

היער בישראל נוכח שינויי אקלים צפויים: תמונת מצב, אבחון מקדים ופיתוח דרכי התמודדות

Planted forests in Israel facing climate change: evaluation of extent, diagnosis methods, and management adaptations

נובמבר 2014

דו"ח סופי למיזם 11-0403-277

השותפים למחקר: אבי פרבולוצקי – עובד תקן. אקולוג של משאבי טבע, המחלקה לגד"ש ומשאבי טבע, המכון למדעי הצמח, מינהל המחקר החקלאי. avi@volcani.agri.gov.il; **יגיל אוסם** – עובד תקן. חוקר יער, המחלקה לגד"ש ומשאבי טבע, המכון למדעי הצמח, מינהל המחקר החקלאי; **ליאונד קורול** – עובד תקן. גנטיקה של עצי יער, המחלקה לגד"ש ומשאבי טבע, המכון למדעי הצמח, מינהל המחקר החקלאי; **טל סבוראי** – עובד תקן. מומחה לחישה מרחוק וממ"ג, המחלקה לגיאוגרפיה, אונ. בן גוריון; **שמחה לב-ידון** – עובד תקן. בוטנאי ומומחה לאנטומיה ואקולוגיה של הצמח. המחלקה לביולוגיה, אורנים, אוניברסיטת חיפה; **גיל סיאקי**, **שמואל ספרינצין**, **חנוך צורף** ו**אבירם צוק** – קק"ל.

ארנון קופר – עוזר מחקר.

הצהרת החוקר הראשי:

הממצאים בדו"ח זה הינם תוצאות ניסויים.

הניסויים מהווים המלצות לחקלאים: (פך /-*) לא) מחק את המיותר

*במידה וכן, על החוקר להמציא פרטים על הגוף שבאמצעותו מופץ הידע כמו שה"ם



תאריך 5.11.14

חתימת החוקר

רשימת פרסומים שנבעו מהמחקר:

1. Dorman, M. Svoray, T., Perevolotsky, A. and Sarris, D. (2013). Forest performance during two consecutive drought periods: Diverging long-term trends and short-term responses along a climatic gradient. *Forest Ecology & Management* 310: 1–9.
2. Dorman, M. Svoray, T., Perevolotsky, A. (2013). Homogenization in forest

performance across an environmental gradient – The interplay between rainfall and topography. *Forest Ecology & Management* 310: 256–266.

3. Dorman, M., Svoray, T. and Perevolotsky, A. (2012). Tree mortality in planted pine forests in Israel – A remote sensing perspective. *Ecology and Environment* 3: 230-237 (in Hebrew).

4. Dorman, M., Svoray, T., Perevolotsky, A. and Sarris, D. (in press). The effect of rainfall and competition intensity on forest response to drought: Lessons learned from a dry extreme. *Oecologia*

5. Dorman, M. Svoray, T., Perevolotsky, A. Itzhak, M. and Sarris, D. (in press). What determines tree mortality in dry environments? Combining observations on several scales. *Ecological Applications*

לפרויקט זה יש שתי מטרות מרכזיות: הבנה של תהליכי ההתייבשות של עצי אורן ירושלים ביערות הנטועים ברחבי הארץ והנחת התשתית המדעית-מקצועית להשבחת אורנים עמידים יותר ליובש לנוכח שינויי האקלים האמורים לפקוד את אזורנו.

שינויי אקלים גלובליים הפכו בעשור האחרון לגורם מרכזי המכתיב את הדינאמיקה והמצב של מערכות אקולוגיות, לרבות יערות, בכל רחבי העולם. מסתמנת מגמה של עלייה בקצב התמותה ביערות בעולם, עד כדי תמותת יער רחבת היקף (Allen et al. 2010). נושא תמותת עצי היער כתוצאה מיובש זו זוכה לתשומת לב גוברת (ראה למשל - Breshears et al. 2009, Carnicer et al. 2011) שכן ליערות תפקיד מרכזי בתפקוד המערכת האקולוגית העולמית (Bonan 2008).

היער הנטוע מכסה שטחים גדולים בישראל - כ-8% מהשטח באזור הים תיכוני (Osem et al. 2008) – וחלק משמעותי ממנו מתבסס על המין המקומי אורן ירושלים (*Pinus halepensis*). היער מהווה שטח מרכזי לפעילות נופש של אזרחי המדינה ותורם מגוון שירותים אקולוגיים. גם בישראל נראה שאנו מצויים בעיצומו של שינוי משמעותי (Kafle and Bruins 2009), שכן בעשור האחרון נצפתה מגמה של עלייה במדד היובש ברוב אזורי הארץ.

היער הנטוע הוא מערכת מעשה ידי אדם שהוקמה ומנוהלת בהתאם לתנאי סביבה מסוימים (משקעים, טמפרטורה, קרקע-סלע). שינוי משמעותי לרעה בתנאים אלו יכול לגרום להשלכות חמורות ביותר על מצב היער. למעשה, כבר היום אנו עדים לעלייה משמעותית בכמות העצים המתייבשים ומתים ביערות בכל רחבי ישראל (שילר 2005, 2009) ובמקרים קיצוניים גם לתמותה של קבוצות עצים שלמות (כתמים גדולים או חלקי עומדים).

חלק I – הדינמיקה של יערות אורן ירושלים בישראל בהשפעת בצורת

הצעת המחקר המקורית – נקודות עיקריות

מערכות יער מתפקדות תחת תנאי עקה גוברים כתוצאה משינויי אקלים גלובליים אשר עשויים להוביל לתמותת יער בהיקף נרחב. אף עם פי כן, הגורמים הקובעים מתי והיכן יתרחשו אירועי התמותה אינם מובנים דיים. גם בישראל הוכרה לאחרונה חשיבות בעיה זו, בין היתר ביערות הנטועים של אורן ירושלים (Ungar et al. 2013, Klein et al. 2014). מחקר זה תוכנן על מנת להוות צעד ראשון "באיסוף מידע ופיתוח כלים לניהול והתאמת היער לתנאי אקלים יובשניים יותר מהנוכחיים" (ציטוט מתוך הצעת המחקר), וזאת על מנת להיערך לאיום ששינויי אקלים גלובליים טומנים בחובם. מטרות חלק I הוגדרו בהצעה המקורית כך:

1. "אפיון תופעת ההתייבשות ותמותת עצים באמצעות שיטות חישה מרחוק, כימות ומיפוי הנזק וניסיון להבחין בין הגורמים השונים לתופעה (שינויי אקלים מול תנודות מזג אוויר; תנאי בית גידול מקומי; ממשק - צפיפות היער ותדירות הדילול) תוך שימוש במערכות מידע גיאוגרפיות;

2. אבחון מצב העצים ותהליכי ההתייבשות לאורך עשרות השנים האחרונות בעזרת ניתוח דגם הטבעות השנתיות".

במילים אחרות, על מנת למפות את השפעת הבצורת על יערות אורן ירושלים בישראל, לבחון את הקשר בין תנאי סביבה לבין מצב היער ואת הדינמיקה ארוכת הטווח של תופעת ההתייבשות, הוצע להשתמש בשילוב של צילומי לוויין, צילומי אוויר וניתוח של טבעות שנתיות.

הדו"ח הסופי שלהלן מסכם בקצרה את תוצאות המחקר העיקריות. יש לציין שחלק ה"איורים" מתייחס לשאלות מחקר 4-8 (להלן), שכן איורים המתייחסים לשאלות מחקר 1-3 הובאו בדו"חות קודמים (2012 ו-2013).

שיטות

בקנה מידה אזורי, סדרות זמן של נתוני כמות משקעים, שעברו אינטרפולציה מרחבית, ונתוני חישה מרחוק שימשו להערכת התנאים הסביבתיים אליהם חשופים היערות ותגובותיהם לתנאים אלה, בהתאמה. מצב חופת היער הוערך בעזרת נתוני NDVI, אשר התקבלו מהדמאות לוויין Landsat לתקופה 1994-2011. על מנת להרחיב את הפרספקטיבה של המחקר, ביצעו היער נדגמו לכל אורך הגרדיאנט האקלימי ביערות נטועים של אורן ירושלים בישראל (250~ עד 750~ מ"מ כמות משקעים שנתית ממוצעת). כמו כן, בעזרת נתוני מפנה טופוגרפי נחקרה האינטראקציה בין השפעת גורמי סביבה מקומיים ואזוריים בהשפעתם על ביצועי יער בעת בצורת.

על מנת להעריך את המאפיינים העיתיים של השפעת תנאי אקלים על קצב גידול העץ, כמו גם את ההשפעה המווסתת של תחרות בין עצים שכנים על תגובה לבצורת, נדגמו טבעות עצים (איור 1) בשלושה אזורים לאורך הגרדיאנט האקלימי (דרום – 300~ מ"מ, מרכז – 500~ מ"מ, וצפון – 700~ מ"מ). נבנו מהלכי קצב גידול אזוריים (איור 2), אשר נבחנו בהתייחס לנתונים אקלימיים מפורטים עבור התקופה 1983-2012. בנוסף, עוצמת התחרות התוך-מינית הוערכה לכל אחד

מהעצים במדגם, על מנת לבחון את ההשפעה המווסתת של תחרות על הירידה בקצב הגידול בזמן בצורת (2011) וההתאוששות שלאחר מכן (2012).

בקנה מידה מקומי, הערכה של תמותת עצים, והגורמים המשפיעים עליה, בוצעה בשני יערות אורן ירושלים מייצגים מסביבה חצי-צחיחה (300~ מ"מ). נקבע דפוס נקודתי ממופה של עצים מתים (איור 3) מפענח של צילום אוויר ברזולוציה גבוהה משנת 2012. תנאי הסביבה אופיינו באופן מפורש מבחינה מרחבית בעזרת שריג גבהים דיגיטלי Digital Elevation Model – DEM, צילומי אוויר היסטוריים ונתונים של קק"ל. נתוני NDVI מלוויין Landsat לתקופה 1994-2012 (איור 4) ונתוני קצב גידול מדיגום טבעות עצים שימשו כמקורות מידע משלימים בניתוח זה.

תוצאות

שאלות המחקר העיקריות והתוצאות המתייחסות לכל שאלה, בהתאמה, מפורטים להלן:

1. כיצד ביצועי היער הגיבו לשתי תקופות בצורת עוקבות לאורך הגרדיאנט האקלימי? שלושה סוגי תגובה הוגדרו:

a. ביצועים יציבים עם קורלציה נמוכה לדפוס המשקעים באזור הלח (באזור שמעל

500 מ"מ)

b. ירידה מתונה בביצועים עם קורלציה גבוהה לכמות משקעים באזור המרכזי

(350-500 מ"מ)

c. ירידה חדה בביצועים עם קורלציה בינונית לכמות משקעים באזור היבש (מתחת

ל-350 מ"מ)

2. האם התגובה לבצורת השנייה נבדלה מהתגובה לבצורת הראשונה, ובאיזה אופן ההבדלים השתנו לאורך הגרדיאנט האקלימי? תגובת היערות לבצורת הראשונה הייתה שלילית באופן הומוגני לאורך הגרדיאנט האקלימי. התגובה לבצורת השנייה נבדלה בין האזורים, והייתה שלילית באזורים היבש והאמצעי (מתחת ל-500 מ"מ) וקרובה לאפס באזור הלח.

3. כיצד כמות המשקעים השנתית השפיעה על ההבדל בביצועי העצים בין מפנים צפוניים ודרומיים בשנה נתונה, וכיצד השפעה זו משתנה לאורך הגרדיאנט האקלימי? השפעת המפנה על ביצועי היער נמצאה בהתאמה, באופן לינארי, לכמות המשקעים באזור היבש (השפעה חזקה יותר של מפנה בשנים גשומות), אבל לא באזורים המרכזי והלח.

4. כיצד פרק הזמן של תנאי אקלים אליו העצים מגיבים באופן מרבי משתנה במרחב, כלומר באזורים שונים לאורך הגרדיאנט האקלימי, ובזמן, כלומר בתקופה לחה יחסית לעומת תקופה יבשה מאוד? קנה המידה המשפיע ביותר של כמות משקעים על קצב גידול היה שנתי בתנאים יבשים (מתחת ל-500 מ"מ) הן בזמן והן במרחב, ורב-שנתי בתנאים לחים יותר (איור 5).

5. באיזו מידה תחרות בין עצים שכנים מווסתת את הירידה בקצב גידול כתוצאה מבצורת ואת ההתאוששות בשנה גשומה לאחר מכן, והאם השפעות אלה משתנות לאורך הגרדיאנט האקלימי? לא נמצא הבדל מהותי באופי השפעת התחרות בין האזורים. נראה שעוצמת תחרות קובעת את הסף העליון של קצב הגידול, ולכן השונות בקצב גידול בין עצים גדלה ככל שעוצמת התחרות פוחתת (איור 6).

6. מהו הדפוס המרחבי של העצים המתים בעקבות בצורת חריפה (מקובץ, אקראי, רגולרי)?
הדפוס המרחבי של עצים מתים (איור 3) הדפוס היה מקובץ לאורך כל טווח קני המידה המרחביים.
7. כיצד גורמי סביבה ביוטית (גיל, צפיפות) ואביוטית (מפנה, עומק קרקע) משפיעים על סיכוי תמותת העצים? תמותה רבה יותר, באופן מובהק, נצפתה בגילאים מבוגרים, צפיפות נמוכה, מפנים דרומיים וקרקעות עמוקות (איור 7). יחד עם זאת, לא ניתן היה לחזות באופן מלא את מיקום כתמי התמותה בתוך אזורי "סיכון גבוה" בעזרת הגורמים הסביבתיים שנבדקו.
8. באיזה אופן השטח המיוער מתחלק לאזורים נבדלים של מהלך ביצועים ייחודי בעבר? האם אזורים אלה נמצאים בהתאמה עם גורמים סביבתיים ועם אחוז תמותת עצים? שני אזורים נפרדים של היער הושפעו במהלך שתי תקופות בצורת אחרונות. יחד עם זאת, הבדלים בין אזורים בעלי מהלך ביצועים ייחודי בעבר יוחסו באופן חלקי בלבד להבדלים בתנאים הפיזיים והביוטיים באותם האזורים.

מסקנות

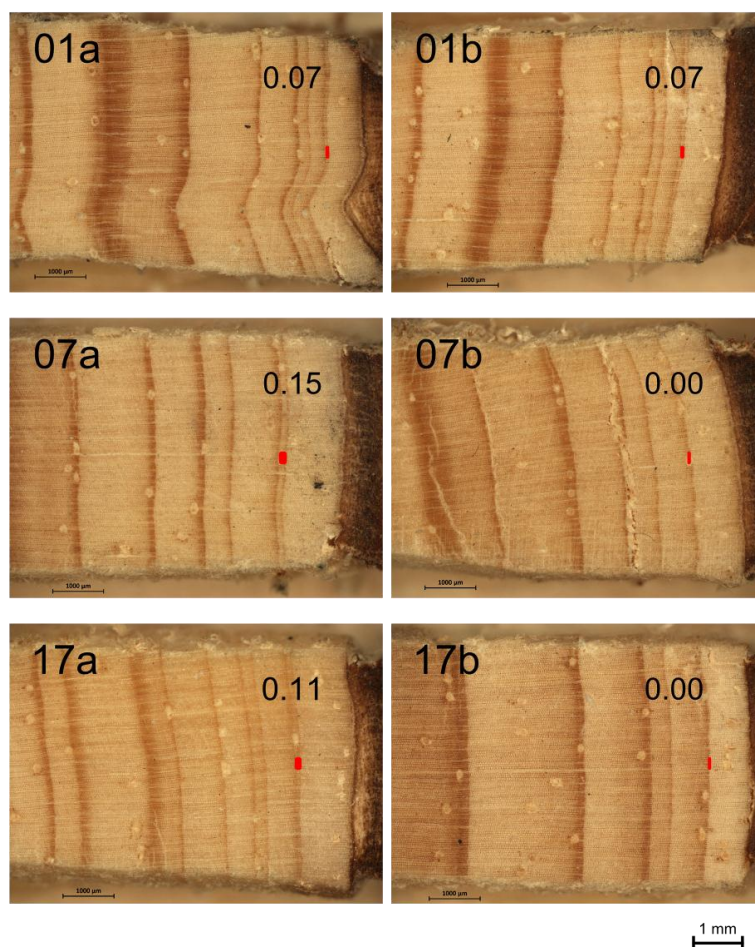
הרגישות הגבוהה ביותר לבצורת נצפתה ביערות אשר נמצאים בחלקו היבש של הגרדיאנט האקלימי בישראל (מתחת ל-350 מ"מ). בנוסף לירידה בכמות ביומסה ירוקה ותמותה משמעותית, נצפתה תגובה מידית (באותה שנה) וחזקה (90% של השונות בקצב גידול מוסברת על-ידי כמות משקעים) של העצים לכמות המשקעים הפחותה (איור 1, איור 2, איור 5). דפוס זה מצביע על העדר "בופר", מבחינת מים זמינים עבור העצים, בתנאים יבשים כגון אלה. תוצאה זו נמצאת בהתאמה עם מחקרים קודמים שנערכו באזור, אשר הראו שמרבית כמות המשקעים השנתית אובדת לאטמוספירה במהלך אותה השנה (Raz-Yaseef et al. 2010, Raz-Yaseef et al. 2012), מה שכלל הנראה מביא לפוטנציאל מוגבל מאוד של מים זמינים המועברים משנה לשנה, בקני מידה רב-שנתיים.

התגובה המתונה לבצורת בחלק הלח של הגרדיאנט האקלימי, כמו גם המתאם החלש יותר, המתקיים בקני מידה ארוכים יותר, בין קצב גידול העצים לבין כמויות משקעים (איור 5), מצביעים על כך שהרגישות של יערות אורן ירושלים לבצורת באזור זה נמוכה יחסית. "התפצלות" בתגובת היערות לבצורת נצפתה, אם כן, לאורך הגרדיאנט האקלימי, הן מבחינת מגמה ארוכת-טווח של כמות ביומסה ירוקה (מתחת ל-540 מ"מ – ירידה; מעל 540 מ"מ – עלייה; מידע נוסף על כך בדו"ח לשנת 2013) והן מבחינת קנה המידה העיתי של התגובה הדומיננטית לשונות בכמות משקעים (מתחת ל-500 מ"מ – שנתי; מעל 500 מ"מ – רב-שנתי). ספים אלו תוחמים את אזור המעבר שמדרום לו יערות אורן ירושלים נטועים ככל הנראה אינם ברי-קיימא, בהינתן התנאים האקלימיים והממשק שהיערות חוו במהלך התקופה 1983-2012.

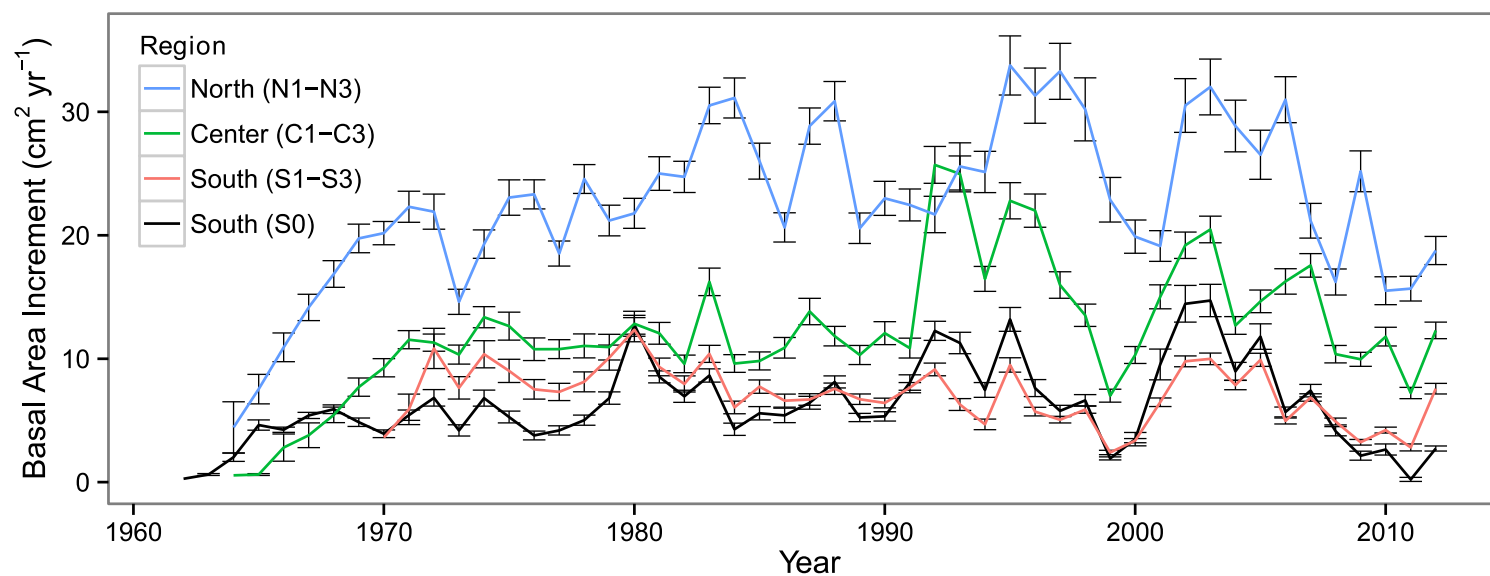
בקנה מידה מקומי, תמותה רבה יותר נצפתה תחת תנאי סביבה יבשים יחסית (מפנים דרומיים) במקביל לדרישה גבוהה יותר למים (עצים בגיל מבוגר) (איור 7). כמו כן הודגם כי למרות ההומוגניות הרבה יותר בביצועי יער בעת בצורת, עצים אשר נמצאים בבתי גידול יבשים יחסית, באופן מקומי, בכל זאת מגיעים לרמות ביצועים נמוכות יותר באופן מוחלט (וחווים סיכויי תמותה גבוהים יותר; מידע נוסף על כך בדו"ח לשנת 2013). ממצא זה תומך בהתנהגות לא-לינארית

(כלומר, תלוית-סף) של תמותת עצים. באופן המנוגד לאינטואיציה, קרקעות עמוקות זוהו כגורם סיכון לתמותה כתוצאה מבצורת (איור 7). הסיבה לכך היא, כנראה, שבזמן עקת יובש ממושכת קרקע עמוקה מביאה ככל הנראה לגישה מוגבלת של מערכת השורשים לשכבות הסלע, היכן שקיימת לחות שירית העשויה לתמוך בהשרדות העצים לאחר שפרופיל הקרקע כולו התייבש. בנוסף, לעוצמת תחרות לא הייתה השפעה שלילית על הישרדות העצים (איור 7) ועל קצב הגידול של עצים נחותים (איור 6). תוצאה זו, בצירוף דפוס התמותה הכתמי במרחב (איור 3), מצביעים על כך שתהליכים שמגבירים את עצמם עשויים לשחק תפקיד משמעותי בתמותת עצים ומטילים ספק בדעה הרווחת שדילול היער עשוי בהכרח להפחית את סיכויי התמותה.

עבודה זו הדגימה ששילוב של מספר מקורות מידע (חישה מרחוק מלוויין, צילום אוויר וניתוח טבעות עצים) יכול להביא להבנה שלמה יותר של השונות המרחבית-עיתית בנזקי בצורת ליערות. בעוד המסקנות הנובעות מהשיטות השונות נמצאו באופן כללי בהסכמה, ההבדלים היו קשורים באופן אינפורמטיבי לרמות הארגון השונות שכל שיטה מתייחסת אליהן, מה שהופך את השיטות למשלימות זו את זו (איור 8). לדוגמה, ניתוח טבעות עצים מתייחס לחלק קטן של האוכלוסייה אשר זמין לדיגום, ובכך בפורטנציה מעריך יתר על המידה את הגמישות (resilience), בעוד שחישה מרחוק מלוויין עשויה לקבץ את אותות ההחזר של "חלקים" גדולים מחופת היער, מה שמגביל את השיוך של ירידה בתפקוד היער לתהליכים דמוגרפיים (כגון תמותה) או מבניים (כגון נשירת עלים). לכן מוצע שהערכה של גמישות מערכות יער בתגובה לבצורת צריכה, בסופו של דבר, להתבסס על אינטגרציה של מספר מדדים, שכל אחד מהם מתאים לזיהוי מגמות שינוי ברמות ארגון שונות.

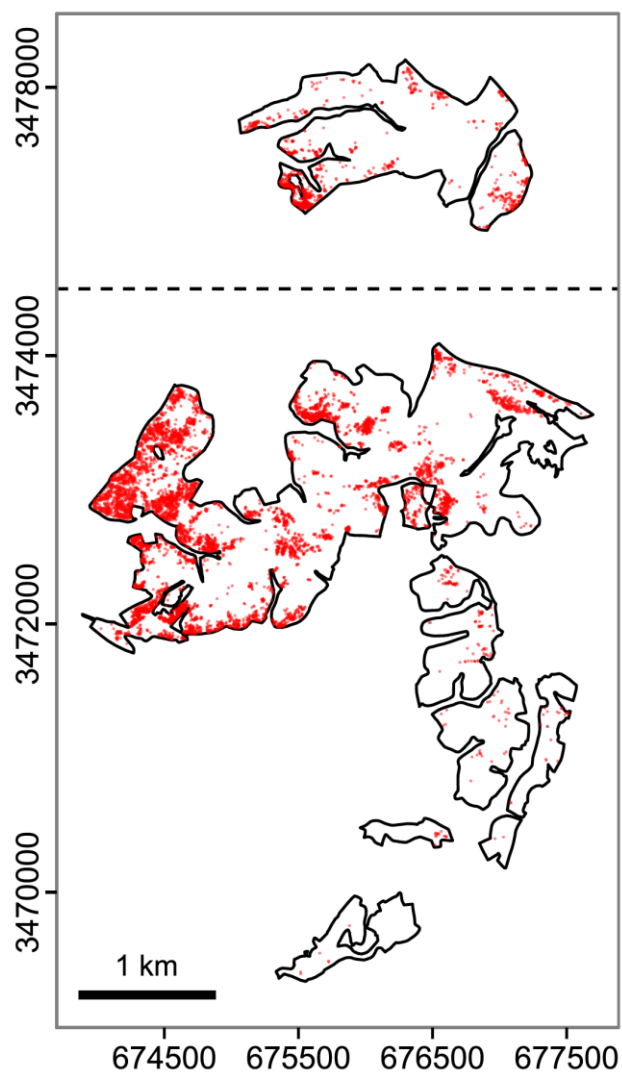


איור 1 – תמונות תקריב של מספר המילימטרים החיצוניים ב-6 דגימות של טבעות עצים (מ-3 עצים שונים), כולם מאותו אתר ביער להב אשר בו נצפתה ירידה חזקה בקצב הגידול בשנת הבצורת 2011. על גבי כל תצלום רשום מספר הדגימה אשר מורכב ממספר עץ (1-30) ומספר קדוחה ("a" או "b"). מיקום הטבעת השנתית של שנת 2011 מסומן בקו אדום; המספר מעל קו זה מציין את רוחב הטבעת (מ"מ). בדגימה מעץ "01" ניתן לראות טבעת שנתית דקה מאוד ב-2011. בעצים "07" ו-"17" ניתן לראות שבניית הטבעת לא הושלמה, שכן באחת הדגימות מכל עץ טבעת זו חסרה.



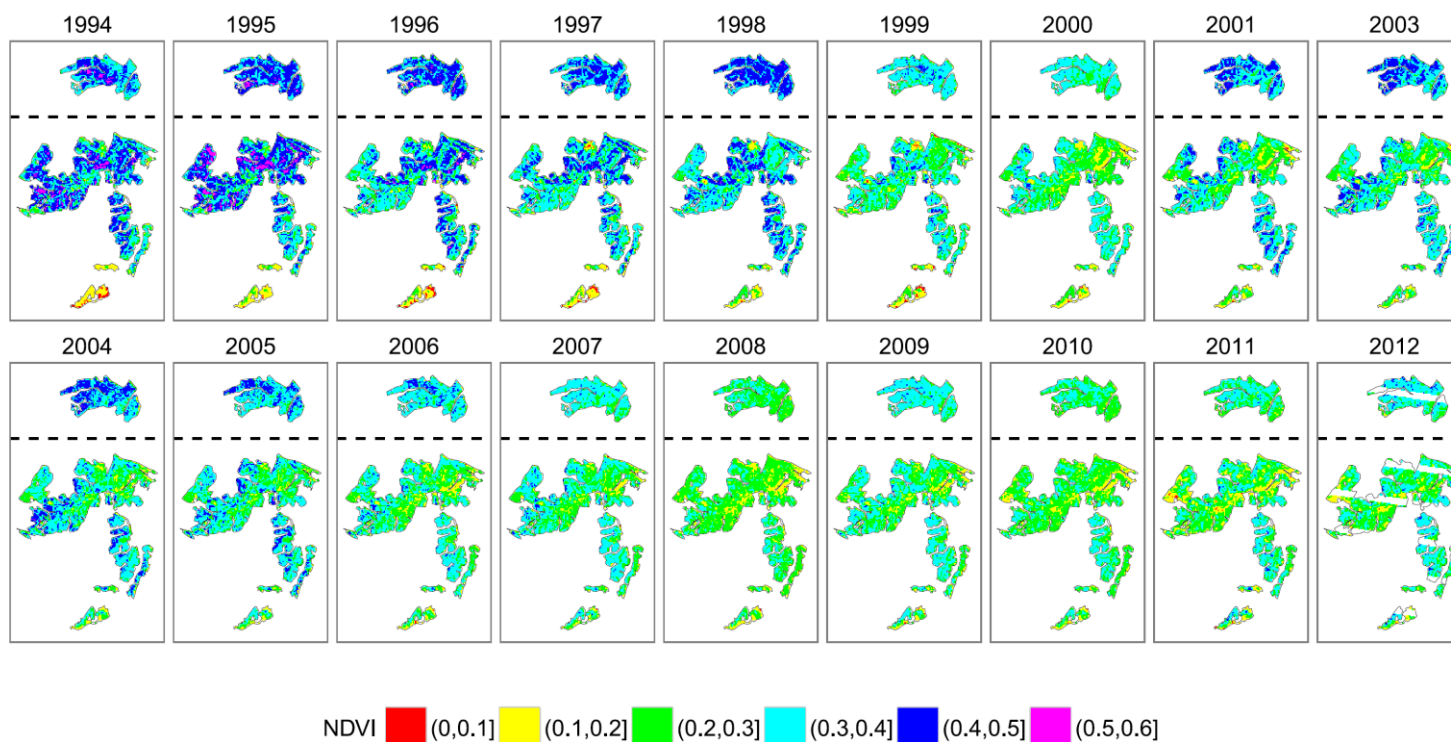
איור 2 – תוספת שטח העצה (Basal Area Increment), מדד המבטא את קצב גידול הגזע, כפונקציה של שנה, בעצי אורן ירושלים בשלושה אזורים (צפון, מרכז ודרום), ובנוסף באתר שבו נצפו אחוזי תמותה גבוהים בדרום (78%, אתר S0). הערכים הם ממוצעים $\pm$ שגיאת תקן, בהתבסס על 80, 85 ו-25 עצים באתר בעל התמותה הגבוהה בדרום.

כצפוי, קצב הגידול של עצי אורן ירושלים גבוה יותר ככל שהאזור לח יותר. ניתן לראות את הירידה המשמעותית של קצב הגידול בשנת הבצורת האחרונה (2011), במיוחד באתר הדרומי אשר נצפתה בו תמותה גבוהה שם קצב הגידול בשנה זו מגיע לשיא שלילי.



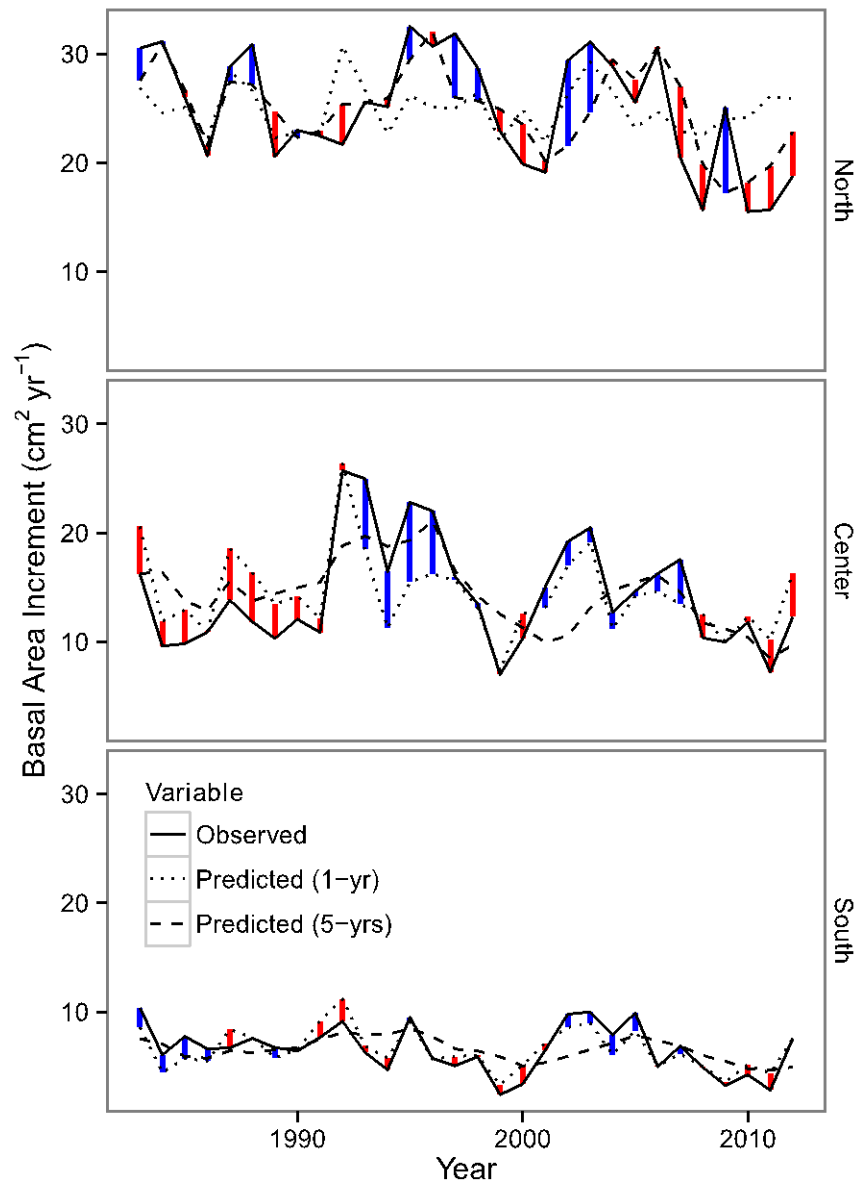
איור 3 – מיקום עצים מתים ביערות להב ודבירה ב-2012. כל עץ מת זוהה על גבי תצלום אוויר ברזולוציה גבוהה ומסומן בנקודה אדומה. הקו השחור מסמן את אזור המחקר (עומדי אורן ירושלים). קואורדינטות UTM אזור 36N (מ') מסומנות על גבי הצירים.

העצים המתים אינם מפוזרים באופן אחיד בשטח היער, אלא בעיקר מרוכזים בכתמים של תמותה גבוהה, בעוד שרוב שטח היער הוא ללא עצים מתים או עם עצים מתים מועטים בלבד.



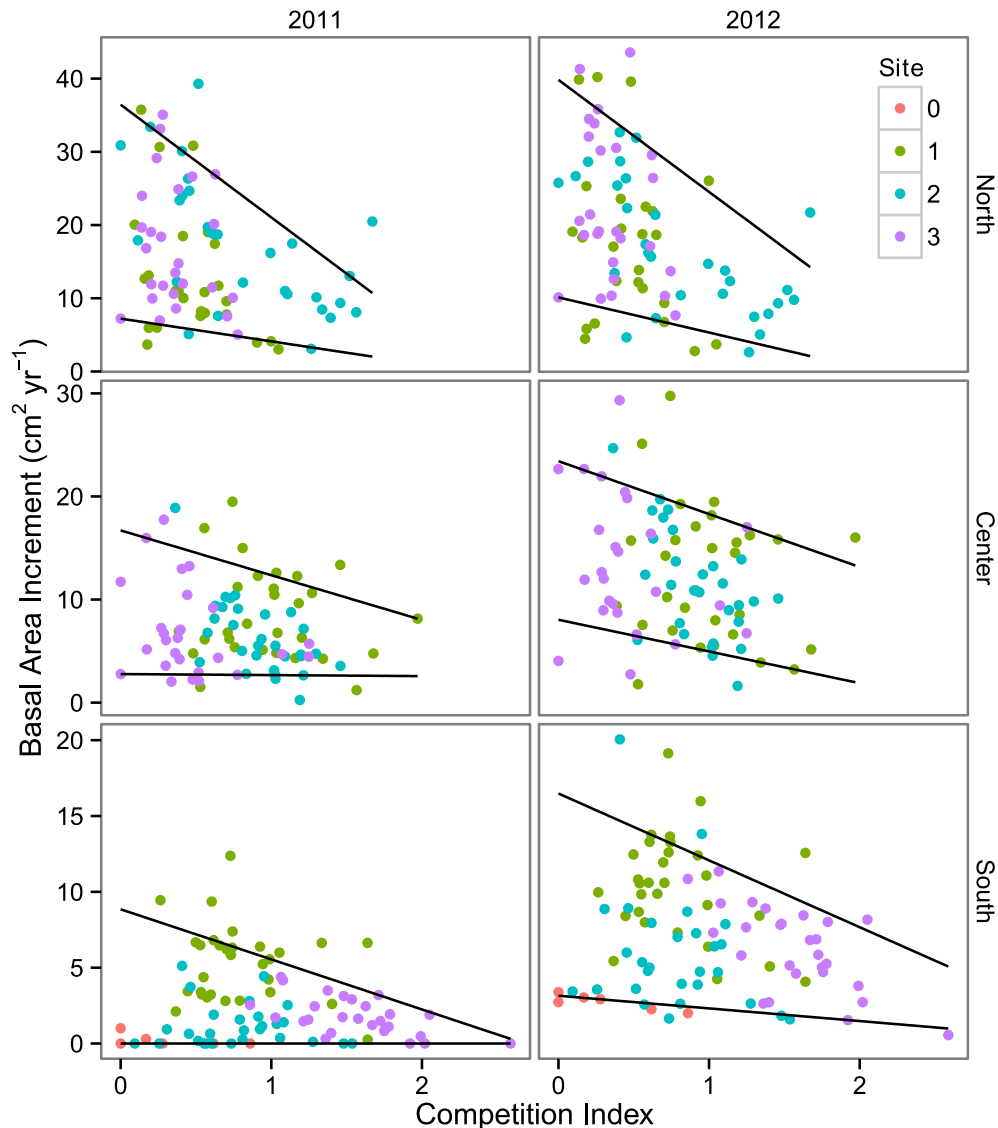
איור 4 – NDVI ביערות להב ודבירה ב-18 שנים (1994-2012). יש לציין שתמונת NDVI עבור שנת 2002 לא הייתה זמינה, ושתמונת ה-NDVI עבור שנת 2012 היא בעלת נתונים חסרים ב-22.4% מהשטח, בעקבות תקלת ה-Scan Line Corrector (SLC) בלוויין Landsat-7.

ניתן לראות בבירור את הירידה העקבית של ה-NDVI במהלך התקופה הנבדקת (מעבר משליטה של צבע כחול עמוק לתכלת וירוק והופעת יותר שטחים צהובים), במיוחד בשתי תקופות הבצורת (1998-2000 ו-2011-2005). מגמה זו מבטאת ירידה בכמות ביומסה ירוקה של חופת היער כתוצאה (בין היתר) מתמונת עצים.



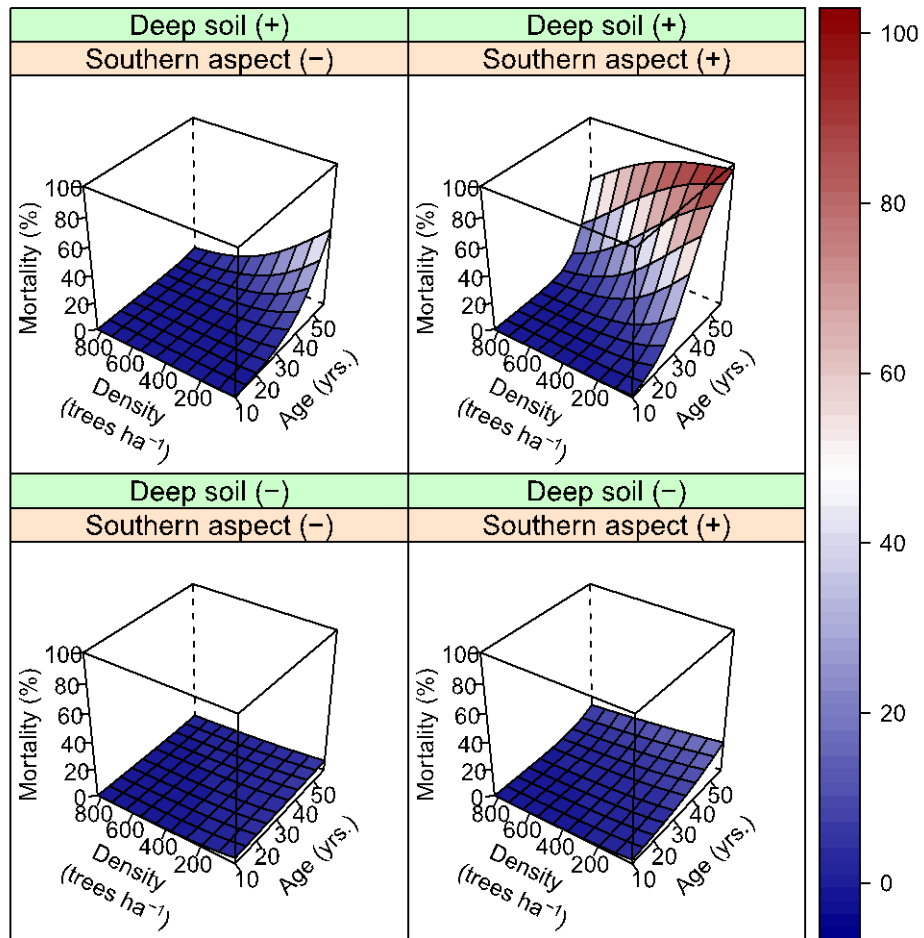
איור 5 – ערכים נצפים (קו רציף) וחזויים של תוספת שטח עצה (Basal Area Increment, BAI) ב-3 אזורים (צפון, מרכז ודרום) במהלך התקופה 1983-2012. הערכים החזויים מבוססים על רגרסיה לינארית, עם BAI כפונקציה של כמות משקעים שנתית (קו מנוקד) או של סכום כמות משקעים ב-5 שנים קודמות (קו מקווקו). ההפרשים בין ערכים נצפים וחזויים מסומנים בקווים כחולים ואדומים; הם מתייחסים למודל הטוב ביותר המתאר את מהלך ה-BAI, אשר התבסס על כמות משקעים שנתית בדרום ובמרכז, ועל סכומי כמות משקעים של 5 שנים בצפון.

ככל שמתקדמים מדרום לצפון – קצב גידול העצים תואם למהלך כמות משקעים בקני מידה עתיים ארוכים יותר. במילים אחרות, בעוד בדרום העצים מגיבים באופן מיידי לתנאי האקלים באותה השנה, בצפון העצים מגיבים באופן הדרגתי יותר לתנאי האקלים של מספר שנים אחרונות.



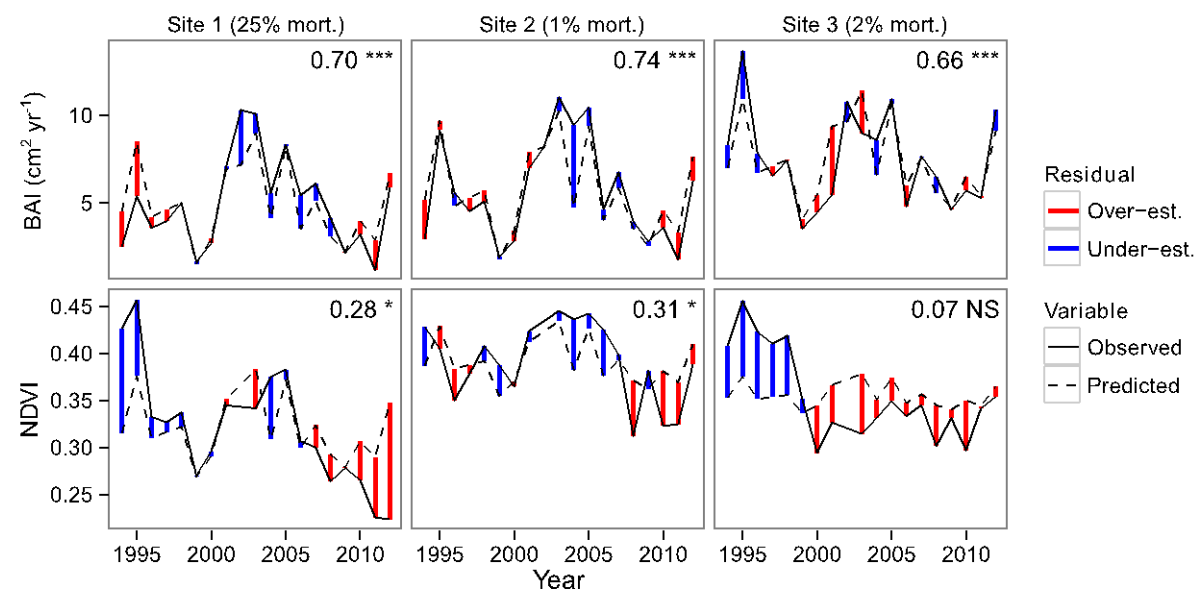
איור 6 – תוספת שטח העצה (Basal Area Increment) כפונקציה של אינדקס תחרות (Competition Index), בשלושה אזורים (צפון, מרכז ודרום) ובשתי שנים – השנה היבשה 2011 והשנה הלחה 2012. כל נקודה מייצגת עץ. קווי רגרסיה של אחוזונים (Quantile regression) מסומנים עבור כל צירוף של אזור, שנה ואחוזון (10%-ו-90%). בכל גרף המתייחס לצירוף של אזור / שנה, הקו העליון מתייחס לאחוזון ה-90 והקו התחתון – לאחוזון ה-10. בכל המקרים השיפוע של קווי ה-90 היה שלילי באופן מובהק ($p < 0.05$), בעוד השיפוע של קווי ה-10 לא היה שונה באופן מובהק מ-0.

ניתן היה לראות שעצים בעלי קצב גידול איטי אינם מושפעים מעוצמת תחרות, ולכן נצפו בכל הרמות של גורם זה. הדבר בולט במיוחד בדרום ב-2011, אז נצפו עצים בעלי קצב גידול אפסי בכל טווח עוצמות התחרות. לעומת זאת, עצים בעלי קצב גידול מהיר הושפעו מעוצמת תחרות באופן שלילי, ולכן ניתן היה לראות עצים אלה בתדירות רבה יותר בצפיפויות עצים נמוכות. במילים אחרות, התוצאות מצביעות על כך שצפיפות נמוכה מיטיבה בעיקר עם עצים בעלי קצב גידול גבוה יחסית (שמצבם טוב בין כה וכה).



איור 7 – אחוז תמותת עצים חזוי כפונקציה של צפיפות עצים, גיל העצים, מפנה טופוגרפי ועומק קרקע, בהתבסס על (GLM) Generalized Linear Model.

ביערות להב ודבירה נצפתה תמותה רבה יותר בגיל עצים מבוגר, בצפיפות נמוכה, במפנים דרומיים ובקרקע עמוקה.



איור 8 – ערכים נצפים וחזויים של תוספת שטח העצה (BAI, Basal Area Increment) ו-NDVI, בשלושה אתרים ביערות להב ודבירה, לתקופה 1994-2012 (מלבד 2002, עבורה לא היו זמינים נתוני NDVI). הערכים הנצפים (קו רציף) הנם ממוצעים על סמך 28 ו-30 עצים ל-BAI ו-7, 10 ו-10 פיקסלים של 30*30 מ' ל-NDVI, באתרים 1, 2 ו-3, בהתאמה. המספרים בתוך כל ריבוע המתייחס לצירוף אתר / מדד מסויים מציינים ערך R^2 ומוהבקות של רגרסיה לינארית של המשתנה הנתון (BAI או NDVI) כפונקציה של כמות משקעים שנתית (קיצורים: *, $p < 0.001$, ***). $p < 0.05$, NS Not Significant). ההפרשים בין ערכים מדודים לבין ערכים חזויים (קו מקווקו) מסומנים באדום וכחול.

הקשר בין ה-BAI לבין כמות משקעים שנתית היה חזק ועקבי יחסית. הקשר בין ה-NDVI לבין כמות המשקעים השנתית, לעומת זאת, חלש יותר ולא עקבי. אפשר להסביר את ההבדל בין התוצאות של שתי השיטות בעזרת המאפיינים של כל שיטה. בחישה מרחוק המשתנה הנמדד (NDVI) מבטא כמות ביומסה ירוקה על פני השטח, ולכן רגיש גם לשינויים דמוגרפיים כגון תמותה. נתוני קצב גידול (BAI), לעומת זאת, מתייחסים למדגם בלבד – במקרה זה העצים החיים ב-2012, ולכן אינם בהכרח מבטאים מגמות דמוגרפיות. לדוגמה, באתר מס' 1 נצפתה ירידה חדה של NDVI במהלך הבצורת האחרונה של 2005-2011, שאותה ניתן לייחס לתמותת העצים המשמעותית באתר זה (25%); יחד עם זאת, לפי קצב גידול העצים ניתן לראות שאותם עצים אשר שרדו, חוזרים במהירות לקצב הגידול הרגיל מלפני הבצורת. באתר מס' 3 ניתן לראות דפוס דומה במהלך הבצורת הקודמת של 1998-2000.

- Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. H. Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J. H. Lim, G. Allard, S. W. Running, A. Semerci, and N. Cobb.** 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.
- Bonan, G. B.** 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* **320**:1444-1449.
- Breshears, D. D., O. B. Myers, C. W. Meyer, F. J. Barnes, C. B. Zou, C. D. Allen, N. G. McDowell, and W. T. Pockman.** 2009. Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Frontiers in Ecology and the Environment* **7**:185-189.
- Carnicer, J., M. Coll, M. Ninyerola, X. Pons, G. Sanchez, and J. Penuelas.** 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **108**:1474-1478.
- Kafle, H. K. and H. J. Bruins.** 2009. Climatic trends in Israel 1970-2002: warmer and increasing aridity inland. *Climatic Change* **96**:63-77.
- Klein, T., E. Rotenberg, E. Cohen-Hilaleh, N. Raz-Yaseef, F. Tatarinov, Y. Preisler, J. Ogée, S. Cohen, and D. Yakir.** 2014. Quantifying transpirable soil water and its relations to tree water use dynamics in a water - limited pine forest. *Ecohydrology* **7**:4.09-419
- Raz-Yaseef, N., D. Yakir, E. Rotenberg, G. Schiller, and S. Cohen.** 2010. Ecohydrology of a semi-arid forest: partitioning among water balance components and its implications for predicted precipitation changes. *Ecohydrology* **3**:143-154.
- Raz-Yaseef, N., D. Yakir, G. Schiller, and S. Cohen.** 2012. Dynamics of evapotranspiration partitioning in a semi-arid forest as affected by temporal rainfall patterns. *Agricultural and Forest Meteorology* **157**:77-85.
- Osem, Y., P. Ginsberg, I. Tauber, N. Atzmon, and A. Perevolotsky.** 2008. Sustainable management of Mediterranean planted coniferous forests: An Israeli definition. *Journal of Forestry* **106**:38-46.

Ungar, E. D., E. Rotenberg, N. Raz-Yaseef, S. Cohen, D. Yakir, and G. Schiller. 2013. Transpiration and annual water balance of Aleppo pine in a semiarid region: Implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 298:39-51.

חלק II – הגדרת עצי עלית על בסיס מדדים פיזיולוגיים

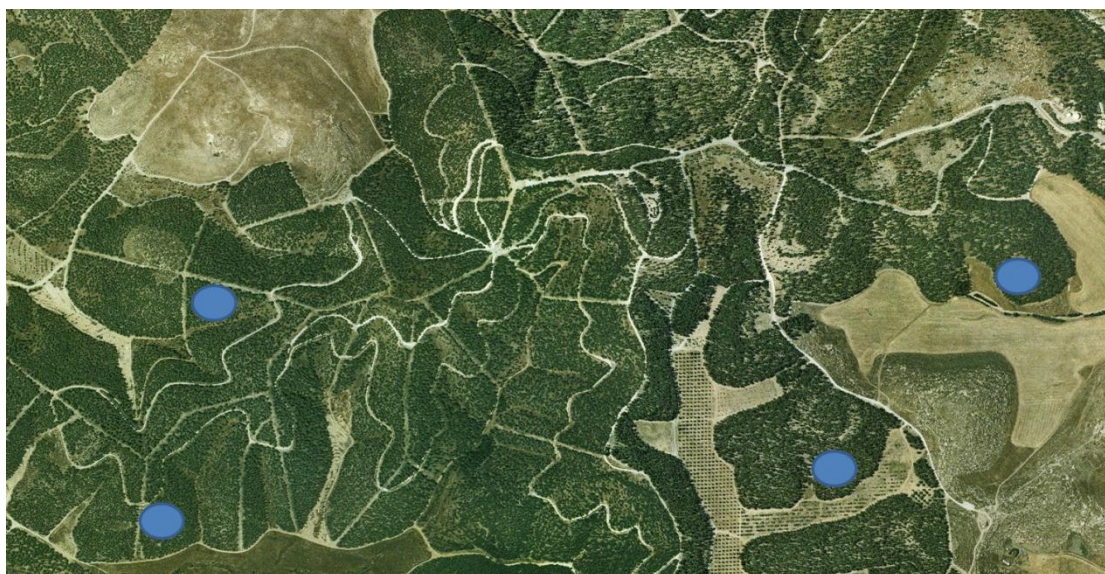
הקשר בין קוטר הגזע לבין משק המים של עצים בוגרים ביער להב

השלב הראשון בתכנית טיפוח הוא בחירת עצי עילית שישמשו כהורים לדור מוצלח על פי קריטריונים שנבחרו. באורן ירושלים לא נערכה, לפחות בישראל, תכנית השביה כלשהי. לכן יש להתחיל בפעולות הבסיס דוגמת הגדרת עצי עילית

נבחרו ארבעה עומדי יער הממוקמים על מפנה דרומי (איור 1). בכל עומד נבחרו שלושה עצים "מצטייני קוטר גזע" כלומר שקוטר הגזע שלהם גדול ביחס לממוצע העומד (מעל 20%) וגם ביחס לשכניהם הקרובים (להלן "עץ מצטיין"). עבור כל עץ מצטיין נבחרו שני עצים שכנים מתוך עצי "השכונה" שלו (כל העצים הממוקמים בטווח של עד 8 מ' ממנו). האחד מייצג "עץ קטן", כלומר העץ בעל קוטר הגזע הנמוך ביותר בשכונה, והשני "עץ ממוצע", כלומר עץ שקוטר הגזע שלו מייצג את חציון השכונה. בנוסף סומנו בכל עומד שלושה עצים אקראיים הניצבים מחוץ לשכונות העצים המצטיינים (להלן "עץ אקראי"). המדגם השלם כלל 12 עצים מכל טיפוס (48 עצים סה"כ).

על מנת לאמוד את מצב משק המים של העצים ולהשוות בין טיפוסי העצים השונים נערכו מדידות פוטנציאל מים טרום שחר בענפונים (twigs). מכל עץ נדגמו שלושה ענפונים. פוטנציאל המים בענפון נמדד באמצעות תא לחץ. מדידות פוטנציאל המים התבצעו מתחילת האביב (אפריל 2013), אחת לחודש בערך, ועד חודש אוקטובר (תחילת הגשמים).

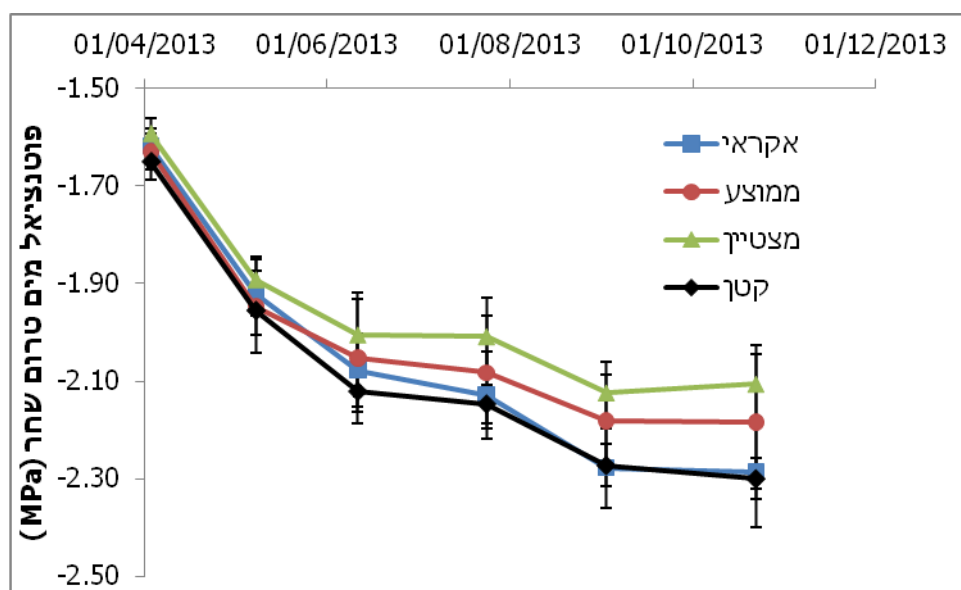
התבצע ניתוח שונות רב גורמי (multifactorial ANOVA) בתצפיות חוזרות (repeated measures).



איור 1: עומדי הניסוי. ארבעה עומדים של אורן ירושלים הניצבים על מפנים דרומיים ביער להב.

תוצאות

בניתוח התוצאות נמצאו הבדלים מובהקים במשק המים של העצים בין מועדי המדידה ($P < 0.0001$) ובין טיפוסי העצים ($P < 0.001$) ללא השפעת גומלין בין שני הגורמים הללו. פוטנציאל המים התדרדר בהדרגה מתחילת האביב (אפריל - בממוצע -1.6 MPa) ועד הסתיו (אוקטובר -2.2 MPa בממוצע). מניתוח השוואת זוגות עולה כי פוטנציאל המים היה גבוה יותר (פחות שלילי), באופן מובהק ($P < 0.05$), בעצים מצטיינים לעומת שלושת הטיפוסים האחרים (קטן, ממוצע ואקראי) אשר לא נבדלו בינם לבין עצמם באופן מובהק (איור 2).



איור 2: פוטנציאל מים טרום שחר במהלך אביב-סתיו, בענפונים של עצי אורן ירושלים מארבעה טיפוסים: מצטיין – עצים בעלי קוטר גזע גדול ביחס לשכניהם, קטן – עצים בעלי קוטר גזע קטן ביחס לשכניהם, ממוצע – עצים בעלי קוטר גזע חציוני בהשוואה לשכניהם ואקראי – עצים אקראיים בעומד.

התוצאות הראו קשר חיובי בין קוטר הגזע של העצים לבין מצב משק המים שלהם. עצים בעלי קוטר גזע גדול (ביחס לשכניהם) מתאפיינים במשק מים טוב יותר מאשר עצים בעלי קוטר גזע קטן (ביחס לשכניהם).

ממצאים אלו ניתנים להסבר בכך שעצים בעלי קוטר גזע גדול ממוקמים בנישות בעלות זמינות מים גבוהה יחסית בעוד שעצים בעלי קוטר נמוך ממוקמים בנישות פחות טובות. על פי אפשרות זו ההבדלים בקוטר הגזע הם תוצאה של אפקט סביבתי ואינם מעידים על הצטיינות תורשתית.

הסבר אחר הוא כי העצים בעלי קוטר הגזע הגדול מתאפיינים בתכונות גנטיות שאפשרו להם לקלוט מים או לנצל אותם ביעילות גדולה יותר מטיפוסים אחרים (למשל, פיתוח מערכת שורשים עמוקה ו/או יעילה יותר). על פי אפשרות זו ההבדלים בקוטר הגזע אכן מעידים על הצטיינות תורשתית.

הקשר בין קוטר הגזע לבין כושר ויסות אוסמוטי של עצים בוגרים ביער להב

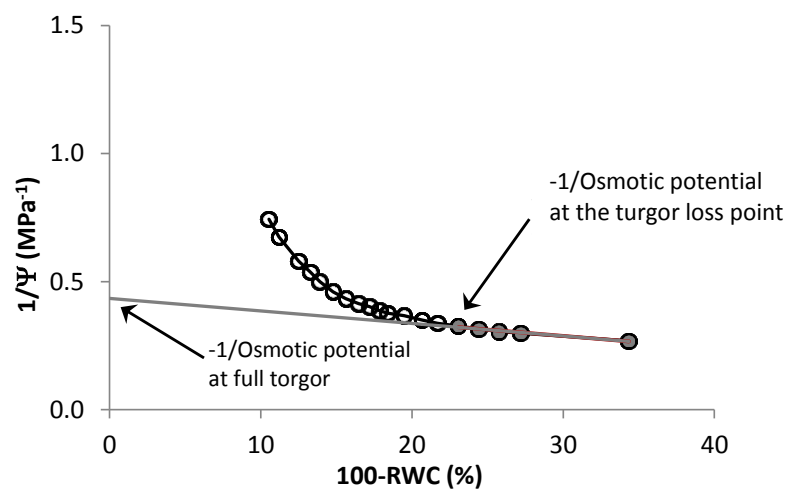
על מנת לבחון האם עצים מצטיינים ביער (בעלי קוטר גזע גדול) נבדלים מבחינה אקופיזיולוגית משכניהם (עצים קטנים ועצים ממוצעים) נמדד כושר הוויסות האוסמוטי של טיפוסים העצים השונים. כושר וויסות אוסמוטי של פוטנציאל המים בעלי הצמח סומן לאחרונה כמדד אקופיזיולוגי מוביל החוזה עמידות צמחים ליושב על פני משרעת גלובלית של תנאים אקולוגיים (Megan et al. 2012). על מנת לקבוע את כושר הוויסות האוסמוטי של עצים שונים בוצעו במעבדה "עקומי לחץ נפח" (pressure volume curves) בדגימות ענפים שנאספו מטיפוסי העצים השונים לאורך העונה (אביב-קיץ). עקום לחץ נפח הוא תהליך בו נמדד היחס בין תכולת המים בעלים (נפח) לבין פוטנציאל המים בעלים (לחץ) על פני מפל של התייבשות העלה. מתוך עקום זה ניתן לגזור את הפוטנציאל האוסמוטי של המחטים בנקודת אובדן הטורגור (turgor loss point) וללמוד על כושר הוויסות האוסמוטי של הצמח.

לצורך ביצוע עקומי לחץ נפח השתמשנו באותם עומדים (4 עומדים שונים) ובאותם עצים ששימשו למדידות פוטנציאל מים טרום שחר. נדגמו 33 עצים משלושה טיפוסים – מצטיין, בינוני וקטן. בוצעו 11 סבבים של מדידות. הסבב הראשון נערך בתאריך 8/4/13 והסבב האחרון בתאריך 2/7/13. בין מחזור למחזור הייתה הפסקה של כשבוע למעט כל מחזור רביעי שבו נעשתה הפסקה של שבועיים ששימשה למדידות פוטנציאל המים של כל המדגם. בכל סבב מדידה נלקחו דגימות משלושת טיפוסים העצים הגדלים באותה "שכונה" (שטח מעגלי שקוטרו 8 מטר).

החומר הצמחי נאסף בשעות אחר הצהריים המאוחרות ועד שעות הערב המוקדמות, מהצד הדרומי של העצים ומגובה שבין 6-9 מטר (בהתאם לגובה העלווה בעץ). מיד לאחר הקטיף נעשה חיתוך נוסף תחת מים. הדגימות אוחסנו בשדה בכלי עם מים והועברו לחדר הכנה. בחדר ההכנה נלקחו מכל ענף מספר רב של דגימות (ענפונים קצרים) שהס"מ האחרון של קליפתם קולף והם

הונחו בכלי עם מים בחדר חשוך למשך הלילה. בכל עץ שנדגם בוצעה למחרת מדידת פוטנציאל מים טרום שחר על מנת לקבוע את מצב משק המים שלו. לאחר מכן בוצעו בדגימות עקומי לחץ נפח משעות הבוקר ועד שעות הערב. לפני ואחרי כל מדידה בתא הלחץ הדגימות נשקלו במשקל אנליטי וחושב משקל דגימה ממוצע.

לאחר סיום ביצוע עקומי לחץ נפח (בערך ב- 3 MPa) הענפונים יובשו בתנור בטמפרטורה של 60 מעלות צ' למשך 24 שעות ונשקלו (משקל יבש). המשקלים היבש והרטוב שימשו לחישוב תכולת הרטיבות היחסית. אקסטרפולציה של הנתונים מהתחום הלינארי (עד לחיתוך עם ציר Y) שמשה להערכת "הפוטנציאל האוסמוטי ברוויה" ואילו פוטנציאל המים בנקודה הראשונה בה מתחיל התחום הלינארי שמשה להערכת "פוטנציאל המים בנקודת הכמישה" (איור 3).



איור 3 : עקום לחץ נפח והאופן בו נגזר הפוטנציאל האוסמוטי במצב של רוויה (full turgor) ובמצב של כמישה (turgor loss).

פוטנציאל המים בנקודת הכמישה הוא הממד העיקרי המעיד על כושר הוויסות האוסמוטי של הצמח. מדד זה מוכתב בעיקר על ידי התכונה הפיזיולוגית של צבירת מומסים בתא אשר באה לידי ביטוי בפוטנציאל המים ברוויה. על מנת לבחון את ההבדלים בין טיפוס העצים בכושר הוויסות האוסמוטי נערך ניתוח קווריאנס שכלל את "טיפוס העץ" כגורם העיקרי הנבחן, "שכונה" כגורם מסביר שונות ו"פוטנציאל המים טרום שחר" בעץ הנדגם כקווריאנט.

תמונה 1 : דיגום ענפי עצים לצורך
ביצוע "עקומי לחץ נפח"

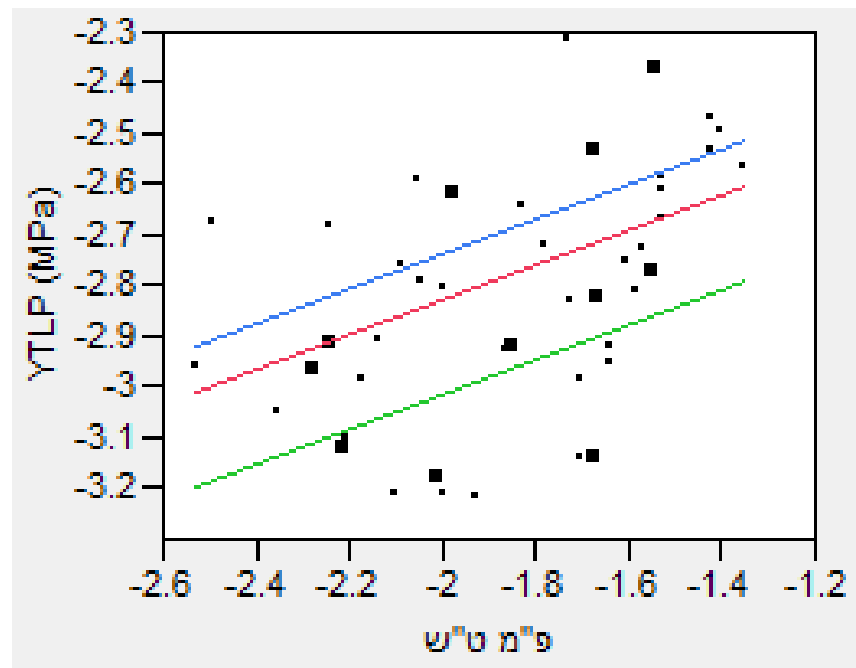


תוצאות ודיון

המודל הסטטיסטי הסביר 47% מהשונות בפוטנציאל האוסמוטי של מחטים בנקודת הכמישה (פא"כ). נמצא קשר מובהק ($P=0.001$) בעל אופי לינארי הופכי בין פוטנציאל המים טרום שחר (משק המים של העץ) לבין הפא"כ (איור 4, טבלה 1). קשר זה עשוי להעיד על תהליך של התאמה אוסמוטית על ידי העצים במהלך העונה היבשה כאשר כושר הוויסות האוסמוטי של העצים גדל והולך ככל שזמינות המים בקרקע פוחתת. נמצאה השפעה מובהקת של טיפוס העץ על פא"כ ($P=0.003$). עצים מטיפוס מצטיין הציגו פא"כ גבוה יותר באופן מובהק ($P<0.05$) מאשר עצים מטיפוס בינוני וקטן אשר לא נבדלו ביניהם (איור 4, טבלה 1).

התוצאות מעידות כי עצים בעלי קוטר גזע גדול ביחס לשכניהם (עצים מצטיינים) הם בעלי כושר ויסות אוסמוטי רב יותר בהשוואה לעצים הגדלים באותה שכונה בעלי קוטר גזע נמוך יותר (בינוניים וקטנים). ממצא זה משמש עדות ראשונה לכך שביער יובשני איתור עצי אורן ירושלים בעלי קוטר גזע גדול ביחס לשכניהם הקרובים הנה שיטה בעלת פוטנציאל לאיתור עצי עלית בעלי עמידות ייחודית ליובש.

על מנת לבחון שאכן מדובר בשונות גנטית ראוי לבצע עקומי לחץ נפח בצאצאים שמקורם בזרעים וגם בייחורים. ניסוי צאצאים מייחורים יוכל לאשר ברמת ודאות גבוהה אם אכן מדובר בשונות גנטית של מידת העמידות ליובש. ניסוי צאצאים מזרעים יוכל להעיד על מידת ההיתכנות של השבחת היער על ידי שימוש בעצים המצטיינים כמקור זרעים לשתילים ו/או להתחדשות טבעית.



איור 4 : פוטנציאל אוסמוטי בנקודת הכמישה כתלות בפוטנציאל מים טרום שחר בשלושה טיפוי עצים : מצטיין (ירוק), ממוצע (כחל) וקטן (אדום).

טבלה 1 : ניתוח ANCOVA לבחינת השפעת טיפוס העץ : מצטיין (+ עץ), קטן (- עץ) וממוצע (עץ חציון).

Summary of Fit

RSquare	0.471353
RSquare Adj	0.416665
Root Mean Square Error	0.176818
Mean of Response	-2.80399
Observations (or Sum Wgts)	33

Effect Tests

Source	Nparm	DF	Sum of Squares	F Ratio	Prob > F
Type	2	2	0.45067141	7.2073	0.0029*
פ"מ ט"ש	1	1	0.39566335	12.6553	0.0013*

LSMeans Differences Tukey HSD

$\alpha = 0.050$ $Q = 2.46966$

Level	Least Sq Mean
(עץ חציון) A	-2.680282
(עץ -) A	-2.770640
(עץ +) B	-2.961041

סיכום

תוצאות מחקר השדה מעידות כי עצי אורן ירושלים בעלי קוטר גזע גדול ביחס לשכניהם מתאפיינים במשק מים טוב יותר מזה של השכנים. בנוסף עצים אלה מציגים כושר התאמה אוסמוטית רב יותר משכניהם. ממצאים אלה מעידים ככל הנראה שביער יובשני, כדוגמת יער להב, יתרון בקצב הגדילה של עצים, הבא לידי ביטוי בקוטר הגזע, קשור לעמידות ליובש. מחקר זה מהווה צעד ראשון אך מבטיח לאיתור עצים המצטיינים בעמידות ליובש ביערות אורן ירושלים בוגרים. המשך פעולה בכיוון זה עשוי לתרום להשבחת יערות האורן בישראל ושיפור התאמתם אל מול שינויי אקלים צפויים. עם זאת יש להדגיש כי זהו רק צעד ראשון וכי דרושה עבודה יסודית וארוכת שנים על מנת לפתח תהליך השבחה ראוי ולבצע אותו בהצלחה.

חלק III - אנליזה גנטית לאיתור שונות וקשר לעמידות ליובש בעצי עילית

תוצאות המדידות הפיסיולוגיות של עצי עילית לעומת עצים נחשלים ביער להב שהוצגו בתת הפרק הקודם מעלות את הסברה כי קיימת שונות גנטית בבסיס השונות הפיסיולוגית. מטרת החלק הזה היא לבחון סברה זו באמצעות מדדים גנטיים מולקולריים. ההנחות המרכזיות היו (1) קיימת שונות גנטית גבוהה יחסית ביער מאחר והקמתו התבססה על נטיעת אורנים ממקורות רבים (אקוטיפים שונים), (2) התנאים השוררים באזורים הצחיחים מעודדים סלקציה לטובת אקוטיפים בעלי יכולת גנטית לגדול בתנאים חצי יובשניים. הנחות אלו התבססו בעיקר על עבודות פיסיולוגיות וגנטיות קודמות שהראו כי אקוטיפים מסוימים, עמידים יותר ליובש ביחס לאקוטיפים אחרים שנטועים בארץ (Sathyan et al., 2005; Voltas et al., 2008; Schiller & Atzmon, 2009).

שיטות

במסגרת תוכנית זו השתמשנו בשונות גנטית המבוססת על שינוי בנוקליאוטיד בודד (single nucleotide polymorphisms, SNP) על מנת לאתר סמנים גנטיים לסבילות ליובש. מכיוון שרמת השונות בנוקליאוטיד הבודד (SNP) היא גבוהה יחסית במיני צמחים רבים, הסיכוי לאיתור שונות בתוך גנים גם הוא גבוה. לשם כך, נערכה סקירת ספרות לאיתור גנים הקשורים לתכונת העמידות ליובש ובסופה נבחרו שבעה גנים המקודדים בגנום הגרעיני וידועים במעורבותם בעמידות ליובש במיני צמחים שונים בכללם אורנים ומחטניים אחרים (Eveno et González-Martínez et al., 2006; Grivet et al., 2011; Grivet, D et al., 2009; Grivet, D et al., 2008). המטרה הראשונית הייתה לאמוד את רמת השונות הגנטית המצויה במין אורן ירושלים בגנים שנבחרו. לשם כך, נבדק DNA שהופק מאקוטיפים שמקורם ביוון, איטליה ואלג'יר ומאקוטיפ מקומי משמורת המסרק. הגברת ה-DNA של הגנים השונים נעשתה באמצעות PCR כפי שתואר בפירוט בעבודה קודמת (Grivet, D. et al., 2009), ותוצרי ה-PCR שהופקו מהגיל נשלחו לריצוף.

במסגרת ניתוח התוצאות אותרו סדרות אללים המכונות "הפלוטיפים" שנמצאו בתאחיזה על אותו מקטע של ה-DNA. הפלוטיפים אלו שימשו להערכת השונות בתוך אוכלוסיית העצים מיער להב בהם נמדדו פרמטרים פיסיולוגיים שונים כמתואר בתת הפרק הקודם.

תוצאות

התוצאות העיקריות של המחקר הגנטי מובאות להלן:

1. סקירת הספרות הניבה שבעה גנים שהוגדרו כמועמדים (candidate genes) להציג שונות ברמת ה-DNA הקשורה בעמידות ליובש. טבלה מספר 1 כוללת את שמות הגנים ששימשו באנליזה זו.
2. טבלה 1 מציגה ניתוח תוצאות שנעשה באמצעות תוכנות BioEdit V 7.2 ו-DNA Sp v5. מניתוח התוצאות עולה כי שיעור ה-SNPs בגנים שנבדקו הינו 1:120 מה שמאפשר שימוש בסמנים אלה לאיתור שונות גנטית הקשורה לסבילות ליובש.
3. מטבלה 2 עולה כי התאחיזה בין ה-SNPs השונים היא גבוהה כך שישנם SNPs שתמיד יתקיימו ביחד (Specific variable region) - הפלוטיפים.
4. תמונה 1 מראה כי רמת השונות משתנה בין הגנים וכי ישנם גנים בעלי שונות גבוהה יותר מהאחרים, כגון; PPAP12 ו-ERD3 שלהם יש יותר הפלוטיפים מאחרים.
5. תמונה 2 מראה כי פיזור ההפלוטיפים (או לחילופין, כלל הסמנים הגנטיים הקיימים) היה אחיד בין ארבעת העומדים שנבדקו מה שמצביע על רמת שונות אחידה בין העומדים. מתוך כך, ניתן להתייחס לכל העומדים כאל מקשה אחת ולהשוות בתוכם את המצטיינים לעומת החלשים והאקראיים.
6. אנליזה גנטית מפורטת נעשתה לגבי כל הגנים לפי עומדים ולפי שלושת סוגי העצים (מצטיינים, נחשלים ואקראיים). התוצאות הראו כי אין תאחיזה בין גן מסוים לבין קבוצת עצים זו או אחרת. הגן היחיד שהראה תאחיזה משמעותית בין הפלוטיפ מסוים לבין קבוצת עצים הוא הגן aquaporin. תמונה 3 מתארת את המרחקים הגנטיים של כלל הגנים שנבדקו בין סוגי העצים השונים, לעומת המרחקים הגנטיים בגן aquaporin בין סוגי העצים השונים.
7. טבלה 3 מתארת את השונות בגן aquaporin ברמת ההפלוטיפ (הסיכוי למצוא שני הפלוטיפים שונים בשני פרטים) וברמת הנוקלאוטיד (מבטא את מספר הנוקלאוטידים השונים בכל הפלוטיפ). שונות ברמה דומה נמצאה באנליזה של גן זה לפי עומדים (A), לעומת תאחיזה מובהקת שנמצאה בין הפלוטיפ מסוים מהגן aquaporin לבין העצים המצטיינים (B).
8. SNP מסוים (381T) נמצא בקורלציה גבוהה עם העצים המצטיינים לקוטר גזע.

מסקנות

תוצאות המחקר הנוכחי מצביעות על קשר אפשרי בין גנים הקשורים בעמידות ליובש לבין עצים המציגים פנוטיפ ופרמטרים פיסיולוגיים לעמידות ליובש. ממצא זה תואם ממצאי מחקרים שנעשו

בעבר על מיני עצים שונים ברחבי העולם, בכללם אורנים, המצביעים על קשר בין תנאי סביבה לבין המטען הגנטי (Grivet et al., 2011).

האוכלוסייה שנבדקה בעבודה זו כללה שלושה סוגי עצים בארבעה עומדים. גודל האוכלוסייה נקבע בין היתר לפי יכולת הביצוע של המדידות הפיסיולוגיות בשטח, דבר שהגביל משמעותית את גודל האוכלוסייה בהיבט של אנליזות גנטיות. הסמנים הגנטיים שנבדקו בעבודה זו נמצאו ברובם לא יעילים לגודל האוכלוסייה שנבדקה. למרות זאת, גן אחד aquaporin הראה תאחיזה מובהקת לעצים המצטיינים. הגן aquaporin הינו גן המקודד לתעלה ממברנאלית המעבירה מים לתוך ומחוץ לתא הצמחי תוך בקרה הדוקה. ידוע כי למשפחת הגנים aquaporin תפקיד חשוב בוויסות משק המים בצמח (Chaumont & Tyerman, 2014), וסביר להניח כי גם בעצי אורן תפקידם קשור לעמידות ליובש. יש להדגיש כי האנליזות בעבודה זו נעשו ברמת ה DNA וכי נחוצה עבודה נוספת ברמת ביטוי הגן (RNA) הנ"ל על מנת ללמוד על מהות תפקידו במנגנון העמידות ליובש.

עבודה גנטית זו הינה ראשונית ומצביעה על פוטנציאל למציאת סמנים גנטיים מולקולריים בעצי עילית בעלי פוטנציאל לשמש בתוכניות השבחה. מפאת גודלה הקטן של האוכלוסייה הנבדקת, יש צורך בבדיקות נוספות על מנת לאמת את הממצאים הנוכחיים. לפיכך, אנו מציעים במחקר המשך להרחיב את הבדיקות של הסמן שנמצא לעצים נוספים שמראים פנוטיפ עמיד ליובש ביער. מהעצים שנבדקו בעבודה זו נאספו זרעים בכמות מספקת ליצירת שתילים דור ראשון (F_1) עבור בדיקת הורשה של תכונת העמידות לדור הבא. הסמן הגנטי שנמצא בעבודה זו ישמש לאנליזה גנטית של הצאצאים וזאת לפי תוצאות ניסוי מבוקר לעמידות ליובש.

טבלאות ותמונות

טבלה 1. קיומה של שונות גנטית ברמת הנוקליאוטיד הבודד (SNP) בשבעה גנים גרעיניים הקשורים בסבילות ליובש.

Gene	Abbr.	N	L	S	Singleton	Parsimony
dehydrin	<i>dhn2</i>	6	424	12	4	8
aquaporin	<i>aquo</i>	6	714	7	0	7
ealy response protein	<i>erd3</i>	6	919	5	0	5
phenylalanine amonia-lyase	<i>pal 1</i>	6	246	4	0	4
protein phosphatase	<i>pp2c</i>	6	590	3	0	3
wall protein	<i>ppap12</i>	6	393	11	4	6
superoxide dismutase	<i>sod</i>	6	790	1	0	1
Total				43	8	34

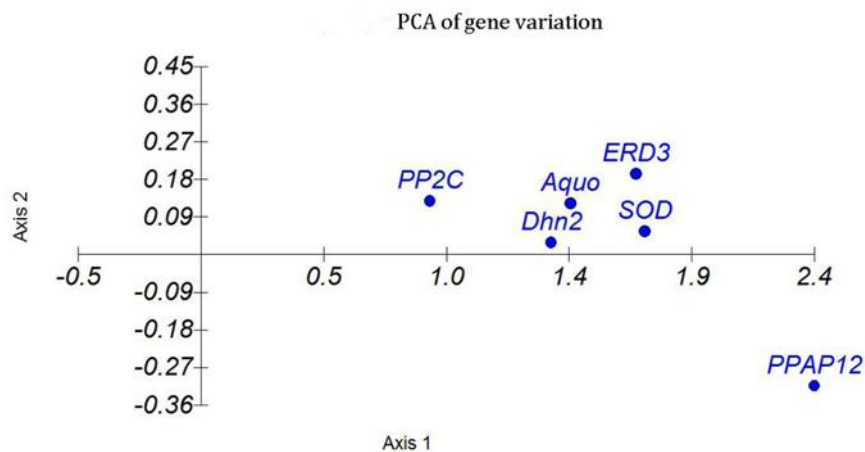
Abbreviation; N, number of samples tested; L, number of sites excluding gaps and missing data in base pairs; S, number of segregating sites. **Singleton** is single variant that appear only once in the total sample; **Parsimony** - variant that appear many times in the sample.

טבלה 2. שכיחות הפלוטיפים (סמנים) גבוהה באוכלוסייה הנבדקת.

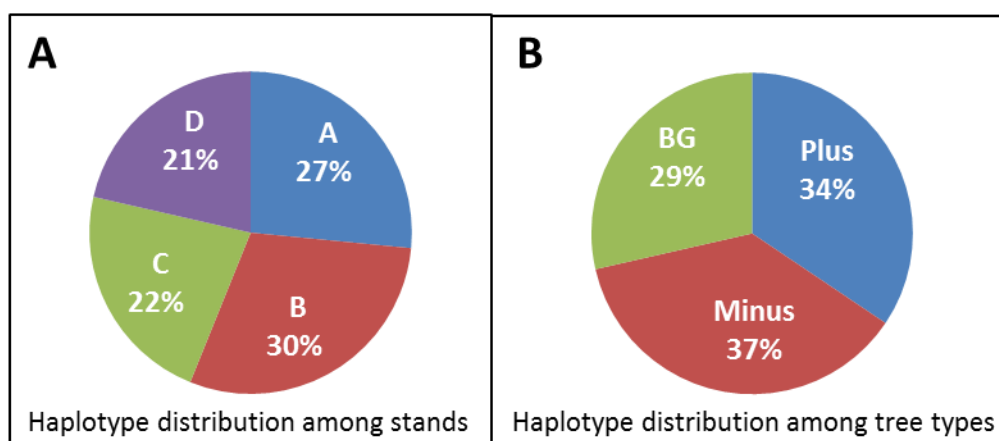
Abbr.	Nucleotide diversity (π)		Haplotype diversity	
	$\theta_{\pi} * 10^3$	$\theta_w * 10^3$	nh	Hs
dhn2	7.06	8.25	5	0.807
aquo	2.89	2.67	4	0.877
erd3	1.66	1.66	4	0.700
pal 1	1.63	1.67	4	0.689
pp2c	1.42	1.57	2	0.600
ppap12	8.08	7.55	15	0.980
sod	1.17	1.86	2	0.440

Nucleotide diversity (π) is the average number of nucleotide differences per site. Abbreviation: θ_{π} , Tajima (1989); θ_w , Watterson (1975); nh , direct count of haplotypes; H_s , unbiased haplotype diversity (Nei, 1978);

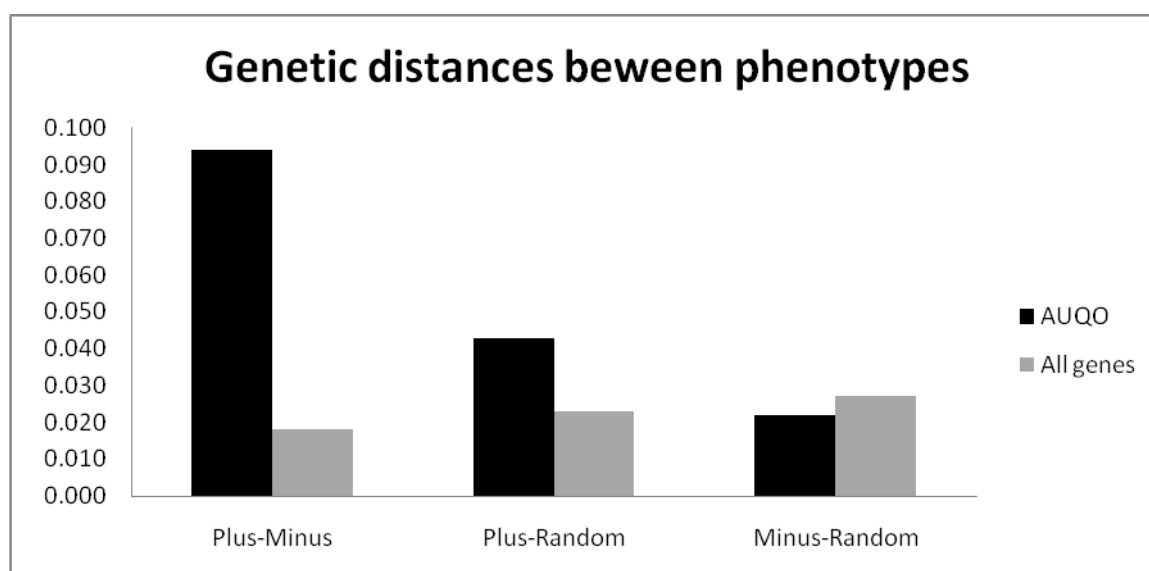
תמונה 1. ניתוח PCA (principle component analysis) מציג את הרמת שונות הגנטית של שבעת הגנים שנבדקו. הגנים ERD3 ו PPAP12 נמצאו בעלי השונות הגבוהה ביותר.



תמונה 2. פיזור הפלוטיפים באוכלוסיית העצים הנבדקת. A. פיזור שווה בין העומדים השונים מאפשר ניתוח לפי סוג עץ (מצטיין, נחשל ואקראי). B. פיזור שווה של כלל ההפלוטיפים בין סוגי העצים מאפשר ניתוח פרטני של גנים לקורלציה עם תכונת העמידות ליובש.



תמונה 3. המרחק הגנטי של העצים המצטיינים לעומת האחרים לפי הפלוטיפ בגן aquaporin (עמודות שחורות), זאת בהשוואה לאנליזה של כלל הגנים (עמודות אפורות) בסוגי העצים השונים.



טבלה 3. אנליזת שכיחות הפלוטיפים של הגן aquaporin באוכלוסייה הנבדקת. A. רמה דומה של שונות, הן ברמת ההפלוטיפ (הסיכוי למצוא שני הפלוטיפים שונים בשני פרטים) והן ברמת הנוקלאוטידים בתוך ההפלוטיפ, נמצאה בארבעת העומדים שנבדקו. B. מאנליזה לפי סוג עץ, נמצא כי הפלוטיפ מסוים נמצא בשיעור גבוה בעצים המצטיינים (מסומן בצהוב).

A

AQUO	NPS	h	Hd	Pi
Group A	3	3	0.523	0.00131
Group B	2	3	0.392	0.00080
Group C	3	4	0.765	0.00165
Group D	2	2	0.471	0.00131

Total	4	5	0.562	0.00131
--------------	----------	----------	--------------	----------------

B

Plus	3	5	0.506	0.02350
Minus	2	3	0.778	0.00247
Background	3	4	0.556	0.00129

"h" – haplotype number, "Hd" – haplotype diversity, "Pi" (π) – nucleotide diversity

טבלה 4. קורלציות חיובית בין ה SNP 381T בהפלוטיפ של הגן aquaporin לבין קוטר הגזע של העצים הנבדקים. D, קוטר.

Phenotype	Allele (<i>aquo</i>)	Correlation	D	Signf Prob
Plus	381T	0.095	24.7	0.4323
Minus	381C	-0.095	14.3	0.4323
Plus	471T	0.337	24.7	0.0040
Minus	471C	-0.337	14.3	0.0040
Plus	25A	0.291	24.7	0.0136
Minus	25G	-0.291	14.3	0.0136

- Chaumont F, Tyerman SD.** 2014. Aquaporins: Highly Regulated Channels Controlling Plant Water Relations. *Plant Physiology*.
- Eveno E, Collada C, Guevara MA, Leger V, Soto A, Diaz L, Leger P, Gonzalez-Martinez SC, Cervera MT, Plomion C, et al.** 2008. Contrasting patterns of selection at *Pinus pinaster* Ait. drought stress candidate genes as revealed by genetic differentiation analyses. *Molecular Biology and Evolution* **25**: 417-437.
- González-Martínez SC, Ersoz E, Brown GR, Wheeler NC, Neale DB.** 2006. DNA Sequence Variation and Selection of Tag Single-Nucleotide Polymorphisms at Candidate Genes for Drought-Stress Response in *Pinus taeda* L. *Genetics* **172**: 1915-1926.
- Grivet D, Sebastiani F, Alia R, Bataillon T, Torre S, Zabal-Aguirre M, Vendramin GG, Gonzalez-Martinez SC.** 2011. Molecular footprints of local adaptation in two Mediterranean conifers. *Molecular Biology and Evolution* **28**: 101-116.
- Grivet D, Sebastiani F, Gonzalez-Martinez S, Vendramin G.** 2009. Patterns of polymorphism resulting from long-range colonization in the Mediterranean conifer Aleppo pine. *New Phytol* **184**: 1016 - 1028.
- Grivet D, Sebastiani F, Gonzalez-Martinez SC, Vendramin GG.** 2009. Patterns of polymorphism resulting from long-range colonization in the Mediterranean conifer Aleppo pine. *New phytologist* **184**: 1016-1028.
- Sathyan P, Newton RJ, Loopstra CA.** 2005. Genes induced by WDS are differentially expressed in two populations of aleppo pine (*Pinus halepensis*). *Tree Genetics & Genomes* **1**: 166-173.
- Schiller G, Atzmon N.** 2009. Performance of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) provenances grown at the edge of the Negev desert: A review. *Journal of Arid Environments* **73**: 1051-1057.
- Voltas J, Chambel M, Prada M, Ferrio J.** 2008. Climate-related variability in carbon and oxygen stable isotopes among populations of Aleppo pine grown in common-garden tests. *Trees-Structure and Function* **22**: 759-769.

Voltas J, Chambel M, Prada M, Ferrio J. 2008. Climate-related variability in carbon and oxygen stable isotopes among populations of Aleppo pine grown in common-garden tests. *Trees-Structure and Function* **22**, 759-769.

סיכום עם שאלות מנחות

נא להתייחס לכל השאלות בקצרה ולעניין, ב-3 עד 4 שורות לכל שאלה (לא תובא בחשבון חריגה מגבולות המסגרת המודפסת).

שיתוף הפעולה שלך יסייע לתהליך ההערכה של תוצאות המחקר.

הערה: נא לציין הפנייה לדו"ח אם נכללו בו נקודות נוספות לאלה שבסיכום.

מטרות המחקר תוך התייחסות לתוכנית העבודה.
המחקר בא לחקור את הגורמים שמאחורי תופעת ההתייבשות והתמותה של עצים ביער הנטוע, תופעה שהפכה נפוצה בשנים האחרונות. כמו כן בא המחקר להניח תשתית מדעית לתכניות השבחה של אורן ירושלים לתנאים יובשניים.
עיקרי התוצאות.
מיפינו את המצב הפיזיולוגי של רוב עומדי היער הנטוע בישראל בעזרת חישה מרחוק. הראנו שההתייבשות היא פונקציה של כמות המשקעים המצטברת בשנים האחרונות, בית הגידול וצפיפות עומד היער.
בחנו עצים שונים ביער לצורך הגדרת עצי עילית מההיבט הפיזיולוגי. עצים בעלי קוטר גזע רחב יחסית לשכניהם הראו משק מים משופר ומתוך כך הגדרנו "עצי עילית" באוכלוסיית אורן ירושלים הגדל בתנאים יובשניים.
מצאנו קשר אפשרי בין גנים הקשורים לעמידות ליובש לבין עצים המציגים פנוטיפ ופרמטרים פיזיולוגיים לעמידות ליובש (עצי עילית).
מסקנות מדעיות וההשלכות לגבי יישום המחקר והמשכו. האם הושגו מטרות המחקר לתקופת הדו"ח?
הושגו מטרות המחקר למיזם
בעיות שנותרו לפתרון ו/או שינויים (טכנולוגיים, שיווקיים ואחרים) שחלו במהלך העבודה; התייחסות המשך המחקר לגביהן, האם יושגו מטרות המחקר בתקופה שנותרה לביצוע תוכנית המחקר?
ניתוח רב-גורמי של הגורמים המעורבים בהתייבשות וחלקם היחסי
העמקת הקשר בין עצי עילית והרקע הגנטי להתאמתם
הגדרה רחבה יותר של הקשר בין צפיפות היער והסתברות להתייבשות
הפצת הידע שנוצר בתקופת הדו"ח: פרסומים בכתב - <u>ציטט</u> ביבליוגרפי כמקובל בפרסום מאמר מדעי; פוטנטים - יש לציין שם ומס' פטנט; הרצאות וימי עיון - יש לפרט מקום, תאריך, ציטוט ביבליוגרפי של התקציר כמקובל בפרסום מאמר מדעי.

Dorman, M., T. Svoray and A. Perevolotsky.2013a.. <i>Forest Ecology & Mng.</i> 310: 256-266.
Dorman, M., T. Svoray, A. Perevolotsky and D. Sarris. 2013b. Forest performance during two consecutive drought periods: Diverging long-term trends and short-term responses along a climatic gradient. <i>Forest Ecology and Management</i> 310:1-9.
Dorman, M., T. Svoray, A. Perevolotsky and D. Sarris. 2013b. <i>Forest Ecology &Mng.</i> 310:1-9.
דורמן, מ., סבוראי, ט. פרבולוצקי, א. 2012. התייבשות עצים ביערות אורן ירושלים בישראל – מבט מגובה רב. <i>אקולוגיה וסביבה</i> 3: 230-237.
פרסום הדו"ח: אני ממליץ לפרסם את הדו"ח: (סמן אחת מהאופציות)
ללא הגבלה (בספריות ובאינטרנט) <
חסוי – לא לפרסום: יש לצרף אישור ומידע ממוסד המחקר <
האם בכוונתך להגיש תוכנית המשך בתום תקופת המחקר הנוכחי? כן* - לא - X

*יש לענות על שאלה זו רק בדו"ח שנה ראשונה במחקר שאושר לשנתיים, או בדו"ח שנה שניה במחקר שאושר לשלוש שנים