

אוזון ואורן ירושלים

במלאות שלושים שנה ל"תופעת שער הגיא" – סקירת ספרות

גבריאל שילר, המחלקה למשאבי טבע, מרכז וולקני, משרד החקלאות ופיתוח הכפר, בית דגן vcgabi@volcani.agri.gov.il

תקציר

המאמר מתמצת מחקרים רבים אשר בדקו את השפעת האוזון על אורן ירושלים. הגורם והזרז לביצוע המחקרים היו הפגיעות ביערות של מין זה סביב אגן הים התיכון בשלושים השנים האחרונות. לאור תוצאות המחקרים, המאמר מציג את האוזון כגורם ראשוני להתנוונות עצי אורן ירושלים, בעקבות פגיעות קשות במבנה האנטומי ובפעילות הפיסיולוגית של צמחים בעלי שונות גנטית פחותה. עקבות יובש ופגיעות על-ידי מזיקים ומחלות הם גורמים משניים, אדיטיביים או סינרגיסטיים, אשר תוקפים את הצמחים המוחלשים, חסרי האפשרות להגנה עצמית.

המאמר מציע לתכנן אסטרטגיות לממשק היער המחטני הנטוע, כדי להפחית בעתיד את מידת הפגיעה בו.

מילות מפתח (נוספות על מילות הכותרת): זיהום אוויר, פיסיולוגיה, אנטומיה.

רקע

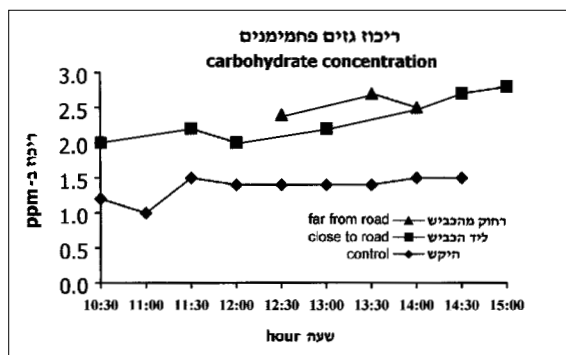
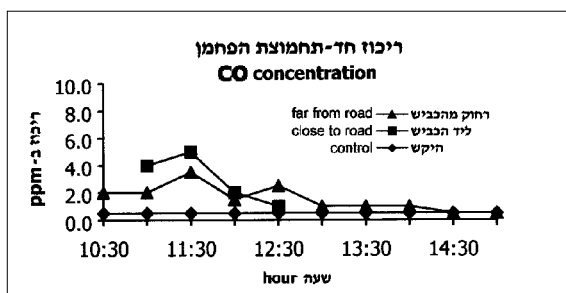
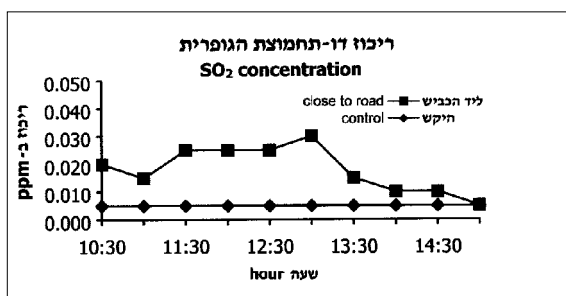
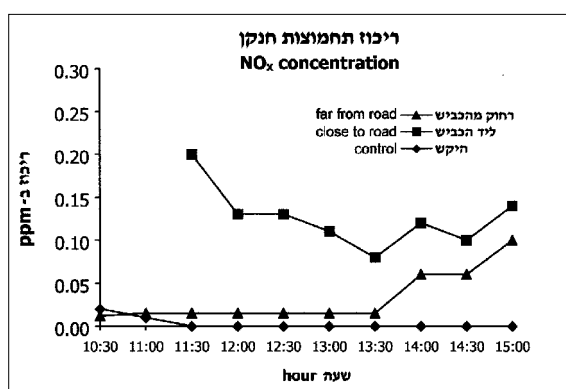
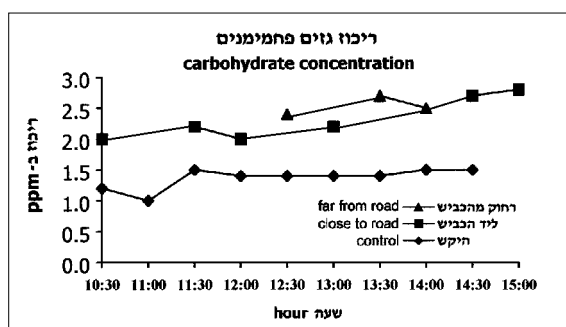
יער שער הגיא ניטע על-ידי אגף הייעור של ממשלת המנדט בשנים 1926-1936 (שילר, 1974). בשנת 1972 אותרה במקטעים שונים של היער תופעה של התייבשות והתנוונות הדרגתית של נוף עצי אורן ירושלים (*Pinus halepensis* Mill), מתחתית הכותרת כלפי מעלה ומבסיס הענף אל קצהו, והתבטאה בשמיטת ענפים ובשינוי צבע קליפתם לאפור-כסוף. תופעה זו שונה מהתייבשות הנוף כתוצאה ממחסור באור, עקב צפיפות הנוף. הציבור הרחב התעניין מאוד בתופעה, בגלל המשמעות ההיסטורית, הקשורה במלחמת השחרור, של אזור שער הגיא והיער שבו. הלחץ הציבורי (שהתבטא בצורה של המלצות ממשק יער במאמרי עיתונות ורדיו) גרם לקק"ל לפנות לחוקרים ידועים בתחומים של מדעי הסביבה, הקרקע, הצומח, מזיקים ומחלות, במוסדות מחקר שונים, כדי לנסות למצוא את הסיבות לתופעה. התוצאות של המחקרים השונים רוכזו בדו"ח מיוחד (דו"ח צוות המחקר על התייבשות עצי אורן ירושלים ביער שער הגיא, 1975) ובחוברת מס' 3-4, שנה 25 (1975) של "ליערן" (ביטאון של אגודת היער בישראל). אחדים מהמחקרים שנעשו ביער התארכו וסוכמו מאוחר יותר. ממצאיו של שילר (1977) הובילו לביצוע מחקרים בתחום של גנטיקה של אוכלוסיות עצי-יער. הראשון ביניהם

היה של Yves Opal (1978), אשר הוכיח כי קיים שוני רב בהרכב השרף שבעצה בין עצי אורן ירושלים פגועים ושאינם פגועים ביער שער הגיא, ובין שתי קבוצות אלו לקבוצת עצי אורן ירושלים בשמורת המסרק, שנחשבו עצי-בר מקומיים. הבדלים בהרכב השרף נחשבים כסמן של שוני גנטי. שילר (1977) הראה, על סמך אופי הקליפה ומבנה כותרת העצים, כי ביער גדלים פנוטיפים שונים של אורן ירושלים. בין היתר הוא גם הוכיח, בעזרת ניתוח של מהלך עובי הטבעות השנתיות (דנדרוכרונולוגיה) בעצים פגועים ושאינם פגועים ובהתאם למעמדם על-פי גובהם והתפתחותם, כי התנוונות העצים החלה שנים רבות בטרם נראתה לעין, וכי לבצורות היתה השפעה ניכרת על התפתחות העצים. במסגרת המחקרים הרבים שנעשו, נמדד גם ריכוז מזהמים שונים וביניהם אוזון (גיל ואיסטון, 1975) (ראה איור 1, המבוסס על התוצאות שפורסמו).

קשיים רבים היו בהצגה חד-משמעית של תוצאות המחקרים השונים בצורה של סיבה ותוצאה, כלומר, מידת נוכחותו ועוצמת השפעתו של גורם סביבתי על "בריאות העצים" (דו"ח צוות המחקר על התייבשות עצי אורן ירושלים ביער שער הגיא, 1975; חוברת 3-4, "ליערן" 25, 1975; שילר, 1977). היות ונוכחותה של כנימת המצוקוקוס (*Matsucoccus josephi* Boden. et Harpaz) היתה הדבר היותר ברור בזמנו (וילקוקס, 1975), נוצרה נטייה לראות בה את הגורם הראשוני המוביל להתנוונות עצי אורן ירושלים ביער שער הגיא, כנראה בשיתוף עם פטרייה שלא זוהתה אז. תופעות דומות לתופעת ההתנוונות שנראתה ביער שער הגיא נראו גם ביערות אחרים במדינה וגם ביערות אורן ירושלים בארצות-ים-תיכוניות אחרות (Velissariou, et al., 1992) וביערות עצי אורן אחרים בעולם. למרות זיהום אוויר ואוזון כגורמים ראשוניים לתמותת העצים לא נפסלו, נערכו בארץ רק מחקרים בודדים בנושא (שמאי, 2001; להט, 2001; כהן, 1990).

אורן ירושלים הוא מין המאפיין את האזורים המיוערים, עד רום של 1000 מ' מפני הים, מסביב לרובו של אגן הים התיכון. תחום גבהים זה הוא גם תחום ההצטברות של גזים רעילים בטרופוספירה (החלק התחתון של האטמוספירה, שבו השינויים של הטמפרטורה עם הגובה גדולים יחסית), בתנאים אטמוספריים של אינוורסיה (זרימת אוויר משכבות גבוהות לתחתונות). על כן, הגורם העיקרי, שהוצע כסיבה לתופעת ההתנוונות, הוא זיהום האוויר, אשר עלה מאוד

יער, גליון מס' 4, דצמבר 2003, טבת תשס"ד



ריכוזי גזים באוויר יער
שער הגיא (על פי גייל
ואיסטון, 1975)
Air pollutants
concentrations in the
Sha'ar HaGay forest
(after Gale and
Easton, 1975)

בארבעים השנים האחרונות, ונובע מתהליך העיור והתיעוש באזור אגן הים התיכון המשופע בקרינה. הרגישות לזיהום אוויר ובעיקר לאוזון (O_3) של מיני עצי יער מחטניים, ממשפחת האורניים במיוחד, נתגלתה לראשונה בסוף שנות השישים של המאה שעברה בהרי סן-ברנדינו, אשר ממזרח לקומפלקס העירוני של לוס-אנג'לס בקליפורניה. הוכח, כי אופן הפגיעה והתנוונות העצים, הן בתנאי יער והן בתנאי מעבדה, זהים ונובעים מריכוזים גבוהים במיוחד של אוזון קרוב יחסית לפני הקרקע, שנוצר כתוצאה מפעילות כימית של חמצן (O_2) עם תחמוצות חנקן (NO_x) או עם תרכובות אורגניות נדיפות (VOC's), שהן תוצרים משנים במטבוליזם של צמחים (טרפנים), וכן עם חד-תחמוצת הפחמן ובסיוע אנרגיה מקרינת השמש באורכי גל אולטרה-סגול (Stockwell *et al.*, 1977). האוזון הוא חומר בעל תכונות חמצון חזקות מאוד, אשר פוגע במבנה האנטומי של הצמח (Soda *et al.*, 2000) ובתהליכים ביו-כימיים חיוניים שמתרחשים בתוך עלי הצמחים, כגון הפוטוסינתזה, הנשימה ופעילות תאי-הסגירה של הפיוניות (Pell *et al.*, 2000).

מחקר שנעשה בקליפורניה על מידת הרגישות של מחטניים לאוזון, הגדיר את אורן ירושלים כמין הרגיש ביותר לאוזון מבין מיני המחטניים הים-תיכוניים (Kärenlampi, 1987). מכאן, שתשומת הלב העיקרית הופנתה לברר את השאלה האם קיים קשר נסיבתי בין העלייה הרבה בזיהום אוויר ובמיוחד העלייה בריכוז האוזון לבין תופעת התנוונותם של עצי אורן ירושלים, כפי שנראית בארץ, ומיוחסת לפעילות המצוקוקוס, וביערות שבאזורים נרחבים סביב אגן הים התיכון – ביוון, באיטליה, בדרום צרפת, בספרד, ובריכוזי אוכלוסייה במדינות צפון-אפריקה (Bussotti & Ferretti, 1998; Clauser *et al.*, 1989). שאלה נוספת לבירור היתה האם לתנאי עקה נוספים, דוגמת יובש, יש השפעה אדיטיבית, סינרגיסטית או אנטגוניסטית בנוסף להשפעת האוזון על הצמחים. תופעות אלו יצרו גל של מחקרים שמומנו בחלקם על-ידי הקהיליה האירופאית, לא מפאת חשיבותם הכלכלית של יערות אורן ירושלים, שהיא נמוכה יחסית, אלא עקב חשיבות יערות אלו מבחינה נופית ותרבותית באזורי הנופש שלחופי הים התיכון.

עיקרי המחקרים

עקב ריבוי הספרות המדעית בנושא השפעת אוזון ויובש על אורן ירושלים (רשימת ספרות חלקית מופיעה בסוף המאמר) ומפאת קוצר היריעה, נכליל ונסכם את עיקרי תוצאות המחקרים הרבים העוסקים בהשפעות האוזון, בריכוזים כפי שהם שוררים בקיץ באזורים ים-תיכוניים, על המבנה האנטומי והפעילות הפיסיולוגית והביוכימית של אורן ירושלים. החלוקה על-פי להט (2001), היא כדלקמן:

1. אוזון החודר לרקמת הצמח דרך הפיוניות מתפרק במהירות לצורות חמצן פעילות, כגון: OH , H_2O_2 , O_2^- אשר פוגעות בחלבונים, בשומנים ובחומצות גרעין.

מכבידה על העצים והפיוניות שלהם סגורות רוב שעות היום. מכאן, שאין להם השפעה ישירה על רקמות הצמח.

לאור תוצאות מחקרים שונים, ניתן להשיב לטיעונים הנ"ל כדלקמן:

1. אי-אפשר לעשות את המחקר בתנאי יער ובעצים מבוגרים.
2. במחקרים שונים ההיקש כלל גם שתילים אשר ניטעו בשטחים פתוחים.
3. רוב המחקרים נעשו בריכוזי אוזון "מציאותיים", אשר עשויים לעלות לרמות גבוהות מאוד בפרקי זמן קצרים יחסית.
4. הסוכנות האמריקנית להגנת הסביבה (U.S. EPA) קבעה, על סמך בסיס נתונים רחב מאוד, כי הממוצע השנתי של ריכוז אוזון טבעי בגובה פני הים בארה"ב נע בין 0.020 ל-0.035 ח"מ, והממוצע לעונת הקיץ של ריכוזי האוזון היומי במשך שמונה שעות נע בין 0.025 ל-0.045 ח"מ. ריכוז ממוצע העולה על 0.060 ח"מ מהווה גורם מסכן. מכאן, שריכוזי אוזון, כפי שנמדדו בארץ, מהווים סיכון לצמחים רגישים (Dayan, 1986; גיל ואיסטון 1975; ליון, 2002).
5. מחקרים שנעשו על ניצול מים על-ידי אורן ירושלים בארץ הראו כי באביב, כאשר עדיין יש עתודות מים זמינות בקרקע, מתקיימת פעילות פיזיולוגית רבה, המתבטאת גם בדיות גבוה (Schiller and Cohen, 1995; 1998). כלומר, קיימת מוליכות פיוניות גבוהה שמאפשרת גם כניסה של אוזון לתוך המחסים. כמו כן, קיים גם גל צימוח סתווי של האורן, עוד לפני עונת הגשמים. כל אלה מעידים על פעילות פיזיולוגית רבה בעונות מעבר עתירות "אירועי" אוזון.
6. נמצא כי קיימים הבדלים גנטיים גדולים באורן ירושלים בין האזורים הגיאוגרפיים השונים שבהם הוא נפוץ (Schiller et al., 1986; Schiller and Grünwald, 1987; Korol et al., 2001). עובדה זו יכולה להסביר את ההבדלים בתוצאות שנתקבלו ממחקרים זהים על השפעת אוזון, שנערכו עם חומר גנטי מקומי באזורים שונים. הגנוטיפים נבדלים גם בפעילותם הפיזיולוגית בתנאי עקה, למשל ביחסי צמח-מים, רמת הפוטוסינתזה והטרנספירציה ויעילות השימוש במים, וגם בחלוקת תוצרי הפוטוסינתזה בעץ (עצמון, ריוב ושלר, ידע אישי) (Grünwald and Schiller, 1988; Atzmon and Schiller, 2003). זה מכבר ידוע, כי במסגרת כל מין ומין, עצים שהם יותר הטרואיגוטיים (בעלי שונות גנטית גדולה יותר = מספר אללים רב יותר בכל גן) גדלים טוב יותר ועמידים יותר בפני עקות (Ledig et al., 1983; Larsen, 1986). הגנוטיפ היווני והגנוטיפ המזרחי-ישראלי הם בעלי שונות גנטית גבוהה יחסית (Schiller et al., 1986) ומגלים עמידות טובה

2. ריכוז של אוזון שמעל ל-0.040 ח"מ (= 40 חלקי מיליארד, ppb) גורם לשינויים תוך-תאיים במחסי האורן בעיקר במזופיל ובהיפודרמיס. התווך הבין-תאי מוגדל ומקיף תאים פגועים אשר מכילים אורגנולות וכלורופלסטים בשלבים שונים של התפוררות וגריזי עמילן קטנים יותר. הסטרומה בעלת צפיפות גבוהה, כתוצאה מפעילות אנזימטית ומהתנפחות משמעותית של תילקואידים.
3. פגיעה בשיעור הפוטוסינתזה נגרמת כתוצאה מפגיעה בחדירות הממברנה, מהגברת פרוק האנזים Rubisco ומפגיעה בתהליכי הסינתזה שלו.
4. חשיפה לרמות אוזון גבוהות, בשילוב עקת יובש, גורמת לירידה בהטמעת הפחמן באופן כמעט מוחלט, לפגיעה בפעילות האנזים Rubisco, לירידה בכמות הכלורופיל בתאים ולפגיעה במעבר מוטמעים לשורש.
5. חשיפה ממושכת של מחטים לרמות אוזון גבוהות גורמת לירידה בכמות חומצות שומן ארוכות-שרשרת, דוגמת חומצה לינולנית, ולעלייה בחומצות שומן קצרות-שרשרת, דוגמת חומצה לינולאית וחומצה אולאית, וכן לשינוי ביחס שבין חומצות שומן רוויות לבלתי-רוויות.

תוצאות המחקרים מראות, כי אוזון והצירוף של אוזון עם מחסור במים משפיעים על תהליכים פיסיולוגיים באורן ירושלים ומתוך כך גם על יכולתו של הצמח להגן על עצמו בפני מזיקים ומחלות, למשל בעזרת חומרים משניים, דוגמת השרף (כמותו והרכבו הכימי). היות והוכח, כי אורן ירושלים הוא מין רגיש לאוזון, הוא יכול לשמש כביו-אינדיקטור לריכוזי אוזון גבוהים.

עיקרי ההשגות על המחקרים

- השגות רבות הועלו, בעיקר במשך שנות השמונים, על הרלוונטיות ועל היחס שבין התוצאות שהתקבלו בתנאי מעבדה לבין מה שנראה קורה ביער. עיקרי ההשגות היו:
1. הניסויים נעשו בצמחים צעירים, אשר ייתכן שמגיבים אחרת מעצים מבוגרים ביער מבחינה פיסיולוגית.
 2. הניסויים נעשו בתאי צמיחה מבוקרי-סביבה. כלומר, השתילים גדלו במשטרי טמפרטורה יומית, במשטרי קרינה, במשטרי רטיבות קרקע ועוד, שהם שונים מהתנאים האקולוגיים ביער.
 3. בחלק מהניסויים השתילים היו חשופים לריכוזי אוזון גבוהים שעלולים לגרום תגובה אקוטית, בעוד שאלו השוררים בפועל בשטחים הפתוחים גורמים לתגובה כרונית.
 4. ניסויים זהים באזורים שונים סביב אגן הים התיכון לא הניבו תוצאות דומות.
 5. רמות גבוהות של אוזון בארץ וסביב אגן הים התיכון מתקיימות רק בעונה החמה והיבשה, כאשר עקת היובש

יער, גליון מס' 4, דצמבר 2003, טבת תשס"ד

השנה, 65% מהם מתקיימים בעונות המעבר, באביב או בסתיו, ומיעוטם (35%) בקיץ. האירועים בעונות המעבר קשורים בזרימת אוויר חם ויבש ממזרח לישראל, באזור שבו פליטת מזהמים מבשרי אוזון היא מועטה. דבר זה מעיד על כך, שריכוזי אוזון גבוהים קשורים יותר לתכונות של גושי האוויר מאשר לפליטת מזהמים במעלה הרוח. שלושת המצבים הסינופטיים של פריסת הלחץ האטמוספרי על-פני הקרקע, שבהם אירעו מרבית הימים עתירי האוזון, הם "אפיק ים-סוף", "רמה במזרח הים התיכון", ו"אפיק פרסי חלש". כמו כן נמצא, כי בנוסף להיווצרות אוזון "מקומי" מתקיימת גם הסעה ארוכת-טווח מאירופה. במהלך השנה, 70% ממקור האוויר המגיע לחופי ישראל הוא מצפון-מערב וממזרח אירופה. אוויר זה כבר מכיל מזהמים שניוניים דוגמת אוזון בריכוז שבין 0.030-0.060 ח"מ (Dayan, 1986).

סיכום

הידע הרב שנצבר בדבר ההשפעות של האוזון על אורן ירושלים סוכם על-ידי Barnes וחוב' (2000). מסיכום זה משתמע בבירור, כי חשיפה לאוזון בריכוז העולה על 0.060 ח"מ (חלקי מיליון ppm) למשך זמן ארוך (חשיפה כרונית) גורמת לשינויים אנטומיים בצמחים ולירידה בפעילות הפיסיולוגית. דבר זה מתבטא, למשל, בעובי הטבעות השנתיות (ליפשיץ ומנדל, 1987) על כל המשתמע מכך לגבי העמידות ליובש והשינויים בהרכב השרף (Marco Michelozzi, איטליה, בע"פ), שפירוש, הקטנת יכולת ההגנה של העצים וחשיפתם ביתר שאת למזיקים ולמחלות. הירידה ביכולת ההגנה עשויה להוות כר נוח להתרבות מסיבית של המצוקוקוס הארץ-ישראלי ו/או פטריית הספרופסיס (*Sphaeropsis sapina*) ובעקבותיהם – פגיעה קשה בעצים. פגיעה זו מקדמת את ההתנוונות עד כדי תמותה של עצים מגנוטיפים בעלי שונות גנטית פחותה, שבנוסף לכך גם עברו את שיא התפתחותם הביולוגית (מעבר לגיל 35 בערך). בנוסף, עצי אורן ירושלים מפתחים תסמינים הדומים לאלו של פגיעה על-ידי המצוקוקוס (נזילת שרף, קליפה המתפצלת לקשקשים רבים, שמיטת ענפים) גם בהשפעת יובש קשה וממושך [מראה עיניים אישי באוסטרליה, שם אין מצוקוקוס]. בדיקות של קדוחות מעצים פגועים ומעצים שלא נפגעו בשער הגיא (שילר, 1977) הראו, כי על-פי מהלך עובי הטבעות השנתיות והרכבן, דעיכת הצמיחה בעצים שהראו פגיעה החלה שנים קודם לכן. לאירועי בצורת קשים היתה השפעה על רוחב הטבעות השנתיות שלאחר מכן, ועל היחסים הכמותיים שבין עצה אביבית וקציצת בטבעות השנתיות, דבר שהוא בעל השפעה רבה על יכולת העמידה בתנאי יובש (Zimmerman, 1983). ברור כעת, כי להשערה שקיים קשר בין ההתנוונות של אורן ירושלים ביער שער הגיא לבין רמות זיהום האוויר –

ליובש, למצוקוקוס וסביר להניח שגם לאוזון; גנוטיפים צפון-אפריקאים ומערב-אירופאים, כושר עמידתם בעקות נמוך יותר (Mendel, 1984; Atzmon and Schiller, 2003).

גורמים אפשריים לקצב ההתנוונות השונה של אורן ירושלים

ההבדלים בקצב התפשטות ההתנוונות ביערות אורן ירושלים נטועים וטבעיים בארץ, עשויים לנבוע מגורמים אחדים, שהם:

1. החדרה לארץ של חומר גנטי ממקורות שונים (שילר, 1974). חלקו [הגנוטיפ היווני שהוא מאוד הטרוזיגוטי] עמיד יותר, וחלקו [גנוטיפים ממערב-אירופה ומצפון-אפריקה שהם בעלי הטרוזיגוטיות פחותה] רגיש יותר, כפי שנמצא ביער שער הגיא (Schiller et al., 1986; Grünwald et al., 1986). חומר זה פוזר – עם הזמן – על-פני כל המדינה, משום שיער שער הגיא שימש מקור זרעים.
2. שונות רבה בפיזור הארצי של גורמים תורמים (אדיטיביים או סינרגיסטיים), לדוגמה: שונות בגיל העצים ומכאן שונות רבה בעוצמת פעילותם הפיסיולוגית; איכות בתי הגידול (שילר, 1980); תופעות אקלימיות, כגון מיעוט גשמים; ריכוזי אוזון ברמות חריגות; ריכוזי מזיקים ומחלות הפוגעים פיסיולוגית ואנטומית בעצים המוחלשים.
3. הבדלים ניכרים מאוד באיכות הטיפול ביער, הקטנת התחרות (=הדילולים, עוצמתם ומועדם). למחקר על ריכוזי המזהמים והאוזון ביער שער הגיא (גיל ואיסטון, 1975) (אזור 1), שלא זכה בזמנו לתשומת הלב הראויה, נוספו במשך השנים עבודות מחקר מטאורולוגיות מקומיות. נחקרו מנגנוני הצטברות אוזון בקנה מידה מקומי; הסעה מטווח קצר; הסעה מטווח ארוך; עירוב שכבות אטמוספיריות, אשר גורם לעליית ריכוז אוזון בטרופוספירה ולעלייה בריכוזי אוזון עקב זרימה חוזרת אל החוף של גושי אוויר מזהמים, אשר הוסעו אל הים עם הבריזה היבשתית בלילה (לוי, 2002).
4. (Peleg et al., 1994) הראו, כי מתקיימת הסעה של מזהמים מבשרי אוזון (תחמוצות חנקן, דו-תחמוצת הפחמן ותרכובות אורגניות) מאזור החוף והשפלה מזרחה. דבר זה גורם לעלייה בריכוז האוזון בשפלה הפנימית ובאזור ההר (שם נמצאים רוב היערות) עד כדי 0.150 ח"מ, שהם מעבר לסטנדרט הישראלי של 0.117 ח"מ, שהיה קיים בשנת 1994. במחקרו של לוי (2002) על המנגנונים התורמים לבניית ריכוזי אוזון חריגים על-פני כל ישראל נמצא, כי מספר הימים עתירי אוזון ברמה של מעל ל-0.080 ח"מ למשך שעות, אשר מתקשרים למצבים סינופטיים מוגדרים, הם לפחות כ-103 במשך

מחסינים ורחבי-עלים) וכמידת האפשר גם רב-גיליים. הקפדה על שימוש במינים ובמסגרתם בגנוטיפים מתאימים ועל ממשק (דילול = סלקציה) במועד הנכון ובעוצמה הדרושה, עשויה להפחית את מידת הנזק ולהביא ליער בריא ויפה יותר.

הערת המערכת

במהלך השנים מאז נצפתה "תופעת שער הגיא" נערכו ופורסמו מחקרים רבים על כנימת המגן המצוקוקוס הארצישראלי, ולאחרונה גם על הפטריה ספרופסיס (מדר וחוב', יער 3, 36-40). המחקרים הראו והסבירו את המנגנונים, שבאמצעותם גורמים פתולוגיים אלה קוטלים עצי אורן ירושלים צעירים.

השאלה, באיזו מידה פגיעות במערכות פיזיולוגיות, כפי שתוארו במאמר, אכן מגדילות את רגישות העצים לגורמים אלה, עדיין לא נחקרה.

ובמיוחד רמות האוזון – והיובש, היה כבר בסיס מוצק בתוצאות שהציגו גייל ואיסטון (1975) ולאחר מכן גם Naveh *et al.* (1980), המתייחסות למידת זיהום האוויר ורמת האוזון באזור זה, וכך גם בתוצאות שלנו מבדיקת הטבעות השנתיות בעצי האורן.

אורן ירושלים הוא אחד ממיני עצי המחט הים-תיכוניים הנחקרים ביותר בתחומים רבים ושונים וביניהם גם בנושא של השפעת האוזון והיובש על העצים. עיון בחומר המדעי הרב, שהצטבר בשלושים השנים שחלפו מאז "תופעת שער הגיא", והאינטגרציה של המידע מחייבים הערכה מחודשת של הפעילות היערכית בארץ ושל דרכי הממשק של היער. התובנה כי לשילוב בין גורמי בית הגידול (מסלע, קרקע, אקלים, כולל זיהום אוויר) לבין המבנה הגנטי וגיל הצמח – שקובעים את הפעילות הפיסיולוגית – יש השפעה רבה על מידת העמידות בפני עקות, חייבת להתבטא בממשק היער באזור הים-תיכוני בארץ. זאת, על-ידי פיתוח מוקפד בהתאם למיקרו-בתי-גידול של גושי יערות שהם רב-מיניים (מיני

מקורות

- גייל, י' ואיסטון, י' (1975). השפעת זיהום אוויר. דו"ח צוות המחקר על התייבשות עצי אורן ירושלים ביער שער הגיא, עמ' 38-44. המחלקה לפרסומים מדעיים, מרכז וולקני, 62 עמ'.
- דו"ח צוות המחקר על התייבשות עצי אורן ירושלים ביער שער הגיא (1975). המחלקה לפרסומים מדעיים, מרכז וולקני, 62 עמ'.
- וילקוקס, י' (1975). בדיקות ענפים ושורשים של עצי אורן ירושלים. ליערן 25: 49-51.
- כהן ס' (1990). יחסי גומלין בין אוזון לבין שתילי אורן ירושלים בתנאי מעבדה. עבודת גמר לתואר מוסמך למדעי הטבע, החוג למדעי האטמוספירה, האוניברסיטה העברית בירושלים, 75 עמ'.
- להט ל' (2001). השפעת אוזון על יערות אורנים באזורים ים-תיכוניים. סמינריון מחקרי, לשם קבלת תואר מוסמך במדעי החקלאות, האוניברסיטה העברית בירושלים, הפקולטה למדעי החקלאות, המזון ואיכות הסביבה, רחובות, 80 עמ'.
- ליון, א' (2002). חקר מנגנונים התורמים לבניית ריכוזי אוזון חריגים בישראל. חיבור לשם קבלת תואר מוסמך במדעי החברה, האוניברסיטה העברית בירושלים, 88 עמ'.
- ליערן (ביטאונה של אגודת היער בישראל) (1975). סקירות של חוקרים שונים על ממצאיהם בבדיקות ביער שער הגיא. 25: 3-4.
- ליפשיץ נ' ומנדל, צ' (1987). הצמיחה לרוחב באורן ירושלים ובאורן ברוטיה בישראל. השדה ס"ח: 559-561.
- שילר, ג' (1974). תולדותיו של יער שער הגיא. ליערן 24: 48-52.
- שילר, ג' (1977). יחסי הגומלין שבין התפתחות אורן ירושלים לבין תנאי הסביבה. ליערן 27: 13-23.
- שילר, ג' (1980). השפעת התשתית הגיאולוגית על התפתחות אורן ירושלים. ליערן 30: 1-5.
- שילר, ג' (1983). השונות בתכונות הפיסיולוגיות באורן ירושלים טבעי בארץ. ליערן 33: 1-7.
- שמאי, י' (2001). השפעת עליית ריכוזי אוזון על התפתחות נבטי ושתילי אורן ירושלים ובאורן ברוטיה. חיבור לשם קבלת תואר דוקטור לפילוסופיה, האוניברסיטה העברית בירושלים, הפקולטה למדעי החקלאות, המזון ואיכות הסביבה, רחובות, 114 עמ'.
- Alonso, R., Elvira, S., Castillo, F.J. & Gimeno, B.S., (1999). Antioxidative defense and photoprotection in *Pinus halepensis* induced by Mediterranean conditions and ozone exposure. *Free Radicals Research* 31: 559-565.
- Alonso, R., Elvira, S., Castillo, F.J. & Gimeno, B.S., (2001). Interactive effects of ozone and drought stress on pigments and activities of antioxidative enzymes in *Pinus halepensis*. *Plant, Cell and Environment* 24: 905-916.
- Atzmon, N. and Schiller, G. (2003). Eco-physiology responses to severe drought in trees of *Pinus halepensis* Mill. provenances. *Plant Ecology* (In press).

- Barnes, J., Gimeno, B., Davison, A., Dizengremel, P., Gerant, D., Bussotti, F. & Velissarios, D., (2000). Air pollution impact on pine forests in the Mediterranean Basin. In: Ne'eman, G. & Trabaud, L. (eds.). Ecology, Biogeography and Management of *Pinus halepensis* and *P. brutia* Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 391-404.
- Bussotti, F. & Ferretti, M. (1998). Air pollution, forest condition and forest decline in Southern Europe: an overview. *Environmental Pollution* 101: 49-65.
- Clauser, F., Gellini, R., Bussotti, F., Cenni, A. & Bottacci, A. (1989). New types of damage to forest trees typical of the Mediterranean region. *European Journal of Forest Pathology* 19: 78-83.
- Dayan, U. (1986). Climatology of back-trajectories from Israel based on synoptic analysis. *Journal of Climatology and Applied Meteorology* 25: 591-595.
- Dayan, U. & Levy, I. (2002). Relationship between synoptic-scale atmospheric circulation and ozone concentrations over Israel. *Journal of Geophysical Research* 107 (in Press)
- Fontaine, V., Peloux, J., Podor, M., Afif, D., Gerant, D., Grieu, P. & Dizengremel, P. (1999). Carbon fixation in *Pinus halepensis* subjected to ozone: Opposite response of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and phosphoenolpyruvate carboxylase. *Physiologia Plantarum* 105: 187-192.
- Gale, J. & Easton, J. (1975). Rapid deterioration of the pine forest in the Abu-Gosh; possible involvement of air pollution from motor vehicles. In: Proc. 6th Sci. Conf., Israel Ecological Soc. pp. 64-72.
- Gerant, D., Podor, M., Grieu, P., Afif, D., Cornu, S., Morabito, D., Banovy, J., Robin, C., & Dizengremel, P. (1996). Carbon metabolism enzyme activities and carbon partitioning in *Pinus halepensis* Mill. exposed to mild drought and ozone. *J. Plant Physiology* 148: 142-147.
- Gimeno, B.S., Velissariou, D., Barnes, J.D., Inclan, R., Pena, J-M. & Davison, A. (1995). Ozone-induced visible injury in *Pinus halepensis* Mill. needles in Greece and Spain. Progress Report to the EEC, contract EV5V-CT93-0263.
- Grünwald, C. & Schiller, G. (1988). Needle xylem water potentials and water saturation deficit in provenances of *Pinus halepensis* Mill. and *P. brutia* Ten. *Forêt Méditerranéenne* 10: 407-414.
- Grünwald, C. Schiller, G. & Conkle, M.T. (1986). Isozyme variation among native stands and plantations of Aleppo pine in Israel. *Israel Journal of Botany* 35: 161-174.
- Inclan, R., Alonso, R., Pujadas, M., Teres, J. & Gimeno, B.S. (1998a). Ozone and drought stress: interactive effects on gas exchange in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.). *Chemosphere* 36: 685-690.
- Inclan, R., Alonso, R. & Gimeno, B.S. (1998b). Interaction of ozone exposure and water stress on *Pinus halepensis* performance. In: De Kok, L.J. & Stulen, I. (eds). Responses of Plant Metabolism to Air Pollution and Global Change, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. pp. 337-340.
- Karenlampi, L. (1987). Visible symptoms and mesophyll cell structural responses to air pollution in two lowland pines (*Pinus radiata* and *Pinus halepensis*) in Southern California. *Savonia* 9: 1-12.
- Knowles, P. & Mitton, J.B. (1980). Genetic heterozygosity and radial growth variability in *Pinus contorta*. *Silvae Genetica*. 29: 114-118.
- Knowles, P. & Grant, M.T. (1981). Genetic patterns associated with growth variability in Ponderosa pine. *American Journal of Botany* 68: 942-946.
- Korol, L., Shklar, G. & Schiller, G. (2002). Diversity among circum-Mediterranean populations of Aleppo pine and differentiation from Brutia pine in their isoenzymes: Additional results. *Silvae Genetica* 51: 35-41.
- Kytoviita, M.-M., Peloux, J., Fontaine, V., Botton, B. & Dizengremel, P. (1999). Elevated CO₂ does not ameliorate effects of ozone on carbon allocation in *Pinus halepensis* and *Betula pendula* in symbiosis with *Paxillus involutus*. *Physiologia Plantarum* 106: 370-377.
- Kytoviita, M.-M., Le Thiec, D. & Dizengremel, P. (2001). Elevated CO₂ and ozone reduce nitrogen acquisition by *Pinus halepensis* from its mycorrhizal symbiont. *Physiologia Plantarum* 111: 305-312.
- Larsen, J.B. (1986). Das Tannensterben: Eine neue Hypothese zur Klärung des Hintergrundes dieser rätselhaften complex-krankheit der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). *Forstw. Cbl.* 105: 381-396.
- Ledig, F.T., Guris, R.P. & Bonefield, B.A. (1983). The relation of growth to heterozygosity in pitch pine. *Evolution* 73: 1227-1238.

- Manes, F., Donato, E. & Vitale, M. (2001). Physiological response of *Pinus halepensis* needles under ozone and water stress conditions. *Physiologia Plantarum* 113: 249-257.
- Manninen, S., Le Thiec, D., Rose, C., Nourrisson, G., Radanai, F., Garrec, J.P. & Huttunen, S. (1999). Pigment concentration and ratios of Aleppo pine seedlings exposed to ozone. *Water, Air and Soil Pollution* 116: 333-338.
- Naveh, Z., Steinberger, E.H., Fhaim, S. & Rotmann, A. (1980). Photochemical air-pollutants: a threat to Mediterranean coniferous forest and upland ecosystems. *Environmental Conservation* 7: 301-309.
- Oppenheimer, H.R. (1967). Mechanisms of Drought Resistance in Conifers of the Mediterranean Zone and the Arid West of the U.S.A. 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, 75 pp.
- Peleg, M., Luria, M., Setter, I., Perner, D. and Russell, P. (1994): Ozone level in Central Israel. *Israel Journal of Chemistry* 34:375-386
- Pell, E.J., Assman, S.M., Schwartz, A. & Steinberger, H. (2000). Ozone altered stomatal/guard cell function: whole plant and single cell analysis. BARD, Final Report, Project No. US 2595-95.
- Pelloux, J., Jolivet, Y., Fontaine, V., Banvoy, J. & Dizengremel, P. (2001). Changes in Rubisco and Rubisco activase gene expression and polypeptide content in *Pinus halepensis* Mill. subjected to ozone and drought. *Plant, Cell and Environment* 24: 123-131.
- Penuelas, J., Llusia, J. & Gimeno, B.S., (1999). Effects of ozone concentrations on biogenetic volatile organic compounds emission in the Mediterranean region. *Environmental Pollution* 105: 17-23.
- Scalete, M., Federico, R., Guido, M.G. & Manes, F. (1995). Peroxidase activity and polyamine changes in response to ozone and simulated acid rain in Aleppo pine needles. *Environmental and Experimental Botany* 35: 417-425.
- Schiller, G. & Cohen, Y. (1995). Water regime of a pine forest under a Mediterranean climate. *Agricultural and Forest Meteorology* 74: 181-193.
- Schiller, G. & Cohen, Y. (1998). Water balance of *Pinus halepensis* Mill. afforestation in an arid region. *Forest Ecology and Management* 105: 121-128.
- Schiller, G., Conkle, M.T. & Grunwald, C. (1986). Local differentiation among Mediterranean populations of Aleppo pine in their isoenzymes. *Silvae Genetica* 35: 11-19.
- Schiller, G. & Grünwald, C. (1987). Resin monoterpenes in range-wide provenance trials of *Pinus halepensis* Mill. in Israel. *Silvae Genetica* 36: 109-114.
- Shamay, Y., Raskin, V.I., Brandis, A.S., Steinberger, H.E., Marder, J.B. & Schwartz, A. (2001). Ozone treatment affects pigment precursor metabolism in pine seedlings. *Physiologia Plantarum* 112: 285-292.
- Soda, C., Bussotti, F., Grossoni, P., Barnes, J., Mori, B. & Tani, C. (2000). Impact of urban levels of ozone on *Pinus halepensis* foliage. *Environmental and Experimental Botany* 44: 69-82.
- Stockwell, W.R., Kramm, G., Scheel, H.-E., Mohnen, V.A. & Seiler, W. (1997). Ozone formation, destruction and exposure in Europe and the United States. In: Sanderman, H., Wellbrun, A.R. & Heath R.L. (eds.) *Forest Decline and Ozone*. Ecological Studies 127:1-32. Springer, Berlin.
- Velissariou, D., Davison, A.W., Barnes, J.D., Pfirrmann, T., Maclean, D.C. and Holevas, C.D. (1992). Effects of air pollution on *Pinus halepensis* Mill.: pollution levels in Attica, Greece. *Atmospheric Environment* 26A: 373-380.
- Wellbrun, A.M. & Wellbrun, A.R. (1994). Atmospheric ozone affects carbohydrate allocation and winter hardiness of *Pinus halepensis* Mill. *Journal of Experimental Botany* 45: 607-614.
- Wellbrun, A.M., Lau, K.-K., Milling, M.K. & Wellbrun, A.R. (1996). Drought and air pollution affect nitrogen cycling and free radical scavenging in *Pinus halepensis* Mill. *Journal of Experimental Botany* 47: 1361-1367.
- Yves Opal, (1978). Studies of Morphological and Chemical Properties of *Pinus halepensis* Mill. in the Sha'ar Ha'Gay Forest. Thesis submitted to ORT, Technical College, Kefar Sabba.
- Zimmerman, M.H. (1983). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer-Verlag, Berlin, 143 pp.