



חקר המכלואים בין אורן קפריסאי לאורן ירושלים ביערות הנטועים בארץ והשלכותיהם על התחדשות היער

נעמי הומינר^{1*} | יגיל אסם² | יוסי ריוב³ | רקפת דוד-שוורץ²

- 1 מחלקת יער דרום, קק"ל
 - 2 המכון למדעי הצמח, מנהל המחקר החקלאי – מכון וולקני
 - 3 הפקולטה לחקלאות, מזון וסביבה ע"ש רוברט ה. סמית, האוניברסיטה העברית בירושלים
- * naomiho@kkl.org.il

תקציר

בהשוואה לזריעים של אורן קפריסאי. כדי לבחון את ההנחה נערכו ניסויים מבוקרים שהשוו מדדים מורפולוגיים, מדדים אנטומיים ומדדים של משק המים בשתילים של אורן קפריסאי, של אורן ירושלים ושל מכלואים שלהם. נמצא כי במכלואים מתבטאות תכונות משולבות של שני ההורים, שעשויות להקנות להם יתרונות מסוימים בקצב הצימוח ובשיעור ההישרדות. ממצאי המחקר הראו כי תופעת המכלואים ביערות המחטניים של ישראל משמעותית, ויש לה פוטנציאל לגיוון וייתכן שאף להשבחה של היער. נוסף על כך, הכלאות הדדיות של דורות מתקדמים יאפשרו מעבר גנים-דו-כיווני, דבר שיעשיר עוד יותר את השונות הגנטית ועשוי לתרום לחוסנו של היער בפני השפעות של שינוי האקלים.

אורן ירושלים הוא מין מקומי לישראל והוא המין העיקרי ששימש לייעור בארץ מאז תום תקופת המנדט הבריטי ועד שנות ה-70 של המאה הקודמת. מאז הוא הוחלף בהדרגה באורן קפריסאי בשל עמידותו לכנימת המצוקוקוס הארץ-ישראלי. כאשר שני המינים גדלים זה לצד זה נוצרים ביניהם מכלואים טבעיים, אולם היקף התופעה והשפעתה על היערות בארץ טרם נחקרו. מאמר זה הוא תמצית של עבודת דוקטור שחקרה את שכיחות המכלואים ואת תכונותיהם המורפולוגיות והפיזיולוגיות בדגש על התאמה לתנאי יובש. במסגרת המחקר פותחו סמני DNA לזיהוי מכלואים בני דורות שונים. נמצא כי שיעור המכלואים בעומדים נטועים ותיקים של אורן קפריסאי (דור היערות הראשון) נע בין 2.5%-9%, וכי הם מפגינים צמיחה נמרצת בהשוואה לעצי אורן קפריסאי שכנים, בייחוד באזורים צחיחים למחצה. שכיחות המכלואים נבדקה גם בעומדי אורן קפריסאי המתחדשים באופן טבעי, ונמצא כי שיעורם בזרעים של עצי האם היה כ-5%. שכיחות המכלואים מקרב הנבטים בסוף החורף הראשון לאחר הנביטה עמדה על כ-8%, ובזריעים שהצליחו לשרוד בקיץ הראשון היא עלתה לכ-22%. ניתן להניח כי עלייה זו בשכיחות המכלואים מרמזת על יתרון הישרדותי

מילות מפתח

גיוון גנטי, מכלואים, מצוקוקוס ארץ-ישראלי

רקע

קפריסאי, אף על פי שאינו מין מקומי (Mendel, 1998; Bonneh, 2000), ומאז שנות ה-70 ניטעו שני המינים ברחבי ישראל. מתוך האקוטיפים השונים של אורן ירושלים הועדף האקוטיפ היווני בשל סבילותו הגבוהה יחסית לכנימת המצוקוקוס לעומת שאר האקוטיפים של אורן ירושלים. אורן קפריסאי כמעט ולא ניטע באזור הצחיח למחצה של ישראל בשל התאמתו הנמוכה יחסית לעקת יובש.

ידוע כי מגוון מינים גבוה משפר את חוסן של מערכות אקולוגיות בפני שינויי סביבה. נוסף על כך, מגוון גנטי עשיר בתוך כל מין משפר את כושר ההתמודדות עם עקבות ביוטיות ואביוטיות (Porth and El-kassaby, 2014). מיני עצים המואבקים באמצעות הרוח מאופיינים בשונות גנטית גבוהה, כך שכל עץ שונה משכנו במטען הגנטי. הכלאה בין-מינית מגדילה גם היא את השונות הגנטית. תופעה זו מוכרת בעולם הצמחים, ונצפתה גם באורנים (Janes and Hamilton, 2017; McKown and Guy, 2018; Zanewich et al., 2018). נמצא כי גם ללא חפיפה בתפוצה הטבעית מיני אורנים מסוימים יכולים להעמיד צאצאים פוריים לאחר הכלאות מבוקרות (Dungey, 2001; Critchfield, 1975). במקרים שאורן ירושלים ואורן קפריסאי גדלים זה לצד זה, מתקיימת ביניהם הכלאה טבעית. לרוב אורן קפריסאי מתפקד כעץ האם, ואורן ירושלים כמאביק (Panetsos, 1975, 1986). בעקבות פעולות הייעור שנעשו בישראל נוצרה במגוון בתי גידול בארץ חפיפה מרחבית בין שני המינים, המספקת הזדמנות ייחודית לחקור את תופעת ההכלאה הבין-מינית ואת השפעתה על חוסן היערות לנוכח שינוי האקלים. בעבר זוהו מכלואים בין שני המינים בעומדים בוגרים של אורן קפריסאי בישראל. המכלואים זוהו על סמך תכונות מורפולוגיות, קצב גידול מהיר וסמנים מולקולריים (Korol et al., 1995; Korol et al., 2001; Madmony et al., 2003). בעבודות קודמות פותחו מספר שיטות לזיהוי המכלואים, בהן שימוש באיזוזימים (Panetsos et al., 1997; Korol et al., 2001), בהרכב טרפנים (Gallis and Madmony et al., 1997), בסמני RAPD-DNA (Panetsos, 1997), וכן שיטת HRM (High Resolution Melting) של הסמן הכלורופלסטי *trnL* (Ganopoulos et al., 2013). למרות ההתקדמות בפענוח הגנום של מינים שונים, טרם פוענחו במלואם הגנומים של אורן קפריסאי ואורן ירושלים, ככל הנראה בגלל גודלם העצום שמוערך בכ-32 Gbp (פי 10 לערך מהגנום האנושי), ושמתפרס על פני 12 כרומוזומים (Grotkopp et al., 2004). נוסף על הגנום הגרעיני, קיימים בצמחים גם גנומים של הכלורופלסטים והמיטוכונדריה. בניגוד למרבית הצמחים, אורנים מאופיינים בהורשה אבהית של גנום הכלורופלסטים (Neale and Sederoff, 1989), ותופעה זו מאפשרת לנו לזהות את מין העץ המאביק בהכלאה הבין-מינית.

מערכות אקולוגיות של יערות מאוימות בשל שינוי האקלים הקיים והצפוי. על פי תחזיות עדכניות, האזור הים תיכוני צפוי להתמודד עם יובש גובר עקב ירידה בכמות המשקעים והתקצרות עונת הגשמים (Barredo et al., 2018; Choat et al., 2018; Cramer et al., 2018; Allen et al., 2010). בעקבות זאת, צפויה עלייה בתמותת עצים ביערות (Anderegg et al., 2015). במהלך שני העשורים האחרונים חוותה ישראל מספר אירועי בצורת משמעותיים שגרמו לתמותה נרחבת של עצים ביערות הנטועים בארץ (Klein et al., 2019). התהליכים האלה מדגישים את הצורך באיתור מינים ואקוטיפים של עצים בעלי התאמה גבוהה ליובש שישמשו לצורך ייעור מחדש והעשרה של יערות קיימים, בייחוד באזורים צחיחים למחצה.

אורן ירושלים (*Pinus halepensis* Mill.) ואורן קפריסאי (*P. brutia* Ten.) הם עצי המחט העיקריים ביערות אגן הים התיכון. שני מיני האורנים קרובים גנטית, ומשתייכים לתת-הסוג *Pinaster*. בעבר היו חוקרים שסיווגו את האורן הקפריסאי כתת-מין של אורן ירושלים (Gernandt et al., 2005), אך למרות הדמיון ביניהם הם נחשבים כיום למינים נפרדים. שני המינים מהווים מעל 25% מהעצים ביערות המחטניים בצפון אפריקה וכ-50% מהעצים המחטניים ביערות באגן הים התיכון (Thanos and Daskalaku, 2000). אורן ירושלים הוא המין הנפוץ ביותר סביב אגן הים התיכון, ממרוקו, אלג'יריה ותוניסיה בצפון אפריקה, דרך ספרד, צרפת, איטליה ויוון בדרום אירופה ועד ישראל וירדן במזרח התיכון. אורן קפריסאי נפוץ בצפון-מזרח אזור הים התיכון, בעיקר בטורקיה, בסוריה, בלבנון, בקפריסין ובאזורים מסוימים ביוון (Mauri et al., 2016). ביוון אורן ירושלים נפוץ בעיקר במערב המדינה, בעוד שאורן קפריסאי שולט במזרח, ואין חפיפה גאוגרפית בין המינים. המרחק הקצר ביותר ביניהם במדינה זו הוא 50 ק"מ בין אוכלוסיית אורן ירושלים בחצי האי חלקידיקי לבין אוכלוסיית אורן קפריסאי באי תאסוס (Gallis and Panetsos, 1997).

אורן ירושלים הוא מין מקומי בישראל, והוא היה המין העיקרי ששימש לייעור בארץ עד שנות ה-70 של המאה הקודמת (Mirov, 1967; Osem et al., 2008). בתקופה זו דווחה תמותת עצים רחבת היקף ביערות הנטועים של אורן ירושלים, שיוחסה לכנימת המצוקוקוס הארץ-ישראלי (*Matsucoccus josephi*) שפגעה קשות בעומדים נטועים צעירים ובוגרים (Korol et al., 1995; Mendel, 1998; Madmony et al., 2003). בשל הרגישות של אורן ירושלים לכנימה מצד אחד, והעמידות הגבוהה של אורן קפריסאי למזיק מצד שני, החלה קק"ל להעדיף בהדרגה נטיעת אורן

ההנחה שעמדה בבסיס מחקר זה הייתה שהמכלואים של אורן קפריסאי ואורן ירושלים עשויים לשלב תכונות שונות מהוריהם. לפיכך, המכלואים יכולים להוות מקור חשוב לחידוש היער, הן על ידי התחדשות טבעית הן על ידי נטיעה. מטרת המחקר הייתה לבחון את שכיחות התופעה ביערות הבוגרים וביערות המתחדשים בישראל ולהעריך את תרומת המכלואים לחוסנו של היער בעתיד, וכן לאפיין את התכונות המורפולוגיות והפיזיולוגיות של המכלואים.

שיטות ותוצאות

סקרי שכיחות מכלואים ביערות

מטרות שלב זה של המחקר היו: א. בחינת שכיחות המכלואים וממדיהם בעומדים בוגרים של אורן קפריסאי שמקורם בזרעים שיובאו מחו"ל; ב. בחינת שכיחות ההכלאה הספונטנית ביערות ישראל בין אורן קפריסאי לאורן ירושלים וכיצד היא משפיעה על שיעור המכלואים בקרב השתילים המתחדשים בצמחיית תת-היער ביערות ישראל.

כדי להעריך את היקף תופעת ההכלאות ולשם קביעת דור המכלואים (האם הם דור ראשון $[F_1]$, דור מתקדם או "הכלאה חוזרת" של צאצא עם אחד מהוריו), פותחו סמני DNA בעזרת ריצוף גנים של אורן קפריסאי ושל אורן ירושלים בשיטת NGS (Next Generation Sequencing). שיטה זו מאפשרת פיתוח סמני DNA לזיהוי מיני צמחים ללא רצף גנום ידוע, בעיקר עבור מינים בעלי גנום גדול במיוחד כמו אורנים (Grotkopp et al., 2004; White et al., 2007). בשיטה זו, המפורטת במאמרים שפרסמנו בעבר (Houminer et al., 2021; Houminer et al., 2024), פותחו 94 סמני DNA, ומתוכם מופו 17 סמנים מופו לשבעה כרומוזומים (מתוך 12), וסמן אחד מופה לכלורופלסט. המיפוי מאפשר זיהוי גנטי אמין של המין המאביק (ההורה הזכרי) וגם של דרגת המכלוא (Houminer et al., 2024).

כדי לקבל תמונה ראשונית על שכיחות המכלואים ואון הכלאיים שלהם נסקרו בשלב הראשון של המחקר שלושה עומדים בוגרים של אורן קפריסאי שניטעו בשלושה אתרים שונים – קרן הכרמל (המוחקר, ממוצע גשם שנתי 650 מ"מ), בקוע (512 מ"מ) וגילת (290 מ"מ) – שזוהו בהם מכלואים במחקרים קודמים (Korol et al., 1995; Korol et al., 2001). העצים באתרים בקוע וקרן הכרמל ניטעו ב-1975, ואילו אתר גילת צעיר יותר, והעצים בו ניטעו ב-1990. בחלקות האלה ניטעו אך ורק עצי אורן קפריסאי, ללא שילוב של אורן ירושלים, ולכן לא יכולנו לבצע מדידה מקבילה. נמצא כי שיעור המכלואים בשלושת האתרים נע בין 2.5% ל-9.4%. אנו משערים שהשוני בשיעור המכלואים בין האתרים

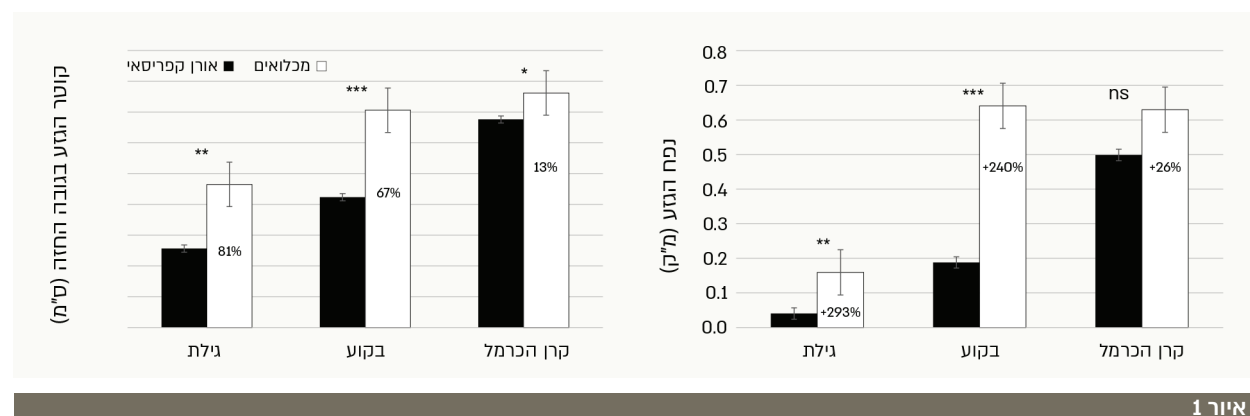
נובע מהבדלים במקור הזרעים. מקורות הזרעים של אורן קפריסאי באתרים שנסקרו אינם ידועים. בהתבסס על רשומות יבוא הזרעים שקק"ל השתמשה בהם בעת נטיעת העומדים הללו, סביר להניח שהזרעים הגיעו מיוון, וכנראה כללו שיעור מסוים של מכלואים. גם היסטוריית הדילולים עשויה להוות סיבה להבדלים בשכיחות המכלואים, שכן עצים קטנים יחסית נבחרים לכריתה בדילול, בעוד שהעצים הגדולים יותר נותרים על כנם. למרבה הצער, גם המידע על היסטוריית הדילולים באתרים שנסקרו מועט. עם זאת, בהתבסס על נוהלי הדילול המקובלים בקק"ל, כמו גם על נוכחות גדמים באתרים, ניתן לקבוע שבבקוע ובקרן הכרמל בוצע לפחות מחזור דילול אחד, בעוד שבגילת הנטיעה נעשתה מלכתחילה במרווחים גדולים יחסית, ולא בוצע דילול. ההבדל בהיסטוריית הדילולים עשוי להסביר את שיעור המכלואים הגבוה יותר בבקוע ובקרן הכרמל (6.3% ו-9.4%, בהתאמה) בהשוואה לגילת (2.5%).

בשלושת האתרים עצי המכלוא היו גדולים יותר בהשוואה לעצי אורן קפריסאי השכנים (איור 1). היחס בין ממדי המכלואים לאלה של עצי אורן קפריסאי הסמוכים היה שונה מאוד בין האתרים. הפער הגדול ביותר היה בגילת (פי 2.9 בנפח הגזע), הבינוני בבקוע (פי 2.4), והקטן ביותר בקרן הכרמל (פי 1.3). שלושת אתרי המחקר נבדלו במאפיינים רבים – אקלים, רקע גנטי, גיל העצים, צפיפות העומד, היסטוריית הדילולים ועוד – ולכן לא ניתן לקבוע הסבר חד-משמעי להבדלים בפערים ביניהם.

בשלב השני של המחקר נבחנה שכיחות ההכלאות בין שני המינים בעומדי יער מתחדשים. נסקרו חמישה עומדים בוגרים של אורן קפריסאי הגובלים בעומדים של אורן ירושלים בחמישה אתרים הממוקמים לאורך מפל הגשם באזור האקלים הים תיכוני בארץ: עין-חוד (ממוצע גשם שנתי 661 מ"מ), נירית (610 מ"מ), גמזו (550 מ"מ), משואה (460 מ"מ) ובית גוברין (402 מ"מ). שכיחות המכלואים נבדקה בשלושה שלבים של התחדשות היער: א. **זרעים** באצטרובלים על עצי האם (אורן קפריסאי) שנדגמו בסתיו לפני ההפצה; ב. **נבטים** שנבטו במהלך העונה הגשומה ונדגמו בתחילת האביב הראשון לאחר הנביטה; ג. **זרעים** ששרדו בעונה היבשה הראשונה לאחר הנביטה ונדגמו בסוף הקיץ. הנבטים שהגיחו בחורף והזריעים ששרדו בקיץ נאספו באופן אקראי מחלקות בגודל של דונם אחד בתוך עומד בוגר של אורן קפריסאי בכל אחד מהאתרים. זיהוי גנטי של כל דגימה בוצע באמצעות 94 הסמנים שפותחו. בסקר שתואר זהו מכלואי F_1 וגם דורות מתקדמים יותר (F_x) של מכלואים. תיאור מפורט של השיטות שיושמו בשלב הזה של המחקר והתוצאות שהתקבלו מוצג אצל Houminer ואח' (2024).

אף על פי ששכיחות המכלואים הייתה נמוכה יחסית בשלב הנבטים, היא עדיין הייתה גבוהה מזו שנמצאה בשלב הזרעים. אומנם ההבדל אינו מובהק, אולם ניתן להסבירו באמצעות מהלך הנביטה של האורן הקפריסאי, שגרם כנראה לירידה בשיעור הנבטים של המין הזה. כדי לבחון את האפשרות הזו נערך ניסוי נביטה מבוקר. תוצאות הניסוי הראו כי אורן ירושלים נבט 10 ימים לפני האורן הקפריסאי,

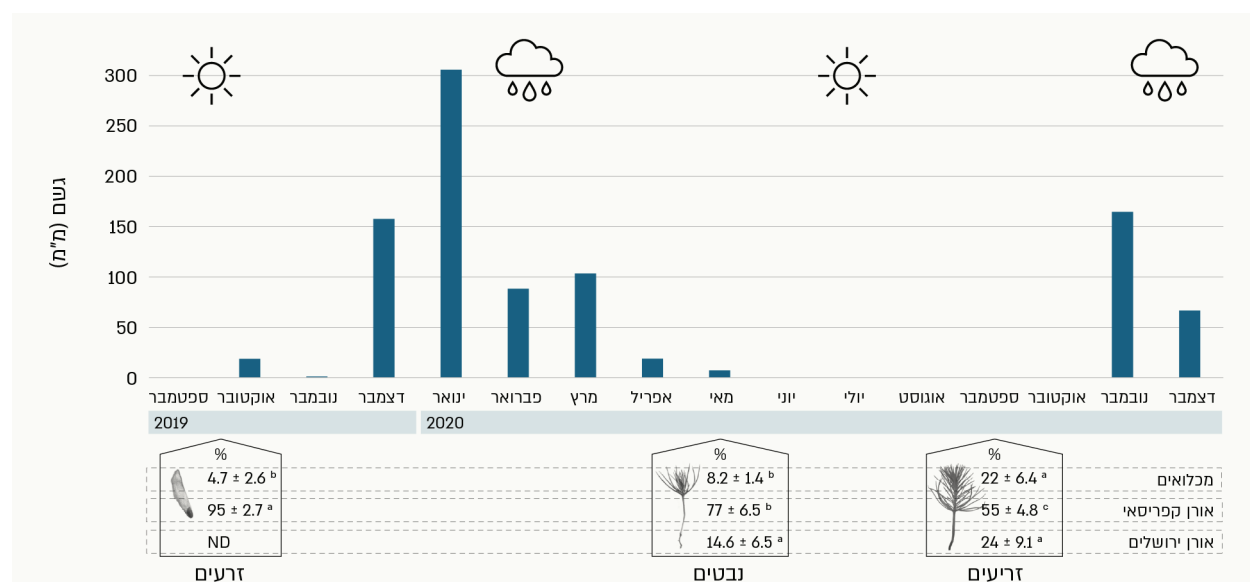
נמצא כי השיעורים הממוצעים של המכלואים שנאספו בחמשת העומדים היו $4.7 \pm 2.6\%$ בזרעים, $8.2 \pm 1.4\%$ בנבטים, ו- $21.6 \pm 6.4\%$ בזרעים (איור 2). השיעור הממוצע של הזרעים של אורן ירושלים עלה מ- $14.5 \pm 6.5\%$ בנבטים ל- $23.6 \pm 9.1\%$ בזרעים. לעומת זאת, השיעור הממוצע של פרטי אורן קפריסאי ירד בהדרגה מ- $95.4 \pm 2.1\%$ בזרעים, ל- $77.2 \pm 6.5\%$ בנבטים ועד ל- $54.7 \pm 4.8\%$ בזרעים ששרדו בקיץ.



איור 1

השוואת מדדים שונים בין אורן קפריסאי למכלואים בשלושת האתרים

מימין – נפח הגזע, משמאל – קוטר הגזע בגובה החזה (DBH) של המכלואים (אורן קפריסאי × אורן ירושלים) (עמודות לבנות) בהשוואה לאורן קפריסאי (עמודות שחורות) בשלושת אתרי המחקר. הקווים האנכיים מייצגים את שגיאת התקן של הממוצעים. ההשוואה בין המכלואים לבין אורן קפריסאי בכל אתר בנפרד נעשתה באמצעות ניתוחי פוסט הוק בעזרת מבחן Student's t-test ($P < 0.05$; $**P < 0.01$; $***P < 0.001$).

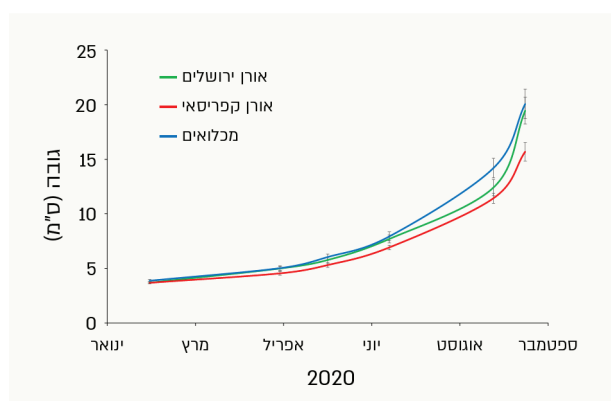


איור 2

ממוצע שיעור ההכלאות בין אורן קפריסאי לאורן ירושלים בחמישה עומדי יער מתחדשים

הדגימות נאספו בשלושה שלבים של התחדשות היער לפני הנביטה ובמהלך השנה הראשונה לאחר הנביטה: זרעים על העץ, נבטים בסוף החורף וזרעים בסוף הקיץ. בכל שלב מוצג שיעור המכלואים ושני המינים מתוך כלל המדגם ± שגיאת תקן. המשקעים המוצגים באיור הם ממוצע המשקעים בחמשת האתרים בעונת הדגימה. האותיות מייצגות את מובהקות ההבדלים בין הדגימות שנעשו במהלך השנה לגבי כל גנוטיפ בנפרד. מתוך: Houminer et al., 2024.

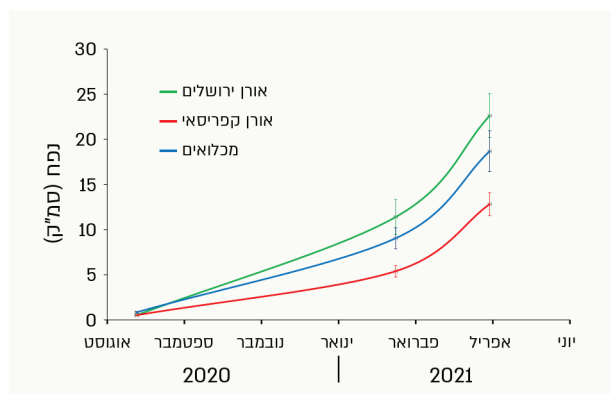
במאמר של Houminer ואח' (2024). לאחר 10 חודשים גובהם של שתילי המכלואים ושל אורן ירושלים היה גדול באופן מובהק מזה של שתילי אורן קפריסאי (איור 3). אורן ירושלים והמכלואים שמרו על צימוח נמרץ יותר מזה של האורן הקפריסאי לאורך כל הניסוי בבית הרשת (איור 4). בתום הניסוי המשקל היבש של המכלואים לא היה שונה באופן מובהק מזה של אורן ירושלים, אך היה גבוה באופן מובהק מזה של האורן הקפריסאי (טבלה 1). המשקל היבש של השורשים נפח הגזע של אורן ירושלים



איור 3

גובה השתילים שגודלו בבית רשת

אורן ירושלים בירוק, אורן קפריסאי באדום והמכלואים בכחול. הקווים האנכיים מייצגים את שגיאת התקן של הממוצע עבור כל מדידה. המדידות נערכו בשנת 2020 והחלו כחודשיים לאחר הנביטה. מתוך: Houminer et al., 2024.



איור 4

קצב הצמיחה של השתילים שגודלו בבית רשת מבוסס נפח הגבעול

אורן ירושלים בירוק, אורן קפריסאי באדום והמכלואים בכחול. הקווים האנכיים מייצגים את שגיאת התקן של הממוצע עבור כל מדידה. המדידות החלו 10 חודשים לאחר הנביטה. מתוך: Houminer et al., 2024.

וכי שיעור הנביטה של אורן ירושלים היה גבוה משמעותית מזה של האורן הקפריסאי. טמפרטורת הנביטה המיטבית המדווחת עבור שני המינים דומה (15–20°C) (Thanos and Daskalakou, 2000), אך זרעי אורן ירושלים אינם שרויים בתרדמה, ואילו זרעי האורן הקפריסאי מפגינים מידה מסוימת של תרדמה (Thanos, 2000). נוסף על כך, לזרעי האורן הקפריסאי קליפה עבה יותר בהשוואה לזו של זרעי אורן ירושלים, ותכונה זו עשויה להסביר את שיעור הנביטה הנמוך יותר ואת קצב הנביטה האיטי יותר של האורן הקפריסאי (Thanos, 2000; Thanos and Daskalakou, 2000). שיעור הנביטה של האורן הקפריסאי היה נמוך יחסית לזה של המכלואים, וייתכן שחלק ממה שגרם לשיעור הנמוך הוא החשיפה הממושכת יותר לטורפי זרעים ולסיכונים אחרים, שכן ההישרדות בין פיזור הזרעים לנביטתם היא שלב קריטי במחזור החיים של הצמח. לפני הנביטה הזרעים חשופים לאיומים ביוטיים ואביוטיים רבים, כמו טורפים, פתוגנים ותנאי סביבה (Nathan et al., 2000; Gomez-Aparicio, 2008; Lev-Yadun and Ne'eman, 2013). כמו כן, הנביטה האיטית של האורן הקפריסאי עשויה לעכב את הצימוח בגלל תחרות עם צמחייה חד-שנתית שמשתלטת על השטח בשלבים המוקדמים של הנביטה. אין בידינו נתונים על מהלך הנביטה של המכלואים, שכן הזרעים ששימשו לניסוי המבוקר שלנו נאספו מעצי אורן קפריסאי "טהורים". עם זאת, העלייה בשכיחות המכלואים משלב הזרעים לשלב הנבטים, שנצפתה בניסוי השדה שלנו, עשויה לרמז שמהלך הנביטה של המכלואים דומה יותר לזה של אורן ירושלים מבחינת שיעור התרדמה ומשך הנביטה. ואכן, בניסוי בית הרשת שיתואר להלן, וגודלו בו נבטים בתנאים מבוקרים למחצה, נצפה שהמכלואים היו דומים יותר לאורן ירושלים בקצב ההתפתחות המוקדמת שלהם, בהתבסס על הגובה ונפח הגבעול של הזרעים (איור 3, איור 4, טבלה 1).

קצב צמיחה ותכונות מורפולוגיות של שתילי אורן ירושלים, אורן קפריסאי והמכלואים

שלב זה של המחקר נועד לבחון את התכונות המורפולוגיות של המכלואים בהשוואה לאלה של אורן קפריסאי ואורן ירושלים. התכונות שנבדקו היו קצב צימוח ותכונות מורפולוגיות ואנטומיות, תוך תשומת לב לתכונות שיכולות להקנות יתרון הישרדותי באקלים ים תיכוני (כמות משקעים שנתית 400–700 מ"מ) ובאקלים צחיח למחצה (200–400 מ"מ).

הזרעים שנאספו בסקר שתואר לעיל הונבטו וגודלו בבית רשת. מדדי צימוח נמדדו מדי חודש במשך כשנה וחצי, ומדדים מורפולוגיים נמדדו בתום הניסוי. תיאור מפורט של גידול השתילים והשיטות שהשתמשנו בהן בניסוי מוצג

אורן קפריסאי		מכלואים		אורן ירושלים				
CV	ממוצע $\pm$ SE	CV	ממוצע $\pm$ SE	CV	ממוצע $\pm$ SE	מובהקות	R ²	מדד
30.2	63 ^b $\pm$ 4.7	60	112 ^a $\pm$ 17.4	45.19	130 ^a $\pm$ 14.9	0.0062	0.479	משקל כולל יבש (גרם)
28.8	30.3 ^b $\pm$ 2.1	66.5	51.9 ^{ab} $\pm$ 8.9	43.2	55.6 ^a $\pm$ 6.0	0.0346	0.139	משקל שורש יבש (גרם)
17.6	0.96 ^a $\pm$ 0.04	29.1	0.93 ^a $\pm$ 0.07	26.7	0.75 ^b $\pm$ 0.05	0.012	0.452	יחס שורש-נוף (משקל יבש)
24.9	41.5 ^b $\pm$ 2.6	33.3	46.75 ^b $\pm$ 3.9	26.1	75.2 ^a $\pm$ 4.9	<0.0001	0.465	גובה השתיל (ס"מ)
17	1.1 ^a $\pm$ 0.04	28.2	1.3 ^a $\pm$ 0.09	23.3	1.3 ^a $\pm$ 0.07	0.137	0.085	קוטר בסיס הגזע DBS (ס"מ)
61.3	12.8 ^b $\pm$ 1.3	76.6	18.7 ^{ab} $\pm$ 2.3	70.7	22.6 ^a $\pm$ 2.4	0.0007	0.115	נפח הגזע (סמ"ק)
13.3	0.13 ^b $\pm$ 0.0002	14.2	0.14 ^b $\pm$ 0.0002	10.5	0.016 ^a $\pm$ 0.0002	<0.0001	0.472	נפח RGR (סמ"ק ליום)
31.7	0.18 ^c $\pm$ 0.01	53.1	0.33 ^b $\pm$ 0.04	23.8	0.75 ^a $\pm$ 0.04	<0.0001	0.753	שיעור המחטים היובניות (משקלן היבש מתוך המשקל היבש של כלל המחטים)
13.1	14.9 ^a $\pm$ 0.49	11.7	14.3 ^a $\pm$ 0.42	40.6	9.07 ^b $\pm$ 0.92	0.0009	0.543	אורך מחטים בוגרות (ס"מ)
88.9	0.04 ^a $\pm$ 0.003	90.9	0.04 ^a $\pm$ 0.003	62.4	0.01 ^b $\pm$ 0.0006	<0.0001	0.68	משקל יבש מחטים בוגרות (גרם)
28.8	168 ^a $\pm$ 6.9	22.5	159 ^a $\pm$ 5.3	17.4	140 ^b $\pm$ 3.4	0.0001>	0.54	מסת העלה לשטח (LMA) של מחטים בוגרות (גרם משקל יבש למ"ר)

טבלה 1

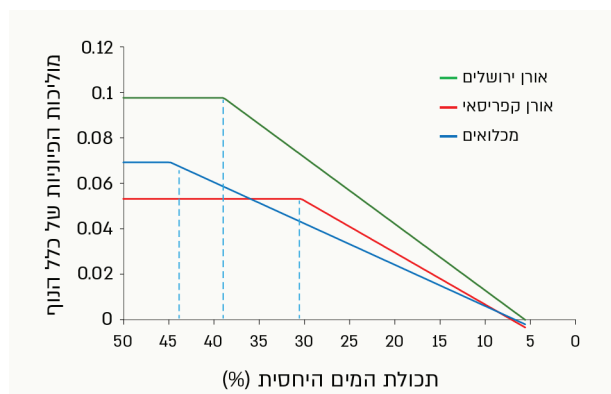
מדדי צמיחה ותכונות מורפולוגיות בשתילי אורן ירושלים, אורן קפריסאי והמכלואים בסוף הניסוי שנערך בבית הרשת

מבחן ANOVA חד-כיווני. הנתונים מוצגים כממוצעים של 20 שתילים מכל גנוטיפ (אורן ירושלים, אורן קפריסאי והמכלואים) $\pm$ שגיאת תקן (SE) ומקדם ההשתנות (CV). אותיות עליונות שונות מציינות הבדלים מובהקים בין שלושת הגנוטיפים עבור כל מדד או תכונה בנפרד ($P < 0.05$). מתוך: Houminer et al., 2024.

בחינת התכונות האקופיזיולוגיות של שתילים מייחורים של שלושת הגנוטיפים, עם דגש על מאזן המים

כהשלמה לתכונות המורפולוגיות שהוצגו בקטע הקודם, שלב זה של המחקר נועד לבחון את התכונות האקופיזיולוגיות של המכלואים בהשוואה לאלה של אורן קפריסאי ואורן ירושלים, תוך התמקדות בתכונות הקשורות לאסטרטגיית ניצול המים של העץ. בניסוי בוצע מעקב רציף אחר מאזן המים של שתילים מייחורים של אורן ירושלים, אורן קפריסאי ומכלואים שהראו און כלאיים בשטח. המעקב בוצע באמצעות מערכת ליזימטרים הכוללת שליטה על ההשקיה וניטור מדויק של קצב הדיות על ידי מערכת משקלים וחיישני קרקע ואטמוספירה (Houminer et al., 2022). הניסוי נערך בחממה מתחילת ספטמבר 2020 ועד אמצע אוקטובר 2020 בתנאים מבוקרים למחצה (אור יום טבעי ומערכת אוורור). מהנתונים שהתקבלו בניסוי חושבו קצב הדיות של הצמח השלם, מוליכות הפיוניות של כלל הנוף

היו גבוהים באופן מובהק מאלה של האורן הקפריסאי, בעוד שהמכלואים הציגו ערכי ביניים שלא היו שונים באופן מובהק משני המינים. גובה השתילים וקצב הגידול היחסי (RGR) היו גבוהים באופן מובהק אצל אורן ירושלים בהשוואה לאורן הקפריסאי ולמכלואים. קוטר בסיס הגבעול (DBS) היה דומה בשלושת הגנוטיפים. היחס שורש-נוף, אורך המחטים הבוגרות, ויחס המסה של המחטים לשטח הפנים שלהן (LMA) היו דומים אצל המכלואים והאורן הקפריסאי, וגבוהים באופן מובהק מאלה של אורן ירושלים. שיעור המחטים היובניות היה גבוה ביותר באורן ירושלים, בינוני במכלואים ונמוך באורן הקפריסאי, וכל ההבדלים האלה היו מובהקים. בכל המדדים שנמדדו בניסוי, מקדם ההשתנות (CV) של המכלואים היה גבוה מזה של אורן קפריסאי ואורן ירושלים, למעט מקדם ההשתנות של אורך המחטים הבוגרות והמסה שלהן לשטח, שהיו גבוהים יותר באורן הקפריסאי.



איור 6

מוליכות הפיוניות של כלל הנוף (g_{sc}) בצהרי היום כפונקציה של תכולת המים היחסית במצע הגידול (SWC)

אורן ירושלים בירוק, אורן קפריסאי באדום ומכלואים בכחול. הקווים המקווקווים בתכלת מציינים את נקודות העקה הפיזיולוגיות הקריטיות (θ). מתוך: Houminer et al., 2022.

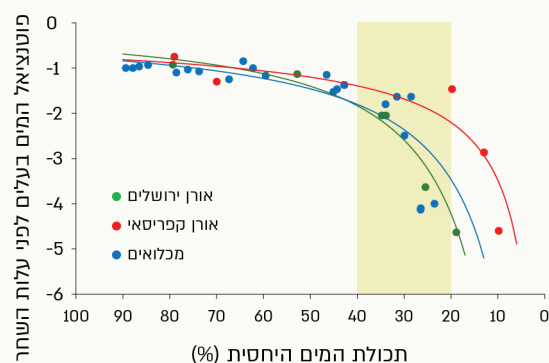
של המכלואים אומנם הייתה גבוהה יותר מזו של האורן הקפריסאי, אך לא נבדלה ממנה באופן מובהק (Houminer et al., 2022).

דין

בשל החשיבות הכלכלית של מיני אורן רבים נחקר נושא ההכלאה הבין-מינית בסוג זה יותר מאשר בכל סוג עץ אחר, בעיקר לשם שיפור תכונות כגון קצב צימוח, רבייה ועמידות בפני מזיקים ומחלות (Critchfield, 1975; White et al., 2007). מיני אורן מסוימים, כמו אורן הצנובר (*P. pinea*), אינם מכליאים עם מינים אחרים, בעוד מינים כמו *P. ponderosa*, *P. sylvestris* ו-*P. strobus*, מכליאים בקלות גם עם מיני אורן שתפוצתם הגאוגרפית אינה חופפת להם (Critchfield, 1975; Wright, 1976). נראה כי לרוב המכלואים בין מיני אורן יש רמה כלשהי של און כלאיים (Critchfield, 1975; Rockwood et al., 1991), ובמקרים מסוימים הדבר בא לידי ביטוי גם בעמידות מוגברת למזיקים (Blada, 2004; Mitchell et al., 2013). בסקר שערכנו נבחנה שכיחות המכלואים בעצים בוגרים ביערות נטועים, ונמצא כי ביערות הדרומיים יותר עצי המכלוא היו גדולים משמעותית מעצי אורן קפריסאי השכנים, מה שמרמז שבתנאים צחיחים היתרון בקצב הצמיחה של המכלואים על פני אורן קפריסאי גדול יותר. עם זאת, אין לפרש עובדה זו כאון כלאיים, משום שאון כלאיים מוגדר כתופעה שבה המכלוא הוא בעל ביצועים טובים יותר מאשר כל אחד מהוריו, ואילו בשלושת העומדים שנבחנו נעדר מין ההורה השני, אורן ירושלים.

(g_{sc}), יעילות ניצול המים (WUE) ונקודת העקה הפיזיולוגית הקריטית (θ). נקודת העקה הפיזיולוגית מוגדרת כתכולת המים היחסית בקרקע (SWC) שבה הצמח מתחיל לחוות עקה ומגיב בסגירת הפיוניות. נוסף על כך, נמדד פוטנציאל המים בעלים לפני עלות השחר (Ψ_{pd}) כדי למצוא קשר בינו לבין תכולת המים היחסית במצע הגידול. מדידה זו בוצעה פעמיים בשבוע במהלך עקת יובש באמצעות תא לחץ. תיאור מפורט של השיטות בניסוי זה מוצג אצל Houminer ואח' (2022).

נמצא כי פוטנציאל המים בעלים לפני עלות השחר החל לרדת באורן ירושלים ובמכלואים כאשר תכולת המים היחסית במצע הגידול ירדה מתחת ל-38%, בעוד שבאורן קפריסאי הירידה בפוטנציאל המים החלה כאשר תכולת המים היחסית במצע הגידול ירדה מתחת ל-20% (איור 5). מגמה דומה נצפתה גם עבור נקודת העקה הקריטית (איור 6): במכלואים נקודה זו לא הייתה שונה באופן מובהק מזו של אורן ירושלים (44%-37%, בהתאמה), בעוד שבאורן קפריסאי היא הייתה נמוכה באופן מובהק (30%). התוצאות האלה תואמות את תוצאות המדידות של תכולת המים היחסית בקרקע במערכת הליזימטרים שתוארה לעיל, שהראו ירידה בשלושת הגנוטיפים בקצב הדיות ובמוליכות הפיוניות בין היום ה-15 ליום ה-20 של הניסוי, כאשר תכולת המים היחסית בקרקע ירדה מתחת ל-40%. נוסף על כך, מוליכות הפיוניות של אורן ירושלים גבוהה באופן משמעותי מזו של אורן קפריסאי והמכלואים. מוליכות הפיוניות



איור 5

פוטנציאל המים בעלים לפני עלות השחר (Ψ_{pd}) כפונקציה של תכולת המים היחסית במצע הגידול (SWC)

האזור הצהוב מציין את הטווח של תכולת המים היחסית שמביא לירידת פוטנציאל המים בעלים. כל נקודה באיור מייצגת ממוצע מדידות של שלושה ענפים שונים. מתוך: Houminer et al., 2022.

גבוהים יותר בהשוואה לאורן קפריסאי (Houminer et al., 2022). הערכים האלה עשויים להיות תוצאה של צפיפות פיוניות גבוהה יותר או נקבים גדולים יותר של הפיוניות, אולם המדדים האלה לא נבחנו במחקר הנוכחי. דיות ומוליכות פיוניות נמצאו במתאם חיובי עם יכולת פוטוסינתטית, מה שמרמז על קצב פוטוסינתזה גבוה יותר וצמיחה מהירה יותר של אורן ירושלים כאשר יש מים זמינים. נוסף על ההיבטים הפיזיולוגיים, ידוע כי מתקיימים יחסי הדדיות (מוטואליזם) בין אורנים לפטריות מיקוריזה, ושהפטריות חיוניות להתפתחות העצים ולבריאותם. הפטריות יוצרות תפטר תפטר (בייחוד משמעותית את שטח הקליטה של מים ומינרלים (בייחוד זרחן) מהקרקע, והן מקבלות מהעץ פחמימות המיוצרות בתהליך הפוטוסינתזה. המיקוריזה תורמת ליכולתם של האורנים להתמודד עם תנאי עקה, כגון יובש, מחלות וסביבת קרקע דלה בנוטריינטים. אומנם במחקר זה לא בחנו את נושא המיקוריזה באופן ישיר, אך ידוע מן הספרות שכל מיני האורנים מקיימים קשרים סימביוטיים עם מגוון פטריות מיקוריזה, וכי קיימים הבדלים בהרכב מיני המיקוריזה בין אורן ירושלים לאורן קפריסאי. מיני פטריות המשותפים לשני המינים הם *Suillus collinitus* ו-*Cenococcum geophilum*, מינים כגון *Russula* spp. נפוצים יותר באורן קפריסאי, ו-*Scleroderma* spp. ו-*Geopora* spp. תועדו בעיקר באורן ירושלים (Dyshko et al., 2024; Herol et al., 2024). עם זאת, הרכב אוכלוסיית המיקוריזה מושפע בעיקר מתנאי בית הגידול (כגון סוג הקרקע, לחות, pH) וכחות ממין העץ (Hazard et al. 2013).

בעת עקת יובש פחתה מוליכות הפיוניות של אורן ירושלים מוקדם יותר מאשר זו של אורן קפריסאי, מה שמעיד על רגישות גבוהה יותר של אורן ירושלים לירידה בתכולת המים היחסית בקרקע (איור 6). גם מחקרים קודמים הראו התנהגות דומה של אורן ירושלים, שהובילה להגדלת שיעור ההישרדות שלו בתקופת בצורת על חשבון ירידה בייצור הביומסה (Klein et al., 2011, 2013). ערכים גבוהים של דיות ומוליכות פיוניות כשיש מים זמינים, וסגירה מוקדמת של הפיוניות כשזמינות המים פוחתת, מהווים יתרון באזורים עם עונת גשמים קצרה. לעומת זאת, עצים הסוגרים מאוחר את הפיוניות ושומרים על קצב צמיחה גבוה למשך זמן רב יותר, חשופים לסיכון גבוה יותר של תמותה הנגרמת מעקת יובש במהלך בצורת ממושכת. תוצאות המחקר הנוכחי הראו כי המכלואים ואורן ירושלים מפגינים אסטרטגיית ניצול מים שמרנית יותר בהשוואה לאורן קפריסאי על ידי סגירת הפיוניות בשלב מוקדם יותר של התפתחות עקת יובש, ואכן אורן קפריסאי נפוץ באופן טבעי באזורים המאופיינים באקלים יציב ולח יותר. מכאן ניתן להסיק שאורן קפריסאי מתאים פחות מאורן ירושלים לאקלים הצחיח למחצה, המאופיין בתקופות יובש ממושכות. לעומת

בסקר השני, ששכיחות המכלואים ביערות מתחדשים נבחנה בו, מצאנו עלייה משמעותית בשכיחות המכלואים בין שלב הנבטים בסוף החורף הראשון לאחר הנביטה לשלב הזריעים ששרדו לאחר הקיץ הראשון (איור 2). יש לציין כי גם שכיחותו של אורן ירושלים עלתה בין השלבים הללו. העלייה בשכיחות אורן ירושלים והמכלואים מצביעה על יתרון בשלב ההתבססות המוקדם של שני הגנוטיפים בהשוואה לאורן קפריסאי. ידוע כי הישרדות הנבטים במהלך העונה היבשה הראשונה היא צוואר בקבוק קריטי בהתחדשות יערות, בייחוד באזורים יבשים (Osem et al., 2020; Smithers and North, 2013). השילוב של קרקע יבשה, מערכת שורשים לא מפותחת, רקמות הגנה בלתי מפותחות ורמת סוכרים נמוכה יוצר מחסור חריף במים ובפחמן לצד פגיעות רבה (רגישות גבוהה יחסית לעקות), המובילים לתמותה הנבטים (Johnson and Cline, 1991; Ivanov et al., 2019). מאידך גיסא, צימוח מהיר של הנבט מתחת לקרקע ומעליה מאפשר התבססות טובה יותר במהלך החורף, וגם מהווה יתרון בתחרות עם צמחים חד-שנתיים. לכן, הישרדות השתילים בעונת היובש הראשונה תלויה במידה רבה בנביטה מוקדמת ובצמיחה מהירה בחורף, כאשר הקרקע עדיין רטובה (Johnson and Cline, 2007; Padilla and Pugnaire, 1991). לפיכך, שרידותם הגבוהה יותר של אורן ירושלים והמכלואים שצוינה לעיל עשויה לנבוע מיתרון של הגנוטיפים שלהם, המתבטא בנביטה מוקדמת ובצימוח מהיר (איור 3, איור 4, טבלה 1). יתרון נוסף הוא במערכת השורשים המפותחת יותר במכלואים ובאורן ירושלים בהשוואה לאורן קפריסאי (טבלה 1). צימוח שורשים לעומק הקרקע במהלך העונה הלחה הראשונה הוא גורם חשוב למניעת כשל הידראולי במהלך העונה היבשה (Tumber-Dávila et al., 2022). ראוי לציין כי היחס שורש-נוף, שנמדד בניסוי המבוקר שלנו, היה גבוה יותר באורן קפריסאי ובמכלואים בהשוואה לאורן ירושלים. עם זאת, מערכת השורשים הייתה הגדולה ביותר באורן ירושלים, לאחר מכן במכלואים, והקטנה ביותר באורן קפריסאי.

למיטב ידיעתנו, מחקר זה הוא הראשון שהשווה מאפיינים פיזיולוגיים של אורן ירושלים ואורן קפריסאי בתגובה לעקת יובש. מדדים שונים, כגון מוליכות הפיוניות וקצב הפוטוסינתזה, מספקים הסבר לתגובה הפיזיולוגית של הצמח לבצורת (Halperin et al., 2017). כאשר מתפתחת עקת יובש, צמחים שמרנים סוגרים את הפיוניות מוקדם יחסית כדי למנוע אובדן מים, בעוד שצמחים שאינם שמרנים משאירים פיוניות פתוחות למשך זמן ארוך יותר, תוך סיכון מוגבר להתייבשות (Moshelion et al., 2015; Bhusal et al., 2021). בניסוי הליזימטרים בחנו ייחורים, לפני תחילת עקת היובש, ואורן ירושלים הראה ערכי דיות ומוליכות פיוניות

סיכום

אנו סבורים כי נביטה מוקדמת יחד עם קצב צימוח מהיר של הנבטים של אורן ירושלים והמכלואים של אורן ירושלים עם אורן קפריסאי, מעניקים להם יתרון על אורן קפריסאי בהתבססות מוקדמת ובהישרדות במהלך הקיץ הראשון לאחר הנביטה. הישרדות הזריעים במהלך הקיץ הראשון תלויה גם באסטרטגיה חסכונית של שימוש במים, בפיתוח מנגנוני הגנה ובצבירת עתודות סוכרים (Johnson and Cline, 1991; Padilla and Pugnaire, 2007; Osem et al., 2013) הקשורים כולם לכושר צימוח מהיר אחר הנביטה. נראה שלמכלואים יש שילוב של תכונות המאפשר להם הישרדות רבה יותר בקיץ הראשון לעומת אורן קפריסאי. מחסור במים הוא אחת המגבלות הסביבתיות העיקריות עבור צמחים בכלל ועצים בפרט באזור הים תיכוני, ומשפיע עיקרי על קצב הגידול והתפקוד הפיזיולוגי של העץ (Camarero et al., 2018; Granda et al., 2018). גמישות פנוטיפית ושינויים מורפולוגיים קשורים ישירות לתגובות פיזיולוגיות, והם מהווים חלק ממנגנוני ההסתגלות של צמחים לשינויים סביבתיים כדוגמת מחסור במים (Galmés et al., 2005; Grataní, 2014). יערות האורן בישראל מכילים מגוון רחב של גנוטיפים שיובאו ממדינות שונות, לצד גנוטיפים מקומיים. היערות האלה נתונים ללחץ ברירה משמעותי, המתרחש, בין השאר, בשל התמודדות משולבת עם תנאי אקלים צחיחים למחצה ועם מזיקים שונים. אי לכך, אנו מעריכים כי הכלאה בין אורן קפריסאי לאורן ירושלים עשויה להוביל לשילוב תכונות מועילות, שיגבירו את ההתאמה והעמידות של יערות האורן לאתגרים הנובעים משינוי האקלים. ראוי להמשיך ולעקוב אחר תופעת המכלואים ביערות המתחדשים ואף לשקול שילוב של מכלואים בחידוש יערות האורן באזורים הצחיחים למחצה של ישראל.

תודות

המחקר מומן על ידי קק"ל, והוגש כעבודת תזה לתואר שלישי לאוניברסיטה העברית בירושלים על ידי הסטודנטית נעמי הומינר בהנחיה משותפת של ד"ר רקפת דוד-שורץ וד"ר יגיל אסם ממכון וולקני ופרופ' יוסי ריוב מהאוניברסיטה העברית בירושלים.

זאת, אורן ירושלים והמכלואים מגיבים בסגירת הפיוניות מוקדם יותר, כלומר הם שמרנים יותר מבחינת מאזן המים, ולכן מותאמים יותר לחגורת האקלים במפגש בין האקלים הים תיכוני לאקלים הצחיח למחצה בבתות הספר של צפון הנגב (Fox et al., 2018).

כאמור, נמצא במחקר הנוכחי ששתילי המכלואים היו דומים לשתילי אורן ירושלים בקצב הצמיחה, ודומים לאורן קפריסאי ביחס שורש-נוף, במסת העלים לשטח (LMA) וכן באורך המחטים הבוגרות ובמשקלן. מעניין לציון, שכל אחת מהתכונות של המכלואים הייתה דומה לאחד ההורים ולא הציגה ערכי ביניים או און כלאיים. דפוס זה נצפה גם במחקר הקודם שלנו על ייחורים מושרשים של מכלואים בוגרים ושל הוריהם (Houminer et al., 2022). לא הצלחנו לקבוע מדוע תכונה אחת נשלטת על ידי אורן ירושלים, בעוד שתכונה אחרת נשלטת על ידי אורן קפריסאי. עם זאת, השילוב הייחודי של התכונות שמאפיין את המכלואים עשוי להעניק להם יתרונות מסוימים. לדוגמה, בעוד שאורן ירושלים ידוע כמותאם יותר ליובש בהשוואה לאורן קפריסאי (Schwartz et al., 2016), מאורן ירושלים לכנימת המצוקוקוס (Mendel, 1998). מדמוני (2000) מצאה כי מכלואים של אורן ירושלים ואורן קפריסאי היו עמידים יותר לכנימה בהשוואה לאורן ירושלים. נוסף על כך, עבור מרבית המדדים של קצב הצמיחה והתכונות המורפולוגיות, השונות של התכונות, שנמדדה באמצעות מקדם השונות (CV), הייתה גבוהה יותר בשתילי המכלואים בהשוואה לשני ההורים. שונות פנוטיפית זו משקפת ככל הנראה שונות גנטית גבוהה יותר, שהיא תוצאה ידועה של הכלאה בין-מינית. שונות גנטית גבוהה עשויה לתרום לכושר ההתאמה ולחוסן של יערות בהתמודדות עם שינוי האקלים ועם שינויי סביבה אחרים (Aitken and Bemmels, 2016; Zeng and Fischer, 2021; Bush, 2022).

במחקר הנוכחי נמצא שבדורות מתקדמים מתקיימת הכלאה בכל הכיוונים, כולל הכלאות בין המכלואים וגם הכלאות חוזרות לשני ההורים (Back cross) (Houminer et al., 2024). לפיכך, אנו צופים שתהליך ההכלאה יוביל למעבר של גנים (Introgression) הקשורים להתאמה ליובש ולעמידות למזיקים ולמחלות בשני הכיוונים (הכלאות מחזירות לאורן ירושלים ולאורן קפריסאי). עם זאת, אין להוציא מכלל אפשרות גם תוצאות רצויות פחות, כגון ירידה בתכונות רצויות של המכלואים, כפי שנצפה במקרים מסוימים של הכלאות בין מין מקומי למין זר (Outbreeding depression) (Goto et al., 2011).

- Fox H, Doron-Faigenboim A, Kelly G, Bourstein R, Attia Z, Zhou J, et al. 2018. Transcriptome analysis of *Pinus halepensis* under drought stress and during recovery. *Tree Physiology*, 38(3), 423–441.
- Gallis AT and Panetsos KP. 1997. Use of cortical terpenes to discriminate *Pinus brutia* (Ten.), *Pinus halepensis* (Mill.) and their hybrids. *Silva Genetica*, 46, 82–88.
- Galmés J, Cifre J, Medrano H, and Flexas J. 2005. Modulation of relative growth rate and its components by water stress in Mediterranean species with different growth forms. *Ecophysiology*, 145, 21–31.
- Ganopoulos I, Aravanopoulos F, Madesis P, Pasentsis K, Bosmalis I, Ouzounis C, et al. 2013. Taxonomic identification of Mediterranean pines and their hybrids based on the high resolution melting (HRM) and *trnL* approaches: From cytoplasmic inheritance to timber tracing. *PLoS One*, 8(4), e60945.
- Gernandt DS, Geada López G, Garcia SO, and Liston A. 2005. Phylogeny and classification of Pinus. *Taxon*, 54(1), 29–42.
- Gomez-Aparicio L. 2008. Spatial patterns of recruitment in Mediterranean plant species: Linking the fate of seeds, seedlings and saplings in heterogeneous landscapes at different scales. *Journal of Ecology*, 96, 1128–1140.
- Goto S, Iijima H, Ogawa H, and Ohya K. 2011. Outbreeding depression caused by intraspecific hybridization between local and nonlocal genotypes in *Abies sachalinensis*. *Restoration Ecology*, 19, 243–250.
- Granda E, Gazol A, and Julio J. 2018. Functional diversity differently shapes growth resilience to drought for co-existing pine species. *Journal of Vegetation Science*, 29, 265–275.
- Gratani L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany*, 208747.
- Grotkopp E, Rejmánek M, Sanderson MJ, and Rost TL. 2004. Evolution of genome size in pines (*Pinus*) and its life-history correlates: Supertree analyses. *Evolution*, 58(8), 1705–1729.
- Halperin O, Gebremedhin A, Wallach R, and Moshelion M. 2017. High-throughput physiological phenotyping and screening system for the characterization of plant – environment interactions. *The Plant Journal*, 89(4), 839–850.
- Hazard C, Gosling P, Van der Gast CJ, Mitchell DT, Doohan FM, and Bending GD. 2013. The role of local environment and geographical distance in determining community composition of arbuscular mycorrhizal fungi at the landscape scale. *The ISME Journal*, 7(3), 498–508.
- Herol L, Avidar M, Yirmiah S, Zach YY, Klein T, Shemesh H, et al. 2024. Context-dependent benefits of forest soil addition on Aleppo pine seedling performance under drought and grass competition. *Mycorrhiza*, 34, 217–227.
- Houminer N, Doron-faigenboim A, Shklar G, De la torre AR, Neale D, Korol L, et al. 2021. Transcriptome-based single-nucleotide polymorphism markers between *Pinus brutia* and *Pinus halepensis* and the analysis of their hybrids. *Tree Genetics and Genomes*, 17, 14.
- Houminer N, Osem Y, Riov J, Sherman A, Rozen A, Sela H, et al. 2024. Exploring interspecific hybridization dynamics in artificial forests of *Pinus brutia* and *P. halepensis*: Implications for sustainable afforestation. *Molecular Ecology*, 33, e17413.
- Houminer N, Riov J, Moshelion M, Osem Y, and David-schwartz R. 2022. Comparison of morphological and physiological traits between *Pinus brutia*, *P. halepensis*, and their vigorous F₁ hybrids. *Forests*, 13, 1477.
- Aitken SN and Bemmels JB. 2016. Time to get moving: Assisted gene flow of forest trees. *Evolutionary Applications*, 9, 271–290.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, et al. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660–684.
- Anderegg WRL, Hicke JA, Fisher RA, Allen CD, Aukema J, Bentz B, et al. 2015. Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208, 674–683.
- Attia Z, Domec JC, Oren R, Way DA, and Moshelion M. 2015. Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. *Journal of Experimental Botany*, 66, 4373–4381.
- Barredo JJ, Mauri A, Caudullo G, and Dosio A. 2018. Assessing shifts of Mediterranean and arid climates under RCP4.5 and RCP8.5 climate projections in Europe. *Pure and Applied Geophysics*, 175, 3955–3971.
- Bhusal N, Lee M, Lee H, Adhikari A, Reum A, Han A, et al. 2021. Science of the Total Environment Evaluation of morphological, physiological, and biochemical traits for assessing drought resistance in eleven tree species. *Science of the Total Environment*, 779, 146466.
- Blada I. 2004. Genetic variation in growth and blister-rust resistance in a *Pinus strobus* x *P. wallichiana* hybrid population. *Silva Genetica*, 53, 33–41.
- Bonneh O. 2000. Management of planted pine forests in Israel: Past, present, future. In: Ne'eman G and Trabaud L (Eds). *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Leiden: Backhuys Publishers, pp. 377–390.
- Bush D. 2022. Long-term research reveals potential role of hybrids in climate-change adaptation. A commentary on expansion of the rare *Eucalyptus risdonii* under climate change through hybridisation with a closely related species despite hybrid inferiority. *Annals of Botany*, 129, i–iii.
- Camarero JJ, Gazol A, Sanguésa-barreda G, Cantero A, Sánchez-salguero R, Sánchez-miranda A, et al. 2018. Forest growth responses to drought at short- and long-term scales in Spain: Squeezing the stress memory from tree rings. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 1–11.
- Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, and Medlyn BE. 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558, 531–539.
- Cramer W, Guiot J, Fader M, Garrabou J, Gattuso J, Iglesias A, et al. 2018. Climate change and interconnected risks to sustainable development in the Mediterranean. *Nature Climate Change*, 8, 972–980.
- Critchfield WB. 1975. Interspecific hybridization in Pinus: A summary review. *Proceedings 14th Meeting Canadian Tree Improvement Association*, 2, 99–105.
- David-Schwartz R, Paudel I, Mizrahi M, Delzon S, Cochard H, Lukyanov V, et al. 2016. Indirect evidence for genetic differentiation in vulnerability to embolism in *Pinus halepensis*. *Frontiers in Plant Science*, 7, 768.
- Dungey HS. 2001. Pine hybrids – A review of their use performance and genetics. *Forest Ecology and Management*, 148, 243–258.
- Dyshko V, Hilszczańska D, Davydenko K, Matić S, Moser WK, Borowik P, et al. 2024. An overview of mycorrhiza in pines: Research, species, and applications. *Plants* (Basel), 13(4), 506.

- Osem Y, Ginsberg P, Tauber I, Atzmon N, and Perevolotsky A. 2008. Sustainable management of mediterranean planted coniferous forests: An Israeli definition. *Journal of Forestry*, 106, 38–46.
- Osem Y, Yavlovich H, Zecharia N, Atzmon N, Moshe Y, and Schiller G. 2013. Fire-free natural regeneration in water limited *Pinus halepensis* forests: A silvicultural approach. *European Journal of Forest Research*, 132, 679–690.
- Padilla FM and Pugnaire FI. 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology*, 21, 489–495.
- Panetsos KP. 1975. Natural hybridization between *Pinus halapensis* and *Pinus brutia* in Greece. *Silvae Genetica*, 24, 163–168.
- Panetsos KP. 1986. Genetics and breeding in the group halepensis. *CIHEAM – Options Méditerranéennes*, 86, 81–88.
- Panetsos KP, Scaltsoyiannes A, Aravanopoulos F, Dounavi A, and Dimitrakopoulos A. 1997. Identification of *P. brutia* Ten., *P. halepensis* Mill. and their putative hybrids. *Silvae Genetica*, 46(5), 253–257.
- Porth I and El-kassaby YA. 2014. Assessment of the genetic diversity in forest tree populations using molecular markers. *Diversity*, 6, 283–295.
- Rockwood DL, Harding KJ, and Nikles DG. 1991. Variation in the wood properties of the *Pinus elliottii* x *Pinus caribaea* var. *hondurensis* F₁ hybrid, its parental species, and backcross to *Pinus elliottii* in Australia. *Proceedings-Southern Forest Tree Improvement Conference*, 21, 233–240.
- Scaltsoyiannes A, Panetsos KP, Economou A, and Tsoulpha P. 1994. Micropropagation of the pine hybrid *Pinus brutia* (Ten.) *Pinus halepensis* (Mill.) by culturing fascicle shoots. *Annals of Forest Science*, 51, 175–182.
- Smithers BV and North MP. 2020. Mechanisms of species range shift: Germination and early survival of Great Basin bristlecone pine and limber pine. *Plant and Soil*, 457, 167–183.
- Thanos CA. 2000. Ecophysiology of seed germination in *Pinus halepensis* and *P. brutia*. In: Ne'eman G and Trabaud L (Eds). *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Leiden: Backhuys Publishers. pp 37–50.
- Thanos CA and Daskalidou EN. 2000. Reproduction in *Pinus halepensis* and *P. brutia*. In: Ne'eman G and Trabaud L (Eds). *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Leiden: Backhuys Publishers. pp. 79–90.
- Tumber-Dávila SJ, Schenk HJ, Du E, and Jackson RB. 2022. Plant sizes and shapes above and belowground and their interactions with climate. *New Phytologist*, 235, 1032–1056.
- White TL, Adams WT, and Neale DB. 2007. Tree improvement programs – structure, concepts and importance. In: White TL, Adams WT, and Neale DB (Eds). *Forest Genetics*. CABI. pp. 285–302.
- Wright JW and Jonathan W. 1976. *Introduction to Forest Genetics*. 1st ed. New York: Academic Press.
- Zanewich KP, Pearce DW, and Rood SB. 2018. Heterosis in poplar involves phenotypic stability: Cottonwood hybrids outperform their parental species at suboptimal temperatures. *Tree Physiology*, 38, 789–800.
- Zeng X and Fischer GA. 2021. Using multiple seedlots in restoration planting enhances genetic diversity compared to natural regeneration in fragmented tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 482, 118819.
- Ivanov YV, Kartashov AV, Zlobin IE, Sarvin B, Stavrianidi AN, and Kuznetsov VV. 2019. Water deficit-dependent changes in non-structural carbohydrate profiles, growth and mortality of pine and spruce seedlings in hydroculture. *Environmental and Experimental Botany*, 157, 151–160.
- Janes JK and Hamilton JA. 2017. Mixing it up : The role of hybridization in forest management and conservation under climate change. *Forests*, 8, 1–16.
- Johnson JD and Cline ML. 1991. Seedling quality of southern pines. In: Duryea ML and Dougherty PM (Eds). *Forest Regeneration Manual*. Dordrecht: Springer. pp. 143–144.
- Klein T, Cahanovitch R, Sprintsin M, Herr N, and Schiller G. 2019. A nation-wide analysis of tree mortality under climate change: Forest loss and its causes in Israel 1948–2017. *Forest Ecology and Management*, 432, 840–849.
- Klein T, Cohen S, and Yakir D. 2011. Hydraulic adjustments underlying drought resistance of *Pinus halepensis*. *Tree Physiology*, 31, 637–648.
- Klein T, Shpringer I, Fikler B, Elbaz G, Cohen S, and Yakir D. 2013. Relationships between stomatal regulation, water-use, and water-use efficiency of two coexisting key Mediterranean tree species. *Forest Ecology and Management*, 302, 34–42.
- Korol L, Madmony A, Rivov J, and Schiller G. 1995. *Pinus halepensis* x *Pinus brutia* subsp. *brutia* hybrids? Identification using morphological and biochemical traits. *Silvae Genetica*, 44, 186–190.
- Korol L, Shklar G, and Schiller G. 2001. Diversity among circum-Mediterranean populations of Aleppo pine and differentiation from Brutia pine in their isoenzymes: Additional results. *Silvae Genetica*, 51, 35–41.
- Lev-Yadun S and Ne'eman G. 2013. Bimodal colour pattern of individual *Pinus halepensis* Mill. seeds: A new type of crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109, 271–278.
- Madmony A, Schiller G, Moshe Y, Tsabary G, Mendel Z, and Rivov J. 2003. Controlled and open pollination between *Pinus brutia* (Ten.) and *Pinus halepensis* (Mill.) in Israel and hybrid performance. *Israel Journal of Plant Sciences*, 51, 213–222.
- Mauri A, Di Leo M, De Rigo D, and Caudullo G. 2016. *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* in Europe: Distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayán J, de Rigo D, Caudullo G, Houston Durrant T, and Mauri A (Eds). *European Atlas of Forest Tree Species*. Luxembourg: European Commission. pp. 122–123.
- McKown AD and Guy RD. 2018. Hybrid vigour – poplars play it cool. *Tree Physiology*, 38, 785–788.
- Mendel Z. 1998. Biogeography of *Matsucoccus josephi* (Homoptera: Matsucoccidae) as related to host resistance in *Pinus brutia* and *Pinus halepensis*. *Canadian Journal of Forest Research*, 28, 323–330.
- Mirov NT. 1967. *The Genus Pinus*, 1st ed. New York: Ronald Press Company.
- Mitchell RG, Wingfield MJ, Hodge GR, Steenkamp ET, and Coutinho TA. 2013. The tolerance of *Pinus patula* X *Pinus tecunumanii*, and other pine hybrids, to *Fusarium circinatum* in greenhouse trials. *New Forests*, 44, 443–456.
- Moshelion M, Halperin O, Wallach R, Oren R, and Way DA. 2015. Role of aquaporins in determining transpiration and photosynthesis in water-stressed plants: Crop water-use efficiency, growth and yield. *Plant, Cell and Environment*, 38, 1785–1793.
- Nathan R, Safriel UN, Noy-Meir I, and Schiller G. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology*, 81, 2156–2169.
- Neale D and Sederoff R. 1989. Paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA on loblolly pine. *Theoretical and Applied Genetics*, 77, 212–216.