

היחס המספרי בין זכרים לנקבות בעצי ערבה לאורך יובלי הדן אלה אריאלי, רן אריאלי ושמחה לב-ידון

מבוא

בסיוורים שנערכו בשדה, נראה לאחר הכותבים שמספר הזכרים והנקבות של עצי הערבה המחודדת הגדלים בעמק הירדן העליון, אינו שווה. מסיבה זו בחרנו לצורך המחקר באיזור קטן המצוי בגדות יובלי הדן ובדקנו את הזווית של העצים אשר בו. הנושא עורר בנו עניין מכיוון שבטבע צפוי, לכאורה, שהיחס בין מספר הנקבות למספר הזכרים יהיה שווה, כאשר מדובר בהופעה אקראית של שני המינים (שמידע וכהן, 1983). למעשה, תוך ניצול של אותה כמות משאבים, יכול זכר אחד להפרות הרבה נקבות משום ש"זול יותר" ליצר גרגרי אבקה מאשר פירות. מבחינה זו כדאי, לכאורה, שיהיו בטבע מעט זכרים והרבה נקבות (כפי שנוהג האדם בטפחו את מטעי דקל התמר או בעלי-חיים שונים). מאחר שלכל צאצא יש אב ואם, אם היו בטבע פחות זכרים מאשר נקבות, הרי שלצאצא חדש היה "כדאי" להיות זכר משום שזכריות היתה מעלה את סיכוייו ליצור יותר צאצאים, ואתו הדבר לגבי הנקבות, אילו היו בטבע פחות נקבות. תהליך זה מביא במהלך האבולוציה לשיווי-משקל שבו מחצית האוכלוסיה הם זכרים ומחציתה נקבות (ראה Fisher, 1958 עמודים 158-160).

הערבה

הסוג ערבה (Salix) כולל כ-500 מינים מעוצים: עצים או שיחים הגדלים ליד מקווי מים. תפוצתו העיקרית של הסוג ערבה היא באיזור הממוזג הצפוני, אך מינים אחדים מצויים גם באיזור הטרופי.

באזורנו הערבה היא עץ נמוך של גדות נחלים ומקווי מים. העץ נשיר, לרוב חסר גזע מרכזי ונופו דמוי כיפה. העץ חד-זוויגי (דו-כיתי). הערבה פורחת באביב, במקביל לזמן הלבוב. עגילי הפרחים זקופים או משתלשלים. ההאבקה נעשית הן באמצעות הרוח והן באמצעות חרקים. הריבוי נעשה מזרעים ומיחורים (ענפים שמשתרשים). הריבוי הווגטטיבי מיחורים בטבע גורם ליצירת שבטים (קלונים) אפילו של בני כלאים בלתי פוריים בין מיני ערבה שונים. בארץ גדלים מספר מיני בר של ערבה ומספר בני כלאים. בני הכלאים גרמו לעתים קשלים בהגדרת המינים (ליפשיץ 1982).

מהלך העבודה

הערבה המחודדת גדלה באיזור המחקר על גדות הנחלים (מפה מספר 1). השתדלנו לבחור קטעים שבהם יש גישה נוחה או לפחות תצפית שתאפשר להבחין בין הזוויגים של עצי

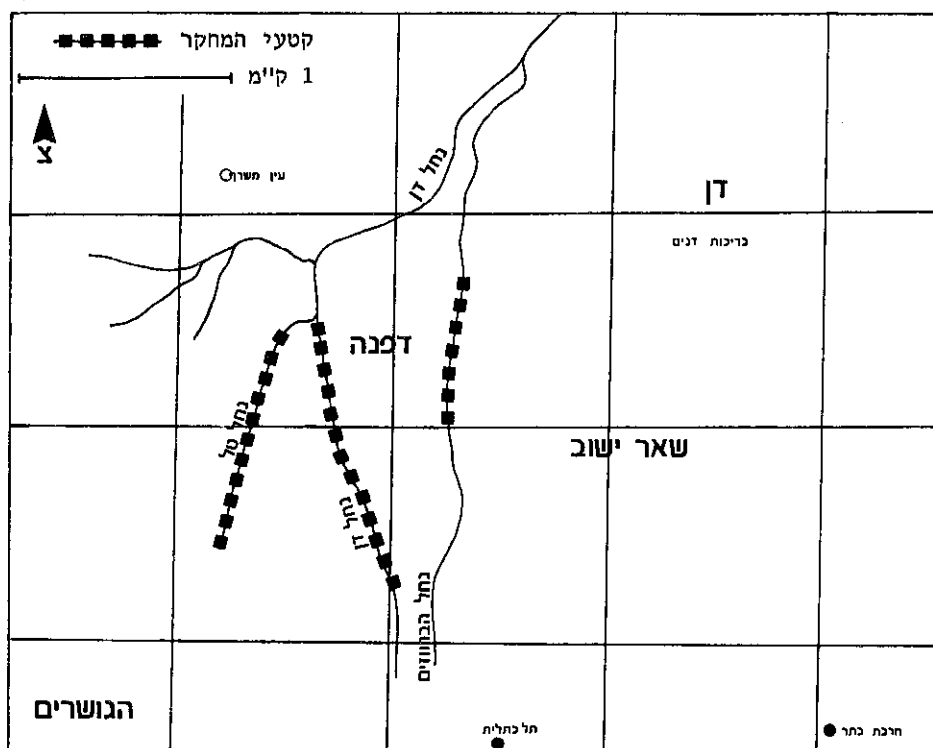
* מאמר זה הוא חלק מעבודת גמר בכיתה ל"ב שכתבה אלה אריאלי.

הערבה. הגישה לעצי הערבה הצומחים לאורך הנחל שבתוך קיבוץ דפנה קלה מאוד, מכיוון שהאיזור מטופח ולא פראי (לפני 5 שנים נעשה דילול של הצומח לאורך פלג הדן שבקיבוץ דפנה ואז הושארו כל עצי הערבה שגדלו בו לאורך הנחל). באזורים שמחוץ לקיבוץ דפנה היכן שהצומח הוא פראי, הגישה לעצי הערבה היתה קשה יותר ולפעמים גם בלתי אפשרית בגלל סבך צמחי הפטל. למטרת המחקר נבחרו קטעים של יובלי הדן: נחל טל, נחל דן ונחל הברווזים (מפה מספר 1).



ערבה מחודדת
Salix acomphylla Boiss.

ההבחנה בין העצים השייכים לזוויגים השונים נערכה על-ידי בדיקת הפרחים בזמן הפריחה. מאחר שיש הבדל גדול בצורת הפרחים הנקביים והזכריים, ניתן לזהות את הזויג ממרחק סביר. בסך-הכל סומנו כנחל דן 79 עצים ובנוסף לכך נבדקו עוד 195 עצים ללא סימון בגלל קשיי הגישה. העצים סומנו בסרט פלסטי צהוב. בכל עץ אשר הגישה אליו היתה אפשרית, נמדד היקף הגזע כמאפיין הגיל, למרות שברור כי גודל העץ אינו עומד תמיד ביחס ישר לגילו. המטרה של הערכת גודל העץ היתה לבדוק האם קיים קשר בין זויג העץ לגודלו ולבחון בדרך זו האם יש היפוך זויג בגודל גדול (גיל גבוה?) בערבה המחודדת. לצורך קביעת הגיל הוצאו כמה קדוחות מהעצים כדי למנות טבעות שנתיות אפשריות, אשר מראות את גיל העץ בדיוק רב יותר מאשר מדידת היקף הגזע. התברר לנו כי באחדים מהמקרים היה קשה מאוד לזהות את הטבעות ובמקרים אחרים נראה כי מספר הטבעות היה קטן מגילם של עצים, אשר ידוע כי הם גדלים מזה שנים רבות בקיבוץ דפנה. במקרה יחיד, שבו נכרת עץ של ערבה מחודדת אשר היקפו היה 170 ס"מ, נמנו בחתך הרוחב שלו 20 טבעות. ההבחנה הקשה בטבעות אינה מפתיעה בעץ הגדל בגדות נחלים אשר לו עצה שנקוביותה מפורזת (פאהן, 1962). ההבחנה בגבולות הטבעת של מיני ערבה אינה קלה גם בחתכים מיקרוסקופיים של עצי ערבה הגדלים באקלים ברור יותר באירופה, במקומות שבהם רוב העצים יוצרים טבעות שנתיות ברורות (ראה Schweingruber, 1978 עמודים 154-157).



מפה מס' 1: אזור המחקר

תוצאות

א. היחסים המספריים בין הזוויגים

בבדיקת זוויג העצים מצאנו כי בנחל הברווזים גדלו 38 עצים שכולם היו נקבילים, בנחל דן גדלו 94 עצים נקביים ו-16 עצים זכריים ובנחל טל גדלו 126 עצים נקבילים.

בסיכום כל הקטעים מצאנו כי גדלו בשטח 274 עצים, מתוכם 258 היו נקביים ורק 16 היו עצים זכריים. באחוזים: 94% עצים נקבילים לעומת 6% זכריים.

כמבחן סטטיסטי של חי בריבוע* נמצא כי $\chi^2=217$.

כך שאפשר לומר בביטחון ($P < 0.001$) שיחס זכרים: נקבות באוכלוסיה שונה באופן מובהק מן הצפוי (1:1).

ב. דגמי הפיזור של זכרים ונקבות

מדר מקובל לאיפיון דגמי פיזור מרחביים של צמחים הוא היחס שונות/ממוצע (S^2/x) . כאשר פיזור הפרטים הוא הומוגני ומסודר – צפוי ערך המתקרב ל-0. אם

* מבחן זה בודק את ההתאמה בין תוצאות צפויות (expected) לתוצאות נצפות (observed).

הפיזור הוא אקראי צפוי ערך 1. כאשר היחס הוא גדול מ-1 צפוי פיזור מקובץ (פרטים נוספים על דגמי פיזור – ראה אצל ויזל, 1975).

במחקר זה בדקנו את דגם הפיזור של עצי הערבה משני הזווית, מתוך הנחה שפיזור מקובץ יכול להעיד על דרישות אקולוגיות של שני הזווית. התוצאות שהתקבלו היו כדלקמן:

1. עצים נקבים: מספר ממוצע ל 100 מ' : $x = 9.69$
 סטית התקן: $S = 7.45$
 שונות/ממוצע: $S^2/x = 5.73$
2. עצים זכריים: מספר ממוצע ל 100 מ' : $x = 0.5$
 סטית התקן: $S = 1.17$
 שונות/ממוצע: $S^2/x = 2.76$

המסקנה הנובעת מחישוב זה היא: גם בנקבות וגם בזכרים הפיזור אינו הומוגני אלא מקובץ – בשני המקרים הערך S^2/x גדול מ-1.

כיצד נסביר את אי-השוויון במספר הזכרים לעומת הנקבות? אפשר לחלק שאלה זו לשניים:

א. באלו תנאים של ברירה טבעית תהיה חריגה מהשוויון המספרי בין זכרים לנקבות?

ב. מהם המנגנונים המביאים לאי-שוויון זה?
 על שאלות אלה ננסה לענות בדיון.

דיון

1. אי-שוויון קל בין זכרים לנקבות

העובדה כי קיים אי-שוויון בין מספר הזכרים למספר הנקבות בצמחים שונים ידועה מזה זמן רב. אי-שוויון זה קיים בכמה רמות. יכול להיות אי-שוויון בין מספר צמחי הזכר לצמחי הנקבה בצמחים דו-ביתיים, או גם בין מספר פרחי הזכר לפרחי הנקבה באותו הצמח (Grant & Mitton, 1979; Lloyd, 1980; Freeman et al., 1984; Uma Shaanker & Ganeshaiah, 1981).

בסוג ערבה נחקר היחס המספרי בין זכרים לנקבות בשני מיני ערבה שגדלו באיסלנד ובשפיצברגן, ונמצא שאצל שני המינים קיים יחס של 59% נקבות לעומת 41% זכרים (Crawford & Balfour, 1983). חוקרים אלה טוענים בהסתמך על מודל של (1931) Wright השנוי כיום במחלוקת, כי כל זמן שהיחס המספרי בין נקבות לזכרים אינו עולה על 62.5% (ראה הערה בעמוד הבא), כמעט שאין לכך השפעה על גודל האוכלוסיה של פרטים בגיל רבייה.

הגדלת שיעור הנקבות באוכלוסיה יכולה להתאים לתנאים השוררים באיזור הארקטי, שם נחקרו הדברים. באיזור הארקטי צירוף התנאים המאפשר הן ייצור זרעים והן

התבססות הנבטים אינו קורה בכל שנה. מסיבה זו ריבוי בליצור זרעים (יותר נקבות) יגדיל את הסיכויים להתבססות אוכלוסיה באותן הזדמנויות נדירות שבהן מתקיימים תנאים מתאימים. הסבר זה אינו מתאים למקרה שלנו בשל העובדה שהיחס בין הזוויגים גדול בהרבה מ-62.5% וכן מפני שהתנאים שונים מאוד.

2. רביה אל-מינית

יחס של 50% זכרים ל-50% נקבות נקבע בטבע משום שלכל צאצא יש שני תורמי גמטות: הזכר והנקבה. אם חלק נכבד מהצאצאים נוצר ברביה אל-מינית תיתכן סטיה מהשוויון בין זכרים לנקבות.

א. רביה פרתנוגנטית

יצירה של זרעים פרתנוגנטים (רביה וגטטיבית באמצעות זרעים) ידועה בצמחים ממשפחות שונות. יצירה פרתנוגנטית של צאצאים נקביים ידועה ממינים של משפחות הוורדניים (אלכמילה) המורכבים (שינן) וכן אצל הדריס. כאשר נוצרים זרעים בדרך פרתנוגנטית לא צפוי יחס של חצי זכרים וחצי נקבות. כלומר, באם קיימת בעצי הערבה המהודדת גם רביה פרתנוגנטית, יש בכך משום הסבר ליחס הלא שווה בין תדירות הצמחים משני הזוויגים. כאשר יש רביה פרתנוגנטית כדאי להיות נקבה משום שנקבה מליצרת צאצאים פוריים בעצמם, ואילו מנתו של עץ זכר בליצור דור הצאצאים תהיה חלקית ותלויה בעצי נקבה. כתנאים משתנים, שבהם יש יתרון להיווצרות טיפוסים גנטיים חדשים, יהיה יתרון לרביה מינית ולכן ייקבע אחוז הזכרים באוכלוסיה על-פי הסיכויים לאי-לציבות של תנאי הקיום, כפי "שנלמדו" במהלך האבולוציה.

ב. אי-שוויון בריבוי הווגטטיבי

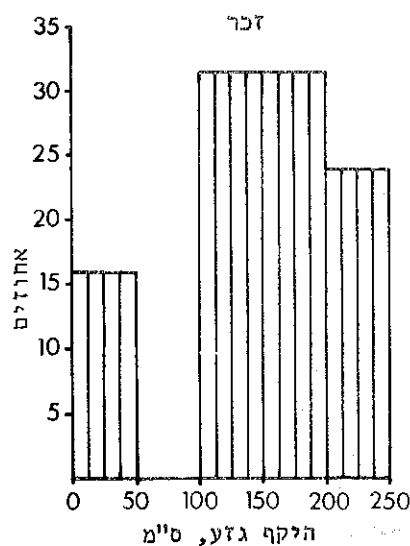
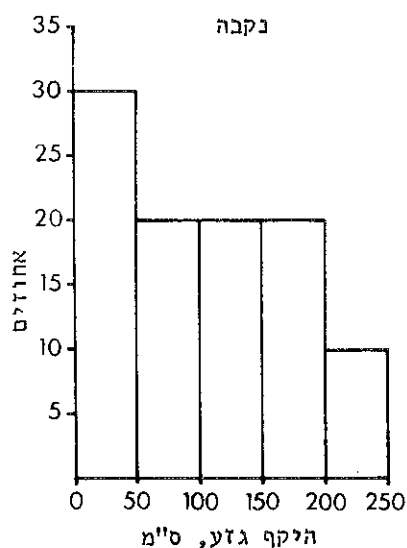
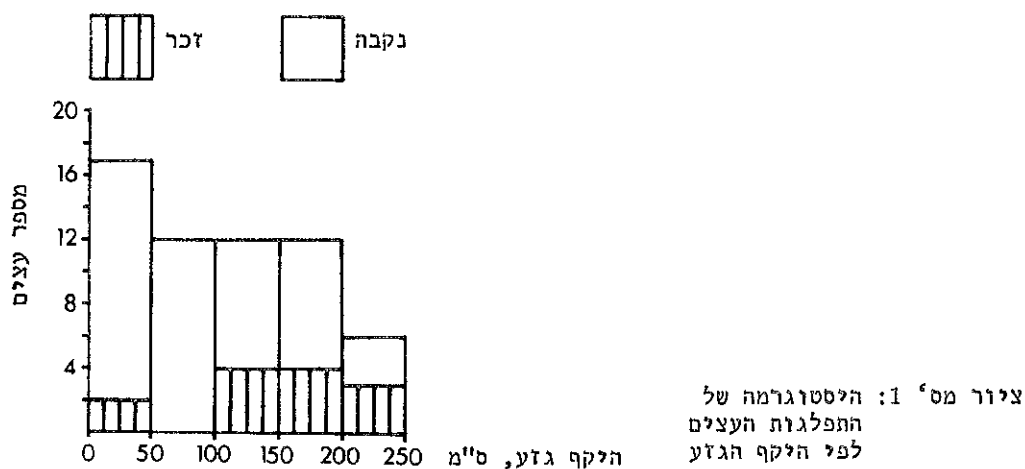
אפשרות נוספת לאי-שוויון במספר הזכרים והנקבות יכול לנבוע מהשרשה של קטעי ענפים או מריבוי על-ידי יחורי שורש. הבדלים ביכולת ההשרשה בין שני הזוויגים יכולים לנבוע מההבדלים ההורמונליים הקיימים בין שני הזוויגים. במידה שאפשר להוכיח דבר כזה באמצעות חפירת שורשים או בדרך ביוכימית, יש לספור קלונים (שבטים) במקום לספור פרטים. ריבוי וגטטיבי שיצור מושבות גדולות יכול להיות תוצאה של פינוי שטחים עקב שריפה או של גורם תמותה אחר.

* הערך של 62.5% התקבל ממודל המניח התפלגות מנדליאנית של התכונות ומניח כי ההאבקה טובה. כאשר ההאבקה אינה יעילה יכול שיעור הנקבות העודף להיות קטן יותר מאשר 62.5%. יש לזכור כי הערך המתקבל במודל, מתאים להנחות מסוימות העומדות בבסיס בניית המודל, אולם בתנאים טבעיים, שבהם יש הבדלים גדולים בין גומחה אחת לאחרת – וכן יש הבדלים גדולים בשנים שונות או ברביה של צמחים מגיליים שונים או מגנוטיפים שונים – יש רק חשיבות לעובדה הכללית כי תיתכן סטיה מהערך של 50%/50% באוכלוסיה ולא לערך המספרי המדויק שהתקבל במודל על-פי הנחות יסוד כאלה או אחרות.

אפשרות זו נתמכת בעובדה כל פיזור העצים משני הזווילים הוא מקובץ. אם לעץ נקבה סיכויים גדולים יותר לריבוי וגטטיבי, אזי יוטט שווה-המשקל לכיוון של יותר נקבות מזכרים. הבדלים במידת הצמיחה וההצלחה של קלונים ידועים בסוג ערבה (Good et al. 1985).

3. דרישת משאבים שונה בין זכר לנקבה

נניח שצאצא מסוים "בחר" את זווילו, אך משום גורמים אקראיים מצא את עצמו מתפתח בתנאי סביבה המועדפים דווקא על-ידי הזוילג האחר. בתנאים אלה "כדאי" לו לבחור בזוילג אשר ייצר תוצרי רבייה יותר ביעילות.



ציור מס' 2: היסטוגרמה של התפלגות העצים באחוזים ביחס להיקף הגזע

א. היפוך זווית בגיל מבוגר

יחס לא שווה בין הזוויתים יכול לנבוע גם מהיפוך זווית בגיל מבוגר. מתוך התוצאות של מחקרנו, אפשר להגיע למסקנה שרוב העצים הזכריים הם עצים גדולים (מבוגרים?) (ראה ציורים 1,2), בעוד שבנקבות התפלגות הגדלים היא מדורגת: הרבה עצים דקים, פחות עצים בגודל ביניים ומעט עצים עבים. ההתפלגות השונה של גודל העצים בשני הזוויתים יכולה לרמוז על האפשרות, שקיים חילוף זווית מנקבות לזכרים בעצים גדולים.

מדוע "כדאי" לצמח להחליף את זוויתו?

חילוף הזווית "כדאי" כאשר קיים הבדל אקולוגי בין קיום כזווית האחד בהשוואה לקיום כזווית האחר (ראה Charnov, 1982). עצים שלהם דרושים משאבים רבים לשם יצירת זרעים ופירות, משום שאלה גדולים, "כדאי" להם להתחיל את רבייתם כזכרים ולהפיץ את הגנים שלהם ב"מחיר" נמוך. מסביבה זו מתחילים אלונים צעירים את רבייתם כזכרים ורק בגיל מבוגר יותר הם יוצרים גם פרחי נקבה (שמידע וכהן, 1983).

מצד שני, אם הצמח הזקן אינו מצוי במצב טוב, "כדאי" לו להיות זכרי וכך להמשיך ולהתרבות תוך ייצור גרגרי אבקה בלבד וזאת בעלות קטנה יותר מאשר יצירת זרעים. כאשר סוכמו ממצאי החלפת הזווית בצמחים רבים, ניתן היה לראות בבירור כי זכריות קשורה בתנאי עקה ואילו נקביות קשורה בתנאי גידול נוחים (Freeman et al. 1980) כיוון שידוע כי פרטים דו-זוויתיים (חד-ביתיים) קיימים באוכלוסיות דו-ביתיות של צמחים שונים (Freeman et al.; 1980) וכן ידוע על קיום פרחים הרמפרודיטיים במין של ערבה (*Salix martiana*) הגדל בדרום אמריקה (Rohwer & Kubitzki, 1984), ניסינו למצוא עצים הרמפרודיטיים, היכולים להיות שלב מעבר בין הזוויתים בערבה המבודדת, אך לא הצלחנו.

הסבר נוסף לעובדה שהזכרים גדולים יותר, יכול להיות זה: צמחים נקביים משקיעים הרבה ממשאביהם לשם יצירת פירות וזרעים ומסביבה זו הם קטנים יותר מאשר צמחים זכריים. במקרה זה גודל העץ אינו מלמד דווקא על גילו הגבוה אלא על צמיחה איטית יותר של עצים נקביים. העובדה כי עצים זכריים צומחים לגובה רב יותר מאשר עצים נקביים ידועה ממיני עצים ושיחים שונים (Rohmeder, 1975; Hoffmann & Alliende, 1984; Lysova & Khizhnyak, 1967).

ב. הפרדה אקולוגית בין הזוויתים

אחד הרעיונות לחלוקה של זכרים ונקבות הוא, שנקבות אשר צריכות לייצר גם פירות, זקוקות לתנאים טובים יותר מאשר הזכרים, ולכן באזורים שבהם שוררים תנאים טובים תתפתחנה יותר נקבות ובאזורים עם תנאים פחות טובים ימצאו יותר זכרים (Freeman et al., 1976) וזאת משום שליצירת אבקה דרושה פחות אנרגיה. לדוגמה: Freeman ועמיתיו (1980) שתלו תרד בשתי חלקות, (השתילים היו משני

הזווים ללא ברור מוקדם) בחלקה אחת הם השקו פי 5 יותר מאשר בחלקה השניה. התוצאות היו:

בחלקה המושקית יותר היו 82 נקבות ו-42 זכרים. בחלקה המושקית פחות היו 46 נקבות ו-79 זכרים. כיוון שרק 3 שתילים מתו בכל חלקה, ברור שקביעת מין הצמח היא גמישה ומותאמת לתנאי הסביבה.

בניתוח תיאורטי הראו Freeman ועמיתיו (1980) שאם בתנאים מסוימים קיים סיכוי טוב יותר ליצור זרעים ובתנאים אחרים קיים סיכוי טוב יותר ליצור אבקה, הרי שבכל מכלול תנאים ישלוט זויג אחר. יחס הזוים יהיה תלוי ביחס השטחים הזמינים משתי הקטגוריות של התנאים.

ייתכן שגם הפיזור המקובץ של עצי הערבה בעבודה זו נובע מהתנאים של אותו איזור. ייתכן כי מצויים אזורים שבהם התנאים מותאמים להתפתחות זכרים ואזורים המתאימים להתפתחות נקבות. אם הנחה זו נכונה, יהיה מעניין לבדוק מהם התנאים השוררים בבתי-גידול שבהם קיים רוב של זכרים.

4. חיוניות סלקטיבית בין הזוים

תהליכים נוספים היכולים לגרום לאי-שוויון בין הזוים אלה מנגנונים אפשריים, המסבירים את "האיך" ולא את "הלמה". כלומר, ייתכן שבכלל האוכלוסיה לא קיימים הבדלים בין מספר הזכרים למספר הנקבות, אך נטיבות הנכונות למקום ולזמן גורמות להיווצרות הבדל בין הזוים: כלומר מצב אי-שוויון בין הזוים קיים משום שהמערכת נמצאת מחוץ לשווי המשקל שלה (Hamilton, 1967).

אם נקבל את ההנחה (אשר אינה ודאית) שעצים גדולים הם מבוגרים יותר, קיימת אפשרות שההבדל הגדול בין מספר הנקבות למספר הזכרים בערבה המחודדת נובע מתמותה שונה של זכרים ונקבות. המצב אינו ברור במקרה שלנו, מאחר שבתצפית שערך אחד הכותבים בנחל טל לפני כ-20 שנה, ניצפו יותר זכרים מנקבות ואילו כיום כל העצים שם הם נקבים. ייתכן שישנה עמידות שונה לשריפות אצל עצי זכר ועצי נקבה (שריפות שכיחות לאורך יובלי הדן). ייתכן אמנם שיש הבדלים פיזיולוגיים בעמידות של זכרים ונקבות לתנאי עקה ודבר זה יביא לתמותה שונה של הזוים (בערבה הארקטית העלים הנקבים עמידים יותר לתנאי יובש מאשר עלי העצים הזכריים - Crawford & Balfour, 1983), אך במחקר שנערך במיני מלוח אחדים נמצא כי לתמותה יש רק חשיבות שולית בשינוי היחס בין הזוים (Freeman & McArthur, 1984). מצד שני, הבדל מסוים של פגיעת נברנים בשינוי הזוים (זכרים מכורסמים יותר) נמצא במין של ערבה (Daneil et al. 1985). ייתכן גם שקיים הבדל בחיוניות של הגמטות אשר קובעות את הזויג או שקיימת העדפת גמטה מזויג זה או אחר. הבדלים בחיוניות הגמטות הזכריות והנקביות ידועה באדם, אך ברירה של גמטות שונות בגלל פולימורפיזם של תכונותיהן ידועה בצמחים שונים (ראה Willson & Burley, 1983 פרק 4). כמו כן ידוע שאצל צמחים מסוימים, נחשון

האבקה הנושא כרומוזום x (ולכן ליצור נקבה) נע מהר יותר מאשר נחשונים נושאי כרומוזום y. מצב כזה יביא לאי-שוויון בין זכרים לנקבות, גם כאשר מחקרים שוויון-משקל אם הוא משולב עם הפריה לא אקראית, כאשר בקבוצת פרטים קלימת יותר הפריה בתוך הקבוצה ומעט הפריה חיצונית עם קבוצות אחרות ופרטי הקבוצה הם שאירים (Hamilton, 1967).

לסיכום: בעבודה זו נמצא כי מספר הפרטים הזכריים והנקביים של עצי ערבה מחודדת, הגדלים ביובלי הדן, אינו שווה. נמצא קשר בין גודל העצים וזוויגם, כאשר עצים זכריים הם, בדרך-כלל, עצים גדולים, ועצים נקביים הם עצים גדולים או קטנים. הובאו כמה הסברים אפשריים לתופעה זו, אך כדי לברר את הגורם או הגורמים להופעתה דרוש מחקר נוסף. מן הראוי כי תינתן תשומת לב לתופעה זו גם במקומות אחרים. נקוו שמחקר זה יוסיף נדבך להבנת חשיבות שמירת יובלי הדן בפני סכנת לכידת מימיהם.

ספרות

- ויזל, י. 1975. אקולוגיה - עקרונות ותהליכים. הוצאת המדור לאקולוגיה.
- ליפשיץ, נ. 1982. ערבה. החי והצומח של ארץ ישראל. כרך 10. עורך: ע. אלון. משרד הבטחון-ההוצאה לאור והחברה להגנת הטבע.
- פאהן, א. 1962. אנטומיה של הצמח. הוצאת הקיבוץ המאוחד.
- שמידע, א. וד. כהן, 1983. זכר ונקבה ברא אותם - אבל למה? טבע וארץ, כרך כ"ו: 28-19.
- Charnov, E.L. 1982. The theory of sex allocation. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Crawford, R.M.M. & J. Balfour, 1983. Female predominant sex ratios and physiological differentiation in arctic willows, J. Ecol. 71: 149-160.
- Danell, K., T. Elmqvist, L. Ericson & A. Salomonson, 1985. Sexuality in willows and preference by bark-eating voles: defence or not? Oikos, 44: 82-90.
- Fisher, R.A. 1958. The genetical theory of natural selection. 2nd ed. Dover Pub., Inc., New York.
- Freeman, D.C., K.T. Harper & E.L. Charnov, 1980. Sex change in plants: old and new observations and new hypotheses. Oecologia 47: 222-232.
- Freeman, D.C., E.D. McArthur, K.T. Harper & A.C. Blauer, 1981. Influence of environment on the floral sex ratio of monoecious plants. Evolution, 35: 194-197.

- Freeman, D.C. & E.D. McArthur, 1984. The relative influences of mortality, nonflowering and sex change on the sex ratios of six *Atriplex* species. Bot. Gaz. 145: 385-394.
- Good, J.E.G., T.G. Williams and D. Moss, 1985. Survival and growth of selected clones of birch and willow on restored opencast coal sites. J. Applied Ecol. 22: 995-1008.
- Grant, J. & J.B. Mitton, 1979. Elevational gradients in adult sex ratios and sexual differentiation in vegetative growth rates of *Populus tremuloides* Michx. Evolution, 33: 914-918.
- Hamilton, W.D., 1967. Extraordinary sex ratios. Science 156: 477-488.
- Hoffman, A.J. & M.C. Alliende, 1984. Interactions in the patterns of vegetative growth and reproduction in woody dioecious plants. Oecologia 61: 109-114.
- Lloyd, D.G. 1980. The distribution of gender in four angiosperm species illustrating two evolutionary pathways to dioecy. Evolution, 34: 123-134.
- Lysova, N.V. & N.I. Khizhnyak, 1975. Sex differences in trees on the dry steppe. Sov. J. Ecol. 6: 522-527.
- Rohmeder, E., 1967. Beziehungen zwischen frucht-bzw, samener-zeugung und holzerzeugung der waldbaume. Allg. Forstzeitschr. 22: 33-39.
- Rohwer, J. & K. Kubitzki, 1984. *Salix martiana*, a regular hermaphrodite willow. Pl. Syst. Evol. 144: 99-101.
- Schweingruber, F.H. 1978. Microscopic wood anatomy. Structural variability of stems and twigs in recent and subfossil woods from Central Europe. Swiss Federal Institute of Forestry Research, Birmensdorf.
- Uma Shaanker, R. & K.N. Ganeshaiah, 1984. Age-specific sex ratio in a monoecious species *Croton bonplandianum* Baill. New Phytol. 97: 523-531.
- Willson, M.F. & N. Burley, 1983. Mate choice in plants: tactics, mechanisms and consequences. Princeton Univ. Press, Princeton.

הערות המערכת

אנו מקווים שמאמר זה יעודד מחקרי שדה נוספים בתחום זה, שיבדקו את התיאוריות השונות בשדה; למשל בחרוב, באלה, רכפתן מדברי וכדומה.