

# אקוטיפים של אורן ירושלים ביתיר: סיכום ביניים

גבריאל שילר וניר עצמון

המחלקה למשאבי טבע, מינהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני, בית דגן [vcgabi@volcani.agri.gov.il](mailto:vcgabi@volcani.agri.gov.il)

## תקציר

(Ecotypes), שבהם קיימת שונות גנטית גבוהה ביותר, משום שהם גם בעלי נצילות מים גבוהה.

**מילות מפתח (נוספות על מילות הכותרת):** גדילה והתפתחות, דיות, יעילות ניצול המים, עמידות ליובש, פוטוסינתזה, קיבוע דו-תחמוצת הפחמן, שונות גנטית.

## מבוא

אורן ירושלים (*Pinus halepensis* Mill.) נפוץ בכל אגן הים התיכון (Mirov, 1967; Critchfield & Little, 1966) והוא האורן הנפוץ ביותר ביערות הארץ. מבין המחטניים הניטעים בארץ, מין זה נחשב כעמיד ביותר ליובש (Oppenheimer, 1967). תוצאות מחקרים רבים ושונים שפורסמו במהלך השנים (שילר, 1977; Grünwald et al., 1983; Conkle et al., 1988; Grünwald and Schiller, 1988; Grünwald et al., 1986; Melzack et al., 1981, 1982; Mendel, 1984; Schiller et al., 1986; Schiller and Grünwald 1986; Schiller and Waisel, 1989b; Weinstein, 1989a, 1989b) עוררו את הצורך בבחינה מסודרת של התפתחות עצים ממקורות יס-תיכוניים שונים של אורן ירושלים, בתנאים האקולוגיים השונים בישראל. בחינה זו התאפשרה בעזרת איסוף זרעים בין-לאומי בחסות *Silva-Méditerranée* (Morandini, 1976). בחורף 1985/6 ובחורף 1988/9 ניטעו חלקות מעקב ביתיר, האחת בקצה הדרום-מזרחי של היער והשנייה בעמק הניסיונות שבמערב יתיר.

בשנים האחרונות התעורר עניין מיוחד לבחון את התפתחות העצים ממקורות שונים, כלומר מבתי גידול שונים, שהועתקו לבית גידול יובשני. זאת, לאור התחזיות על שינויי אקלים שעלולים לשנות אקולוגיות יס-תיכוניות טיפוסיות לאקולוגיות יובשניות יותר.

מאמר זה מתייחס רק לחלקת הניסויים הדרום-מזרחית ביער יתיר, הגדלה בתנאי בית גידול קיצוניים יותר מאשר החלקה המערבית, וכן לחלקת היקש, הנטועה בבית דגן. המיקום והתנאים האקלימיים מסוכמים בטבלה 1.

תוצאות ממחקרים שונים, שנעשו על אורן ירושלים מבתי גידול שונים, חברו יחד ב-1982 לכלל רעיון לטעת חלקות מעקב בתנאים אקולוגיים שונים של אורן ירושלים ממקורות זרעים רבים. ביתיר ניטעו שתי חלקות, האחת בקצה הדרום-מזרחי והשנייה בחלק המערבי. בחלקות אלו נבדקו ההתפתחות, השרידות, היווצרות של הבדלים גנטיים בין אוכלוסיות המקור וצאצאיהן, הבדלים במדדים פיזיולוגיים בין מקורות הזרעים ועוד.

לאחר 22 שנה נמצא, כי התנאים האקולוגיים הקיצוניים ביתיר גורמים לשרידות נמוכה יחסית של כ-48% במוצע עבור כל מקורות הזרעים. העצים ששרדו הם העשירים יותר מבחינה גנטית, כלומר, בעלי שונות גנטית גבוהה בהשוואה למוצע באוכלוסיית המקור. נמצא, כי יש הבדלים בעוצמת הפוטוסינתזה והטרנספירציה ומכאן נצילות המים בין מקורות זרעים שונים.

הומלץ על כן, כי ביעור באזורים ארידיים יש לברור מקרב המינים שנבחרו לנטיעה את מקורות הזרעים (Provenances).

טבלה 1: התנאים הטופוגרפיים והאקלימיים ביתיר ובבית דגן

הפרמטרים הגיאוגרפיים-אקלימיים	יתיר	בית דגן
רוחב גיאוגרפי	31° 21'N	31° 59'
אורך גיאוגרפי	35° 02'E	34° 49'
גובה מעל פני הים (מ')	600-700	60
מוצע משקעים רב-שנתיים (מ"מ בשנה)	283±89	556±60
מוצע רב-שנתי של אוויר-טרנספירציה (מ"מ בשנה)	~2500	~1300
אינדקס הארדייות	0.18	0.43
מוצע הטמפרטורה הגבוהה בחודש החם ביותר (°C)	32.3	30.6
מוצע הטמפרטורה הנמוכה בחודש הקר ביותר (°C)	6.9	6.6
מוצע שנתי של לחות האוויר היחסית (%)	52	72

## חומרים ושיטות

לפני הנטיעה, רוב שטח החלקה עבר הכנה על ידי חריש. מכאן, שברוב השטח, הקרקע – שהיא ליתוסול לסי חום בהיר – הייתה עמוקה מ-40 ס"מ. תת היער בחלקה הוא שכבה עשבונית דלילה, שעיקרה מיני ברומית. החלקה ככלל היא בעלת פנות מערבית עד צפונית-מערבית, אך יש גם חזרות מישוריות.

בשנים 1998–2001 בוצעו בדיקות פיזיולוגיות וגנטיות בעצים ממקורות אחדים (מסומנים בכוכבית בטבלה), כדי ללמוד על ההבדלים בין המקורות בתגובתם להשפעות האקולוגיות ביתיר (Schiller et al., 1999–2001).

זרעים מ-23 מקורות (Provenances) שונים מהארץ ומחו"ל (טבלה 2) נזרעו במשתלת הייעור באשתאול בשנת 1984. 3,600 שתילים נשתלו בחורף 1985/6 בפינה הדרום-מזרחית של יער יתיר. השתילים מהמקורות השונים נשתלו ב-18 חזרות לא שלמות (חזרה לא שלמה היא חזרה שאינה כוללת את כל המקורות שבמסגרת הניסוי). בכל שורה נשתלו 12 שתילים ממקור מסוים. מרחקי הנטיעה היו שני מטר בשורה וארבעה מטר בין השורות. בשנים 1990, 1997, 2000 ו-2007 בוצעו סקרים ומדידות בחלקת מעקב זו לבדיקת התפתחותם של העצים.

**טבלה 2:** מקורות הזרעים המיוצגים בחלקת הניסוי ביתיר. המקורות המסומנים בכוכבית נבחרו למחקר הגנטי והפיזיולוגי

Country	Provenance	FAO Code	Longitude	Latitude	Altitude (m)	Average Annual Rain (mm)
Algeria	Senalba	A-30	03° 05'	34° 35'	1500	316
Algeria	Telagh *	A-31	0° 25'W	37° 70'	1000	692
Cyprus	Cyprus					
Greece	Chalkidiki	A-4	23° 21'	40° 11'		
Greece	Elea *	A-2	21° 32'	37° 46'	200	607
Greece	Euboea	A-3	23° 18'	38° 58'	150-250	707
Israel	Alazeriya		35° 16'	31° 47'	500-550	350
Israel	Beita		35° 17'	32° 08'	600	620
Israel	Bet Jann *		35° 23'	32° 58'	850	925
Israel	Mt. Carmel *		35° 02'	32° 43'	450	750
Israel	Elkosh	A-7	35° 18'	33° 01'	600	764
Israel	ha'Masrek		35° 02'	31° 48'	590	581
Israel	Wadi-el-Kuf		35° 02'	31° 34'	630	410
Israel	Ness-Harim		35° 04'	31° 44'	642	540
Israel	Sha'ar-ha'Gay		35° 03'	31° 48'	500	540
Israel	Ben-Shemen		34° 58'	31° 57'	100	532
Israel	Umm-Zaffa		35° 09'	32° 01'	550	655
Italy	Vico-del Gargano	A-27	16° 00'	41° 54'	150-300	
Italy	Imperia	A-25	08° 03'	43° 54'	200	
Italy	Otricoli *	A-26	12° 38'	42° 24'	400	
Spain	Scheda					
Yugoslavia	Yug.					

- בארבעה אקוטיפים (שמונה עצים מכל אקוטיפ) נמדד המהלך היומי של מהירות זרימת המים בגזע בשיטת פולס החום (Cohen, 1994). מהירות הזרימה בכל שעה תורגמה בעזרת נוסחה לכדי כמות הדיות במשך שעה (ליטר בשעה =  $l \cdot h^{-1}$ ), כמות הדיות היומית במשך שעות האור משעה 06:00 ועד 19:00 ( $l \cdot day^{-1}$ ).
- נמדד היחס שבין שני האיזוטופים: פחמן 12 ופחמן 13, המרמז על מידת נצילות המים

$$C^{13}/C^{12} = \delta C^{13} (\%)$$

כדי להסיק על מידת העמידות ליובש של הצמח. היחסים בין שני איזוטופים אלה נמדדו במחטים שנדגמו מעצי אורן ירושלים מאקוטיפים שונים הגדלים ביתיר. בדיקות אלו נעשו על ידי פרופ' דן יקיר ממכון וייצמן.

◆ הבדיקות הגנטיות נעשו באלקטרופורזה של איזו-אנזימים על ג'ל עמילן (Conkle et al., 1982). לבדיקות השתמשנו בזרעים שנאספו מאקוטיפים שונים בחלקה שביתיר ובזרעים שנאספו באוכלוסיות המקור בארץ ובחול"ל ונשמרו בקרור.

## תוצאות

### 1. מדידות התפתחות העצים מהמקורות השונים

החלקה נשתלה בחורף 1985/6. מדידות מעקב אחר התפתחות העצים ומידת ההישרדות בתנאים האקולוגיים של ביתיר נעשו בשנים 1990, 1997, 2000 ו-2007. המדידה בשנת 1997 הייתה לפני שני חורפים מהשחונים ביותר שנמדדו ביתיר, והמדידה של שנת 2000 הייתה לאחר שני חורפים השחונים.

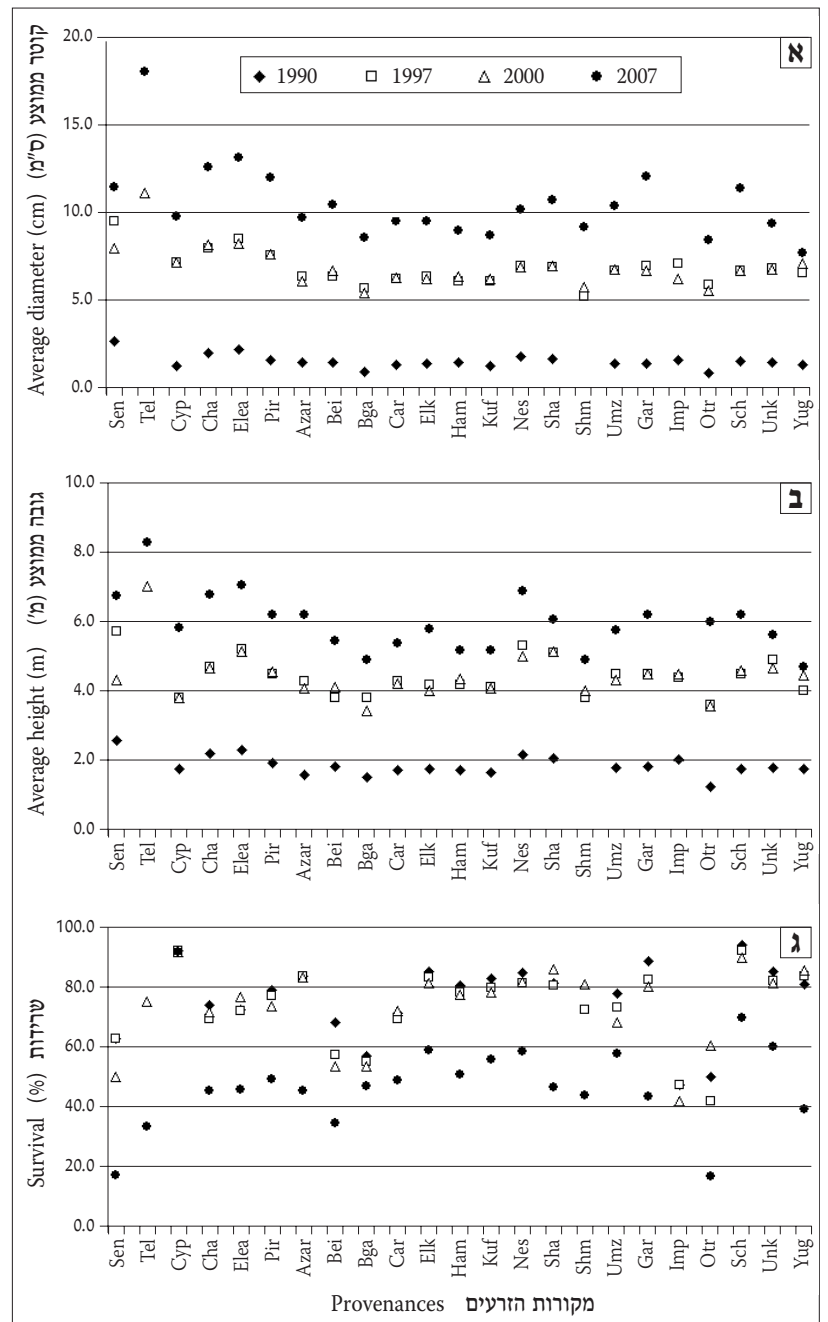
ההתפתחות בגובה, בקוטר בגובה 1.30 מטר מפני הקרקע ואחוז ההישרדות של העצים מכל מקור זרעים שנשתל מתוארים באיור 1. הממוצע הכללי של קוטר הגזעים בשנת 1990 היה 1.6 ס"מ, בשנת 1997 – 6.8 ס"מ, בשנת 2000 – 6.9 ס"מ ובשנת 2007 – 10.6 ס"מ. הממוצע הכללי של גובה העצים בשנת 1990 היה 1.6 מטר, בשנת 1997 – 4.4 מטר, בשנת 2000 – 4.5 מטר ובשנת 2007 – 6.0 מטר. אחוז ההישרדות הממוצע בשנת 1990, ארבע שנים לאחר הנטיעה, היה 75.9%; בשנת 1997 ו-2000 אחוז ההישרדות הממוצע היה 73.2%; ובשנת 2007 אחוז ההישרדות הממוצע ירד לכדי 48%.

בין השנים 1986–1997 העצים מהמקורות השונים התפתחו בצורה רציפה; בין השנים 1998–2000 (שנות הבצורת), לא הייתה צמיחה בגובה ובקוטר ולא נוצרו אצטרובלים. בעקבות הבצורת חלה ירידה גדולה בשרידות, אך העצים ששרדו חזרו לגדול בתום הבצורת. מאיור 1 נראה, כי קיימים הבדלים משמעותיים בין המקורות במידת השרידות ובמידת הצמיחה לגובה. הניתוח הסטטיסטי של תוצאות הסקר שנעשה בשנת 1997 (טבלה 3) מראה, כי למדינה (Country) ממנה באו הזרעים יש השפעה מובהקת על הצמיחה בקוטר הגזע; למקור

הבדיקות הפיזיולוגיות כללו:

- מדידות של פוטנציאל המים בעלוה לפני הזריחה בעזרת תא לחץ (Scholander et al., 1965).
- מדידת רמת הפוטוסינתזה וכמות הדיות במחטים של עצי אורן ירושלים שמוצאם מהכרמל, מבית ג'אן, מאלג'יריה, מיוון ומאיטליה. המדידות בוצעו בעזרת מכשיר אינפרא-אדום נייד לזיהוי גזים (ADC), שמחשב גם את יעילות ניצול המים, כלומר, את היחס שבין הדיות לבין קיבוע דו-תחמוצת הפחמן בכל מדידה.

איור 1: ההתפתחות בקוטר הגזע (א), בגובה העצים (ב) והשרידות (ג) של העצים ממקורות שונים שניטעו ביתיר

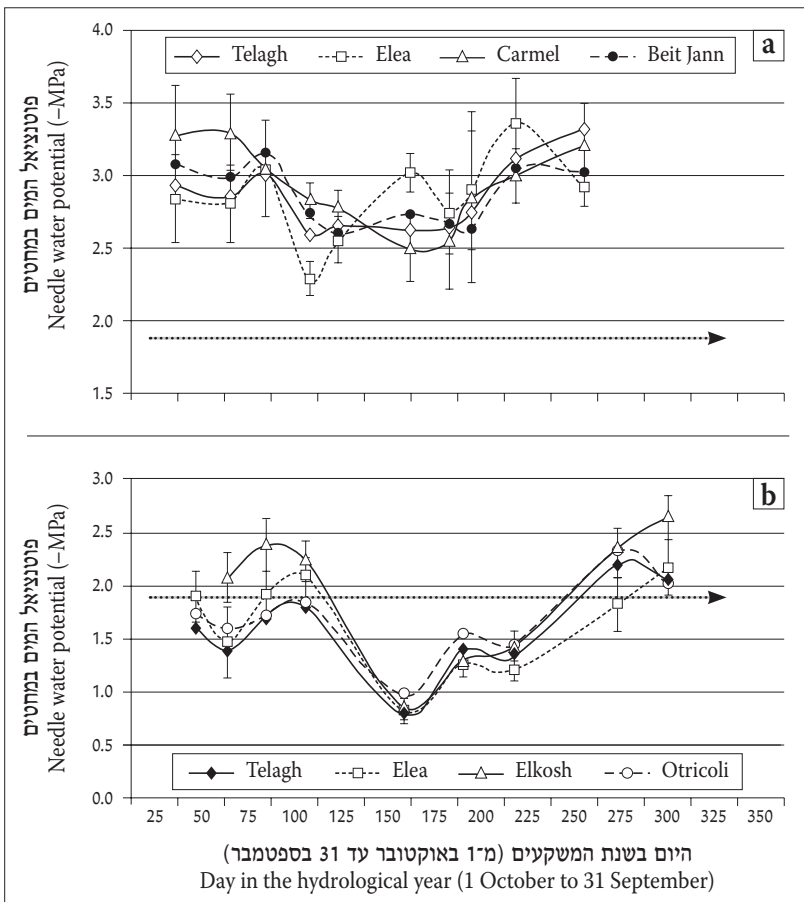


התפרס על פני טווח נרחב; הדיות של העצים שמוצאם מבית ג'אן (Beit Jann) כנראה אינה נופלת מזו של העצים בכרמל, אלא שהמשך המדידות נקטע עקב פגיעה הרסנית בצידו המחקר.

**טבלה 3:** השפעת הגורמים מוצא הזרעים (המדינה, המקום הגיאוגרפי) והחזרה בחלקת הניסוי על התפתחות העצים ושרידותם: ניתוח שונות

החזרה Replication	מקור הזרעים Provenance	המדינה Country	הפרמטר הנבדק
N.S.	N.S.	F = 6.685 P = 0.001	קוטר הגזע (ס"מ) בגובה 1.30 מ' DBH (cm)
F = 2.487 P = 0.0027	F = 2.747 P = 0.0012	N.S.	גובה העץ (מ') height (m)
F = 3.487 P = 0.0001	F = 2.694 P = 0.0014	N.S.	אחוז ההשרדות (%) survival

**איור 2:** מתח המים עם הזריחה (-MPa) במחטים של עצי אורן ירושלים ממקורות שונים במשך שנה הגדלים ביתיר (a) ובבית דגן (b). (החץ האופקי מציין את מתח המים שמתחתיו לא מתקיימת יותר טרנספירציה על פי Melzack et al. (1985)



הזרעים (Provenance) וגם לחזרה (Block = Replication) במסגרת הניסוי יש השפעה על מידת הצמיחה לגובה ועל אחוז השרידות של העצים.

מתוך 23 המקורות=אקוטיפים (Provenances) שבחלקת הניסוי נבחרו חמישה מקורות עבור המחקר הגנטי והפיזיולוגי, חלקם מוצלחים בהתפתחותם ושרידותם וחלקם פחות מוצלחים. המקורות שנבחרו מסומנים בטבלה 2 בכוכבית ליד שמם.

**2. מדידות פוטנציאל המים**

מתח (פוטנציאל) המים לפני הזריחה במחטים של אורן ירושלים באקוטיפים שנבחרו ביתיר (a) ובבית דגן (b) נמדד מאוקטובר 1998 ועד מאי 1999. המהלך השנתי של התוצאות מתואר באיור 2. נמצא, כי במשך כל תקופת המדידה, מתח המים בעצים ביתיר היה גבוה (שלילי יותר) ממתח המים שבועצים הגדלים בבית דגן. עם הזריחה לא נמצאו הבדלים ברורים ומובהקים בין האקוטיפים שגדלו בתוך כל אחת משתי החלקות. במשך כל שנת 1999 מתח המים ביתיר נע בין -2.5 ל-3.5 מגה פסקל, בעוד שבבית דגן מתח המים נע בין -2.6 ל-0.7 מגה פסקל. בחודש פברואר 1999 מתח המים בבית דגן היה רק בין -0.8 ל-1.1 מגה פסקל לעומת -2.5 ל-3.0 מגה פסקל ביתיר. בסוף קיץ 1999 מתח המים בבית דגן נע בין -1.4 ל-2.4 מגה פסקל, בעוד שביתיר מתח המים נע בין -2.4 ל-3.5 מגה פסקל. חשוב לציין, כי כמות הגשמים בחורף 1998/99 ביתיר הייתה 144 מ"מ ובבית דגן רק 250 מ"מ. נמצא, כי מתח המים השלילי הגבוה ביתיר לא אפשר פוטוסינתזה משמעותית בשעות הזריחה בכל שנת 1999, בעוד שבבית דגן מתח המים השלילי הנמוך יחסית אפשר קיום פוטוסינתזה מינואר 1999 ועד מחצית חודש יוני.

**3. הדיות היומית של העץ השלם**

לשם קביעת הדיות היומית במשך מספר ימים בחודש אוקטובר 1999 של עצי האורן מארבעת האקוטיפים השונים שנבחרו, השתמשנו בשיטת פולס החום.

הדיות היומית ביחס להיקף הגזע של כל עץ בארבעת האקוטיפים מתוארת באיור 3. האיור מראה כי בכל אחד מתאריכי המדידה רמת הדיות בכל אקוטיפ שונה ממשנהו, גם כאשר העצים הם בעלי היקף גזע דומה.

בבחינת הדיות השעתית (איור 4) נמצא, כי הדיות השעתית הממוצעת של שמונת העצים שמוצאם מהכרמל הייתה הגבוהה מבין ארבעת האקוטיפים, על אף שהעצים לא היו הגדולים בהיקף הגזעים; הדיות הממוצעת של העצים שמוצאם מאלג'יריה (Telagh) הייתה נמוכה במקצת מהדיות הממוצעת של העצים שמוצאם מהכרמל, על אף שהיקף הגזעים היה גדול מזה של העצים מהכרמל; הדיות של העצים שמוצאם מיוון (Elea) הייתה נמוכה מאוד, בעוד שהיקף הגזעים שלהם

**איור 3:** הדיות היומית בהתאם להיקף הגזע בגובה החזה בעצי אורן ירושלים מארבעה מקורות שונים באוקטובר 1999

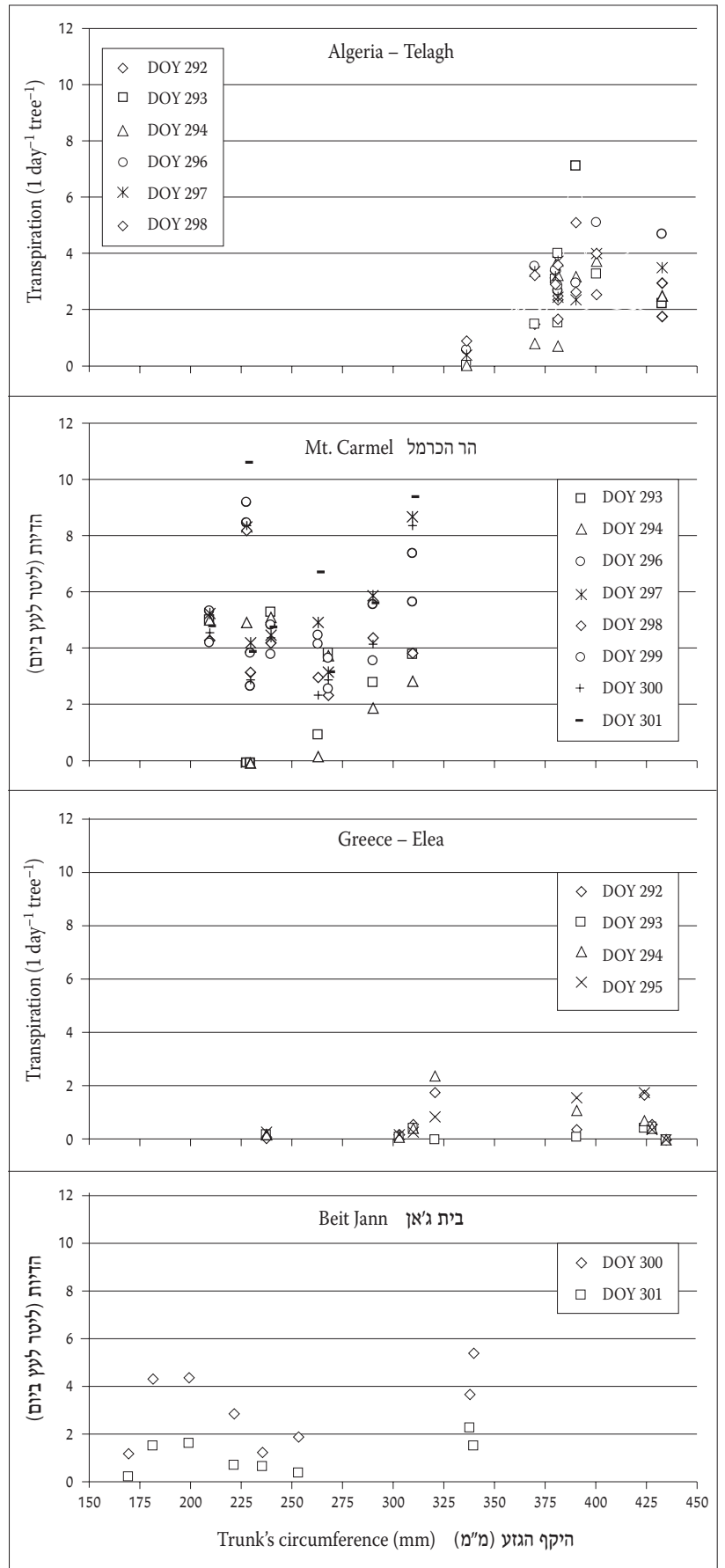
**4. פוטוסינתזה, דיות ויעילות ניצול המים**

טבלה 4 מסכמת מבחינה סטטיסטית את מדדי הפוטוסינתזה, הדיות ויעילות ניצול המים במקורות אחדים הגדלים בחלקות הניסוי ביתיר ובבית דגן. נמצא, כי בבית דגן ההבדלים בין המקורות שנבדקו, ברמת הדיות והפוטוסינתזה, אינם מובהקים סטטיסטית, אולם ההבדלים הקטנים הקיימים גורמים להבדלים מובהקים בנצילות המים, כך שלמקורות היווניים והאלג'יריים יש נצילות מים טובה יותר מאשר למקורות האיטלקיים והישראליים. ביתיר אין הבדל מובהק סטטיסטית ברמת הדיות בין המקורות שנבדקו, אך נמצאו הבדלים מובהקים ביניהם ברמת הפוטוסינתזה ומכאן גם הבדלים מובהקים ברמת נצילות המים, כך שהמקור היווני ואחריו המקור מבית ג'אן הם בעלי נצילות טובה מהאחרים. היחסים בין שני האיזוטופים של הפחמן במחטים שנדגמו מעצי אורן ירושלים מאקטיפים שונים הגדלים בבית דגן וביתיר מתוארים באיור 5. נמצא, כי קיים הבדל ניכר בין בית דגן ויתיר וכן בין השנים 1998 ו-1999 ביחס שבין שני האיזוטופים. היחס שלילי פחות בשנת 1998 מאשר בשנת 1999 שהייתה שנת בצורת קשה. כמו כן, נראה שקיים הבדל מובהק בין האקטיפים (המקורות = Provenances) בין החלקות ובתוכם. האירור מראה גם, כי בחלקה בבית דגן האקטיפי מאלקוש הוא בעל נצילות מים טובה משאר האקטיפים, שכמעט זהים ברמת היחסים שבין שני האיזוטופים. כלומר, זהים בנצילות המים. ביתיר האקטיפים מהכרמל ומאלג'יריה הם בעלי נצילות המים הטובה יותר בהשוואה למקורות האחרים.

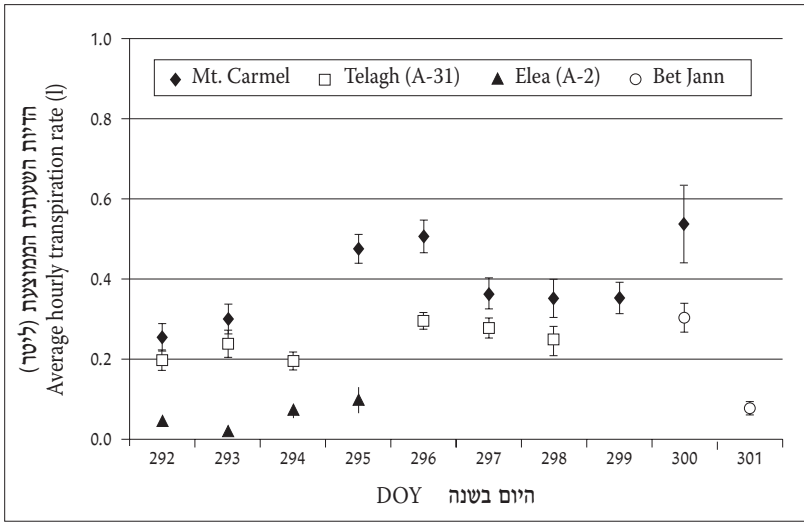
**5. בדיקת ההבדלים בשונות הגנטית בתוך המקורות בין**

**העצים ששרדו ביתיר לבין אוכלוסיות האם**

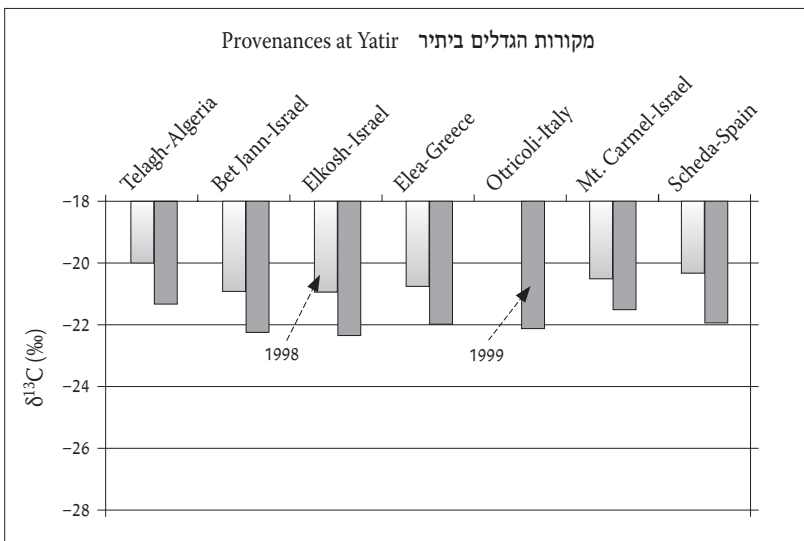
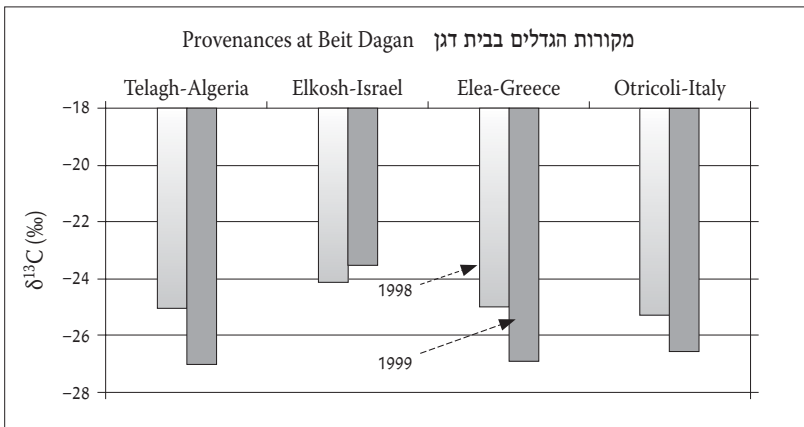
תוצאות הבדיקות של תדירות האללים באנזימים השונים, שהופקו מרקמת המגה-גמטופיט שבזרעים של אורן ירושלים ממקורות שונים, אינם מובאים ישירות במאמר זה עקב קוצר היריעה. התוצאות במלואן פורסמו בעבר (Korol et al., 2001a; 2001b; 2002; Schiller et al., 2004). נמצא, כי נוצרו הבדלים בתדירות של האללים השונים באנזימים שנבדקו בין אוכלוסיות המקור ( $F_1$ ) לבין צאצאיהן ( $F_2$ ) ששרדו בחלקת הניסוי שביתיר. חושב אינדקס הקיבוע (Fixation Index) הממוצע לכל אוכלוסייה ( $Mean F_{IS}$ ), הנובע מהשונות הממוצעת בכל אנזים ואנזים באוכלוסייה ( $F_{IS}$ ). נמצא, כי חל שינוי במידת השונות, כך שהשונות הממוצעת בעצים ממקור מסוים הגדלים ביתיר גבוהה מזו שבאוכלוסיית המקור. חושב גם אינדקס רמת הטרוזיגוטיות (D) בכל אוכלוסייה שנבדקה (איור 6). ההבדלים ברמת האינדקס בין אוכלוסיות המקור לבין צאצאיהן הגדלים ביתיר נובעים משינויים ברמת



**איור 4:** הדיות השעתית הממוצעת של שמונה עצי אורן ירושלים מארבעה מקורות שונים בין השעות 10:00 עד 14:00, בחודש אוקטובר 1999



**איור 5:** היחס בין האיזוטופים פחמן 13 לפחמן 12 במחטים של עצי אורן ירושלים הגדלים ביתיר ובבית דגן בשנים 1998 ו-1999



הנוכחות של האללים השונים באנזימים השונים. מהאורן נראה, כי באוכלוסיות שביתיר רמת השונות הגנטית עלתה בהרבה לעומת זו שבאוכלוסיות המקור.

## דיון ומסקנות

אורן ירושלים הוא מין כלל-ימתיכוני, אשר גדל באופן טבעי באזורים שבהם אורך העונה השחונה הוא בין 150 ל-200 ימים וכמות הגשמים הרב-שנתית הממוצעת אינה פחותה מ-400 מ"מ. לעומת זאת, ביתיר משך עונת היובש עולה על 200 ימים (UNESCO, 1963) וכמות המשקעים הממוצעת עומדת על  $283 \pm 89$  מ"מ. כלומר, מין שגדל בתנאי אקלים ימתיכוניים על מגוון הוואריאציות שלו הועבר וניטע בתנאי אקלים סמי-ארידיים. אפשר להתייחס לכך כאל פעולת אקלום צמח מאזור אקלימי-אקולוגי אחד לאזור אקלימי-אקולוגי שונה.

השינוי הנובע ממעבר זה עבור הצמח עשוי לדמות שינויים עבור הצומח שייתכן שיווצרו באקולוגיות של אזורים אקלימיים ימתיכוניים בעקבות שינויי אקלים גלובליים. על כן, מהתוצאות המתוארות בחלקן במאמר זה, אפשר להעריך את שעשוי להתרחש באזורים שבהם המין גדל באופן טבעי, אם אכן יתרחש שינוי אקלימי. שינויי האקלים החזויים צפויים לגרום לחרیגה גדולה בהרבה מסטיית התקן הנוכחית, המקובלת במדדים אקלימיים שונים, דוגמת כמות הגשמים, מידות החום, הקרינה והלחות היחסית בתחום אגן הים התיכון (Ben-Gai et al., 1998; Paz, 2004).

מידת העקה האקולוגית הקיימת ביתיר מובנת מתוך נתוני הגשמים. הטווח של כמות הגשמים השנתית שנמדד עד כה נע בין 144 מ"מ בחורף 1998/9 ועד מעל ל-490 מ"מ בחורף 1990/1. ההסתברות לחורפים שבהם כמות הגשמים תהיה נמוכה מ-300 מ"מ היא 69.2%; ההסתברות לחורפים שבהם כמות הגשמים תעלה על 300 מ"מ היא רק 30.8% וההסתברות לחורף שחון, שבו כמות הגשמים תפחת מ-200 מ"מ היא 12%~. כלומר פעם בשמונה חורפים.

תופעה מעניינת ביותר ביתיר היא, שלמרות השונות הגנטית הנמוכה יחסית באורן ירושלים בהשוואה לאורנים ימתיכוניים אחרים (Schiller et al., 1986; Korol et al., 2002), שלא משאירה מרחב רב לברירה, תהליך הברירה על ידי הגורמים האקולוגיים ביתיר הותיר כנראה, בכל אקוטיפ ואקוטיפ, את העצים שיש להם היכולת להתמודד יותר טוב עם התנאים האקולוגיים. זאת, משום שיש להם בסיס גנטי רחב יותר, ובכך נקבע גם אחוז השרידות בכל אקוטיפ ואקוטיפ (איור 1); העצים שנותרו הם היותר פולימורפיים (יותר אללים בכל אתר [locus], ולכן היותר הטרוזיגוטיים [איור 6]). שינוי שכזה זוהה גם בבדיקה גנטית שבוצעה בשנת 1997 בחלקה הוותיקה ביותר ביער יתיר. נמצא, כי בחלקה זו אחוז האתרים (loci) הפולימורפיים ואחוז השונות הגנטית המדודה הם 52%



17.8% בהתאמה, לעומת 14.9% ו-49% בהתאמה באוכלוסיות ישראליות טבעיות (Schiller et al., 2004).

חלקת הניסוי ביתיר אפשרה השוואה מסוימת של עוצמת הצמיחה ומידת השרידות בין האקוטיפים השונים (איור 1) והשוואה של מדדים פיזיולוגיים בין מספר מועט של אקוטיפים, שנעשתה בשנת הבצורת 1999 (האיורים 2, 3, 4, 5 וטבלה 4). מבחינת עוצמת הצמיחה, העצים שמוצאם מ-Telagh, Chalkidiki, Elea, Pyrgos גדלו טוב יותר בגובה ובקוטר מהעצים משאר המקורות, אך אחוז השרידות בכל אחד מהמקורות (אקוטיפים) האלו לא עלה על זה של הממוצע הכללי בשנת 2007 שהיה  $48\% \pm 16\%$ .

מאיור 2 ניתן ללמוד, כי בתנאי בצורת ביתיר לא היה הבדל מובהק במתח המים במחסים עם הזריחה. כלומר, לא היו הבדלים מובהקים בזמינות המים לעצים. למרות זאת, האקוטיפים נבדלים במידת הדיות היומית לעץ ביחס לגודל הנוף (איורים 3 ו-4); העצים שמוצאם מהכרמל ומבית-ג'אן מדייתים יותר מאשר העצים מ-Elea ומ-Telagh. הבדלים קיימים גם במידת נצילות המים בין האקוטיפים (טבלה 4): האקוטיפ Elea שומר ביתיר על רמת פוטוסינתזה גבוהה, תוך שמירה על רמת דיות שאינה נבדלת מהאקוטיפים האחרים ומכאן נצילות המים הטובה יותר. כלומר, נראה שאקוטיפ זה מנצל בצורה יעילה יותר את מעט המשאבים העומדים לרשותו בתנאי יתיר. האיורים 3 ו-4 וטבלה 3 מראים, כי בתנאי בית גידול שונים – יותר לחים – התנהלות האקוטיפים ביחס לנצילות המים עשויה להיות שונה, דבר המודגש באיור 5. הבדלים ניכרים ברמת מתח המים בקסילם עם הזריחה והגירעון לרוויה במחסים של אקוטיפים שונים של אורן ברוטיה ואורן ירושלים הוכחו בעבר (Grünwald & Schiller, 1988).

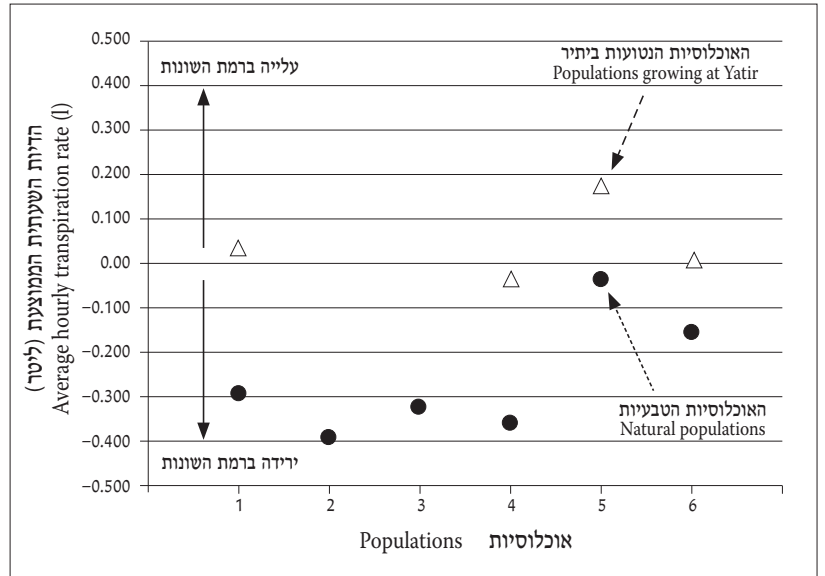
תוצאות הבדיקות באקוטיפים השונים ביתיר מסמנות את האקוטיפים היווניים כמוצלחים יותר בצמיחה ובעמידות ליובש. מצב זה תואם את המסקנות ממחקר רב-היקף אחר, שגם הוא מצא כי האקוטיפים היווניים הם הטובים מבחינת צמיחה ועמידות ליובש. דבר זה נובע מההרכב הגנטי שלהם (Bariteau et al., 2000).

### מקורות

שילר, ג' (1977). יחסי גומלין שבין התפתחות אורן ירושלים לבין תנאי הסביבה. ליעון 27: 13-23.

Bariteau, M., Huf, R., Vendramin, G.G. (2000). Mediterranean Pinus and Cedrus; Adaptation and selection of Mediterranean Pinus and Cedrus for sustainable afforestation of marginal lands. Final Report to the Commission of the European Communities, Directorate general for Agricultur, DGVI FII3, Contract No. Fair CT95-0097. 173 pp.

איור 6: אינדקס רמת ההטרוזיגוטיות באוכלוסיות הטבעיות (המקור) ובצאצאיהן הנטועים ביתיר



טבלה 4: מידת הדיות, הפוטוסינתזה ונצילות המים בעצים מארבעה מקורות (אקוטיפים) הגדלים ביתיר ובבית דגן: ניתוח שונות

המקורות שנבדקו בבית דגן	דיות millimol/m <sup>2</sup> /sec	פוטוסינתזה micromol/m <sup>2</sup> /sec	נצילות המים WUE
Otricoli (Italy)	0.610a	3.054a	4.451b
Telagh (Algeria)	0.619a	3.215a	4.782a
Elea (Greece)	0.597a	2.931a	4.719a
Mt. Carmel (Israel)	0.616a	2.808a	4.015b
Prob>F	0.348	0.071	0.037
Significance	n.s.	n.s.	**

המקורות שנבדקו ביתיר	דיות millimol/m <sup>2</sup> /sec	פוטוסינתזה micromol/m <sup>2</sup> /sec	נצילות המים WUE
Telagh (Algeria)	0.389a	1.220b	2.106b
Elea (Greece)	0.413a	1.668a	3.077a
Mt. Carmel (Israel)	0.408a	1.217b	2.240b
Bet Jann (Israel)	0.401a	1.401ab	2.770ab
Prob>F	0.658	0.001	0.001
Significance	n.s.	***	***

- Ben-Gai, T., Bitan, A., Manes, A., Alpert, P. & Rubin, S. (1998). Spatial and temporal changes in rainfall frequency distribution in Israel. *Theoretical and Applied Climatology*, 61 (3–4): 177–190.
- Cohen, Y. (1994). Thermoelectric methods for measurement of sap flow in plants. In: Stenhill, G. (Ed.). *Advances in Bioclimatology*, vol. 3, pp 63–88, Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.
- Conkle, M.T., Hodgkiss, P.D., Nunnally, L.B. & Hunter, S.C. (1982). *Starch gel electrophoresis of conifer seeds: A laboratory manual*. USDA For. Ser. Gen. Tech. Rep. PSW-64, USA.
- Conkle, M.T., Schiller, G. & Grünwald C. (1988). Electrophoresis analysis of diversity and phylogeny of *Pinus brutia* and closely related taxa. *Systematic Botany* 13: 411–424.
- Critchfield, W.B. & Little E.L. Jr. (1966). Geographic distribution of the pines of the world. *US Dep. Agric. Publ.* 991.
- Grünwald C., Schiller, G. & Melzack, R.N. (1983). Early tests of physiological variation of *Pinus halepensis* Mill. in Israel. *La-Ya'aran* 33: 1–6.
- Grünwald C., Schiller, G. & Conkle, M.T. (1986). Isoenzyme variation among native stands and plantations of Aleppo pine in Israel. *Israel J. Bot.* 35: 161–174.
- Grünwald, C. & Schiller, G. (1988). Needle xylem water potential and water saturation deficit in provenances of *Pinus halepensis* Mill. and *P. brutia* Ten. *Forêt méditerranéenne*, 10: 407–414.
- Korol, L., Shklar G. & Schiller, G. (2001a). Diversity among circum-Mediterranean populations of Aleppo pine and differentiation from *Brutia* pine in their isoenzymes: Additional results. *Silvae Genet.* 50: 35–41.
- Korol, L., Shklar, G. & Schiller, G. (2001b). Site influence on the genetic variation and structure of *Pinus halepensis* Mill. provenances. *Forest Genetics* 8: 295–305.
- Korol, L., Shklar, G. & Schiller, G. (2002). Genetic variation within *Pinus halepensis* Mill. provenances growing in different microenvironments in Israel. *Israel J. Plant Sci.* 50: 135–143.
- Melzack, R.N., Bravdo, B. & Riov, J. (1985). The effect of water stress on photosynthesis and related parameters in *Pinus halepensis*. *Physiologia Plantarum* 64: 295–300.
- Melzack, N.R., Grünwald, C. & Schiller, G. (1982). Morphological variation in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) in Israel. *Israel J. Bot.* 30: 199–208.
- Melzack, R.N., Schiller, G. & Grünwald, C. (1981). Seed size, germination and seedling growth in *Pinus halepensis* Mill., and their relation to seed provenance in Israel. *Leaflet For. Div. Agric. Res. Organ. Ilanot* No. 72.
- Mendel, Z. (1984). Provenance as a factor in susceptibility of *Pinus halepensis* to *Matsucoccus Josephi* (Homoptera: Margarodidae). *For. Ecol. Manage.* 9: 259–266.
- Mirov, N.T. (1967). *The Genus Pinus*. New York: N.Y. Ronald Press Co.
- Morandini, R. (1976). Mediterranean conifers. In: *Forest Genetic Resources, Information No 5*. Forestry Occasional Paper 1976/1. FAO, Rome, Italy. pp 12–18.
- Paz, S. (2004). Desertification in the Eastern Mediterranean basin: A possible climatic explanation. In: Kliot, N (Ed.). *Studies in Natural Resources and Environmental Management*. The University of Haifa, Social Sciences Faculty, Dept. of Natural Resources and Environmental Management. Volume 2 (2), pp. 7–17.
- Oppenheimer, H.R. (1967). *Mechanisms of drought resistance in conifers of the Mediterranean zone and the arid west of the USA*. Part I: Physiological and Anatomical investigations. Final Report on project No. A10-FS 7, Grant No. FG-Is-119. The Hebrew University of Jerusalem, Faculty of Agriculture, Rehovot, Israel.
- Schiller, G., Conkle, M.T. & Grünwald, C. (1986). Local differentiation among Mediterranean populations of Aleppo pine in their isozymes. *Silvae Genet.* 35: 11–19.
- Schiller, G. & Grünwald, C. (1986). Xylem resin monoterpene composition of *Pinus halepensis* Mill. in Israel. *Israel J. Bot.* 35: 23–33.
- Schiller, G., Korol, L. & Atzmon, N. (1999–2001). In: "Global, Physiological and Molecular Responses to Climatic Stresses of Three Mediterranean Conifers", the First, the Second and the Third Annual Reports and Final Report. The study was carried out within the framework of the European Union International Cooperation with Developing Countries, Contract No. INCO-ERBIC18CT970 2000.
- Schiller, G., Korol, L. & Shklar, G. (2004). Habitat effects on adaptive genetic variation in *Pinus halepensis* Mill. provenances. *Forest Genetics* 11: 325–335.
- Schiller, G. & Waisel, Y. (1989). Among-provenance variation in *Pinus halepensis* Mill. in Israel. *For. Ecol. and Manage.* 28: 141–151.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Bradstreet, E.D. & Hemmingsen, E.A. (1965). Sap pressure in vascular plants. *Science* 149: 339–346.
- UNESCO-FAO. (1963). Bioclimatic Map of the Mediterranean Zone, Explanatory Notes. *Arid Zone Research XXI*, UNESCO, Paris and FAO, Rome.
- Weinstein, A. (1989a). Provenance evaluation of *Pinus halepensis*, *P. brutia* and *P. eldarica* in Israel. *For. Ecol. and Manage.* 26: 215–225.
- Weinstein, A. (1989b). Geographic variation and Phenology of *Pinus halepensis*, *P. brutia* and *P. eldarica* in Israel. *For. Ecol. and Manage.* 27: 99–108.