



# יובש מגביל את ההתחדשות ביער יתיר: הסכנה ליער מתעצמת בשל שינוי האקלים

אלה פוזנר<sup>1</sup> | פלג בר און<sup>1</sup> | סתיו ליבנה-לוזון<sup>1</sup> | אורי מורן<sup>1</sup> | מור צמיר-רימון<sup>1</sup>  
אפרת דנר<sup>1</sup> | אפרת שוורץ<sup>2</sup> | אייל רוטנברג<sup>2</sup> | פיודור טטרינוב<sup>2</sup> | יקיר פרייזלר<sup>2</sup>  
ניתאי זכריה<sup>3</sup> | יגיל אסם<sup>4</sup> | דן יקיר<sup>2</sup> | תמיר קליין<sup>1\*</sup>

- 1 המחלקה למדעי הצמח והסביבה, מכון ויצמן למדע
  - 2 המחלקה למדעי כדור הארץ וכוכבי הלכת, מכון ויצמן למדע
  - 3 אגף הייעור, קק"ל
  - 4 המכון למדעי הצמח, מנהל המחקר החקלאי-מרכז וולקני
- \* tamir.klein@weizmann.ac.il

## תקציר

זריעים רב-שנתית נבלמה על ידי רעייה, וגובהם הנצבר השתנה בין צפיפויות עומד שונות. הנתונים מצביעים על כך ששרידות זריעים במהלך הקיץ הראשון פועלת כצוואר בקבוק, ומהווה גורם מגביל לקיום היער בקצה היבש והחם של תפוצת היער הנוכחית. כמו כן, כימתנו את התפקידים של גורמי עקה אחרים, כגון קרינה מופחתת, והדגשנו את התפקיד המגביל של רעייה בגדילת זריעים רב-שנתית. יש לעקוב מקרוב אחר התחדשות היער באוכלוסיות רגישות, שכן אובדן יער שנובע משינוי האקלים יכול להתרחש גם ללא תמותה של עצים בוגרים.

ההתחממות המתמשכת ותנאי היובש הנובעים משינוי האקלים העולמי, מעצבים את גורלם של יערות ברחבי העולם. בעוד שתהליכי תמותת עצים נחקרים רבות, תהליכי עיכוב ההתחדשות הטבעית של היער עדיין אינם מפותחים, אף על פי שהם מזיקים באותה מידה לקיימות היער. אוכלוסיות מינים בקצה אזור תפוצתם נמצאות בסיכון גבוה, ולכן נחשבות כמוקדים המועדים להכחדה. מחקר זה נערך ביער אורנים נטוע הגדל באזור צחיח למחצה, בקצה תחום קיומם של יערות, כמודל להישרדות היער בתנאי התחממות ויובש. גיוס זריעים – הכולל נביטת זריעים, שרידות זריעים וגדילת זריעים רב-שנתית – נמדד לאורך שש שנים רצופות. כדי להצביע על תפקידו של היובש תכננו ניסוי שדה, תוך דילול העומדים לשלוש רמות צפיפות ושליטה על משטרי הרעייה. נביטת הזריעים הייתה גבוהה בכל החלקות שנחקרו, אך שרידות הזריעים והגדילה הרב-שנתית היו אפסיות. צפיפות עומד גבוהה ומניעת רעייה השפיעו לטובה על הנביטה. שרידות הזריעים הייתה גבוהה יותר בשנים גשומות. גדילת

### מילות מפתח

גדילת זריעים, דילול, התחממות, רעייה, תמותת זריעים

## מבוא

חמים ויבשים מקדמים התפתחות מינים עמידים כמו אורן ירושלים (*Pinus halepensis* Miller), האורן הים תיכוני הנפוץ ביותר שגם מפגין סבילות גבוהה לבצורת (Mauri et al., 2021; Bonari et al., 2016). עם זאת, שינויים מהירים וקיצוניים, כגון גלי חום, עלולים להביא את הצחיחות של אזורים אלה למצב קיצוני (Spinoni et al., 2018) ולהפוך אותם לכמעט בלתי אפשריים עבור אוכלוסיות עצים בנות-קיימא. לעיתים קרובות מופיעות אוכלוסיות עצים אלה כאוכלוסיות קצה של תפוצת המין (Voltas et al., 2018; Patsiou et al., 2020). הן נתקלות באתגרים אבולוציוניים משמעותיים יותר עם יכולת הסתגלות ופוטנציאל הגירה נמוכים מחד גיסא, וחשיפה גבוהה לגורמי עקה מאידך גיסא (Lindner et al., 2010; Alberto et al., 2013).

נוסף על המגמה האקלימית, גם התערבויות אנושיות אחרות, כגון בירוא יערות והסבתם לשטחי רעייה ושינוי שימושי קרקע, השפיעו באופן משמעותי על הדינמיקה של היער במשך אלפי שנים. כמו כן, ייעור מעשה ידי אדם גורם לרוב ליצירת עומדים לא מבוקרים ובעלי צפיפות גבוהה, ולעיתים קרובות הם בעלי רגישות גבוהה לשינויים (Allen et al., 2010). בניהול יער ישנו ניסיון למתן את התרחישים הללו על ידי הפחתת צפיפות העומד. דילול גורם למגוון תוצאות, בהן שינוי במאזן המים ובחדירת האור (Simonin et al., 2015; Vesala et al., 2007).

דילול באתרים צחיחים למחצה משפר את הביצועים ואת העמידות של העצים הנותרים (Moreno-Gutierrez et al., 2019; Sohn et al., 2016; Tsamir et al., 2011) ותומך בגיוס זריעים (Mast and Veblen, 1999). עם זאת, גם כאשר צפיפות עומד בינונית עד נמוכה מציגה שרידות גבוהה יותר של זריעים, האינטראקציה של הבצורות הבאות יכולה לדכא את תהליך הגיוס (Kolb et al., 2020). התערבות אנושית משמעותית נוספת היא משטרי הרעייה. הם משפיעים באופן נרחב על החי והצומח של היער, ובייחוד על גיוס זריעים, היות שהזריעים נגישים לאוכלי צמחים וגם בעלי ערך תזונתי גבוה (עיתרים בחלבון ועניים בסיבים) (Öllerer et al., 2019). שינוי תהליך הגיוס על ידי רעייה הוביל להרחבת טווח יער האורנים במקרה אחד (Richardson et al., 2007), או לדיכוי יער מתמשך במקרים אחרים (Chauchard et al., 2021; Connor et al., 2007). השפעות רעייה המקילות על התחדשות יער נמצאו קשורות לעיתים קרובות לתדירות שרפות נמוכה (Richardson et al., 2007) ולתחרות מופחתת עם צמחייה עשבונית (Chauchard et al., 2007), בעוד שהשפעות מזיקות כרוכות בדריסת זריעים צעירים או בפגיעה בהם. בסופו של דבר, השפעת הרעייה תלויה בעוצמת הרעייה, בסוג הרעייה ובסוג המערכת האקולוגית, וההשפעות שליליות יותר ביערות הגדלים באזורים צחיחים למחצה (Gao and Carmel, 2020).

בעידן הנוכחי של שינוי האקלים התחזיות מצביעות על הפרעות אקלימיות ארוכות ותכופות יותר, הכוללות אירועים עוקבים של בצורת (IPCC, 2021). בעשורים האחרונים עלה ממגוון רחב של מחקרים כי ישנו חותם אקלימי משמעותי על מערכות אקולוגיות טבעיות בעולם, שכולל שינויים במגוון הביולוגי ובתפוצת מינים (Petit et al., 2008; Seidl et al., 2017). במערכות האקולוגיות העולמיות יערות ממלאים תפקיד מכריע בעיצוב מחזורי המים והפחמן. נכון לעכשיו יערות רבים מושפעים מההתחממות המתמשכת ומצמצום מקורות המים (Allen et al., 2010; Klein and Hartmann, 2018). ניתוח מקיף מראה שגורמים אלה ממשכים לגרום לאובדן יערות דרך תמותת עצים והפרעה להתחדשות היער (McDowell et al., 2020). בהתחשב בכך שהתפתחות יער היא תהליך איטי, ושהעצים בו בעלי תוחלת חיים ארוכה, לא ברור אם יכולת ההתאמה שלהם תספיק כדי להתגבר על הקצב והעוצמה של השינויים הקרבים (Lindner et al., 2011; Hoffmann and Sgrò, 2010). במצב זה, הכחדת אוכלוסיות עצים היא תוצאה אפשרית בהתחשב בתמותה הגוברת של העצים ובעלייה במספר היערות המופרעים ברחבי העולם. היובש ממלא תפקיד מרכזי בתחזיות אלה, אפילו באזורים עתירי מים, עובדה המראה כי אף יער אינו חסין לשינוי האקלים (Anderegg et al., 2015; McDowell et al., 2020). בעוד שתמותת עצים נחקרת ומתועדת, מעט ידוע על תפקידה של הגבלת ההתחדשות הטבעית של היער, שמונעת את קיימות היער בתנאי התחממות ויובש. במהלך שלבי חייו של העץ הסתגלותו לתנאים משתנים ממלאת תפקיד מהותי. ביצועי העץ הבוגר חשובים לא רק להישרדותו שלו, אלא גם ליכולתו לתמוך בדור הבא. כדי להבטיח את קיימות היער נדרשים שני תהליכים: צמיחת עצים בוגרים והוספת פרטים צעירים חדשים לאוכלוסייה שיחליפו עצים ותיקים או מתים (Keeble, 1988; Oliver and Larson, 1996; Bell et al., 2014).

תהליך הוספת פרט לאוכלוסייה מוגדר כגיוס זריעים, ומורכב משלושה שלבים בסיסיים: (א) נביטת הזרעים; (ב) שרידות הזריעים; (ג) גדילה והתפתחות רב-שנתית של הזריעים (Eriksson and Ehrlén, 2008). ככלל, גיוס דור חדש ליער קיים מחייב את מעבר הזריע משלב אחד למשנהו. בהתחשב בפגיעות של הזריעים בין שלבי חייהם, לא מפתיע ששיעור התמותה שלהם גבוה (Eriksson and Ehrlén, 2020; McDowell et al., 2008). בעיקר בתנאים של שנות יובש עוקבות, התחממות מתמשכת וההשפעות הבאות בעקבותיהן. הוכח כי שרידות הזריעים וביצועי הצמיחה של מיני אורן ים תיכוניים מופחתים באופן משמעותי בתרחישי בצורת עתידיים (Matías et al., 2017). אזורים ביו-אקלימיים

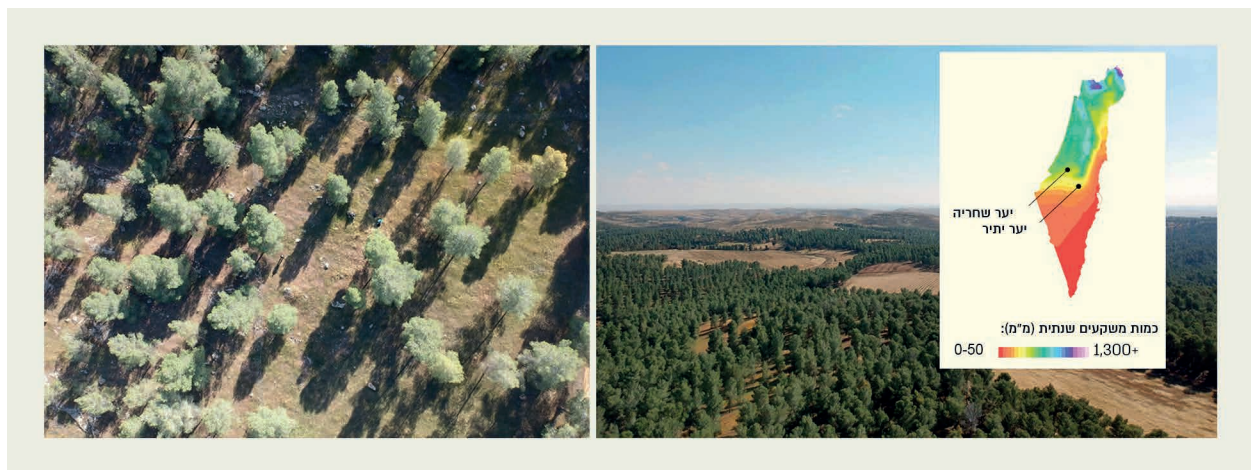
## חומרים ושיטות

### יער יתיר, סביבה ואקלים

יער יתיר הוא יער נטוע באזור צחיח למחצה (איור 1). אורן ירושלים הוא המין הנטוע העיקרי בו, והוא גם מין האורן המקומי היחיד בישראל ובירדן. היער ממוקם בקצה הצפוני של הנגב ומשתרע על פני 30,000 דונם. היער שוכן באזור מעבר בין שני אזורים ביו-אקלימיים: אזור בעל אקלים צחיח למחצה ואזור בעל אקלים ים תיכוני יבש-חם (UNESCO, 1963). כמות המשקעים השנתית הממוצעת בו היא 285 מ"מ. סלע המקום מורכב מגיר ומקירטון, וסוג הקרקע הוא לס רדוד ממקור איאולי עד לעומק של 20 ס"מ (סיווג על ידי FAO) ואדמת רנדזינה קלה עד עומק של 20–100 ס"מ. בליית הסלע יצרה גבעות עגולות עם שיפועים מתונים, בעלות אחוז גבוה של אבנים וכיסוי סלע עילי (Preisler et al., 2019). מי התהום הם מאקוות (אקוויפר) ההר המערבית של ישראל, וגובה מפלסם הוא 300 מטר מתחת לפני השטח. בשל אי-זמינותם של מי התהום והיעדר מי נגר, המים הזמינים התומכים בקיומה של צמחיית היער הם המשקעים בעונה הגשומה (נובמבר–אפריל) ובמידה מצומצמת ספיחת הלחות וניצולה כמקור מים בעונה היבשה (מאי–אוקטובר) (ויזל, 1984; Schiller and Azmon, 2009; Schiller, 2011; Qubaja et al., 2020). היער ניטע בין השנים 1965–1969, כאשר המשקעים היו מעל לממוצע באזור. השתילים שניטעו היו בני שנה עד שנתיים, והושקו במהלך העונה היבשה הראשונה לאחר השתילה.

חקר השפעות שינוי האקלים על יערות לא יכול להסתפק באתרים ביערות ממוזגים בלבד, ודורש חקירה מעמיקה של אתרי קצה. אתר כזה הוא יער האורנים ביתיר בגבול היבש של תפוצת היערות, בשולי המפל (gradient) האקלימי הים תיכוני של ישראל. יער יתיר מייצג מערכת אקולוגית של יער הגדל באזור צחיח למחצה עם משקעים נמוכים במיוחד ובעקבותיהם גירעונות מים מהותיים (UNESCO, 1963; Rotenberg and Yakir, 2010; Klein et al., 2014; Preisler et al., 2019). באזור זה שינה הייעור הצפוף את הצמחייה הטבעית, והיא הפכה לצמחיית תת-יער שנתונה ללחץ רעייה כבד (Amir and Rechtman, 2006). בהקשר זה, יער יתיר הוא מודל ייחודי לגורמי עקה מרובים הפועלים יחד (אסם ושות', 2009).

השפעת התחדשות היער על עתיד היערות במצב של שינוי אקלים היא נושא שנחקר מעט מאוד עד היום. בהתחשב בעובדה שיער יתיר מייצג אוכלוסיית עצים בקצה גבול קיומו של יער, שיערנו כי (1) הנביטה, שרידות הזרעים וגדילת הזרעים יהיו נמוכות מהנדרש להתחדשות ארוכת טווח של היער, וכי הדבר יסכן את עתיד היער בכללותו. כשהצענו את יתיר כחקר מקרה לניהול יערות במצב של שינוי אקלים, שיערנו עוד כי (2) הפחתת צפיפות היער (דילול) ומניעת רעייה יכולות לשפר את גיוס הזרעים דרך מתן זמינות גבוהה יותר של אור ומים לזרעים ותוך מניעת נזקי רעייה לזרעים, אולם לא ידענו אם יש בכך מספיק כדי להבטיח את קיימות היער.



איור 1

### יער יתיר במבט-על

א) מבט מזרחי על יער יתיר מגובה 100–120 מטר. ב) מפת ישראל מחולקת לפי מפל כמות משקעים שנתית ממוצעת של 0–50 מ"מ ועד 1,300+ מ"מ, בין השנים 1991–2020. חיצים עגולים מצביעים על יער יתיר ויער שחריה. המפה לקוחה מאתר השירות המטאורולוגי של ישראל. יער יתיר נמצא בטווח משקעים שנתי של 251–300 מ"מ, ויער שחריה נמצא בטווח של 401–450 מ"מ. ג) מבט על חלקת מחקר ביער יתיר בצפיפות עומד של 20 עצים לדונם, מגובה 40–50 מטר.

### סקרי יתיר לגיוס זרעים

שלושת השלבים של גיוס הזרעים נוטרו ביתר במשך שש שנים על ידי סקרים, ונספרו בהם מדגמים שנורמלו לפי דונם. ניטור הנביטה כלל ספירת נבטים חדשים, ובוצע באפריל לכל אורך ורוחב החלקה בשנים 2015–2016 ולאורך חתך רצועה בחלקה בשנים 2018–2020. ניטור שרידות הזרעים כלל ספירת זרעים ששרדו קיץ אחד, ובוצע בספטמבר לאורך ולרוחב החלקה בשנים 2015–2018 ולאורך חתך רצועה בשנים 2019–2020. ניטור גדילת הזרעים הרב-שנתית כלל ספירת זרעים ששרדו לפחות שני קיצים בספטמבר, לאורך ולרוחב כל החלקה מאז 2015. הסקרים כללו ספירת זרעים שהגיעו לגובה של 10 ס"מ לפחות, והם סווגו לארבע קטגוריות גובה של 10–14, 15–24, 25–34, 35+ ס"מ. קצב צמיחת הזרעים ביתר הוא כ-10 ס"מ לשנה, ולכן קטגוריות גובה אלה מייצגות באופן כללי את גיל הזרע.

### נתונים מטאורולוגיים

נתונים מטאורולוגיים עבור יתיר נאספו ברציפות מאז שנת 2000 במגדל המטאורולוגי של יער יתיר הממוקם במרכז היער, וכחות מקילומטר אחד מאתר המחקר (Gruntzweig et al., 2007; Rotenberg and Yakir, 2010). נתוני גשם יומיים וטמפרטורת האוויר סופקו משנת 1971 עד 2021 על ידי תחנת הגשם הסטנדרטית של ק"ק<sup>7</sup> הממוקמת כ-1.5 ק"מ מאתר המחקר, ותחנת השירות המטאורולוגי שני שממוקמת כ-2.2 ק"מ מאתר המחקר.

### ניתוח סטטיסטי

ניתוח נתונים בוצע והוצג באמצעות R Core Team (2021) והממשק R Studio (RStudio Team, 2020). הערכנו את ההשפעות של הגורמים הסביבתיים השונים על נביטת זרעים, שרידות זרעים וגדילת זרעים רב-שנתית, באמצעות מודל מעורב לינארי כללי (GLMMs) בהתאם להתפלגות המתאימה לכל אחד מהפרמטרים שנבדקו. הניתוח הסטטיסטי נעשה באמצעות ממשק המשתמש ב-Jamovi (פרויקט 2021), ובאמצעות R Core Team (2021) והממשק R Studio (RStudio Team, 2020). כפי שהוטמע בחבילה "gamlj" (Gallucci, 2021). טיפולי הרעיה נחשבו גורם קבוע, בעוד שהחלקה ותאריך הדגימה נחשבו גורמים אקראיים. רמות הצפיפות, המשקעים השנתיים והטמפרטורה השנתית נכללו כמשתנים בכל המודלים. כאשר בחנו את גדילת הזרעים הרב-שנתית, קטגוריות הגובה נחשבו כגורם קבוע. תקנן של עוצמת האפקט הושג על ידי חלוקת גודל האפקט בסטיית תקן אחת לפני הדמיה גרפית.

### יער שחריה, סביבה ואקלים

יער שחריה הוא יער נטוע ים תיכוני יבש-חם הנשלט על

הצמחייה המקומית מורכבת משיחי ספר מדבריים בפיזור נמוך ומשתנה מצפון לדרום, מכיסוי רחב של מיני ערבה ים תיכונית למינים אירנו-טוראניים בכיסוי דליל למחצה (Vogel et al., 1986). כיום הצמחייה המקומית יוצרת את תת-היער הנטוע.

צמחיית היער נתונה למשטרי רעיה מתונים עד כבדים, כפי שהייתה לפני הייעור במשך אלפי שנים (ויזל, 1984). העדר המקומי הנפוץ מורכב מ-150–500 כבשים ועד 10 עיזים, הרועות מדי יום בעונת הרעיה. משטרי הרעיה נאכפים על ידי יערני היער ומוגבלים ל-2,500–3,000 בעלי חיים ליום ברחבי היער, לתקופה של חמישה או שישה חודשים בשנה, בהתאם לכמות המשקעים השנתית. בתקופה שבין פברואר לאפריל צמחיית תת-היער נשלטת על ידי צמחייה עשבונית במקביל לנביטת האורנים, ועל כן היער נתון ללחץ רעיה כבד. במהלך התקופה שלאחר מכן, בחודש מאי, הצמחייה העשבונית מתייבשת עם השתנות העונה, ואיתה יורד לחץ הרעיה. בתקופה היבשה, מיוני עד אוגוסט, העדרים משנים את דפוסי הרעיה וניזונים מזרעי העשבוניים הבשלים ומהצמחייה המעוצה עד סוף עונת הרעיה ביולי-אוגוסט. נוסף על כך, היער תומך באוכלוסיית צבי ישראלי (*Gazella gazella*) של כ-100 פרטים. היער תומך גם בקיומם של מכרסמים גדולים כמו ארנבת מצויה (*Lepus capensis*) ודורבן מצוי (*Hystrix indica*). כמו כן, היער משמש את ביולי לקהילות המקומיות לאורך כל השנה.

### ניסוי הדילול והרעיה ביתר

בשטח לא משופע ובו עצים בגיל זהה ובמרחק של 500 מטר מחלקת הניטור הקבועה של המחקר הוגדרו 15 חלקות בשטח של כ-5 דונם (70×70 מטר או 110×50 מטר), עם אזור חיץ של 15 מטר מכל צד של החלקה להגבלת השפעות חיצוניות. במהלך שנת 2009 דוללו החלקות ליצירת שלוש רמות של צפיפות העומדים; חמש חלקות נותרו ללא דילול כדי לדמות את רמת הצפיפות הממוצעת ביער של 30 עצים לדונם, חמש חלקות דוללו לצפיפות בינונית של 20 עצים לדונם, וחמש חלקות דוללו לצפיפות נמוכה של 10 עצים לדונם. בשנת 2010 חולקה כל חלקה לשני חלקים (2.5 דונם כל אחד) כדי לבחון את השפעת הרעיה; חלק אחד של החלקה גודר כדי למנוע כניסת בעלי חיים, והחלק השני נותר נגיש. הוגדרו שני חתכי רצועה מקבילים בגודל 4×30 מטר בכל חלק של החלקה, שפונים ממזרח למערב. שתי יתדות מתכת קבועות קיבעו כל חתך רצועה כדי להבטיח מדידות קבועות במהלך השנים העוקבות. לאורך חתכי רצועה אלה בוצעו סקרי מדידה שנתיים של גיוס זרעים משנת 2015, כלומר שש שנים לאחר הדילול. באותו זמן חלקות המחקר כבר הגיעו למצב יציב (Tsamir et al., 2019), ומכאן שהתוצאות שלנו משקפות דינמיקה ארוכת טווח בשטחים הנתונים למשטרי הדילול והרעיה.

**תוצאות**

ידי אורן ירושלים (UNESCO, 1963; Osem et al., 2013). הוא ממוקם במורדות הדרום-מערביים של אזור שפלת יהודה (40 ק"מ מצפון-מערב ליתיר) ומשתרע על פני 7,000 דונם. היער נמצא באזור המהווה אזור חדירה אקלימי מצפון הנגב ומוגדר כמפל ההולך והופך צחיח מצפון לדרום. כמו ביתר, המסלע גירני ומעליו קרקע רנדזינה. הצומח המקומי כולל שיחים נמוכים ים תיכוניים וצמחייה עשבונית. כיום השרידים של הצמחייה המקומית מהווים את צמחיית תת-היער. המשקעים באתר יוצרים מי נגר שחודרים למי התהום ולאקוה או נאגרים במאגרי מים על-קרקעיים, אך בסופו של דבר רובם מתאדים לאטמוספירה. יער שחריה מאופיין ב-400-500 מ"מ משקעים שנתיים (אתר השירות המטאורולוגי).

**נביטת זרעים והשרדות זרעים ביער יתיר**

במהלך חמש שנות הניסוי נצפה מספר גדל והולך של נבטים, שהגיע לשיא בשנת 2020 (איור 2). לעומת זאת, נצפתה מגמה לא אחידה של שרידות הזרעים, שהושפעה באופן חיובי מהמשקעים השנתיים: בשנים 2015-2016 הגשומות מהממוצע נמצא שיעור גבוה משמעותית של שרידות זרעים, בעוד שבשנים יבשות שיעור השרידות הממוצע היה כחות מ-0.06% (משקעים:  $\chi^2_{21}=22.97, P<0.001$ ; איור 2). עם זאת, לא נמצאה השפעה ארוכת שנים, אלא השפעה הצמודה לשנת הנביטה בלבד; המספר הגבוה ביותר של זרעים ששרדו נספר לאחר שלוש שנים יבשות (2017-2019) בשנת 2020 שהייתה גשומה מעבר לממוצע.

**פריסת ניסוי שחריה ומדידות**

ביער הוגדרו שש חלקות בגודל 20 דונם ובהן תת-חלקות בגודל 2.5 דונם המהוות את יחידת המדידה של המחקר. העומדים דוללו לרמות צפיפות והוגדרו ל-10, 20 ו-30 עצים לדונם. כל צפיפות מיוצגת בשבע עד עשר חלקות. בכל החלקות לא הייתה רעייה. סקרים לאפיון גדילת הזרעים הרב-שנתית כללו את ספירתם ומדידת גובהם של הזרעים. סקרים אלה בוצעו ביער שחריה בינואר 2009 לאורך החתך, בדומה ליער יתיר. נתונים מטאורולוגיים עבור יער שחריה סופקו על ידי השירות המטאורולוגי מתחנת גת הממוקמת כ-5 ק"מ מאתר המחקר שחריה.

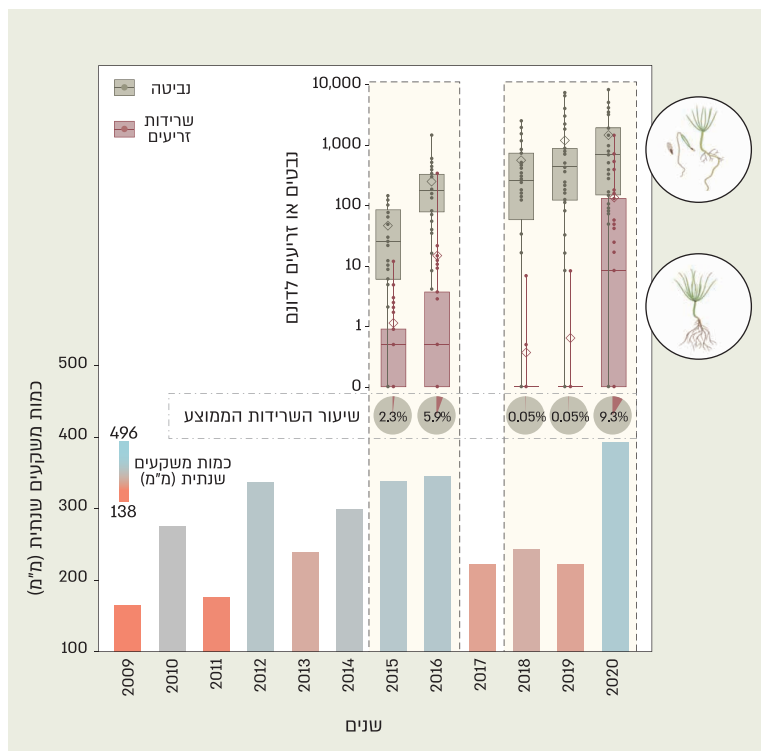
**השפעות צפיפות העומד וטיפול הרעייה על נביטת הזרעים ושרידות הזרעים ביער יתיר**

מספר נבטים גבוה נספר ככל שצפיפות העומד עלתה, והגיע ל-1,000 עד 10,000 נבטים לדונם (צפיפות העומד:  $\chi^2_{21}=20.13, P<0.001$ ; איור 3א). צפיפות עומד גבוהה הביאה לעלייה בממוצעי הנביטה ושרידות הזרעים (איור 3א). על ידי הפרדת המגמה של השפעת צפיפות העומד בין שני טיפולי הרעייה נחשפה השפעה שלילית משמעותית של הרעייה על נביטת הזרעים (רעייה:  $\chi^2_{21}=9.52, P<0.01$ ; איור 3א), והשפעה משתנה שלה על שרידות הזרעים. עם זאת,

**איור 2**

**נביטה ושרידות זרעים ביער יתיר בשנים 2015-2020, בעקבות הדילול בשנת 2009**

הנביטה ושרידות הזרעים מוצגות ביחס לכמות המשקעים השנתית בשנים 2009-2020 עם מקרא מקביל של הנתונים המטאורולוגיים של יער יתיר. נבטים זרעים שנספרו בכל חלקה מיוצגים כתרשימי קופסה, עם סימני יהלום המייצגים את הממוצע, על ציר לוגריתמי למחצה. הצבע האפור מציין את נתוני הנבטים החדשים בסוף העונה הגשומה (אפריל), והצבע האדום מציין את נתוני הזרעים השורדים בסוף העונה היבשה הבאה (ספטמבר). תרשימי עונה במרכז האזור מייצגים את האחוז הממוצע של הנבטים החדשים (אפור) והזרעים השורדים (אדום) בכל שנה. המספרים מייצגים את שיעור ההשרדות הממוצע.



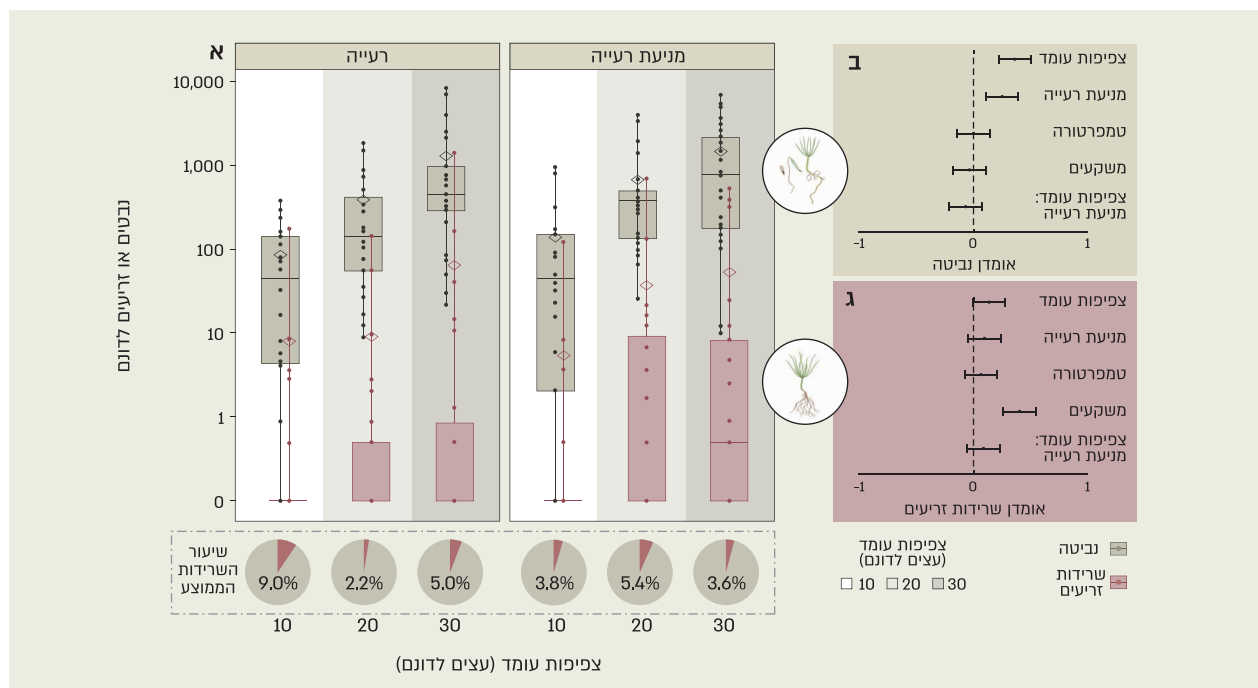
דפוסים ארוכי טווח. נצפתה התפלגות ברורה בכל אחת מצפיפויות העומד, יחד עם השפעה שלילית משמעותית של הרעייה על מספר הזרעים בקטגוריות גובה שונות (רעייה: התפלגות לוגיסטית  $\chi^2_{21}=5.39, P<0.05$ ; התפלגות בינומית שלילית:  $\chi^2_{21}=9.88, P<0.01$ ; אזור 5). נמצאו אינטראקציות מרובות מובהקות בין צפיפות העומד, טיפולי הרעייה וקטגוריות הגובה עבור חלקות ביער יתיר (צפיפות העומד: רעייה: קטגוריות גובה; התפלגות לוגיסטית:  $\chi^2_{23}=12.81, P<0.01$ ; התפלגות בינומית שלילית  $\chi^2_{23}=13.75, P<0.01$ ; אזור 5).

לשם השוואה, בשחריה עמדו מספרי הזרעים על מאות, והזרעים בחלקות בצפיפות הבינונית (20 עצים לדונם) היו גבוהים ומספרם רב יותר (אזור 15). בחלקות בצפיפות נמוכה (10 עצים לדונם) בשחריה היו פחות זרעים, אולם הם היו גבוהים באותה מידה. בחלקות בצפיפות גבוהה של 30 עצים לדונם היו זרעים נמוכים יותר. בטיפולי הרעייה ביער יתיר נמצא כי צפיפות עומד נמוכה תמכה בזרעים הגבוהים. לעומת זאת, הצפיפות הבינונית תמכה באופן יציב ואחיד בגובה הזרעים בכל הקטגוריות, בעוד שהצפיפות הגבוהה הראתה מספרים גבוהים יותר בטווח הנמוך של

שיעור ההישרדות הממוצע לא עלה על 10%, לא בשיעור השרידות הממוצע השנתי (אזור 2), ולא בשיעור השרידות הממוצע של צפיפות העומד וטיפולי הרעייה (אזור 3).

### גדילת זרעים רב-שנתית ביערות מקבילים – יער יתיר ושחריה

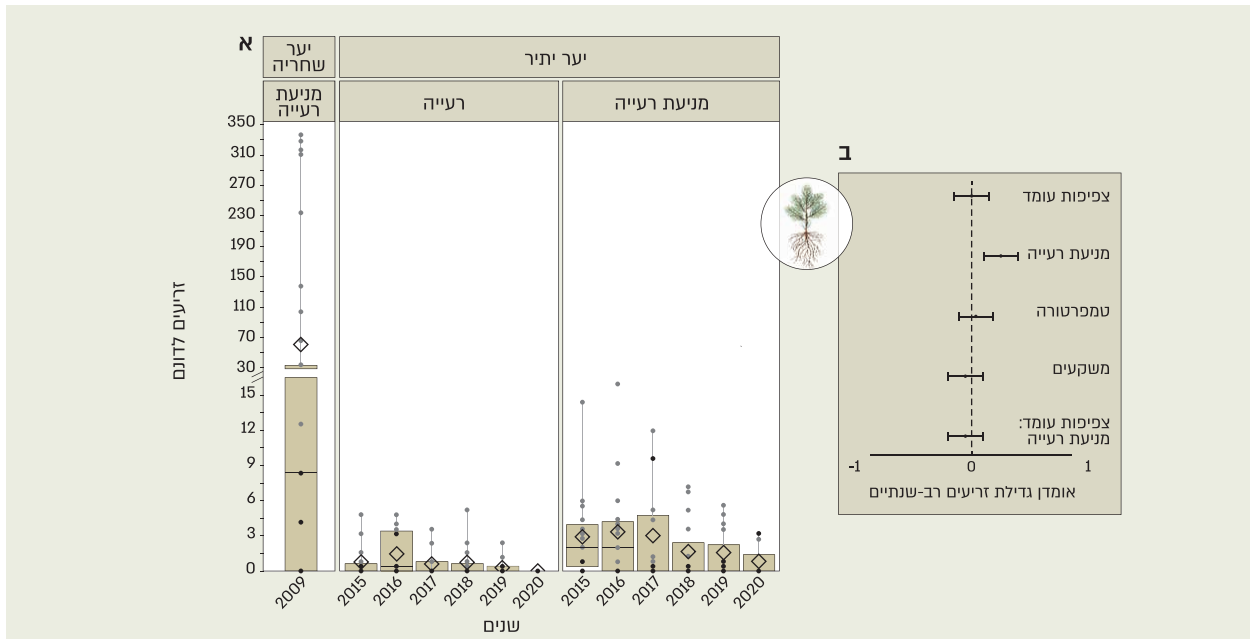
ביער יתיר זרעים ששרדו יותר משני קיצים היו נדירים, לרוב לא יותר מכמה בודדים לדונם. מספרם של זרעים אלה היה נמוך משמעותית בחלקות שהתבצעה בהן רעייה (רעייה:  $\chi^2_{21}=33.05, P<0.001$ ; אזור 4). מספר גבוה של זרעים נספר מ-2015 עד 2017, עם שיא בשנת 2016, ולאחר מכן נצפתה ירידה במספר הזרעים בשנים הבאות. ביער שחריה (רק 40 ק"מ צפונית-מערבית ליתיר, אך עם כמות המשקעים השנתית הגבוהה בכ-80%; ראו שיטות), ממוצע מספר הזרעים שנספרו בשנה אחת (2009) עלה עד ל-50 זרעים לדונם, גבוה בסדר גודל מהמספר ביער יתיר בכל שנה. ביתיר השפעת צפיפות העומד על גדילת הזרעים לא הייתה מובהקת (צפיפות העומד:  $\chi^2_{21}=1.06, P=0.3$ ), בניגוד לשלבים הקודמים של תהליך הגיוס. חלוקת גדילת הזרעים הרב-שנתית לקטגוריות גובה גילתה



איור 3

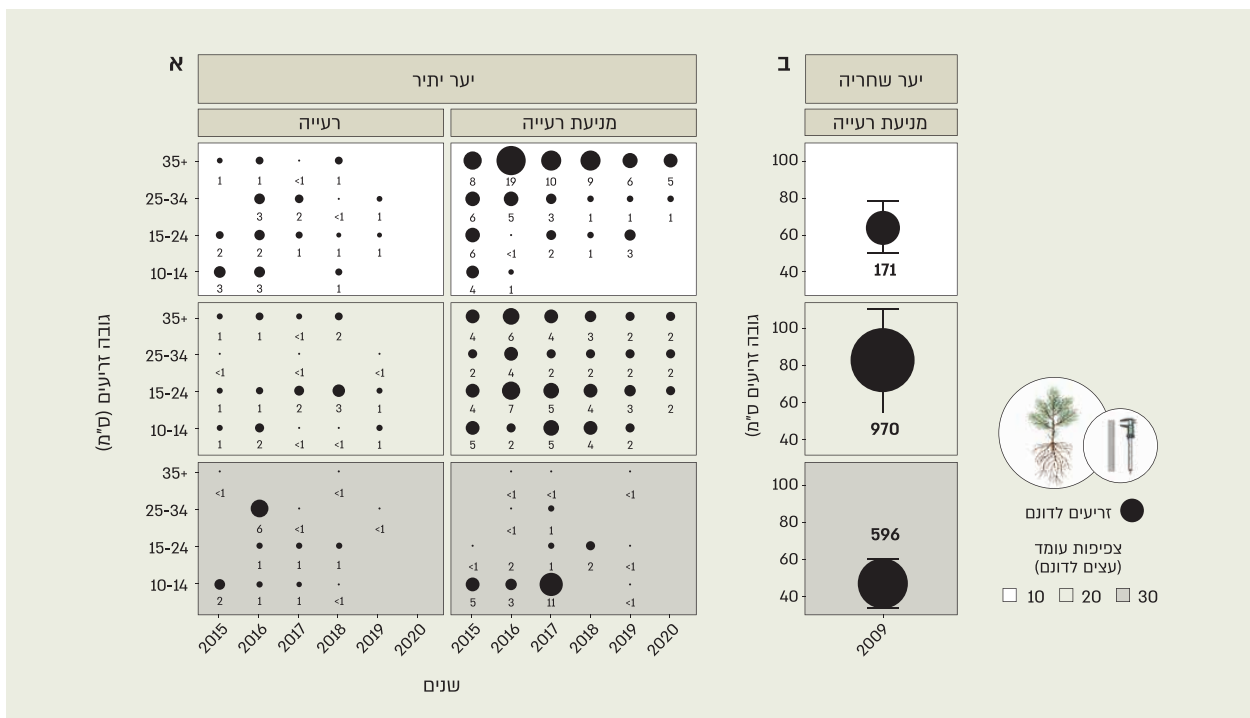
### השפעות רעייה וצפיפות עומד על נביטה ושרידות זרעים ביער יתיר בשנים 2015–2020 (למעט שנת 2017)

א) נבטים וזרעים שנספרו בכל חלקה מיוצגים כתרשימי קופסה, עם סימני יהלום המייצגים את הממוצע, על ציר לוגריתמי למחצה. הצבע האפור מציין את נתוני הנבטים החדשים בסוף העונה הגשומה (אפריל), והצבע האדום מציין את נתוני הזרעים השורדים בסוף העונה היבשה הבאה (ספטמבר). תרשימי עוגה מייצגים את המספר הממוצע של הנבטים החדשים (אפור) והזרעים השורדים (אדום) בכל צפיפות ובכל טיפולי הרעייה. המספרים מייצגים את שיעור ההישרדות הממוצע. ב) הצגת רווח בר-סמך סטנדרטי של 95% (CI) לאומדן פרמטרים בעלי אפקט קבוע בנביטה. ג) הצגת רווח בר-סמך סטנדרטי של 95% (CI) לאומדן פרמטרים בעלי אפקט קבוע בשרידות הזרעים.



איור 4

**גדילת זרעים רב-שנתית ביער יתיר בשנים 2015–2020 בטיפול רעייה שונים ובשנת 2009 ביער שחריה בטיפול מניעת רעייה**  
 (א) גדילת זרעים רב-שנתית שנספרו בכל חלקה מיוצגים כתרשימי קופסה, עם סימני יהלום המייצגים את הממוצע. (ב) הצגת רווח בר-סמך סטנדרטי של 95% (CI) לאומדן פרמטרים בעלי אפקט קבוע בגדילת זרעים רב-שנתית.



איור 5

**גדילת הזרעים הרב-שנתית בקטגוריות גובה שונות ביער יתיר בשנים 2015–2020 בטיפול רעייה שונים, ובשנת 2009 ביער שחריה בטיפול מניעת רעייה**

(א) מספר הזרעים שנספרו בכל צפיפות מיוצג בין קטגוריות גובה כנקודות גובה משתנה התואם את מספר הזרעים כפי שנספרו בחלקות המחקר ביער יתיר. (ב) הגובה הממוצע של הזרעים שנספרו בכל צפיפות מיוצג כנקודות גובה משתנה התואמת למספר הכולל של הזרעים שנספרו בכל צפיפות בחלקות המחקר ביער שחריה. שגיאת תקן של הגובה הממוצע מיוצגת בקווי שגיאה.



גורמי העקה מוצג גם כן, ונראה כי צפיפות העומד, בצורת הקיץ ונכחות הרעייה הם הסיכונים העיקריים בשלבי הגיוס (איור 6). באופן כללי, הצמחייה באזורים צחיחים וצחיחים למחצה נפגעת ממחזורי יובש, ומאוחר יותר מלחץ רעייה (Holmgren and Scheffer, 2001). בניגוד למקרים רבים אחרים, פיזור זרעי אורן ירושלים ביתר לא קשור לשרפה, משום שמיעוט צמחיית תת-היער, הרעייה והניהול האינטנסיבי בעיר יתיר גורמים לכך שהוא אינו חשוף לשרפות. לפיכך, היעדר יצירת הדור השני של עצי יער יתיר מעלה שאלה מהותית לגבי יכולת קיומו של יער העומד בקצה תפוצת המין.

לאורך כל תקופת המחקר נצפתה מגמת עלייה בנביטת הזרעים (איור 2), ללא השפעה משמעותית של תנאי האקלים (איור 3). כצפוי, מספר גבוה יותר של עצים לדונם הניב מספר גבוה יותר של נבטים (איור 3), ככל הנראה בעקבות ייצור זרעים גבוה (אסם ושות', 2013). כמו כן, הנביטה הושפעה מהרעייה בכך שחלקות שהייתה בהן רעייה, הראו נביטה נמוכה משמעותית מחלקות ללא רעייה (איור 3). במהלך עונת הנביטה של פברואר עד אפריל, עדרי הצאן (ובמידה פחותה, צבאים ומכרסמים שונים) ניזונים מצמחייה עשבונית ומנבטי האורן שעדיין היו רכים וטעימים לחיך. למרות השפעה זאת, הנביטה הנרחבת האופיינית לאורן ירושלים (Ne'eman et al., 2004), עדיין סיפקה קרקע פורייה כדי לתמוך בשלבי הגיוס הבאים. שרידות הזרעים לא תאמה את העלייה שנצפתה בנביטה

10–14 ס"מ ומספרים שלא מספיקים לגיוס זרעים לכדי החלפת עצים מתים או ותיקים.

כפי שניתן לראות באיור 4, שיא בין-שנתי נצפה בשנים 2015–2017. באיור 5, בקטגוריה של מניעת הרעייה, צפיפות העומד הנמוכה הראתה מספר גבוה יחסית של זרעים בכל הטווחים בשנת 2015, לאחר מכן שיא, בעיקר בקטגורית הגובה של 35+ ס"מ בשנת 2016, ולבסוף ירידה עד 2020. למרות הירידה נשמר מספר ניכר של זרעים גבוהים (25–34, 35+ ס"מ). צפיפות העומד הבינונית (20 עצים לדונם) הראתה גם היא שיא בשנת 2016 ברוב קטגוריות הגובה, ואז ירידה בשנים העוקבות עד 2020. בניגוד לצפיפויות הנמוכה והבינונית, שיא הצפיפות הגבוהה נראה בפיגור בשנה אחת, עם ירידה קיצונית בשנת 2018 שהותירה מספר זניח של זרעים בכל קטגוריות הגובה בשנים העוקבות.

## דיון

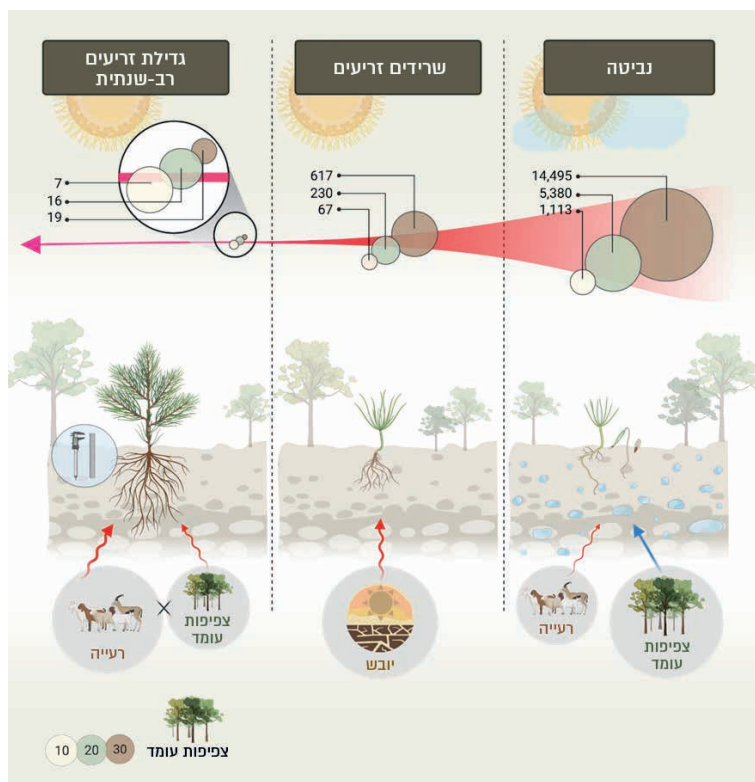
### היעדר התחדשות – "הרוצח השקט" של יערות קצה

הצגנו מחקר ראשון מסוגו על עיכוב התחדשות היער בעיר שעיקרו אורן ירושלים באזור אקלים צחיח למחצה בתנאי יובש ורעייה. עיכוב זה מוצג לאורך כל שלבי הגיוס באיור 6, ומציג את המספרים ההולכים והמתמעטים מנביטה רחבה לשרידות נדירה של זרעים, ועד למספרים הנמוכים עוד יותר של זרעים השורדים יותר משנה אחת. תפקידם היחסי של

איור 6

### מנגנון הגבלת ההתחדשות בעיר אורנים צחיח למחצה

המספרים מייצגים ממוצעי סכומים שנתיים של כל התצפיות בשנים 2015–2020 (למעט 2017), המציגים את אובדן הזרעים במהלך תהליך הגיוס. גודל העיגול מציין תרומה יחסית של כל גורם; צורת x מציינת אינטראקציה בין שני הפרמטרים, חיצים כחולים ואדומים מציינים השפעות חיוביות ושליליות, בהתאמה. הנביטה גבוהה בעומדים בצפיפות גבוהה, ועדיין משמעותית גם בצפיפות נמוכה, ואילו לרעייה השפעה פחותה. שרידות הזרעים נמוכה מאוד בגלל תנאי יובש קיצוניים בקיץ, עם השפעה פחותה לצפיפות העומד. בניגוד לשני השלבים הקודמים, גדילת הזרעים הרב-שנתית נמוכה יותר ככל שהצפיפות עולה, והשפעת הרעייה מזיקה. האיור נוצר בעזרת BioRender.com.





עבור המפל האקלימי הים תיכוני, השרידות והגדילה הרב-שנתית של הזרעים הושפעו מכמויות המשקעים, אך גם מהאינטראקציה בין גורמי עקה מרובים (Osem et al., 2009). במסגרת מניעת רעייה, הצפיפות הגבוהה (30 עצים לדונם) דיכאה את צבירת הגובה הרב-שנתית של הזרעים. אם חופת היער נפתחת בשל תמותת עץ שכן או דילול מכוון, חדירת אור יכולה לספק תנאים להתפתחות הזרע (Whitmore, 1989), מכיוון שללא קרינה מספקת זרעי האורן לא יוכלו להתפתח (Ne'eman et al., 2004). לכן אנחנו מסיקים כי הזרעים בצפיפות הגבוהה מוגבלים בעקבות ההצללה על ידי העצים הוותיקים. בחלקות המחקר מצאנו שהדינמיקה ארוכת הטווח ביער אינה מספיקה כדי ליצור את פתיחת החופה באופן עצמאי בתנאי הצפיפות הגבוהה (30 זרעים לדונם), ועל כן אין סיכוי לשרידות הזרעים. גובה הזרעים בצפיפות הבינונית (20 לדונם) היו בפיזור אחיד, מה שהדגיש את ההשפעה המתונה והעקבית של צפיפות זו על תהליך הגיוס, כפי שהוצג בשלבים הקודמים. בניגוד לנביטה, צפיפות העומד הנמוכה (10 לדונם) שרמת הקרינה בה היא הגבוהה ביותר, סיפקה את התנאים המועילים ביותר מבחינת גדילת הזרעים הרב-שנתית. ממצא זה תואם למנגנון שהציגו בעבר Tsamir ושות' (2019), שהראו שרמת הקרינה היא גורם מגביל משמעותי גם ביער מואר מאוד כמו יתיר.

#### מנגנוני תמותה של זרעים

השערתנו הראשונה אושרה: בעוד שנביטת הזרעים הייתה מספקת, צוואר בקבוק משמעותי שנוצר עקב שרידות לא מספקת של זרעים התבטא בהגבלה של גדילת זרעים רב-שנתית, תוך סיכון עתידו של היער כולו. לגבי ההשערה השנייה, אישרנו חלקית שצפיפות עומד מופחתת ומניעת רעייה יכולות לקדם תנאים מאוזנים ובני-קיימא. שלבי גיוס שונים הושפעו באופן שונה מצפיפות העומד, ומניעת הרעייה נמצאה מזיקה רק בחלק מהשלבים. נביטה גבוהה יותר נתמכה בצפיפות עומד גבוהה, בניגוד לגדילת זרעים רב-שנתית טובה יותר שנתמכה בצפיפות נמוכה עד בינונית. לכן, לאורך כל שלבי תהליך הגיוס, באף צפיפות לא הושגו תנאים מיטביים לתהליך התחדשות שמספיק להחליף עצים מתים וותיקים. בהסתכלות על ממצאים אלה, נראה מאוד לא סביר שאפילו לאחר שנים גשומות תפתח אוכלוסיית זרעים שתוכל להחליף עצים מזדקנים, לא במספר ולא בקצב הצמיחה. השערות אלה תומכות בתחזיות הבלתי נמנעות של שינויים בהרכב האוכלוסיות עד הכחדת האוכלוסייה כולה.

#### מסקנות והשלכות על עתיד יערות הקצה

התחזיות להתחממות כדור הארץ והתגברות אירועי אקלים קיצוניים מעלות תחזיות מדאגות באשר לאוכלוסיית בגבול

לאורך כל תקופת המחקר (איור 2); בעוד שמגמת הנביטה נשמרה גבוהה ואחידה יחסית, ההישרדות ווסתה באופן משמעותי ומהותי על ידי המשקעים השנתיים. אסם ושות' (2013) הראו שנביטת זרעים לא הייתה קשורה לשונות שנתית במשקעים, ושניתן להסבירה על ידי השלבים המוקדמים של הבשלת זרעים ושחרור זרעים, שאינם קשורים ישירות לדפוס המשקעים לטווח הקצר (נתן ונאמן, 2004). לעומת זאת, שרידות זרעים מייצגת שלב רגיש המושפע מדינמיקת המים השנתית. כמו ביערות ים תיכוניים, שינויים במשקעים ביער יתיר הוצעו בעבר כשולטים בצמיחה, בפעילות ובהישרדות של עצים (Sabaté et al., 2002; Padilla et al., 2007; Osem et al., 2009; Klein et al., 2014; Preisler et al., 2019; Tsamir et al., 2019). כל עוד זרעי האורן קיבלו כמויות משקעים מספיקות, ההישרדות נשמרה הודות למספר הזרעים הרחב שנבט בעונת הנביטה. לדוגמה, שנים עם משקעים שנתיים שגבוהים מהמוצע מראות שיעור שרידות גבוה יחסית, שהגיע לשיא בשנת 2020 עם כמות משקעים שנתית של 394 מ"מ (איור 2). לעומת זאת, השרידות כמעט נכשלה לחלוטין בשנים יבשות, ללא תלות בשיעור הנביטה הנרחב, כפי שהוצג בשנים 2018–2019. מגבלת המים הזו מסמנת את תופעת צוואר הבקבוק בתהליך התחדשות היער, אף על פי שאורן ירושלים הוא מין חלוץ ולמרות העמידות ליובש המאפיינת אותו (Oppenheimer, 1967; Ne'eman and Trabaud, 2000).

מעניין לציין כי השפעות רעייה לא זהו בשלב שרידות הזרעים (איור 3). הדבר יכול להצביע על יתרונות פוטנציאליים למשטרי רעייה אך גם למניעתם. בעלי החיים ניזונים מזרעי האורן, אך במקביל גם ממתחריהם העשבונים (Richardson et al., 2007). לכן, הסרת התחרות מצד העשבונים יכולה למעשה לקדם את שרידותם של הזרעים הצעירים. עם זאת, יש צורך במחקר נוסף כדי להוכיח השערה זו.

גדילת הזרעים הרב-שנתית, שלב הגיוס הסופי, עוכבה באופן מובהק על ידי הרעייה (איור 4). דפוס גדילה משמעותי, שהגיע לשיא ב-2016, נבדל בסדר גודל בין חלקות שהייתה בהן רעייה ובין אלה שהיא נמנעה בהן. מספר התחלתי נמוך של זרעים, שנקבע על ידי צוואר הבקבוק שהוזכר לעיל, הפך למספר זניח בעקבות הרעייה. נוסף על כך, הוכח בעבר שבעלי החיים משנים את תזונתם בתקופות יבשות לרעייה למינים מעוצים הדומים לזרעים (Roever et al., 2015), דבר שעשוי להוביל להתדרדרות של גדילתם.

ההשפעה הפוטנציאלית של רעייה על שרידות הזרעים על ידי הפחתת התחרות הפכה מאוחר יותר למניעה ארוכת טווח של הגידול הרב-שנתי. כפי שנטען בעבר

Osem et al., 2009; Osem et al.) המחקר הנוכחי וקודמיו (al., 2013) הראו שגיוס זרעים ביערות דומים, אך גשומים יותר, היה מספיק כדי להבטיח את התחדשותו וקיימותו של היער. מצד שני, הגורמים הבינטיים והאביוטיים שעיכבו את התחדשות היער ביתר (איור 6) רלוונטיים ליערות רבים, ובייחוד למינים הנמצאים בקצה תפוצתם (Osem et al., 2009; Allen et al., 2010; McDowell et al., 2020).

## תודות

הכותבים מודים לקק"ל על התמיכה המתמשכת בניסוי הדילול והרעייה. תודות מיוחדות למנהל האזור בעבר איציק משה וליערן עבד אבו-אלקיען. חלקות המחקר ביער יתיר הן חלק מרשת ה-LTER, ניטור אקולוגי ארוך טווח. תודות גם לויקטור לוקיאנוב על העזרה בביצוע המדידות בשטח.

התפוצה של אורן ירושלים באתר צחיח למחצה זה, כמו גם באתרים אחרים (Volts et al., 2018; Patsiou et al., 2020; IPCC, 2021). מגמת הגיוס הרב-שנתית שנצפתה כאן מאופיינת בשיעור השרידות השנתי, שלפיו פרטים חדשים מגויסים הלאה לשלבים הבאים ונכנסים למאגר הזרעים, או שאינם שורדים והמאגר מצטמצם (איור 5). אם התנאים בבית הגידול מאפשרים, הזרעים יעברו בין קטגוריות הגובה השונות. המגמה האקלימית בת שלושים השנים של יתיר מציגה בדרך כלל בצורת כל 2–3 שנים בממוצע. כאן זיהינו את הפגיעות של אוכלוסייה זו ליובש, תוך הדגשת המשמעות של מהירות שינוי האקלים ואי-היכולת של אוכלוסיית קצה זו לעמוד בה (Williams et al., 2008; Loarie et al., 2009; Lindner et al., 2010). תחזיות כאלה אינן תומכות בקיומו העתידי של יער יתיר, גם ללא אירוע תמותה פתאומי של עצים, כפי שנראה בעבר (פרייזלר ושות', 2019). האם מחקר זה רלוונטי רק למקרה הייחודי של יער יתיר או שניתן להכליל ממנו גם ליערות אחרים?

## מקורות

- Eriksson O and Ehrlén J. 2008. Seedling recruitment and population ecology. *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. pp 239–254.
- Gallucci M. 2021. gamlj: GAMLj Suite for linear models. R package version 2.4.8.
- Gao J and Carmel Y. 2020. Can the intermediate disturbance hypothesis explain grazing–diversity relations at a global scale? *Oikos*, 129(4), 493–502.
- Hoffmann AA and Sgrò CM. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479–485.
- Holmgren M and Scheffer M. 2001. El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems*, 4(2), 151–159.
- IPCC, 2021: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Masson-Delmotte V, Zhai P, Pirani A, Connors SL, Péan C, Berger S, et al. (Eds)]. Cambridge University Press.
- Keeble BR. 1988. The Brundtland report: 'Our common future'. *Medicine and War*, 4(1), 17–25.
- Klein T and Hartmann H. 2018. Climate change drives tree mortality. *Science*, 362(6416), 758.
- Klein T, Rotenberg E, Cohen-Hilaleh E, Raz-Yaseef N, Tatarinov F, Preisler Y, and Yakir D. 2014. Quantifying transpirable soil water and its relations to tree water use dynamics in a water-limited pine forest. *Ecohydrology*, 7(2), 409–419.
- Kolb TE, Flathers K, Bradford JB, Andrews C, Asherin LA, and Moser WK. 2020. Stand density, drought, and herbivory constrain ponderosa pine regeneration pulse. *Canadian Journal of Forest Research*, 50(9), 862–871.
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, and Marchetti M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 698–709.
- השירות המטאורולוגי הישראלי. 2022. אטלס אקלימי, מהשנים 1981–2020. <https://ims.gov.il/he/ClimateAtlas>
- ויזל י. (עורך). 1984. **הצומח של ארץ ישראל**. בתוך: ע. אלון (עורך). **כרך 8 של האנציקלופדיה החי והצומח של ארץ ישראל**. הוצאת משרד הביטחון והחברה להגנת הטבע. תל אביב.
- Alberto FJ, Aitken SN, Alia R, González-Martínez SC, Hänninen H, Kremer A, et al. 2013. Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations. *Global Change Biology*, 19(6), 1645–1661.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, and Cobb N. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660–684.
- Amir S and Rechtman O. 2006. The development of forest policy in Israel in the 20th century: implications for the future. *Forest Policy and Economics*, 8(1), 35–51.
- Anderegg WR, Hicke JA, Fisher RA, Allen CD, Aukema J, Bentz B, and Zeppel M. 2015. Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208(3), 674–683.
- Bell DM, Bradford JB, and Lauenroth WK. 2014. Early indicators of change: divergent climate envelopes between tree life stages imply range shifts in the western united states. *Global Ecology and Biogeography*, 23(2), 168–180.
- Bonari G, Fernandez-Gonzalez F, Çoban S, Monteiro-Henriques T, Bergmeier E, Didukh YP, and Chytrý M. 2021. Classification of the Mediterranean lowland to submontane pine forest vegetation. *Applied Vegetation Science*, 24(1), e12544.
- Chauchard S, Carcaillet C, and Guibal F. 2007. Patterns of land-use abandonment control tree-recruitment and forest dynamics in Mediterranean mountains. *Ecosystems*, 10(6), 936–948.
- Connor SE, Araújo J, Boski T, Gomes A, Gomes SD, Leira M, and Vannière B. 2021. Drought, fire and grazing precursors to large-scale pine forest decline. *Diversity and Distributions*, 27(7), 1138–1151.

- R Core Team 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org>.
- Richardson DM, Rundel PW, Jackson ST, Teskey RO, Aronson J, Bytnerowicz A, and Procheş S. 2007. Human impacts in pine forests: past, present, and future. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 275–297.
- Roever CL, DelCurto T, Rowland M, Vavra M, and Wisdom M. 2015. Cattle grazing in semiarid forestlands: Habitat selection during periods of drought. *Journal of Animal Science*, 93(6), 3212–3225.
- Rotenberg E and Yakir D. 2010. Contribution of semi-arid forests to the climate system. *Science*, 327(5964), 451–454.
- RStudio Team 2020. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Sabaté S, Gracia CA, and Sánchez A. 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management*, 162(1), 23–37.
- Schiller G. 2011. The Case of Yatir Forest. Bredemeier M, Cohen S, Godbold DL, Lod E, Pichler V, and Schleppi P (Eds). 2010. *Forest Management and the Water Cycle: An Ecosystem-Based Approach* (Vol. 212). Springer Science and Business Media.
- Schiller G and 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(12), 1051–1057.
- Seidl R, Thom D, Kautz M, Martin-Benito D, Peltoniemi M, Vacchiano G, and Reyer CP. 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7(6), 395–402.
- Simonin K, Kolb TE, Montes-Helu M, and Koch GW. 2007. The influence of thinning on components of stand water balance in a ponderosa pine forest stand during and after extreme drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143(3–4), 266–276.
- Sohn JA, Saha S, and Bauhus J. 2016. Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 380, 261–273.
- Spinoni J, Vogt JV, Naumann G, Barbosa P, and Dosio A. 2018. Will drought events become more frequent and severe in Europe? *International Journal of Climatology*, 38(4), 1718–1736.
- The jamovi project 2021. jamovi (Version 1.6) [Computer Software]. Retrieved from <https://www.jamovi.org>.
- Tsamir M, Gottlieb S, Preisler Y, Rotenberg E, Tatarinov F, Yakir D, and Klein T. 2019. Stand density effects on carbon and water fluxes in a semi-arid forest, from leaf to stand-scale. *Forest Ecology and Management*, 453, 117573.
- UNESCO 1963. Bioclimatic Map of the Mediterranean Zone: Ecological Study of the Mediterranean Zone, Explanatory Notes. Unesco-Fao.
- Vesala T, Suni T, Rannik Ü, Keronen P, Markkanen T, Sevanto S, and Hari P. 2005. Effect of thinning on surface fluxes in a boreal forest. *Global Biogeochemical Cycles*, 19(2).x
- Vogel JC, Fuls A, and Danin A. 1986. Geographical and environmental distribution of C3 and C4 grasses in the Sinai, Negev, and Judean deserts. *Oecologia*, 70(2), 258–265.
- Voltas J, Shestakova TA, Patsiou T, Di Matteo G, and Klein T. 2018. Ecotypic variation and stability in growth performance of the thermophilic conifer *Pinus halepensis* across the Mediterranean basin. *Forest Ecology and Management*, 424, 205–215.
- Williams SE, Shoo LP, Isaac JL, Hoffmann A, and Langham G. 2008. Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS Biology*, 6(12), e325.
- Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, and Ackerly DD. 2009. The velocity of climate change. *Nature*, 462(7276), 1052–1055.
- Mast JN, and Veblen TT. 1999. Tree spatial patterns and stand development along the pine-grassland ecotone in the Colorado Front Range. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(5), 575–584.
- Matías L, Castro J, Villar-Salvador P, Quero JL, and Jump AS. 2017. Differential impact of hotter drought on seedling performance of five ecologically distinct pine species. *Plant Ecology*, 218(2), 201–212.
- 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-Ayanz J, de Rigo D, Caudullo G, Houston Durrant T, Mauri A (Eds). *European Atlas of Forest Tree Species*. 122–123.
- McDowell NG, Allen CD, Anderson-Teixeira K, Aukema BH, Bond-Lamberty B, Chini L, and Xu C. 2020. Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science*, 368(6494), eaaz9463.
- Moreno-Gutierrez C, Barbera GG, Nicolas E, De Luis M, Castillo VM, Martinez-Fernandez F, and Querejeta JL. 2011. Leaf  $\delta^{18}O$  of remaining trees is affected by thinning intensity in a semiarid pine forest. *Plant, Cell and Environment*, 34(6), 1009–1019.
- Ne'eman G and Trabaud L. 2000. *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers.
- Ne'eman G, Goubitz S, and Nathan R. 2004. Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire – a critical review. *Plant Ecology*, 171(1), 69–79.
- Oliver CD and Larson BC. 1996. *Forest Stand Dynamics*. Updated edition. John Wiley & sons.
- Öllerer K, Varga A, Kirby K, Demeter L, Biró M, Bölöni J, and Molnár Z. 2019. Beyond the obvious impact of domestic livestock grazing on temperate forest vegetation – A global review. *Biological Conservation*, 237, 209–219.
- Oppenheimer HR. 1967. *Mechanisms of drought resistance in conifers of the Mediterranean zone and the arid west of the USA*. Hebrew University of Jerusalem.
- Osem Y, Zangy E, Bney-Moshe E, Moshe Y, Karni N, and Nisan Y. 2009. The potential of transforming simple structured pine plantations into mixed Mediterranean forests through natural regeneration along a rainfall gradient. *Forest Ecology and Management*, 259(1), 14–23.
- 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(5), 679–690.
- Padilla FM and Pugnaire FI. 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology*, 21(3), 489–495.
- Patsiou TS, Shestakova TA, Klein T, Di Matteo G, Sbay H, Chambel MR, and Voltas J. 2020. Intraspecific responses to climate reveal nonintuitive warming impacts on a widespread thermophilic conifer. *New Phytologist*, 228(2), 525–540.
- Petit RJ, Hu FS, and Dick CW. 2008. Forests of the past: a window to future changes. *Science*, 320(5882), 1450–1452.
- Preisler Y, Tatarinov F, Grünzweig JM, Bert D, Ogée J, Wingate L, and Yakir D. 2019. Mortality versus survival in drought-affected Aleppo pine forest depends on the extent of rock cover and soil stoniness. *Functional Ecology*, 33(5), 901–912.
- Qubaja R, Amer M, Tatarinov F, Rotenberg E, Preisler Y, Sprintsin M, and Yakir D. 2020. Partitioning evapotranspiration and its long-term evolution in a dry pine forest using measurement-based estimates of soil evaporation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 281, 107831.