. Paris XI, Bat. 362, F-91405 Orsay cedex.

female plant species showed higher photosynthetic efficiency or larger growth periods than males, the trade-off between growth and reproduction disappeared or was greatly reduced and sex ratios were female biased. Finally it appears that the evolution towards sexual dimorphism is increased by harsh ecological conditions or in the boundary of species range.

Key words: Dioecy, *Rumex acetosella*, sex-ratio, resource allocation, trade-off, sexual reproduction.

RÉSUMÉ

Les changements de sex-ratio (nombre de pieds mâles sur nombre de pieds femelles) chez les espèces dioïques pourraient refléter des contraintes au niveau de l'allocation des ressources aux structures de maintien ou à la reproduction qui affecteraient de manière privilégiée l'un des deux sexes, souvent le sexe femelle. Nous avons comparé les résultats publiés dans la littérature sur des espèces dioïques à ceux que nous avons obtenu avec *Rumex acetosella* L. (Polygonacées), une espèce dioïque présente dans des successions après abandon des cultures, dans deux sites à 30 km au sud de Paris. En début de succession (6 mois à 1 an d'abandon) le nombre de pieds florifères des deux sexes est sensiblement équivalent ou bien il y a une légère prédominance des femelles. A partir de 4 ans et jusqu'à 15 ans d'abandon (l'espèce n'est pas présente au delà de 15 ans), le sex-ratio devient de plus en plus biaisé en faveur des individus mâles. La raison de la disparition des femelles est l'investissement élevé dans la production de fruits, qui se fait au détriment de leur multiplication végétative, rendant les individus de moins en moins compétitifs face à la fermeture progressive du milieu. Les individus mâles qui investissent uniquement dans la floraison résistent mieux à l'augmentation de la compétition interspécifique d'où leur prédominance dans les stades âgés. L'analyse bibliographique montre que chez d'autres espèces l'excès des mâles est aussi une situation courante dans les communautés végétales. Cependant il existe des cas où les femelles par leur meilleure efficacité photosynthétique ou par une plus longue saison de croissance peuvent supporter le coût élevé de la fructification sans être trop pénalisées. Il apparaît aussi que l'évolution vers un dimorphisme sexuel semble favorisée par des conditions soit extrêmes soit à la limite de l'aire de l'espèce.

1. Introduction

Chez les végétaux, la dioécie est un système de reproduction dans lequel les fleurs mâles et femelles sont portées par des individus distincts.

Selon YAMPOLSKY & YAMPOLSKY (1922), au moins 75% des familles d'angiospermes présentent une ou plusieurs espèces dioïques, ce qui finalement en fait un système de reproduction assez répandu. Une estimation de RENNER & RICKLEFS (1995), prenant en compte les récents réaménagements taxonomiques et nomenclaturaux ramène, pour 240 000 espèces d'angiospermes, le taux d'espèces dioïques à environ 6%.

Cette relative "rareté" de la dioécie et sa distribution inégale entre les familles des plantes supérieures, ainsi que selon les régions (BAWA, 1980; FLORES & SCHEMSKE, 1984; BAKER & COX, 1984), a conduit LEWIS (1942) à avancer l'hypothèse selon laquelle le dimorphisme sexuel est le fruit d'une évolution récente par rapport à la cosexualité et qu'il s'est réalisé successivement dans des groupes isolés.

L'étude des plantes dioïques (ainsi que des monoïques, gynodioïques, androdioïques, etc.) a connu récemment un regain d'intérêt, tant parmi les modélisateurs

que chez les biologistes de terrain. Un des sujets fréquemment abordé est celui de l'allocation de ressources à la reproduction sexuelle chez les individus mâles et femelles, ainsi que ses conséquences sur leur croissance, sur leur survie respective et donc sur les sex-ratios des populations (WILLSON, 1979; CHARNOV, 1982; BIERZYCHUDEK & ECKARDT, 1988). Trois types de sex-ratios ont été ainsi définis. Le "primary sex-ratio" est le nombre d'individus mâles par rapport aux femelles immédiatement après que les gamètes aient fusionné pour donner le zygote. Le "secondary sex-ratio" est celui des individus mâles et femelles quand ils deviennent autonomes. Enfin le "tertiary sex-ratio" est celui des individus adultes (voir par exemple GREENWOOD & ADAMS, 1987). C'est du dernier principalement qu'il sera question ici, puisque dans les populations naturelles, il est très difficile de déterminer les primary et secondary sex-ratios quand les individus des deux sexes sont morphologiquement identiques avant la floraison. On ne peut en avoir une idée qu'en conditions contrôlées, en minimisant les causes de mortalité.

FISHER (1930) a été le premier à argumenter d'une façon convaincante pour considérer que la sélection naturelle stabilisait les sex-ratios des populations, dans la mesure où le sexe minoritaire produisait proportionnellement plus de descendants lorsque la population tend à dévier de l'équilibre. Selon cet auteur, le secondary sex-ratio des descendants est de 1:1 si la production d'individus des deux sexes est aussi "coûteuse" (voir MACARTHUR, 1965; CHARNOV, 1982).

Cette théorie présente cependant quelques exceptions, par exemple lorsque la mère peut "choisir" le sexe de ses descendants (héritage cytoplasmique), le chromosome Y étant génétiquement inactif (FRANKEL & GALUN, 1977), ou bien quand le sexe de la plante est déterminé par des conditions environnementales.

2. Pourquoi les sex-ratios sont-ils déséquilibrés dans la nature?

Les premiers travaux de LEWIS (1942) sur les proportions des sexes chez les espèces dioïques laissaient penser que, dans les populations naturelles, les femelles étaient plus nombreuses que les mâles. Actuellement cette opinion est battue en brèche, et la plupart des études effectuées, non seulement sur les plantes dioïques mais aussi sur des espèces possédant d'autres systèmes de reproduction, tendent à montrer une prépondérance des mâles (LLOYD & WEBB, 1977). Dans une révision très récente, DELPH (sous-presse) indique que sur 44 espèces étudiées, 25 montrent des sex-ratios déséquilibrés en faveur des mâles (57% des espèces), 13 espèces présentent un sex-ratio équilibré et uniquement 6 ont un excès de femelles.

Plusieurs raisons peuvent être invoquées pour expliquer la prédominance des mâles dans les communautés naturelles. ALLEN & ANTOS (1993) et GARCIA & ANTOR (1995) (voir d'autres références chez ces deux auteurs) ont énuméré les facteurs associés aux sex-ratios déséquilibrés chez les plantes: (1) des taux de croissance différents entre les deux sexes, les mâles ayant généralement des taux plus élevés que les femelles, (2) chez les espèces ayant une multiplication végétative, des coûts différents attachés à la reproduction sexuée limiteraient la croissance végétative, conduisant à des sex-ratios biaisés des ramets, (3) des différences de

maturité reproductive et de fréquence de floraison entre les deux sexes, les mâles étant souvent plus précoces et fleurissant aussi plus souvent, (4) une ségrégation spatiale des sexes par suite d'une différenciation de leur niche écologique et, enfin, (5) une mortalité différentielle des genets mâles et femelles.

Cependant on trouve dans la littérature des cas (moins nombreux) où les femelles sont plus abondantes que les mâles. Chez ces espèces, ce sont parfois les primary sex-ratios qui sont déjà déséquilibrés en faveur des femelles. On peut énumérer trois mécanismes d'ordre génétique pour rendre compte de ce phénomène (ELMQVIST *et al.*, 1988): (1) la différence de succès entre gamètes mâles et femelles, les tubes polliniques contenant le chromosome Y ayant une plus faible vitesse de croissance; en conditions de pollinisation dense, on obtiendrait plus fréquemment des femelles (CORRENS, 1928); (2) le biais en faveur des femelles apparaît dans les niveaux polyploïdes chez les espèces où la détermination du sexe s'effectue selon le rapport entre autosomes et chromosomes sexuels (voir FRANKEL & GALUN, 1977). Enfin (3) l'apomixie entraînerait une dominance des femelles, mais les modalités de ce système de reproduction chez les espèces dioïques n'ont pas été étudiées attentivement (voir BIERZYCHUDEK, 1989).

LLOYD (1973) avait été le premier à remarquer qu'en général, chez les angiospermes dioïques, les sex-ratios biaisés en faveur des mâles sont caractéristiques d'espèces pérennes fleurissant répétitivement et qu'ils pourraient être dus en partie à des différences de croissance post-reproductive entre sexes. Selon cet auteur, la prépondérance des mâles ne serait pas sélectionnée directement mais serait une conséquence de la compétition entre les individus des deux sexes pendant la reproduction sexuelle.

Certains résultats suggèrent que le dimorphisme sexuel entre mâles et femelles est probablement le résultat d'une sélection agissant d'une manière indépendante sur les sexes (MEAGHER, 1984). Cependant, les gains qui pourraient résulter de l'évolution de ces différences, comme l'accroissement de la capacité compétitive de l'espèce, doivent être contrebalancés par des contraintes restreignant ces divergences afin d'assurer la reproduction (COX, 1981).

3. Le cas de *Rumex acetosella*

Nous avons testé ces hypothèses sur *Rumex acetosella* L. (Polygonacées), petite herbacée pérenne à système de reproduction dioïque, très abondante dans les parcelles post-culturelles autour de Paris, et qui persiste dans des communautés correspondant à 15-20 ans d'abandon, tant qu'elles ne sont pas dominées par les ligneux. Certaines caractéristiques de l'espèce en font un bon modèle biologique: elle produit de graines en grand nombre, a de faibles exigences germinatives, possède un cycle biologique court (environ 4 mois entre la germination et la fructification) et une multiplication végétative très active au moyen de bourgeons racinaires qui rendent possible le clonage.

La systématique du "groupe *acetosella*" a fait l'objet de nombreuses études et controverses (voir par exemple: LÖVE, 1983; DEN NIJS, 1984). Le taxon considéré dans nos recherches est hexaploïde à $2n = 42$ chromosomes.

R. acetosella fait partie du groupe d'espèces ayant une détermination du sexe à chromosome Y actif (appelé type "*Melandrium*"), où sa seule présence induit la masculinité. La proportion des sexes dans des populations naturelles de l'espèce, a fait l'objet de nombreuses études, dont nous résumerons les principaux résultats:

Les premiers comptages effectués par LÖVE (1944) font apparaître des sex-ratios équilibrés. Cet auteur est le premier à avoir montré que le déterminisme du sexe chez cette espèce implique un sex-ratio de graines germées égal à 1. PUTWAIN & HARPER (1972) ont recensé les pieds florifères de *R. acetosella* dans 9 stations du Pays de Galles. Ils obtiennent des rapports entre sexes significativement biaisés en faveur des femelles dans 4 cas et en faveur des mâles dans 1 cas. LOVETT DOUST & LOVETT DOUST (1985), dans le Massachusetts, obtiennent aussi des résultats biaisés en faveur des femelles dans 5 des 8 populations étudiées, pour la plupart dans des sites régulièrement perturbés. GARDOU & BIGOT (1974), dans plusieurs groupements végétaux de la région parisienne, ont aussi obtenu un sex-ratio significativement biaisé en faveur des femelles. Enfin, HARRIS (1968) dans 44 populations naturelles en Nouvelle Zélande, a obtenu un sex-ratio en faveur des mâles (517/447; $\chi^2 = 5,08$ $p < 0,05$).

KORPELAINEN (1991, 1992) a observé en Finlande que les sex-ratios de *R. acetosella* variaient suivant les populations, semblant indiquer une ségrégation spatiale. L'auteur a aussi démontré que les mâles souffraient d'une plus forte mortalité avec la progression de la saison de végétation.

L'interprétation globale des observations de terrain, 'est cependant délicate puisque les mesures ont été prises à une date unique et, le plus souvent dans des sites pour lesquels les conditions écologiques ne sont pas ou peu précisées.

Cependant certains travaux semblent indiquer que lorsque les observations sont effectuées selon un gradient écologique ou de maturité des communautés, les deux sexes du *R. acetosella* ont tendance à montrer des réponses distinctes. Ainsi, selon une étude en conditions contrôlées de ZIMMERMAN & LECHOWICZ (1982), les mâles de l'espèce développeraient plus de biomasse que les femelles dans les zones sèches d'un gradient hydrique expérimental. D'autre part, d'après HARRIS (*op.cit.*), les sites jeunes ou soumis périodiquement à des perturbations présenteraient des sex-ratios équilibrés (1:1) ou à prédominance de femelles, tandis que dans les stades âgés ou les communautés non perturbées il y aurait plus d'individus mâles (143/86 $p < 0.01$).

On peut formuler l'hypothèse que les femelles ont des coûts énergétiques liés à la reproduction (fructification) plus élevés que les mâles, et que en raison de cet investissement il y aurait une réduction de la croissance végétative. Elles seraient donc, éliminées des communautés fermées par le jeu de la compétition interspécifique. Par contre, dans les sites perturbés où celle-ci est très réduite, les individus femelles ne seraient pas pénalisés.

Pour tester ces hypothèses, nous avons entrepris d'étudier les variations des sex-ratios chez *Rumex acetosella* le long d'une succession post-culturale après abandon de culture dans la région d'Orsay (Ile de France, au sud de Paris).

Nous avons supposé que les modifications biotiques et abiotiques qui se pro-

duisent au cours du temps, affectent l'allocation de biomasse aux organes végétatifs et reproducteurs des individus mâles et femelles, et qu'il en résulte une mortalité différentielle se traduisant par des sex-ratios biaisés en faveur de l'un ou de l'autre sexe selon les stades de la succession.

Les objectifs de nos investigations étaient doubles:

- 1) Etudier l'évolution du sex-ratio de populations naturelles de *R. acetosella* dans des communautés correspondant à un gradient de succession;
- 2) Identifier les mécanismes déterminant le sex-ratio, en étudiant en particulier l'allocation de biomasse des populations concernées, sur le terrain et en conditions contrôlées.

4. Evolution du sex-ratio de *Rumex acetosella* le long de la succession

Les recensements des pieds mâles et femelles dans sept parcelles d'abandon cultural variant de 6 mois à 15 ans environ (Figure 1) sont donnés par parcelle et par date de récolte le long de la saison de végétation (voir aussi ESCARRÉ *et al.*, 1987; ESCARRÉ & THOMPSON, 1991).

Le sex-ratio au cours de la saison de végétation montre une évolution depuis une égalité (B_1) ou d'un excès de femelles (C_1 et C_2), vers un sex-ratio biaisé en faveur des mâles (C_4 , C_6 , C_{15} et B_{15}).

Ces résultats de terrain pouvaient-ils être obtenus en conditions contrôlées? Une succession dans laquelle il y aurait uniquement des individus de *R. acetosella*, a été simulée en repiquant en pots (diamètre 50 cm.) une cinquantaine de graines de l'espèce (ESCARRÉ & HOUSSARD, 1991). Le sex-ratio des graines produites par une plante est théoriquement de 1 (50% de plantes sont des mâles et 50% des femelles) en dehors de toute mortalité (primary sex-ratio).

Le sex-ratio des ramets en fleur dans chaque pot a été suivi pendant quatre ans au moment de la floraison. Les résultats montrent (Figure 2) que pendant les deux premières années le sex-ratio est équilibré ou biaisé en faveur des femelles. Par contre, au cours de la troisième et de la quatrième année les sex-ratios sont de plus en plus biaisés en faveur des mâles dans ces populations expérimentales. Les résultats obtenus sont donc en accord avec les observations dans des populations naturelles.

5. Un début d'interprétation?

Ces constatations posent un double problème: 1) Pourquoi les femelles sont-elles plus abondantes dans les stades jeunes de la succession, en général favorables à la croissance? 2) Pourquoi sont-elles de moins en moins nombreuses au cours de la succession par rapport aux individus mâles?

Nous pouvons éliminer les hypothèses relatives au changement de sexe puisque ce phénomène n'a jamais été remarqué chez les individus cultivés pendant plusieurs années au jardin expérimental et qu'aucun auteur n'a observé cette éventualité chez

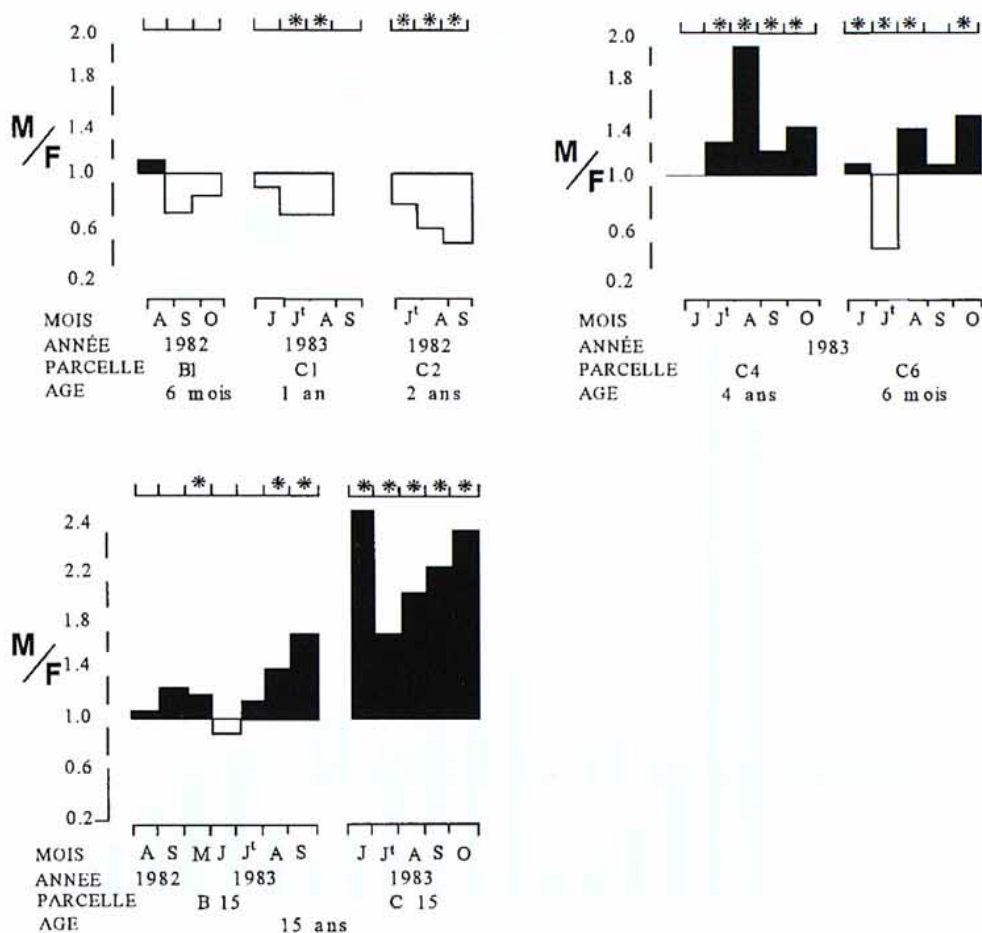


Figure 1. Sex-ratios (Mâles/Femelles) des individus florifères de *Rumex acetosella* L. relevés dans des parcelles post-culturales à différentes dates au cours de la période de végétation en 1982 et 1983. ■: les mâles (M) dépassent en nombre les femelles (F). □: les femelles dépassent en nombre les mâles. (*) χ^2 significatif au seuil de 5% (d'après les données de ESCARRÉ *et al.*, 1987).

Sex ratios (Males/Females) of flowering individuals of *Rumex acetosella* L. from abandoned fields, recorded during two years, 1982 and 1983, at different dates of the growing season. ■: male-flowering ramets (M) significantly outnumbered female-flowering ramets (F). □: females outnumbered males. (*) Significant χ^2 at 5% (data from ESCARRÉ *et al.*, 1987).

l'espèce. Par ailleurs, nous avons vu qu'il n'y avait pas de changements importants de sex-ratio dans une population déterminée en fonction de la date de recensement. Il n'y a donc pas de différences de date de floraison entre les sexes. Restent donc deux hypothèses pour expliquer les sex-ratios déséquilibrés: 1) l'élimination sélective du sexe qui est le plus pénalisé par la reproduction sexuée (dans notre cas les femelles); 2) la différenciation de la niche écologique entre mâles et femelles.

Pour tester la première hypothèse nous avons effectué deux expériences. Dans la première, a été comparée *in situ*, le long d'un gradient successional, l'allocation de ressources à la reproduction des mâles et femelles (ESCARRÉ & HOUSARD, 1989). Dans la seconde, nous avons évalué les coûts de la reproduction sexuée: a) en comparant les différences d'allocation de ressources entre

individus florifères et végétatifs, b) en quantifiant les effets de la floraison sur la multiplication végétative des individus des deux sexes.

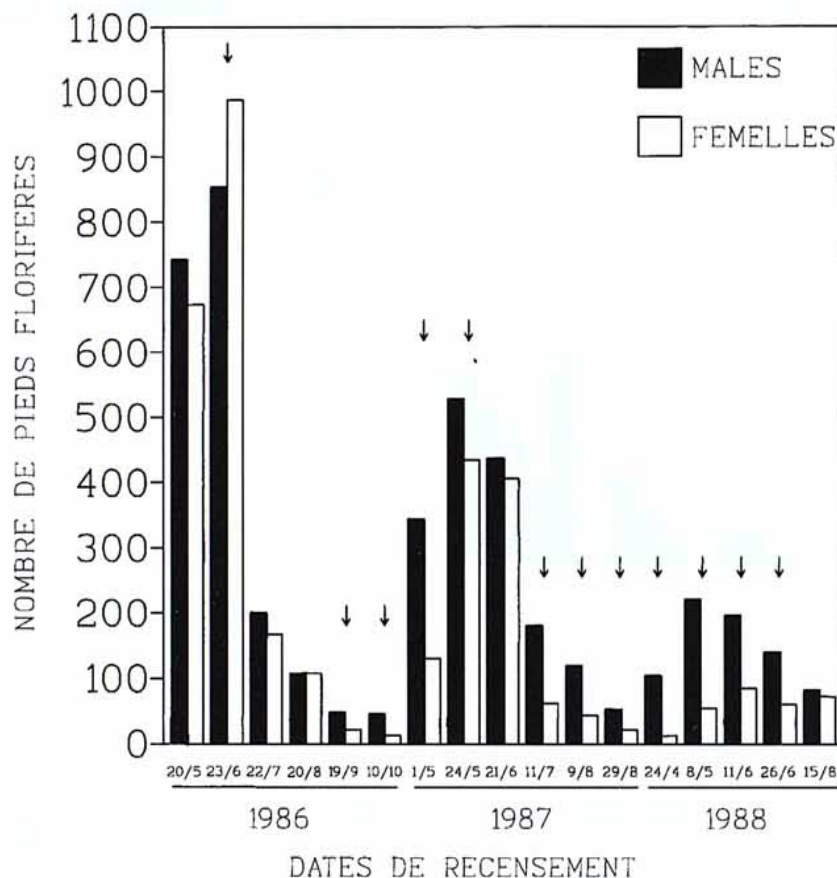


Figure 2. Nombre de pieds florifères mâles et femelles en conditions contrôlées de *Rumex acetosella* L. issues de graines récoltées dans 5 parcelles post-culturales. Les résultats des cinq populations n'étaient pas significativement différents et ont été réunis. (↓) Valeur du sex-ratio (Mâles/Femelles) significativement différent de 1 ($p < 0.05$) avec un test G (d'après ESCARRÉ & HOUSSARD, 1991, modifié).

Number of male and female flowering ramets of *Rumex acetosella* L. in controlled conditions from seeds collected in five abandoned fields. The results of the five populations were not significantly different and were pooled. (↓) Sex ratio (Males/Females) significantly different from 1 with a G-test (after ESCARRÉ & HOUSSARD, 1991, modified).

Pour tester expérimentalement la deuxième hypothèse, il était nécessaire de montrer que les normes de réaction des individus des deux sexes se croisaient le long d'un gradient écologique, autrement dit les femelles par exemple se développeraient mieux que les mâles dans les sites favorables à la croissance tandis que les mâles dépasseraient les femelles dans les sites défavorables. Le gradient expérimental envisagé (HOUSSARD *et al.*, 1994), combinait des densités et des apports en nutriments variables (pour plus de détails sur cette technique, voir FINLAY & WILKINSON, 1963; GARBUTT & ZANGERL, 1983; TAYLOR & AARSSSEN, 1988).

6. Différences de biomasse et d'allocation de ressources entre mâles et femelles et entre stades de la succession

Dans les populations ayant fait l'objet des études de sex-ratio et aux mêmes dates, nous avons récolté dix individus florifères des deux sexes et déterminé la biomasse investie dans les tiges, les feuilles et la reproduction. Les résultats de l'étude montrent (Figure 3) qu'avec l'accroissement de la maturité de l'habitat, les

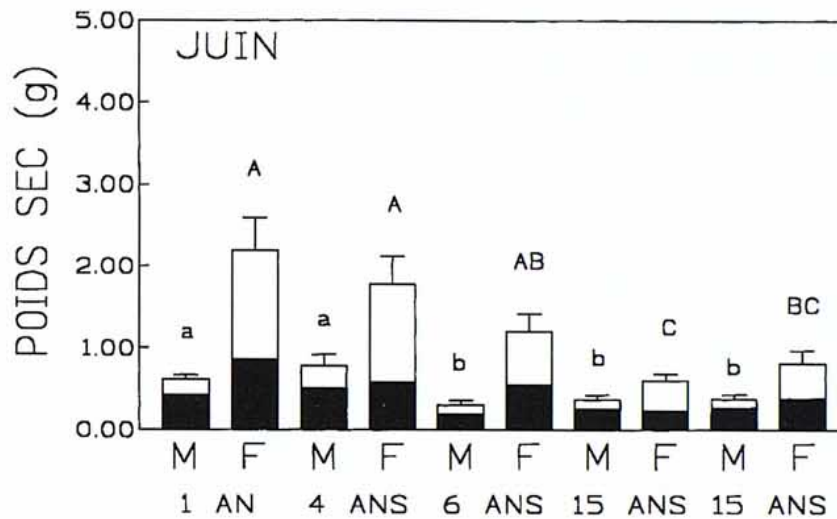


Figure 3. Biomasse aérienne moyenne (+SE), décomposée en poids de matière sèche (en g) de la biomasse sexuée et de la biomasse végétative, des mâles et des femelles de *Rumex acetosella* L. récoltés au mois de juin 1983, dans des parcelles d'âge d'abandon croissant (de 1 an à 15 ans). Pour chaque sexe, les histogrammes non surmontés des mêmes lettres (majuscules pour les femelles et minuscules pour les mâles) sont significativement différents au seuil de $p < 0.05$ (d'après ESCARRÉ & HOUSSARD, 1989, modifié).

Mean aboveground biomass (+SE), partitioned as dry weight (g) of sexual biomass and vegetative biomass, of male and female individuals of *Rumex acetosella* L. collected in June 1983, from abandoned fields of different successional ages (from 1 year to 15 years old). For each sex, the histograms which do not share the same code letter (capital letters for females and lower case letters for males) are significantly different at $p \leq 0.05$ (after ESCARRÉ & HOUSSARD, 1989, modified).

mâles et les femelles investissent de moins en moins de biomasse dans la reproduction sexuée. Chez les femelles, le maximum d'effort reproductif se produit plus tardivement que chez les mâles et reste concentré sur une période très restreinte (juin-juillet). A cette époque, la biomasse végétative des femelles des jeunes populations qui produisent l'effort reproductif maximal est largement supérieure à celle des mâles. Ainsi le coût énergétique de la reproduction chez les femelles impliquerait une reproduction plus tardive que chez les mâles donc lorsque la plante a accumulé plus d'assimilats. L'étude comparative des populations en ce qui concerne l'effort reproductif semble donc confirmer les hypothèses formulées par les modèles de stratégies adaptatives (voir MACARTHUR & WILSON, 1967; HARPER, 1967; GADGIL & SOLBRIG, 1972; SOUTHWOOD, 1988,) avec une chute de l'allocation la reproduction le long de la succession. Néanmoins, les femelles se conforment plus au modèle que les mâles. Elles présentent des différences très importantes

entre populations, surtout en début de saison de végétation. Nos expériences en conditions contrôlées confirment entièrement les résultats de terrain (voir par exemple ESCARRÉ *et al.*, 1985; ESCARRÉ *et al.*, 1987; ESCARRÉ *et al.*, 1994).

Ces derniers ont donc montré que les différences entre mâles et femelles sont maximales en conditions de croissance favorables, propres aux stades initiaux de la succession. Par contre, dans les vieux stades et à la fin de la période de croissance, ces différences s'amenuisent considérablement.

Peut-on donc parler de différences de niche écologique entre les deux sexes? L'hypothèse semble peu probable dans la mesure où, même si les mâles sont plus abondants en fin de succession, leur biomasse n'est pas supérieure à celle des femelles. Cependant, en conditions naturelles, d'autres facteurs environnementaux peuvent masquer des différences.

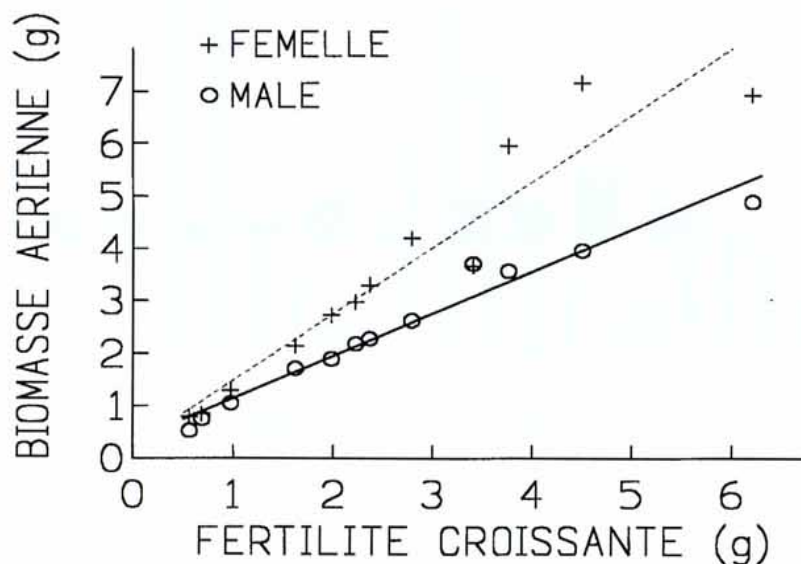


Figure 4. Droites de régression de la biomasse aérienne (g) des individus mâles et femelles de *Rumex acetosella* L. en fonction d'un gradient de fertilité (g) obtenu en faisant varier le niveau trophique du sol et la densité (2, 4 et 6 plantes) dans des pots. Les valeurs de biomasse moyenne par individu en abscisses (mâles et femelles confondus) donnent un indice de fertilité. Pour plus de détails sur la technique, voir FINLAY et WILKINSON (1963). Les coefficients de régression (0.81 pour les individus mâles et 1.32 pour les femelles) étaient significativement différents (Test de Tukey-Kramer, $p < 0.05$). $R^2 = 0.96$ ($p < 0.001$) pour les deux sexes (d'après HOUSSARD *et al.*, 1994, modifié).

Regression lines of mean aboveground biomass (g) of male and female individuals of *Rumex acetosella* L. on a resource availability gradient (g) established using three density (2, 4 and 6 plants per pot) and four nutrient levels. The mean aboveground biomass per individual per pot provided an index of environmental fertility. For more information about the technique of joint linear regression see FINLAY & WILKINSON (1963). Regression coefficients (0.81 for males and 1.32 for females) were significantly different (Tukey Kramer test, $p < 0.05$). $R^2 = 0.96$ ($p < 0.001$) for both sexes (after HOUSSARD *et al.*, 1994, modified).

La réaction des deux sexes au gradient expérimental peut donner des éléments de réponse. Les résultats (Figure 4) montrent qu'en terme de biomasse les femelles se développent beaucoup mieux que les mâles dans les parties les plus favorables du gradient, tandis qu'il n'y a pas de différences dans les parties les plus défavorables. Les normes de réaction des deux sexes divergent, mais elles ne se croisent pas. Ce

résultat montre que si les niches écologiques entre les individus mâles et femelles de *Rumex acetosella* sont comparables, il y a cependant une plus grande capacité des femelles à exploiter des milieux riches.

Si l'on élimine l'hypothèse de la différenciation de niche, il reste à envisager celle selon laquelle les femelles seraient relativement plus pénalisées que les mâles après floraison et fructification.

Afin d'examiner les coûts liés à la reproduction, des graines provenant de plusieurs populations ont été mises à germer et repiquées à raison d'une plante par pot. Au moment de la floraison (fructification pour les femelles), nous avons récolté toutes les plantes (individus restés en rosettes et individus florifères) et déterminé, après séchage, la biomasse végétative, la biomasse sexuée, la biomasse racinaire, la biomasse des rejets (tiges aériennes qui se développent autour de la plante mère) ainsi que le nombre de ceux-ci. Les deux derniers paramètres fournissent une estimation de l'énergie investie par la plante dans la multiplication végétative.

Pour les plantes restées en rosette, a été conservé un bourgeon racinaire au moment de la récolte, lequel a permis après repiquage de connaître l'année suivante le sexe de l'individu. Nous pouvions ainsi vérifier si les différences d'allocation de ressources entre mâles et femelles se manifestaient uniquement au moment de la floraison, ou bien si elles existaient déjà à l'état de rosette.

La Figure 5 montre les résultats de cette expérience. On peut observer que les femelles florifères produisent plus de biomasse aérienne que les mâles florifères. Aucune différence entre les rosettes des deux sexes n'a été observée. Cependant, leur biomasse aérienne était inférieure à celle des individus florifères, alors que leur biomasse racinaire était supérieure.

Les différences les plus importantes concernent la biomasse allouée aux rejets. On peut constater qu'il n'y a pas de différences entre les individus mâles florifères et ceux restés au stade rosette. Par contre, la biomasse allouée à la production de rejets est significativement inférieure chez les femelles florifères. Ces résultats montrent clairement que la reproduction sexuée est plus coûteuse chez les femelles que chez les mâles et qu'elle explique leur disparition progressive de la succession au fur et à mesure que le milieu se ferme (voir HOUSSARD *et al.* 1994, pour plus de précisions). On sait par ailleurs que, chez les plantes clonales, la multiplication végétative devient plus importante que la reproduction sexuée, avec la fermeture progressive du milieu (VAN MIERLO & VAN GROENENDAEL, 1991).

7. Comparaisons avec d'autres espèces

Le fait que, chez *R. acetosella*, les femelles produisent un effort reproductif (correspondant à la maturation des fruits) largement supérieur aux mâles, semble être un schéma assez général (voir p. ex. HANCOCK & BRINGHURST, 1980; MEAGHER, 1980, 1982; GROSS & SOULE, 1981; WADE *et al.*, 1981; BULLOCK, 1984; AGREN, 1988 a & b; ARMSTRONG & IRVINE, 1989; ALLEN & ANTOS, 1993; LOKKER *et al.*, 1994; GARCIA & ANTOR, 1995; CARROLL & DELPH, 1996).

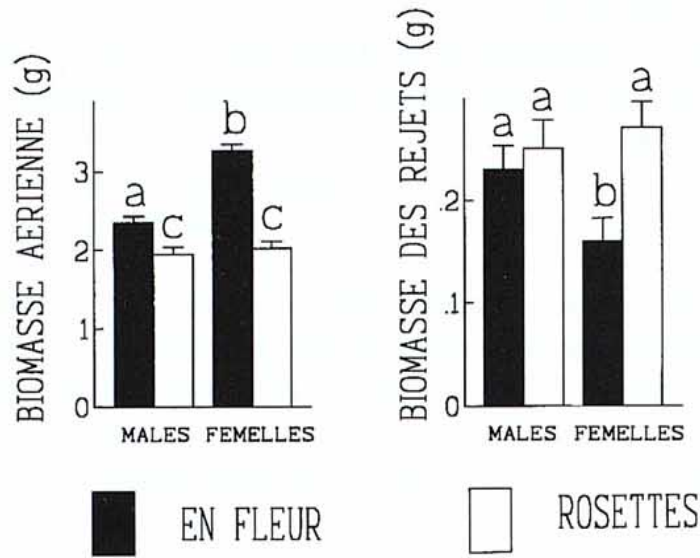


Figure 5. Biomasse aérienne et biomasse des rejets végétatifs pour les individus florifères ou végétatifs des deux sexes de *Rumex acetosella* L. Les histogrammes (+SE) non surmontés des mêmes lettres sont significativement différents au seuil de $p < 0.05$ (d'après HOUSSARD *et al.*, 1994, modifié).

Mean aboveground biomass and sprout biomass per flowering and non-flowering individuals of male and female plants of *Rumex acetosella* L. The histograms (+SE) with different letters are significantly different at the $p < 0.05$ level (after HOUSSARD *et al.*, 1994, modified).

La relation entre coûts de la reproduction et sex-ratio biaisé a été faite par de nombreux auteurs (voir p. ex. BIERZYCHUDEK & ECKARDT, 1988). Mais encore faut-il évaluer ces coûts et leurs répercussions sur les autres structures de la plante, montrer leur incidence sur la valeur adaptative de l'individu et sur sa capacité à survivre après la reproduction (voir p. ex. une discussion dans REEKIE & BAZZAZ, 1987).

Les études qui démontrent expérimentalement cette relation ne sont pas très nombreuses. On peut citer celles d'AGREN (1988) chez *Rubus chamaemorus*, de LUKEN (1987) sur *Rhus typhina* ainsi que de CLARK & CLARK (1988) sur *Zamia skinneri*.

Enfin, ALLEN & ANTOS (1993) montrent chez *Oemleria cerasiformis* que le sex-ratio est biaisé dans 56 des 60 populations étudiées, celles ayant le sex-ratio le plus déséquilibré occupant les stades avancés de la succession. Les auteurs mettent en évidence que la prédominance des individus mâles est due à la plus forte mortalité et à la moindre croissance des femelles. La similarité de ces résultats avec ceux que nous avons obtenu chez *Rumex acetosella* suggère que les mêmes mécanismes s'appliquent à de nombreuses espèces (ESCARRÉ & HOUSSARD, 1991).

8. Espèces ayant un sex-ratio biaisé en faveur des femelles

Même si les cas où les femelles sont davantage pénalisées que les mâles par la reproduction sont très abondants, il existe cependant des espèces dont le sex-ratio des populations est biaisé en faveur des femelles. Nous avons vu auparavant (voir § 2) que les mécanismes sont essentiellement d'ordre génétique, mais dans certains cas les femelles ne semblent pas être pénalisées après la reproduction (voir § 9).

Une telle situation se rencontre, chez les genres tels que: *Silene* (MULCAHY, 1967; PRENTICE, 1984), *Rumex* (SPRECHER, 1913; CORRENS, 1922; SMITH, 1963; ZUK, 1963; RYCHLEWSKI & ZARZYCHI, 1980; PUTWAIN & HARPER, 1972; *Humulus* (références dans KAY & STEVENS, 1986), *Aciphylla* (GODLEY, 1964).

On a invoqué parfois le rôle potentiel de l'herbivorie pour expliquer ce phénomène. Ainsi, BOECKLEN & HOFFMAN (1993) ont recensé 79% de cas où les mâles sont les plus touchés par l'herbivorie, par exemple chez plusieurs espèces de *Salix* (DANELL *et al.*, 1985, 1991; ELMQVIST & GARDFJELL, 1988; ALLIENDE, 1989; BOECKLEN *et al.*, 1990). Cependant à égalité de pertes dues aux herbivores, la survie et la reproduction sont parfois plus affectées chez les plantes femelles que chez les mâles (ÅGREN, 1987; ELMQVIST *et al.*, 1987).

9. Les coûts de la reproduction sont-ils toujours différents entre les sexes?

On a signalé des exemples où l'effort reproductif élevé des femelles n'apparaît pas les pénaliser, celles-ci présentant des caractéristiques particulières qui leur permettent de contrebalancer le coût de la reproduction.

Parfois, les femelles fleurissent moins souvent que les mâles et retardent la reproduction jusqu'à ce qu'elles aient atteint une biomasse suffisante pour produire les fruits (révision in LLOYD & WEBB, 1977; MEAGHER & ANTONOVICS, 1982; CLARK & CLARK, 1988; CIPOLLINI & STILES, 1991; THOMAS & LA FRANKIE, 1993). On observe aussi fréquemment, en conditions naturelles que les femelles ont une taille supérieure, une plus longue saison de croissance, ou une meilleure efficacité photosynthétique que les mâles, qui devraient leur permettre de supporter le coût élevé de la production de fruits (WALLACE & RUNDEL, 1979; MELAMPY, 1981; CONN & BLUM, 1981; MEAGHER, 1984; DELPH & MEAGHER, 1996; SAKAI & BURRIS, 1985; LOVETT DOUST & LAPORTE, 1991; CRAWFORD & BALFOUR, 1990; CLARK & CLARK, 1988). Par exemple, les structures photosynthétiques qui entourent les fruits, très développées chez certaines femelles d'espèces dioïques, contribuent à leur croissance ainsi qu'à la maintenance des fruits (voir BAZZAZ *et al.*, 1979). Chez *Silene latifolia*, les femelles ont des calices plus développés avec une meilleure efficacité dans la fixation du carbone et des concentrations supérieures en N et en P que chez les mâles (LAPORTE & DELPH, 1996).

Les populations de cette espèce peuvent présenter des sex-ratios biaisés très significativement en faveur des femelles (MULCAHY, 1967; LOVETT DOUST *et*

al., 1987; CARROLL & MULCAHY, 1993, LYONS *et al.*, 1994). GEHRING (1993) a démontré que les femelles accumulent plus de biomasse que les mâles dans la dernière partie de la période de croissance malgré un effort reproductif supérieur et vivent plus longtemps (LAPORTE & DELPH, 1996). D'autres coûts pénalisants attachés aux mâles ont été aussi observés chez cette espèce portant sur l'intensité de l'herbivorie et les attaques par les agents pathogènes (MUENCHOW & DELESALLE, 1992; THRALL & JAROSZ, 1994; SHYKOFF & BUCHELI, 1995; BIÈRE & ANTONOVICS, 1996), ou encore la régénération *in vitro* (YE *et al.*, 1992). Par ailleurs, PURRINGTON & SCHMITT, (1995) ont montré chez cette même espèce, une viabilité des graines mâles limitée dans le temps traduisant une mortalité différentielle après la dispersion des graines, mais avant la germination des plantules.

10. La différenciation de la niche écologique

En examinant la littérature, BIERZYCHUDEK & ECKHART (1988) (voir aussi tableau récapitulatif dans SHEA *et al.*, 1993), font apparaître que, lors de la ségrégation spatiale des sexes d'espèces dioïques, les femelles apparaissent plus abondantes dans les sites riches (sol humide, plus riche en nutriments, faible salinité...) dans 66% des cas étudiés. Cependant, ces auteurs aboutissent à la conclusion que cette ségrégation n'est pas due à une quelconque différenciation de niche mais à la mortalité supérieure des femelles après la reproduction.

Les expériences réalisées chez *Rumex acetosella* sur la réponse des individus à un gradient de fertilité ont montré que les normes de réaction des deux sexes divergeaient mais qu'elles ne se croisaient pas, révélant une absence de différenciation de niche écologique entre mâles et femelles. Les sex-ratios biaisés en faveur des mâles se retrouvent dans les milieux à forte compétition où les conditions environnementales deviennent difficiles pour l'espèce. Mais dans les milieux favorables, les femelles sont aussi abondantes et parfois plus que les mâles. Les travaux de ZIMMERMAN & LECHOWICZ (1982) avaient également suggéré qu'il pouvait y avoir des fonctionnements physiologiques légèrement différents, face à la contrainte hydrique, entre les deux sexes du *R. acetosella*. De même chez *Salix arctica* (DAWSON & BLISS, 1993) et *Acer negundo* (DAWSON & EHLERINGER, 1993) où les femelles occupent les milieux les plus humides alors que les mâles sont plus fréquents dans les endroits secs.

Enfin, chez d'autres espèces dioïques, des relations négatives ont été observées entre la taille et/ou le nombre de fleurs et la taille des feuilles, caractérisant différents optima morphologiques pour chaque sexe (WALLACE & RUNDEL, 1979; BOND & MIDGLEY, 1988; KOHORN, 1994, 1995; MEAGHER, 1994; DELPH & MEAGHER, 1995, 1996), qui améliorent la fitness de l'espèce et pourraient agir comme alternative à la différenciation de la niche.

11. Conclusion et perspectives

En conclusion, nos résultats mettent en évidence des trade-offs entre reproduction et croissance plus importants chez les femelles que chez les mâles de *R. acetosella*, permettant d'expliquer les sex-ratios biaisés trouvés en conditions naturelles. Nous avons observé le même phénomène en conditions contrôlées, sans pouvoir mettre en évidence une différenciation de niche entre les sexes. Le modèle de fonctionnement dégagé chez *R. acetosella* apparaît partagé par un grand nombre d'espèces dioïques, confirmant l'hypothèse de LLOYD (1973) suivant laquelle les sex-ratios biaisés en faveur des mâles ne seraient pas sélectionnés directement mais résulteraient de l'élimination des femelles après de multiples cycles reproductifs répétés.

Cependant, la revue de la littérature démontre que ce modèle n'est pas général et qu'il y a des espèces où les femelles sont en excès par rapport aux mâles; dans certains cas les femelles ne sont pas pénalisées bien que fournissant un effort reproductif important (*Silene latifolia*).

Chez d'autres espèces où l'on a constaté des coûts liés à la reproduction (moins de croissance des femelles après la fructification), il n'a pu être montré de manière satisfaisante, que les femelles présentaient une croissance accrue en éliminant expérimentalement la reproduction (Voir CIPPOLLINI & WHIGHAM, 1994 a & b, chez *Lindera benzoin*). Les femelles ont-elles des réserves destinées uniquement à la reproduction et non à la croissance? Dans ce cas, si la reproduction ne se réalise pas, que deviennent ces réserves?

Nous avons vu également que, parfois, les différents coûts de la reproduction sont assurés par une spécialisation physiologique, ou encore par des optima morphologiques distincts, avec un dimorphisme plus marqué permettant d'optimiser la fitness de l'espèce.

Ainsi, les quelques études sur l'évolution du dimorphisme sexuel chez les espèces possédant à la fois des populations monomorphes et dimorphes mettent en évidence l'apparition de l'unisexualité dans des conditions soit extrêmes soit à la limite de l'aire de l'espèce. C'est le cas de *Wurmbea dioica* (BARRETT, 1992) et d'*Echinocereus coccineus* (HOFFMAN, 1992) par exemple. De même, les populations monoïques et dioïques de deux sous-espèces d'*Ecballium elaterium* en Espagne montrent une ségrégation écologique, les dioïques occupant les stations les plus arides (COSTICH and GALAN, 1988; COSTICH, 1995), d'où leur aire de répartition limitée sur ce territoire.

On pourrait supposer que, parfois, cette évolution vers l'unisexualité de manière indépendante chez différents genres procède d'un dénominateur commun, qui serait l'apparition chez les individus cosexués d'un coût pénalisant l'une ou l'autre des fonctions sexuelles, en relation avec des contraintes écologiques extrêmes ou limitantes. Des expériences supplémentaires sont toutefois nécessaires pour tester cette hypothèse.

La séparation fonctionnelle des sexes n'apparaît donc pas résulter d'un modèle général de fonctionnement, ce qui est sans doute à relier aux origines multiples de l'évolution vers la dioécie.

Enfin, l'ensemble des résultats ne doit pas faire oublier, comme le soulignent très justement LOVETT DOUST & LOVETT DOUST (1983), que le mode de reproduction dioïque est malgré tout peu fréquent, même s'il est répandu, et que la fleur hermaphrodite reste le type prédominant (chez environ 90% des angiospermes). Il faut néanmoins signaler la grande méconnaissance des systèmes de reproduction chez les espèces végétales en général, même dans nos régions tempérées, où ont pu encore récemment être mis en évidence des cas remarquables de systèmes très rares tels que l'androdioécie chez *Phillyrea angustifolia* (LEPART & DOMMÉE, 1992) ou les changements de sexe chez des individus de *Thymelaea hirsuta* (DOMMÉE *et al.*, 1990).

Il reste donc à rechercher des cas d'espèces présentant à la fois des populations hermaphrodites ou monoïques et des populations gynodioïques ou dioïques, dont l'étude comparative pourrait permettre de caractériser les facteurs qui conduisent à l'apparition d'individus unisexués.

Remerciements

Cet article est une synthèse des travaux effectués sur *Rumex acetosella* à l'Université de Paris XI. Nous remercions J. Poncet et M. Coudrin pour le soin apporté aux cultures. N. Vartanian, J.P. Briane, J. D. Thompson pour leur fructueuse collaboration scientifique et J. Lepart pour la lecture critique du manuscrit.

Références

- AGREN, J. 1987 - Intersexual differences in phenology and damage by herbivores and pathogens in dioecious *Rubus chamaemorus* L. *Oecologia*, 72: 161-169.
- AGREN, J. 1988a - Sexual differences in biomass and nutrient allocation in the dioecious *Rubus chamaemorus*. *Ecology*, 69: 962-973.
- AGREN, J. 1988b - Between-year variation in flowering and fruit set in frost-prone and frost-sheltered populations of dioecious *Rubus chamaemorus*. *Oecologia*, 76: 175-183.
- ALLEN, G.A. & ANTOS, J.A. 1993 - Sex-ratio variation in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *American Naturalist*, 141: 537-553.
- ALLIENDE, M.C. 1989 - Demographic studies of a dioecious tree. II. The distribution of leaf predation within and between trees. *Journal of Ecology*, 77: 1048-1058.
- ARMSTRONG, J.E. & IRVINE, A.K. 1989 - Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in two different rain forest communities. *American Journal of Botany*, 76: 74-85.
- BAKER, H.G. & COX, P.A. 1984 - Further thoughts on dioecism and islands. *Annales of Missouri Botanical Garden*, 71: 244-253.
- BARRETT, S.C.H. 1992 - Gender variation and the evolution of dioecy in *Wurmbea dioica* (Liliaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 5: 423-444.
- BAWA, K.S. 1980 - Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 15-39.
- BAZZAZ, F.A., CARLSON, R.W. & HARPER, J.L. 1979 - Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature*, 279: 554-555.
- BIERE, A., & ANTONOVICS, J. 1996 - Sex-specific costs of resistance to the fungal pathogen *Ustilago violacea* (*Microbotryum violaceum*) in *Silene alba*. *Evolution*, 50: 1098-1110.

- BIERZYCHUDEK, P. 1989 - Environmental sensitivity of sexual and apomictic *Antennaria*: do apomicts have general-purpose genotypes? *Evolution*, 43: 1456-1466.
- BIERZYCHUDEK, P. & ECKHART, V. 1988 - Spatial segregation of the sexes of dioecious plants. *American Naturalist*, 132: 34-43.
- BOECKLEN, W.J. & HOFFMAN, M.T. 1993 - Sex-biased herbivory in *Ephedra trifurca* - the importance of sex-by-environment interactions. *Oecologia*, 96: 49-55.
- BOECKLEN, W.J., PRICE, P.W. & MOPPER, S. 1990 - Sex and drugs and herbivores: sex-biased herbivory in arroyo willow (*Salix lasiolepis*). *Ecology*, 71: 581-588.
- BOND, W.F. & MIDGLEY, J. 1988 - Allometry and sexual differences in leaf size. *American Naturalist*, 131: 901-910.
- BULLOCK, S.H. 1984 - Biomass and nutrient allocation in a neotropical dioecious palm. *Oecologia*, 63: 426-428.
- CARROLL, S.B. & DELPH, L.F. 1996 - The effects of gender and plant architecture on allocation to flowers in dioecious *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 157: 493-500.
- CARROLL, S.B. & MULCAHY, D.L. 1993 - Progeny sex ratios in dioecious *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, 80: 551-556.
- CHARLESWORTH, B. & CHARLESWORTH, D. 1978 - A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *American Naturalist*, 112: 975-997.
- CHARNOV, E.L. 1982 - *The theory of sex allocation*. Monographs in Population Biology 18, Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 355 pp.
- CIPOLLINI, M.L., & STILES, E.W. 1991 - Costs of reproduction in *Nyssa sylvatica*: sexual dimorphism in reproductive frequency and nutrient flux. *Oecologia*, 86: 585-593.
- CIPOLLINI, M.L. & WHIGHAM, D. 1994 - Sexual dimorphism and cost of reproduction in the dioecious shrub *Lindera benzoin*, Lauraceae. *American Journal of Botany*, 81: 65-75.
- CIPOLLINI, M.L., WALLACESENFT, D.A. & WHIGHAM, D.F. 1994 - A model of patch dynamics, seed dispersal, and sex ratio in the dioecious shrub *Lindera benzoin*, Lauraceae. *Journal of Ecology*, 82: 621-633.
- CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1988 - Leaf production and the cost of reproduction in the neotropical rain forest cycad, *Zamia skinneri*. *Journal of Ecology*, 76: 1153-1163.
- CONN, J.S. & BLUM, U. 1981 - Differentiation between sexes of *Rumex hastatulus* in net energy allocation, flowering and height. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 108: 446-455.
- CORRENS, C. 1922 - Geschlechtsbestimmung und Zahlenverhältnis der Geschlechter beim Sauerrampfer (*Rumex acetosa*). *Biol. Zent.*, 42, 465-480.
- COSTICH, D.E. 1995 - Gender specialization across a climatic gradient: experimental comparison of monoecious and dioecious *Ecballium*. *Ecology*, 76: 1036-1050.
- COSTICH, D. & GALAN, F. 1988 - The ecology of the monoecious and dioecious subspecies of *Ecballium elaterium* (L.) A. Rich. (Cucurbitaceae) I. Geographic distribution and its relationship to climatic conditions in Spain. *Lagascalia*, 15:697-710.
- COX, P.A. 1981 - Niche partitioning between sexes of dioecious plants. *American Naturalist*, 117: 295-307.
- CRAWFORD, R.M.M. & BALFOUR, J. 1983 - Female predominant sex ratios and physiological differentiation in Arctic willow. *Journal of Ecology*, 71: 149-160.
- DANELL, K., ELMQVIST, T., ERICSON, L. & SALOMONSON, A. 1985 - Sexuality in willows and preference by bark-eating voles: defence or not? *Oikos*, 44: 82-90.
- DANELL, K., HJALTEN, J., ERICSON, L. & ELMQVIST, T. 1991 - Vole feeding on male and female willow shoots along a gradient of plant productivity. *Oikos*, 62: 145-152.
- DAWSON, T.E. & BLISS, L.C. 1993 - Plants as mosaics: leaf-, ramet-, and gender-level variation in the physiology of the dwarf willow, *Salix arctica*. *Functional Ecology*, 7: 293-304.
- DAWSON, T.E. & EHLERINGER, J.R. 1993 - Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo*. *Ecology*, 74: 798-815.

- DELPH, L.F. (sous-presse). Sexual dimorphism in life history.
- DELPH, L.F. & MEAGHER, T.R. 1995 - Sexual dimorphism masks life history trade-offs in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Ecology*, 76: 775-785.
- DEN NIJS, J.C.M. 1984 - Biosystematic studies of the *Rumex acetosella* complex (*Polygonaceae*) VIII. A taxonomic revision. *Feddes Repertorium*, 95: 43-66.
- DOMMÉE, B., BOMPAR, J.L. & DENELLE, N. 1990 - Sexual tetramorphism in *Thymelaea hirsuta* (*Thymelaeaceae*): Evidence of the pathway from heterodichogamy to dioecy at the interspecific level. *American Journal of Botany*, 77: 1449-1462.
- ELMQVIST, T., ERICSON, L., DANELL, K. & SALOMONSON, A. 1987 - Flowering shoot production, and vole bark herbivory in a boreal willow. *Ecology*, 68: 1623-1629.
- ELMQVIST, T. & GARDFJELL, H. 1988 - Differences in response to defoliation between males and females of *Silene dioica*. *Oecologia*, 77: 225-230.
- ELMQVIST, T., ERICSON, L., DANELL, K. & SALOMONSON, A. 1988 - Latitudinal sex ratio variation in willows, *Salix* spp., and gradients in vole herbivory. *Oikos*, 51: 259-266.
- ESCARRÉ, J. & HOUSSARD, C. 1989 - Variations de populations de *Rumex acetosella* L. le long d'une succession secondaire. I- Allocation de biomasse. *Acta Oecologica Oecologia Plantarum*, 10: 3-19.
- ESCARRÉ, J. & HOUSSARD, C. 1991 - Changes in sex ratio in experimental populations of *Rumex acetosella*. *Journal of Ecology*, 79: 379-387.
- ESCARRÉ, J., HOUSSARD, C. & BRIANE, J.P. 1985 - Genotypic and phenotypic variation in *Rumex acetosella* L. populations along a secondary succession. In *Genetic differentiation and dispersal in plants* (JACQUARD, P., HEIM, G. & ANTONOVICS, J., eds): 223-237. NATO ASI Ser. G: Ecological Sciences. Vol. 5. Springer-Verlag, Berlin & New York.
- ESCARRÉ, J., HOUSSARD, C. & BRIANE, J.P. 1987 - Evolution du rapport des sexes de populations de *Rumex acetosella* L. le long d'une succession post-culturale. *Canadian Journal of Botany*, 65: 2668-2675.
- ESCARRÉ, J., HOUSSARD, C. & THOMPSON, J.D. 1994 - An experimental study of the role of seedling density and neighbor relatedness in the persistence of *Rumex acetosella* in an old-field succession. *Canadian Journal of Botany*, 72: 1273-1281.
- ESCARRÉ, J. & THOMPSON, J.D. 1991 - The effects of successional habitat variation and time of flowering on seed production in *Rumex acetosella*. *Journal of Ecology*, 79: 1099-1112.
- FRANKEL, R. & GALUN, E. 1977 - *Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding*. Springer Verlag, Berlin.
- FINLAY, K.W. & WILKINSON, G.N. 1963 - The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. *Australian Journal of Agricultural Research*, 14: 742-754.
- FISHER, R.A. 1930 - *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford. U.K.
- FLORES, S. & SCHEMSKE, D.W. 1984 - Dioecy and monoecy in the flora of Puerto Rico and the Virgin Islands: Ecological correlates. *Biotropica*, 16: 132-139.
- GADGIL, M. & SOLBRIG, O.T. 1972 - The concept of r- and K- selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *American Naturalist*, 106: 14-31.
- GARBUTT, K. & ZANGERL, A.R. 1983 - Application of genotype-environmental interaction analysis to niche quantification. *Ecology*, 64: 1292-1296.
- GARCIA, M.B. & ANTOR, R.J. 1995 - Sex ratio and sexual dimorphism in the dioecious *Borderea pyrenaica*, *Dioscoreaceae*. *Oecologia*, 101: 59-67.
- GARDOU, C. & BIGOT, G. 1976 - Contribution à l'étude du *Rumex acetosella* L. s.l. (*Polygonaceae*) dans la région parisienne. *Candollea*, 31, 257-271.
- GEHRING, J.L. 1993 - Temporal patterns in the development of sexual dimorphisms in *Silene latifolia*, *Caryophyllaceae*. *Bulletin of Torrey Botanical Club*, 120: 405-416.
- GREENWOOD, P.J. & ADAMS, J. 1987 - *The ecology of sex*. Edward Arnold Publishers Ltd. London.

- GODLEY, E.J. 1964 - Breeding systems in New Zealand plants 3- Sex-ratios in some natural populations. *New Zealand Journal of Botany*, 2: 205-212.
- GROSS, K.L. & SOULE, J.D. 1981 - Differences in biomass allocation to reproductive and vegetative structures of male and female plants of a dioecious, perennial herb, *Silene alba* (Miller) Krause. *American Journal of Botany*, 68: 801-807.
- HANCOCK, J.F. & BRINGHURST, R.S. 1980 - Sexual dimorphism in the strawberry *Fragaria chiloensis*. *Evolution*, 34: 762-768.
- HARPER, J.L. 1967 - A darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology*, 55: 247-270.
- HARRIS, W. 1968 - Environmental effects on the sex ratio of *Rumex acetosella* L. *Proceedings of New Zealand Ecological Society*, 15: 51-54.
- HOFFMAN, M.T. 1992 - Functional dioecy in *Echinocereus coccineus*, *Cactaceae* - breeding system, sex ratios, and geographic range of floral dimorphism. *American Journal of Botany*, 79: 1382-1388.
- HOUSSARD, C., THOMPSON, J.D. & ESCARRÉ, J. 1994 - Do sex-related differences in response to environmental variation influence the sex-ratio in the dioecious *Rumex acetosella*? *Oikos*, 70: 80-90.
- KAY, Q.O.N. & STEVENS, D.P. 1986 - The frequency, distribution and reproductive biology of dioecious species in the native flora of Britain and Ireland. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 92: 39-64.
- KOHORN, L.U. 1994 - Shoot morphology and reproduction in jojoba: advantages of sexual dimorphism. *Ecology*, 75: 2384-2394.
- KOHORN, L.U. 1995 - Geographic variation in the occurrence and extent of sexual dimorphism in a dioecious shrub, *Simmondsia chinensis*. *Oikos*, 74: 137-145.
- KORPELAINEN, H. 1991 - Sex ratio variation and spatial segregation of the sexes in populations of *Rumex acetosa* and *R. acetosella*, *Polygonaceae*. *Plant Systematics and Evolution*, 174: 183-195.
- KORPELAINEN, H. 1992 - Patterns of Resource Allocation in Male and Female Plants of *Rumex acetosa* and *R. acetosella*. *Oecologia*, 89: 133-139.
- LAPORTE, M.M. & DELPH, L.F. 1996 - Sex-specific physiology and source-sink relations in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Oecologia*, 106: 63-72.
- LEPART, J. & DOMMÉE, B. 1992 - Is *Phillyrea angustifolia* L. (*Oleaceae*) an androdioecious species? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 108: 375-387.
- LEWIS, D. 1942 - The evolution of sex in flowering plants. *Biological Review*, 17: 46-67.
- LLOYD, D. 1973 - Sex ratios in sexually dimorphic *Umbelliferae*. *Heredity*, 31: 239-249.
- LLOYD, D.G. & WEBB, C.J. 1977 - Secondary sex characters in plants. *Botanical Review*, 43: 177-216.
- LOKKER, C., SUSKO, D., LOVETT DOUST, L. & LOVETT DOUST, J. 1994 - Population genetic structure of *Vallisneria americana*, a dioecious clonal macrophyte. *American Journal of Botany*, 81: 1004-1012
- LÖVE, A. 1944 - Cytogenetic studies on *Rumex* subgenus *Acetosella*. *Hereditas*, 30: 1-136.
- LÖVE, A. 1983 - The taxonomy of *Acetosella*. *Botanica Helvetica*, 93: 145-168.
- LOVETT DOUST, J. & LOVETT DOUST, L. 1983 - Parental strategy: gender and maternity in higher plants. *BioScience*, 33:180-186.
- LOVETT DOUST, J. & LOVETT DOUST, L. 1985 - Sex ratios, clonal growth and herbivory in *Rumex acetosella*. In *Studies on plant demography* (J. WHITE éd.): 327-341, Academic Press, Londres.
- LOVETT DOUST, L. & LOVETT DOUST, J. 1987 - Leaf demography and clonal growth in female and male *Rumex acetosella*. *Ecology*, 68: 2056-2058.
- LOVETT DOUST, J. & LAPORTE, G. 1991 - Population sex ratios, population mixtures and fecundity in a clonal dioecious macrophyte, *Vallisneria americana*. *Journal of Ecology*, 79: 477-489.
- LOVETT DOUST, J., O'BRIEN, G. & LOVETT DOUST, L. 1987 - Effect of density on secondary sex characteristics and sex ratio in *Silene alba* (*Caryophyllaceae*). *American Journal of Botany*, 74: 40-46.
- LUKEN, J.O. 1987 - Interactions between seed production and vegetative growth in staghorn sumac, *Rhus typhina* L. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 114: 247-251.

- LYONS, E.E., MILLER, D. & MEAGHER, T.R. 1994 - Evolutionary dynamics of sex ratio and gender dimorphism in *Silene latifolia*. 1. Environmental effects. *Journal of Heredity*, 85: 196-203.
- MACARTHUR, R.H. 1965 - Ecological consequences of natural selection. In *Theoretical and Mathematical Biology* (WATERMAN, T.H. & MOROWITZ, H. eds.): 388-397. Blaisdell, N.Y.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967 - *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MEAGHER, T.R. 1980 - Population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious lily I. Spatial distributions of males and females. *Evolution*, 34: 1127-1137.
- MEAGHER, T.R. 1982 - The population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious member of the lily family: two-sex population projections and stable population structure. *Ecology*, 63: 1701-1711.
- MEAGHER, T.R. 1984 - Sexual dimorphism and ecological differentiation of male and female plants. *Annales of Missouri Botanical Garden*, 71: 254-264.
- MEAGHER, T.R. & ANTONOVICS, J. 1982 - The population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious member of the lily family: life history studies. *Ecology*, 63: 1690-1700.
- MELAMPY, M.N. 1981 - Sex-linked differentiation in two species of *Thalictrum*. *American Midland Naturalist*, 106: 325-334.
- MIERLO, J.E.M. VAN & GROENENDAEL, J.M. VAN. 1991 - A population dynamic approach to the control of *Anthriscus sylvestris* L. Hoffm. *Journal of Applied Ecology*, 28: 128-139.
- MUENCHOW, G. & DELESALLE, V.A. 1992 - Patterns of Weevil Herbivory on Male, Monoecious and Female Inflorescences of *Sagittaria latifolia*. *American Midland Naturalist*, 127: 355-367.
- MULCAHY, D.L. 1967 - Optimal sex ratio in *Silene alba*. *Heredity*, 22: 411-423.
- PRENTICE, H.C. 1984 - The sex ratio in a dioecious endemic plant *Silene diclinis*. *Genetica*, 64: 129-133.
- PURRINGTON, C.B. & SCHMITT, J. 1995 - Sexual dimorphism of dormancy and survivorship in buried seeds of *Silene latifolia*. *Journal of Ecology*, 83: 795-800.
- PUTWAIN, P.D. & HARPER, J.L. 1972 - Studies in the dynamics of plant population V. Mechanisms governing the sex ratio in *Rumex acetosa* and *Rumex acetosella*. *Journal of Ecology*, 60: 113-129.
- REEKIE, E.G. & BAZZAZ, F.A. 1987 - Reproductive effort in plants. 3. Effect of reproduction on vegetative activity. *American Naturalist*, 129: 907-919.
- RENNER, S.S. & RICKLEFS, R.E. 1995 - Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*, 82: 596-606.
- RYCHLEWSKI, J. & ZARZYCKI, K. 1980 - Sex ratio in seeds of *Rumex thyrsiflorus* Fing. from European and Canadian populations. *Acta Biologica Cracoviensia, (serie Botanica)*, 23: 97-105.
- SAKAI, A.K. & BURRIS, T.A. 1985 - Growth in male and female aspen clones a twenty-five-year longitudinal study. *Ecology*, 66: 1921-1927.
- SHEA, M.M., DIXON, P.M. & SHARITZ, R.R. 1993 - Size differences, sex ratio, and spatial distribution of male and female water tupelo, *Nyssa aquatica*, *Nyssaceae*. *American Journal of Botany*, 80: 26-30.
- SHYKOFF, J.A. & BUCHELI, E. 1995 - Pollinator visitation patterns, floral rewards and the probability of transmission of *Microbotryum violaceum*, a venereal disease of plants. *Journal of Ecology*, 83: 189-198.
- SMITH, B.W. 1963 - The mechanism of sex determination in *Rumex hastatulus*. *Genetics*, 48: 1265-1288.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1988 - Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 52: 3-18.
- SPRECHER, A. 1913 - Recherches sur la variabilité des sexes chez *Cannabis sativa* L. et *Rumex acetosa* L. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique 9ème série*, XVII, 255-352.
- TAYLOR, D.R. & AARSSSEN, L.W. 1988 - An interpretation of phenotypic plasticity in *Agropyron repens* (Graminae). *American Journal of Botany*, 75: 401-413.

- THRALL, P.H. & JAROSZ, A.M. 1994 - Host-pathogen dynamics in experimental populations of *Silene alba* and *Ustilago violacea*. 2. Experimental tests of theoretical models. *Journal of Ecology*, 82: 561-570.
- THOMAS, S.C. & LAFRANKIE, J.V. 1993 - Sex, size, and interyear variation in flowering among dioecious trees of the Malayan rain forest. *Ecology*, 74: 1529-1537.
- WADE, K.M., ARMSTRONG, R.A. & WOODWELL, S.R.J. 1981 - Experimental studies on the distribution of the sexes of *Mercurialis perennis* L. I. Field observations and canopy removal experiments. *New Phytologist*, 87: 431-438.
- WALLACE, C.S. & RUNDEL, P.W. 1979 - Sexual dimorphism and resource allocation in male and female of *Simmondsia chinensis*. *Oecologia*, 44: 34-39.
- WILLSON, M.F. 1979 - Sexual selection in plants. *American Naturalist*, 113: 777-790.
- YAMPOLSKY, E. & YAMPOLSKY, H. 1922 - Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica*, 3, 1-62.
- YE, D., WU, Y. & INSTALLE, P. 1992 - On the genetic control of the regeneration response in the dioecious *Melandrium album*. *Sex Plant Reproduction*, 5: 292-297.
- ZIMMERMAN, J.K. & LECHOWICZ, M.J. 1982 - Responses to moisture stress in male and female plants of *Rumex acetosella* L. (*Polygonaceae*). *Oecologia*, 53: 305 - 309.
- ZUK, J. 1963 - An investigation on polyploidy and sex determination within the genus *Rumex*. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 32: 5-67.

Rebut / Received: 1-1997