

# Samčí reprodukčný potenciál jaseňa mannového (*Fraxinus ornus* L., Oleaceae) a jeho variabilita v závislosti od klimatických pomerov

I. Čaňová, D. Kurjak, B. Slobodník, L. Paule

Katedra fytoľógie, Lesnícka fakulta Technickej univerzity vo Zvolene, T. G. Masaryka 24,  
SK-960 53 Zvolen, Slovenská republika

[canova@vsld.tuzvo.sk](mailto:canova@vsld.tuzvo.sk), [kurjak@vsld.tuzvo.sk](mailto:kurjak@vsld.tuzvo.sk), [slobod@vsld.tuzvo.sk](mailto:slobod@vsld.tuzvo.sk), [paule@vsld.tuzvo.sk](mailto:paule@vsld.tuzvo.sk)

## Abstract

Čaňová, I., Kurjak, D., Slobodník, B., Paule, L.: Male fitness of manna ash (*Fraxinus ornus* L., Oleaceae) and its variation in dependence on the climatic conditions.

Manna ash (*Fraxinus ornus* L., Oleaceae) is one of a few species with the presence of androdioecy – coexistence of male and hermaphrodite individuals in the same populations. Studies on the sexual structure of populations and male fitness of the coexisting hermaphrodites and males were carried out on three localities of manna ash in southern and central Slovakia, near to the northern limit of its distribution. Regardless of the different climatic conditions, all the three populations were characterised by the male/hermaphrodite ratio of approximately 50:50. Nevertheless, the significantly higher flower production per inflorescence (and therefore, the higher supposed male fitness) was ascertained in the male individuals from all the three localities compared. The biggest inflorescences (on average, containing 1120 flowers in hermaphrodites and 1960 flowers in males) and the highest total difference in male fitness (75 %) were characteristic of the southernmost population with the mean annual temperature of 10.2 EC and the mean annual precipitation of 551 mm (Kováčov). Conversely, the lowest values (1210 flowers per inflorescence in male individuals and 810 in hermaphrodites, with total difference of 49 %) were ascertained on the site with the annual means of 9.4 EC and 631 mm (Príbelce). The third, northernmost population (Radvaň) with the mean annual temperature of 8.0 EC and the mean annual precipitation of 786 mm is allochthonous and all the compared values were intermediate (860 flowers per inflorescence in hermaphrodites, 1330 flowers per inflorescence in male individuals, the total advantage of males 55 %) and did not significantly differ from those of the population in Príbelce. The ascertained permanent disproportion is discussed in the light of the evolution of polymorphic breeding systems and costs of reproduction in flowering plants.

**Key words:** manna ash, male fitness, androdioecy, cryptic dioecy, costs of reproduction.

## Úvod

Jaseň mannový (*Fraxinus ornus* L., Oleaceae), nízky teplomilný strom (Obr. 1a) alebo ker (Obr. 1b) s hladkou borkou a mohutnými metlinami drobných svetlých kvetov (Obr. 1c) je drevinou, ktorá je mimoriadne zaujímavá z hľadiska reprodukčnej biológie (Dommée *et al.* 1999): jeho populácie sú tvorené indivíduami, obsahujúcimi výlučne obojpohlavné kvety, t.j. kvety s normálne vyvinutými tyčinkami a piestikmi (Obr. 1e) a indivíduami, obsahujúcimi výhradne kvety samčie (Obr. 1d). Koexistencia samčích a obojpohlavných jedincov v spoločných populáciách sa nazýva androdiecia a spolu s dvojdmosťou (diécieu), gynodieciou a polygamodieciou patrí medzi polymorfné reprodukčné systémy (Barrett 1998). Počas evolúcie sa androdiecia zrejme vyvinula a zachovala vďaka zvýšenej samčej reprodukčnej schopnosti pôvodne obojpohlavných indivíduí, špecializujúcich sa na produkciu peľu (Lloyd 1975, Charlesworth, Charlesworth 1978, Charlesworth 1984, Vassiliadis *et al.* 2000b, Sato 2002).

**Tab. 1. Geografická a klimatická charakteristika sledovaných lokalít.**

Názov lokality	Zemepisné súradnice		Nadm. výška [m]	Priem. teplota [EC]			Priem. zrážky [mm]	
	-s. z. š.	v. z. d.		-rok	-jan.	-júl	-rok	-let. polrok
Kováčov	47E50N	18E49N	180	10,2	-1,4	20,4	551	327
Príbelce	48E12N	19E15N	420	9,4	-2,4	19,7	631	358
Radvaň	48E43N	19E09N	400	8,0	-3,4	18,1	786	424

Podľa niektorých autorov, poukazujúcich na nestabilitu funkčnej androdície, je však pravdepodobné, že viaceré navonok (morfológicky) androdioické rastlinné druhy sú v skutočnosti funkčne dvojdomé, t.j. morfológicky obojpohlavné jedince sa pri nich uplatňujú výlučne ako matky (Mayer, Charlesworth 1991). Keby sa tento fakt potvrdil aj pri jaseňmannovom, znamenalo by to, že zvýšená reprodukčná schopnosť samčích jedincov oproti jedincom obojpohlavným by nebola nevyhnutným predpokladom pre zachovanie existujúceho reprodukčného systému, ale dôsledkom vynaloženia menšieho množstva energie na zabezpečenie pohlavnej reprodukcie. Táto reprodukčná výhoda, prejavujúca sa okrem iného aj vyššou produkciou kvetných orgánov ako je nevyhnutne potrebné, vyplýva zo skutočnosti, že na rozdiel od funkčne samičích jedincov (v tomto prípade morfológicky obojpohlavných), samičie jedince nemusia produkovať semená a plody. Ako však rozsah kompenzácie nižšej energetickej náročnosti produkcie samčích generatívnych orgánov kolíše v závislosti od ekologických (najmä klimatických) a geografických podmienok, nie je dostatočne známe.

Samčiu reprodukčnú schopnosť (fitnes) môžeme pri obojpohlavných a samčích jedincoch porovnávať napr. na základe rozdielov v počte vyprodukovaných životaschopných peľových zrn, tyčínok, funkčných kvetov, resp. súkvetí (Philbrick, Rieseberg 1994, Pannell 1997a, 1997b, Ishida, Hiura, 1998, Dommée *et al.* 1999, Vassiliadis *et al.* 2000a, Wallander 2001, Verdú 2004). Keďže obojpohlavné a samičie jedince jaseňmannovho majú vo svojich kvetoch rovnaký počet tyčínok (FRAXIGEN 2005) a Kurjak (2005) pri nich nezistil štatisticky významné rozdiely v počte vyprodukovaných súkvetí ani vo vitalite peľu, v predloženej práci sme sa zamerali na zhodnotenie sexuálnej štruktúry populácií (t.j. pomeru samčích a obojpohlavných jedincov) a porovnanie počtov kvetov, pripadajúcich na jedno súkvetie. Vplyv klimatických faktorov na uvedený znak sme sledovali na troch lokalitách jaseňmannovho v južnej polovici územia Slovenskej republiky.

## Materiál a metodika

Terénne pozorovania a odber súkvetí sme uskutočnili na lokalitách Kováčov (Obr. 1b) v okrese Nové Zámky (južná časť Národnej prírodnej rezervácie Kováčovské kopce), Príbelce (Obr. 1a) v okrese Veľký Krtíš (južné svahy Krupinskej planiny) a Radvaň (bezprostredné okolie Banskej Bystrice). V prvých dvoch prípadoch ide o formácie teplomilných dúbav na vulkanickom podloží, striedajúce sa so skalnatými lesostepnými spoločenstvami, na ktorých sa jaseňmannový prirodzene vyskytuje (Bertová 1984). Tretia skúmaná lokalita predstavuje alochtónnu populáciu druhej generácie, v ktorej bol jaseňmannový vysadený za účelom spevnenia erodovaného svahu, ale udomácnil sa tu natoľko, že sa prirodzene zmladzuje a plochy, na ktorých je prítomný, nadobúdajú vzhľad pôvodnosti (Manica, Slobodník, v tlači). Základná geografická a klimatická charakteristika sledovaných lokalít je uvedená v Tab. 1.

V jednotlivých sledovaných populáciách sme vybrali 62 (Kováčov), 60 (Príbelce) a 65 (Radvaň) jedincov jaseňmannovho, pri ktorých sme podľa prítomnosti, resp. absencie normálne vyvinutých piestikov (Obr. 1d-e) a zbytkov po predchádzajúcom plodení určili sexuálny typ a stanovili tak pomer samčích jedincov a hermafroditov. Z celkovo 20, resp. 10 dostatočne zakvitnutých stromov z každej lokality (10 obojpohlavných a 10 samčích na lokalitách Kováčov a Príbelce, 5 obojpohlavných a 5 samčích na lokalite Radvaň) sme odobrali po 10 (na lokalitách Kováčov a Príbelce), resp. 5 súkvetí

**Tab. 2. Výsledky z-testu náhodnosti odchýlky od pomeru samčích a obojpohlavných jedincov 1:1.**

Lokalita	Samčie jedince		Obojpohlavné jedince		z	z <sub>0,05</sub>	z <sub>0,01</sub>
	n	%	n	%			
Kováčov	34	54,8	28	45,2	0,76		
Príbelce	29	48,3	31	51,7	0,26	1,96	2,58
Radvaň	33	50,8	32	49,2	0,13		

(na lokalite Radvaň) a zakonzervovali sme ich v 70 %-nom etanole. Pri jednotlivých zakonzervovaných súkvetiach sme neskôr stanovovali počet kvetov.

Na overenie náhodnosti odchýlky od pomeru samčích a hermafroditných jedincov 1:1 sme použili test hypotézy o podiele kvalitatívneho znaku (z-test). Pri analyzovaní rozdielov v počtoch kvetov v jednotlivých súkvetiach sme použili dvojfaktorovú (sexuálny typ, jedinec) analýzu variancie hierarchicky usporiadaného pokusu.

**Tab. 3. Aritmetické priemery ( $\bar{O}$ ) a smerodajné odchýlky ( $s_x$ ) v počtoch kvetov v súkvetiach v závislosti od lokality a sexuálneho typu (medzi hodnotami označenými tým istým písmenom sa nezistili štatisticky významné rozdiely).**

Lokalita	Samčie jedince ( $\bar{O} \vee s_x$ )	Obojpohlavné jedince ( $\bar{O} \vee s_x$ )	Celkové priem. hodnoty ( $\bar{O} \vee s_x$ )
Kováčov	<sup>a</sup> 1959 $\vee$ 1106	<sup>a</sup> 1118 $\vee$ 498	<sup>a</sup> 1539 $\vee$ 954
Príbelce	<sup>b</sup> 1208 $\vee$ 652	<sup>b</sup> 813 $\vee$ 347	<sup>b</sup> 1010 $\vee$ 557
Radvaň	<sup>b</sup> 1329 $\vee$ 688	<sup>b</sup> 855 $\vee$ 501	<sup>b</sup> 1092 $\vee$ 642

## Výsledky a diskusia

Ako ukazuje Tab. 2, ani na jednej zo sledovaných lokalít jaseňa mannového sme nezaznamenali štatisticky významnú odchýlku od pomeru samčích a obojpohlavných stromov 1:1. Podmienky prostredia teda podľa našich zistení nemajú signifikantný vplyv na sexuálnu štruktúru populácií tejto dreviny. K podobnému výsledku dospeli aj Dommée *et al.* (1999) pri šiestich populáciách jaseňa mannového v južnom Francúzsku a Verdú (2004) pri pozorovaní populácií v okolí Valencie. Iba Wallander (2001) zaznamenala na Sicílii miernu prevahu samčích jedincov, ktorých zastúpenie dosiahlo 59 %.

Pokiaľ ide o rozdiely v počtoch kvetov v jednotlivých súkvetiach (a tým aj v potenciálnom množstve vyprodukovaného peľu), v tomto prípade sme vo všetkých troch porovnávaných populáciách zaznamenali reprodukčnú zvýhodnenosť samčích jedincov oproti jedincom obojpohlavným (Tab. 3). Zistené hodnoty boli najvyššie na najjužnejšie položenej, najteplejšej a najsuchšej lokalite Kováčov. Súkvetia obojpohlavných jedincov z tejto populácie sa v priemere skladali z 1120 kvetov, kým pri súkvetiach jedincov samčích bol vypočítaný priemerný počet kvetov až 1960 a celkový rozdiel v predpokladanej relatívnej samčej reprodukčnej schopnosti činil 75 %. Naproti tomu pri populácii z lokality Príbelce, ležiacej podstatne severnejšie, boli súkvetia jednotlivých typov jedincov v priemere tvorené iba 810 (samčie indivíduá), resp. 1210 (hermafrodity) kvetmi a zistený priemerný rozdiel bol 49 %. Tretia, alochtónna populácia (Radvaň) sa vyznačovala prechodným charakterom zistených hodnôt (1330 kvetov v súkvetiach samčích jedincov, 860 kvetov v súkvetiach hermafroditov, celková výhoda samčích indivíduá 55 %).

Analýza variancie (Tab. 4) potvrdila existenciu štatisticky významných rozdielov vo veľkosti súkvetí na všetkých úrovniach. Výsledky Duncanovho testu (Tab. 3) však ukazujú, že hodnoty, zistené

**Tab. 4. Výsledky analýzy variancie počtov kvetov v súkvetiach (hodnoty testovacieho kritéria  $F$  sú vo všetkých prípadoch štatisticky významné na hladine významnosti  $\alpha = 0,01$ ).**

Premenlivosť	Poč. stup. voľnosti	Súč. štv. odchýlok	Priem. štv. odchýlok	$F$
Sexuálny typ	1	40805975,74	40805975,74	115,32**
Lokalita	2	29392232,92	14696116,46	41,53**
Lokalita H sex. typ	2	5203786,09	2601893,05	7,35**
Jedinec	26	69172147,81	2660467,22	7,52**
Reziduálna	418	147905099,05	353839,95	
Celková	449	292479241,61		

v alochtónnej populácii v okolí Radvane sa štatisticky významne neodlišovali od hodnôt z populácie z blízkosti Príbeliec.

Podľa väčšiny teoretických modelov, stanovujúcich podmienky zachovania funkčnej androdiécie, sa však samčie jedince môžu vo funkčne androdioických populáciách udržať iba za predpokladu, že ich zastúpenie je nižšie ako 50 % a zároveň ich samčia reprodukčná schopnosť je najmenej dvakrát taká veľká ako relatívna samčia reprodukčná schopnosť hermafroditov. V opačnom prípade sa buď samčie jedince v populácii nezachovávajú (Vassiliadis *et al.* 2002) alebo sa samčia funkcia obojpohlavných indivíduí stáva zbytočnou a androdioická populácia sa mení na funkčne dvojdomú (Mayer, Charlesworth 1991). Morfológicky androdioické taxóny, ktoré spĺňajú obidva horeuvedené predpoklady, sú však medzi rastlinami mimoriadne vzácné.

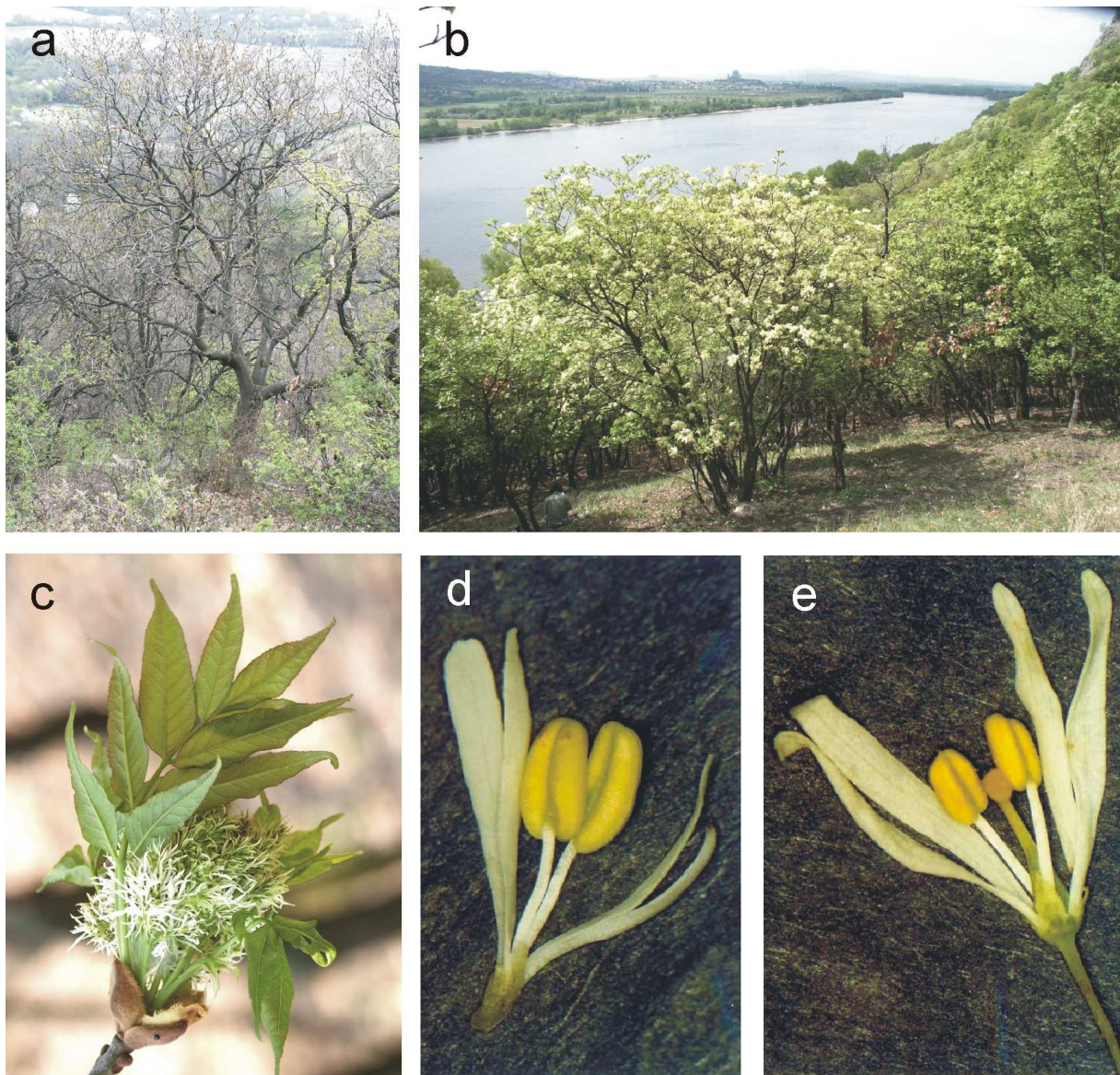
Azda najznámejším z nich je *Datisca glomerata* (Presl) Baill., stredoamerický druh pakonopy z čeľade Datisceae, pri ktorom Liston *et al.* (1990) zistili zastúpenie obojpohlavných jedincov 75 až 100 % v závislosti od konkrétnej populácie. Napriek tomu, že priemerný počet kvetov je pri samčích a obojpohlavných rastlinách takmer rovnaký (Philbrick, Rieseberg 1994), podmienka zníženej relatívnej samčej funkcie hermafroditov je v tomto prípade splnená vďaka podstatne nižšiemu počtu tyčiniek v obojpohlavných kvetoch (Liston *et al.* 1990).

Podobne pri ďalšom funkčne androdioickom rastlinnom druhu *Mercurialis annua* L. (bažanka ročná, čeľaď Euphorbiaceae) bola frekvencia samčích jedincov, zistená na území Španielska, vždy štatisticky významne nižšia ako 0,5 (Pannell 1997a, 1997b) a samčie rastliny dokázateľne produkovali podstatne väčšie množstvo peľu (Pannell 1997b). Pri subandrodioickej šípovke *Sagittaria lancifolia* L. subsp. *lancifolia* (Alismataceae) sa zistil 84 %-ný podiel čistých hermafroditov a 16 %-ný podiel obojpohlavných (kosexuálnych) indivíduí s prevažujúcim zastúpením samčích kvetov (Muenchow 1998). Nižším podielom samčích jedincov sú charakteristické aj androdioické populácie východoázijského druhu *Schizopepon bryoniaefolius* Maxim. z čeľade Cucurbitaceae (Akimoto *et al.* 1999).

Na druhej strane, okrem jaseňa mannového majú približne vyrovnané zastúpenie obidvoch typov jedincov aj niektoré ďalšie dreviny z čeľade Oleaceae: *Phillyrea angustifolia* L., vyskytujúca sa v Stredomorí (Lepart, Dommée 1992, Pannell, Ojeda 2000) a dva východoázijské druhy jaseňov: *Fraxinus longicuspis* Sieb. et Zucc. (Wallander 2001) a *F. lanuginosa* Koidz. (Ishida, Hiura 2002). Táto skutočnosť je však v rozpore s predpokladmi pre zachovanie funkčnej androdiécie, definovanými v teoretických modeloch. Vassiliadis *et al.* (2000b) preto vypracovali nový matematický model, predpokladajúci úplnú samosterilnosť (t.j. neschopnosť samooplodnenia) obojpohlavných jedincov a zvýšenú kompatibilitu jedincov samčích.

Pri jaseňi mannovom sa však podľa posledných výskumov (Verdú *et al.* 2004) nepredpokladá existencia funkčnej androdiécie, ale tzv. skrytej dvojdomosti. Ako uvádzajú Verdú *et al.* (2004), životaschopnosť peľových zŕn jaseňa mannového je pri obidvoch sexuálnych typoch rovnaká, ale semenáčky, pri ktorých sa ako otcovia uplatnili obojpohlavné jedince, majú jednoznačne horší rast a vzhľadom na prirodzený výber sa nepredpokladá ich prežitie. Táto skutočnosť sa zistila aj napriek tendencii samčích jedincov jaseňa mannového k bohatšiemu kvitnutiu (Verdú 2004) a nižšiemu





**Obr. 1.** Jaseň mannový na sledovaných lokalitách. a – nízky strom z lokality Príbelce. b – jedinec krovitého vzrastu z lokality Kováčov. c – rozvíjajúce sa súkvetie (sexuálny typ je možné určiť iba pri podrobnejšom skúmaní kvetov). d – kvet morfológicky samčieho jedinca, obsahujúci iba dvojicu tyčíniek. e – kvet morfológicky obojpohlavného jedinca, obsahujúci dvojicu tyčíniek a piestik.

priemernému počtu kvetov v súkvetiach jeho obojpohlavných indivíduí z územia Slovenska, Španielska a Grécka (FRAXIGEN 2005).

V uvedenom kontexte sú rozdiely v produkcii samčích a obojpohlavných kvetov výsledkom rozdielnej „dane za reprodukciu“, ktorá spočíva v rozdielnej metabolickej zaťažnosti, vyplývajúcej z produkcie samčích, resp. samičích rozmnožovacích orgánov a semien, obsahujúcich embryá. Jedince, špecializujúce sa na produkciu peľových zŕn, totiž vynakladajú relatívne menej energie na zabezpečenie svojej pohlavnej reprodukcie ako jedince, produkujúce plody (Obeso 2002). Nižšia metabolická zaťažnosť samčích indivíduí, súvisiaca s ich pohlavným rozmnožovaním, sa pritom môže kompenzovať buď ich intenzívnejším vegetatívnym rastom alebo vyššou produkciou generatívnych orgánov. Doterajší výskum z rôznych častí areálu jseňa mannového potvrdil existenciu oboch spôsobov tejto kompenzácie (FRAXIGEN 2005). Pokiaľ ide o rozdiely v počte vyprodukovaných kvetov, naše údaje naznačujú trend znižujúcich sa rozdielov medzi samčiami a obojpohlavnými typmi pri jedincoch, rastúcich v menej priaznivých klimatických podmienkach (nižšie

priemerné teploty, kratšie vegetačné obdobie). Pri porovnávaní lokalít z juhozápadnej (Španielsko), južnej (Grécko) a severnej (Slovensko) hranice areálu jaseňa mannového sa však existencia takéhoto trendu nepotvrdila. Bez ohľadu na rozdielne klimatické pomery v jednotlivých oblastiach prirodzeného rozšírenia jaseňa mannového bol však počet kvetov v súkvetiach jeho samčích jedincov vždy viac alebo menej výrazne väčší (Verdú *et al.*, v tlači).

## PodĎakovanie

Článok vznikol vďaka finančnej podpore grantovej agentúry VEGA (granty č. 1/0201/03 a 1/3262/06).

## Literatúra

- [1] Akimoto J., Fukuhara T., Kikuzawa K., 1999: Sex ratio and genetic variation in a functionally androdioecious species, *Schizopepon bryoniaefolius* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany* **86**: 880–886.
- [2] Barrett S. C. H., 2002: The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science* **3**: 335–341.
- [3] Bertová L., 1984: Oleales – Olivotvaré. In: Flóra Slovenska IV/1. L. Bertová (ed.). Veda, Bratislava, pp. 63–78.
- [4] Dommée B., Geslot A., Thompson J. D., Reille M., Denelle N., 1999: Androdioecy in the entomophilous tree *Fraxinus ornus* (Oleaceae). *New Phytologist* **143**: 419–426.
- [5] FRAXIGEN, 2005: Ash species in Europe: biological characteristics and practical guidelines for sustainable use. Oxford Forestry Institute, University of Oxford, 128 pp.
- [6] Charlesworth B., Charlesworth D., 1978: A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *The American Naturalist* **112**: 975–997.
- [7] Charlesworth D., 1984: Androdioecy and the evolution of dioecy. *Biological Journal of the Linnean Society* **23**: 333–348.
- [8] Ishida K., Hiura T., 1998: Pollen fertility and flowering phenology in an androdioecious tree, *Fraxinus lanuginosa* (Oleaceae), in Hokkaido, Japan. *International Journal of Plant Sciences* **159**: 941–947.
- [9] Ishida K., Hiura T., 2002: Mating system and population genetic structure of an androdioecious tree, *Fraxinus lanuginosa* Koidz. (Oleaceae) in northern Japan. *Heredity* **88**: 269–301.
- [10] Kurjak, D., 2005: Kvitnutie a samčí reprodukčný potenciál jaseňa mannového (*Fraxinus ornus* L.). Diplomová práca. Katedra fytoľógie, Lesnícka fakulta Technickej univerzity vo Zvolene, 43 pp.
- [11] Lepart J., Dommée B., 1992: Is *Phillyrea angustifolia* L. (Oleaceae) an androdioecious species? *Botanical Journal of the Linnean Society* **108**: 375–387.
- [12] Liston A., Rieseberg L. H., Elias T. S., 1990: Functional androdioecy in the flowering plant *Datisca glomerata*. *Nature* **343**: 641–642.
- [13] Lloyd D. G., 1975: The maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiosperms. *Genetica* **45**: 325–339.
- [14] Manica, M., Slobodník, B.: Rozšírenie jaseňov na Slovensku. In: Jaseň – genetické zdroje a pestovanie. L. Paule, D. Gömöry (eds.). V tlači.
- [15] Mayer S. S., Charlesworth D., 1991: Cryptic dioecy in flowering plants. *Tree* **6**: 320–325.
- [16] Muenchow G. E., 1998: Subandrodioecy and male fitness in *Sagittaria lancifolia* subsp. *lancifolia* (Alismataceae). *American Journal of Botany* **85**: 513–520.
- [17] Obeso, J. R., 2002: The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* **155**: 321–348.
- [18] Pannell J., 1997a: Variation in sex ratios and sex allocation in androdioecious *Mercurialis annua*. *Journal of Ecology* **85**: 57–69.
- [19] Pannell J., 1997b: Widespread functional androdioecy in *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* **61**: 95–116.

- [20] Pannell J. R., Ojeda F., 2000: Patterns of flowering and sex-ratio variation in the Mediterranean shrub *Phillyrea angustifolia* (Oleaceae): implications for the maintenance of males with hermaphrodites. *Ecology Letters* **3**: 495–502.
- [21] Philbrick C. T., Rieseberg L. H., 1994: Pollen production in the androdioecious *Datisca glomerata* (Datisceae): implications for breeding system equilibrium. *Plant Species Biology* **9**: 43–46.
- [22] Sato H., 2002: Invasion of unisexuals in hermaphrodite populations of animal-pollinated plants: effects of pollination ecology and floral size-number trade-offs. *Evolution* **56**: 2374–2382.
- [23] Vassiliadis C., Lepart J., Saumitou-Laprade P., Vernet P., 2000a: Self-incompatibility and male fertilization success in *Phillyrea angustifolia* (Oleaceae). *International Journal of Plant Sciences* **161**: 393–402.
- [24] Vassiliadis C., Valero M., Saumitou-Laprade P., Godelle B., 2000b: A model for the evolution of high frequencies of males in an androdioecious plant based on a cross-compatibility advantage of males. *Heredity* **85**: 413–422.
- [25] Vassiliadis C., Saumitou-Laprade P., Lepart J., Viard, F., 2002: High male reproductive success of hermaphrodites in the androdioecious *Phillyrea angustifolia*. *Evolution* **56**: 1362–1373.
- [26] Verdú M., 2004: Physiological and reproductive differences between hermaphrodites and males in the androdioecious plant *Fraxinus ornus*. *Oikos* **105**: 239–246.
- [27] Verdú M., Montilla A. I., Pannell J. R., 2004: Paternal effects on functional gender account for cryptic dioecy in a perennial plant. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B – Biological Sciences* **271**: 2017–2023.
- [28] Verdú M., Spanos K., Čaňová I., Slobodník B., Paule, L.: Similar gender dimorphism in the costs of reproduction across the geographic range of *Fraxinus ornus*. *Annals of Botany*. V tlači.
- [29] Wallander E., 2001: Evolution of wind-pollination in *Fraxinus* (Oleaceae) – an ecophylogenetic approach. PhD thesis. Göteborg University, Göteborg.