

# הזיקה בין הישרדות של עצי אורן ברוסיה לבין תבנית גדילת רוחב רב-שנתית

רותם אטיאס<sup>2,1</sup> | עומר גולן<sup>3</sup> | אסף אלון<sup>2,1</sup> | ליאור רגב<sup>4</sup> | אליזבטה בוארטו<sup>4</sup>  
 שי צמרי<sup>1</sup> | צבי מנדל<sup>5</sup> | רקפת דוד-שורץ<sup>1\*</sup>

- 1 המכון למדעי הצמח, מנהל המחקר החקלאי-מרכז וולקני
  - 2 הפקולטה לחקלאות, מזון וסביבה, האוניברסיטה העברית בירושלים, רחובות
  - 3 אגף הייעור, קק"ל
  - 4 היחידה לארכאולוגיה מדעית, מכון ויצמן למדע
  - 5 המכון להגנת הצומח, מנהל המחקר החקלאי-מרכז וולקני
- \* rakefetd@agri.gov.il

## תקציר

מרמזת על שונות גנטית בין העצים ביכולת הצימוח לרוחב. ממצאי המחקר מעידים כי ישנם שלושה משתנים שבכוחם לזהות ואף לחזות היחלשות במצבם הפיזיולוגי של עצי אורן ברוסיה: (א) צימוח רוחב מועט וקבוע לאורך שנים; (ב) צימוח שנותר ירוד בעקבות תקופת בצורת; (ג) ירידה בצפיפות ובגודל של ביבי השרף. קיים חשש שקצב התמותה, המתון כיום, בעומדי אורן ברוסיה בישראל יואץ עם ההחמרה בתנאי היובש הצפויים בעשורים הבאים. אי לכך, יש לפעול כדי לאתר את טיפוסי העצים עם מדדי הצימוח המתאימים ביותר שיהוו תשתית לדור הבא של עומדי אורן ברוסיה בישראל.

שינוי האקלים בעשרות השנים האחרונות מתאפיין בעליית הטמפרטורות ובפחיתה בכמות המשקעים השנתית באזורים שונים בעולם. לשינויים אלה השפעה ניכרת על צימוח ושרידות עצי יער באזורים הים תיכוניים עד כדי תמותת עצים נרחבת, המתרחשת בשנים האחרונות גם ביערות הנטועים בישראל. בתמותת עצי אורן מעורבת פעילות של חיפושיות קליפה. לא ברור אם ועד כמה משפיעה עקת המים על רגישות העץ לאכלוס קטלני על ידי חיפושיות הקליפה. במחקר הנוכחי בחנו אם מדדי צימוח הרוחב בגזע מהווים סימן לתמותה בעקבות התקפת חיפושיות. התרחבות הגזע נובעת בעיקרה מיצירת טבעת שנתית הכוללת עצה אביבית ועצה קייצית, וכן מביבי שרף, שיש להם תפקיד חיוני בהגנה מפני חיפושיות קליפה. במחקר הנוכחי נערכה השוואה בין עצי אורן ברוסיה חיים לעצים שלא שרדו, בשני עומדים בשפלת יהודה. הנתונים של מדד התחרות, רוחב הטבעות השנתיות והצפיפות והממדים של ביבי השרף נאספו ונתחו. נמצא שגדילת הרוחב אינה אחידה באוכלוסייה, ובשנים שלפני התמותה מדדי הצימוח של העצים המתים היו נמוכים ביחס לעצים ששרדו. שונות בגדילת הרוחב בשתי חלקות בלתי תלויות

### מילות מפתח

ביבי שרף, חיפושיות קליפה, טבעת שנתית, תמותת עצים

## סקירת ספרות

אם מין זה ישרוד בישראל לנוכח שינוי האקלים שצפוי להחמיר בעשורים הקרובים. תהיות אלה היוו תמריץ לבחון את המאפיינים של הישרדות והתמותה של עצי אורן ברוטיה ותיקים בישראל. במאמר זה אנו מציגים תוצאות מחקר שנבחן בו הקשר בין גדילת הרוחב הרב-שנתית של עצי אורן ברוטיה להישרדותם.

גדילת הרוחב של עצים משקפת את מצבו של העץ. דנדורוכרונולוגיה, כלומר גילאות העץ, היא שיטת תארוך המבוססת על השונות בטבעות השנתיות בגזע. טבעת שנתית בהיקף הגזע מתחילה בהיווצרות תאי עצה גדולים ובהירים (עצה אביבית, early wood) עם העלייה בזמינות המים בתחילת עונת הצימוח, ומסיימת את צמיחתה בשכבת תאים קטנים וכהים (עצה קיציית, late wood) בשל ירידה בזמינות המים ועליית הטמפרטורה (איור 1). עצי אורן יוצרים מדי שנה טבעת אחת, למעט מקרים חריגים שנוצרות בהם שתי טבעות או לא נוצרת טבעת כלל, כתלות בזמינות המים והטמפרטורה (Fritts, 2012). רוחב הטבעות מושפע בעיקר מכמות המשקעים, אך גם מגורמים מגבילים אחרים, כגון פגיעה של מזיקים בעלווה או תחרות עם עצים אחרים בבית הגידול. ניתן לכמת את מידת התחרות שעץ מסוים מצוי בה על ידי השוואת קוטר הגזע עם הקוטר של כל העצים הסמוכים לו, תוך התייחסות למרחק של העצים השכנים מעץ המטרה (Canham et al., 2006). שינויים בצמיחת הרוחב של העץ מאפשרים הערכה ותארוך של מצבי עקה במהלך חי העץ והערכה של חיוניותו (Ogle et al., 2000; Bigler and Bugmann, 2003; Fonti et al., 2010). ההבדלים בתגובה למצבי העקה עשויים להסביר תמותה לעומת הישרדות של עצים באותה האוכלוסייה (Cailleret et al., 2017; DeSoto et al., 2020).

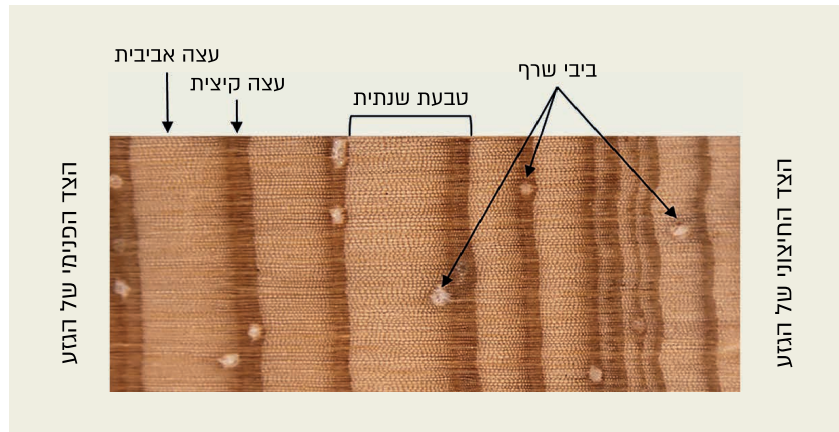
ביבי שרף או תעלות שרף (resin ducts) הם חללים בין-תאיים מוארכים בצורת צינור, המוקפים תאי אפיתל שמפרישים שרף לתוך התעלה. הם נמצאים ברקמות המחטים, בענפים, ובגזע של עצי אורן. צמיחת הרוחב של הגזע כרוכה ביצירתם של ביבי שרף (Werker and Fahn, 1969). השרף מכיל מונוטרפנים ממשפחת ה-oleoresin, הידועים במעורבותם בהגנה על העץ מפני חיפושיות קליפה והפטריית המתלוות אליהן (Lewinsohn et al., 1993; Hall et al., 2013). ביבי השרף פעילים רק בטבעות שנוצרו בשנים האחרונות, וצפיפותם בעצה מושפעת מתנאי בית הגידול (זמסקי, 1970; Reid and Watson, 1966). באורן ירושלים ובאורן ברוטיה מופיעים הביבים רק בעצה המאוחרת של הטבעת השנתית (איור 1). במחקרים שנעשו לאחרונה במדינת קולורדו שבארצות הברית, נמצא כי צפיפות ביבי השרף וגודלם משפיעים במידה רבה על עמידות האורנים *Pinus contorta* ו-*Pinus flexilis* להתקפת חיפושיות קליפה (Ferrenberg et al., 2014). בבחינה של השפעת עקת יובש

תמותת עצי יער היא תופעה נרחבת על רקע שינוי האקלים בכל רחבי העולם (Anderegg et al., 2015). בשל מיקומו הגאוגרפי היער בישראל מושפע במידה רבה מעליית הטמפרטורות ומהירידה בכמות המשקעים האופייניים כיום למזרח הים התיכון (Giorgi and Lionello, 2008). מחקרים שעסקו בתמותת עצי יער בעשור האחרון מצביעים על קשר בין תמותת עצי יער לבין רגישות לבצורת ולטמפרטורות גבוהות (Phillips et al., 2010; Allen et al., 2015; Duke et al., 2017). עם זאת, קיים קושי בבידוד של גורם הבצורת מבין כלל הגורמים העלולים להוביל לתמותת עצים (Seidl et al., 2017). עקת מים ארוכת טווח גורמת להיחלשות העץ עקב כשל הידראולי ולפחיתה במאגרי הפחמן, בעיקר בעצי מחט (McDowell, 2011; Adams et al., 2017). מרבית המקרים שנבחנו מצביעים על כך שתמותת עצי אורן שמוחסת לכשל הידראולי בשל עקת יובש, מקושרת לתקיפה של חיפושיות קליפה (Allen et al., 2010; Anderegg et al., 2015).

אורן ברוטיה (*Pinus brutia* ssp. *brutia* Ten.) גדל באופן טבעי במזרח הים התיכון, בעיקר בטורקיה ובמזרח יוון (Ne'eman et al., 2000; Chambel et al., 2013). הוא אינו גדל באופן טבעי בישראל, אך נכלל בתוכניות הייעור של קק"ל מאז שנות ה-50 של המאה הקודמת. בעקבות הנזקים שגרמה כנימת המצוקוקוס (*Matsucoccus josephi*) ליערות אורן ירושלים (*Pinus halepensis* Miller) בשנות ה-70 של המאה ה-20, הוגברה נטיעת אורן ברוטיה שנחשב עמיד יחסית למצוקוקוס. כיום עומדי ברוטיה מהווים כ-15% מכלל היער הנטוע בישראל (שילר, 2013; Mendel, 1998; Osem et al., 2008; Mendel et al., 2016). עמידותו של אורן ברוטיה לכנימת המצוקוקוס הייתה יתרון ברור על אורן ירושלים, שהיה ועודנו מין שדרה של היער הנטוע בישראל. החיסרון של אורן ברוטיה הוא עמידותו הפחותה ליובש בהשוואה לאורן ירושלים, שהסתגל לתנאים היובשניים למחצה באזור (שילר, 2013; Oppenheimer, 1967; Klein et al., 2013). אורן ירושלים מגיע לגדילה מיטבית בממוצע משקעים שנתי של 400 מ"מ (שילר וחר, 2015), בעוד אורן ברוטיה זקוק לכ-600 מ"מ משקעים שנתיים להשגת גדילה מיטבית (Sarris et al., 2007). בחלק מבתי הגידול המיוערים על ידי אורן ברוטיה בישראל כמות המשקעים קטנה מהדרוש לגדילה מיטבית (שילר, 2013), ולכן עומדים אלה עשויים לחוות עקת מים רב-שנתית. כלומר, החלפה נרחבת של אורן ירושלים באורן ברוטיה כרוכה באתגר של הבטחת מקורות זרעים המצטיינים בעמידות ליובש. רוב מקורות הזרעים של אורן ברוטיה בישראל הם מטורקיה, ומידת ההתאמה שלהם לתנאי האקלים בישראל איננה ברורה. יתרה מזו, לא ברור

איור 1

**תמונה של מקטע עצה של אורן ברוטיה**  
 טבעת שנתית מתחילה בעצה אביבית ומסתיימת בעצה קיציית. רוחב הטבעת מעיד על הכמות היחסית של המשקעים השנתיים. טבעת רחבה מעידה על שנה עם משקעים מרובים, בעוד שטבעת צרה היא עדות לשנה שחונה. ביבי השרף מופיעים כעיגולים בעצה הקיציית בטבעת השנתית.



מ"מ הכוללת שני סטים (משני הצדדים) של כל הטבעות השנתיות באמצעות מקדח (תוצרת Mora®, Dalarna County, Sweden) קדוחה זו נלקחה בגובה 1.3 מטר מבסיס הגזע, בעוד שמהעצים המתים נלקחה פרוסת גזע בגובה 1.3 מטר במקום קדח. הקדוחות והפרוסות שויפו ונבחנו באמצעות מכשיר למדידת רוחב טבעות מסוג LinTab™ 6 (תוצרת Rinntech®, Heidelberg, Germany, Baush and Lomb®) שאליו מחובר מיקרוסקופ בינוקולר (Quebec, Canada). רוחב הטבעות השנתיות נמדד בדיוק של 0.01 מ"מ באמצעות תוכנות לניתוח טבעות עצים: TSAP-Win™ (Rinntech®, Heidelberg, Germany) ו-Tellervo (Brewer, 2014). הנתונים שימשו לקביעת מהלך ההתפתחות של כל עץ בנפרד על בסיס כרונולוגיית האוכלוסייה הממוצעת וציון סטטיסטי (t-score) המחושב על ידי התוכנות. רוחב טבעת העץ השנתית (Ring Width) חושב ממוצע שני הכיוונים של הקדוחה / הפרוסה. הנתונים הומרו לקבלת תוספת הגדילה השנתית (Basal Area Increment, BAI) על פי הנוסחה:

$$BAI_n = \pi r_n^2 - \pi r_{n-1}^2$$

כאשר n הוא מספר הטבעות השנתיות בעץ, ו- $r_n$  הוא הרדיוס בגובה החזה של הגזע מהמרכז ועד לסיום אותה פרוסה שנתית (Bachar et al., 2020).

**ניתוח ביבי השרף**

הקדוחות והפרוסות צולמו בסטריאומיקרוסקופ NIKON smz25 (NIKON®, Tokyo, Japan) ונתוחו באמצעות תוכנת ImageJ (ImageJ java 1.8.0\_112 (bit 64)). נתוני ביבי השרף נמדדו עבור עשר השנים האחרונות בכל עץ. השטח של כל ביבי שרף חושב בכל שטח דגימה עבור כל טבעת שנתית, ואחוז שטח ביבי השרף חושב מסך שטח הדגימה. שטח הדגימה הוא אורך הטבעת באותה שנה כפול 5 מ"מ רוחב (רוחב הקדוחה). כמו כן, נמדדה צפיפות הביבים (מספר

בארה"ב על אכלוס בחיפושיות קליפה ב-*Pinus edulis* (בניו מקסיקו) ו-*Pinus ponderosa* (באריזונה), נמצא כי בעצים שמתו בשל התקפת חיפושיות הייתה צפיפות נמוכה של ביבי שרף בשלוש טבעות העץ החיצוניות ביותר, והביבים גם היו קטנים בהשוואה לביבים בעצים שהמשיכו לגדול. לעומת זאת, לא נמצא קשר בין כמות השרף לעמידות לחיפושיות קליפה (Kane and Kolb, 2010; Gaylord et al., 2013). ראוי לציין כי הבדלים בתכונות ביבי השרף נמצאו קשורים להבדלים גנטיים (Moreira et al., 2015). במחקר המדווח כאן, בחנו אם גדילת הרוחב בעצי אורן ברוטיה בשנים שקדמו לתמותה היא משתנה המשפיע על הישרדות העץ. במאמר המשך נתייחס לשאלה הנוגעת למעורבותן של חיפושיות הקליפה המקומיות בתמותת עצי אורן ברוטיה בהקשר זה.

**שיטות וחומרים**

**חלקות המחקר ובחירת העצים**

לצורך המחקר נבחרו שני עומדים נטועים של אורן ברוטיה בשפלת יהודה – בהרטוב ובצרעה, ונתונייהם מובאים בטבלה 1. נתוני האקלים באזור המחקר סופקו על ידי השירות המטאורולוגי הישראלי ונלקחו מהתחנה המטאורולוגית בבית ג'מאל (טבלה 1, איור 2). העצים שנדגמו נבחרו באופן אקראי, והמרחק בין עץ לעץ היה 20–30 מטר. בהרטוב נדגמו 22 עצים מתים ו-30 עצים חיים. בצרעה נדגמו 27 עצים מתים ו-29 עצים חיים. בסך הכול, נבדקו 108 עצים. כל העצים המתים היו מאוכלסים בחיפושיות קליפה. סביב כל עץ דגימה סומנו ונמדדו כל העצים השכנים לו, וחושב מדד התחרות NCI (Neighborhood Competition Index) לפי Canham ושות' (2006).

**ניתוח גדילת רוחב הגזע**

מכל אחד מעצי הדגימה החיים הוצאה קדוחה בקוטר 5

הגבוהה ביותר הייתה 1,028 מ"מ בשנת 1992, ואילו הנמוכה ביותר, 206 מ"מ, נרשמה בשנת 1999. טמפרטורות החורף הממוצעות הנמוכות ביותר (MIWT) והמרביות (MAWT) שנמדדו בינואר היו 8.9°C ו-16.8°C, בהתאמה. טמפרטורות הקיץ הממוצעות הנמוכות ביותר (MIST) והמרביות (MAST) בחודשים החמים ביותר (יולי-אוגוסט) היו 20.8°C ו-32.5°C, בהתאמה (טבלה 1, איור 2). בניתוח מתאם זוגי (pairwise correlation analysis) נמצא מתאם שלילי נמוך אך מובהק בין כמות המשקעים השנתית לבין טמפרטורות חורף MIWT ו-MAWT. לא נמצא קשר בין טמפרטורות קיץ (MIST ו-MAST) לבין כמות המשקעים השנתית (טבלה 1).

### מדדי צימוח

לא נמצא הבדל משמעותי בערכי תוספת הגדילה השנתית (BAI), גובה העץ, ומדד התחרות בין העצים המתים לבין העצים החיים בשני עומדי המחקר (טבלה 2). נוסף על כך, לא נמצא קשר בין מדד התחרות לרוחב העץ, או בין מדד התחרות לגובה העצים (מתים או חיים) בשני העומדים, למעט מתאם שלילי חלש בין העצים המתים לבין מדד התחרות בעומד הרטוב ( $r = -0.39, p < 0.03$ , טבלה 2).

בימים לממ"ר לשנה) עבור הטבעות השנתיות ב-2010–2020 בהנחה שזו התקופה שביבי השרף פעילים בה כפי שדווח קודם (Ferrenberg et al., 2014).

### ניתוח סטטיסטי

תוצאות מחקר זה נותחו באמצעות תוכנת SAS JMP 14 (Institute, Inc., Cary, North Carolina). ההבדלים ב-BAI ובמדדי ביבי השרף לאורך השנים בין העצים החיים למתים הוערכו באמצעות ניתוח שונות חד-כיוונית (ANOVA) ואחריו מבחן Tukey's Honestly Significant Difference. השוואה בין קבוצות נערכה באמצעות מבחן one-tailed student's t-test.

### תוצאות

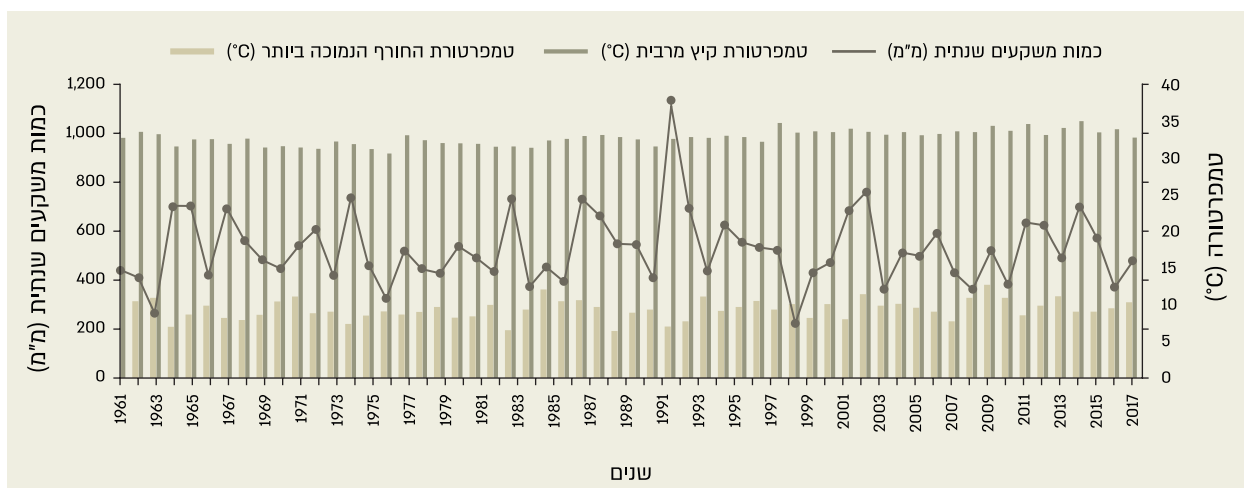
#### נתוני אקלים

נתוני האקלים חושבו לשנים 1961–2018 לאזור שנמצאים בו העומדים בהרטוב ובצרעה. המשקעים השנתיים הממוצעים (AP) היו  $505 \pm 20$  מ"מ. כמות המשקעים

נתוני העומד	צרעה	הרטוב
מיקום	31.800N, 34.949E	31.768N 34.977E
גובה מעל פני הים (מטר)	290	300
שטח (דונם)	45	70
צפיפות עצים (עצים / דונם)	436	421
צפיפות עצים (עצים / דונם)	1,978	1,953
גיל העצים	41	67
נתוני אקלים (ממוצע $\pm$ שגיאת תקן)		
כמות משקעים שנתית, AP (מ"מ)	505 $\pm$ 19	
טמפרטורת חורף מרבית, MAWT (°C)	16.8 $\pm$ 0.25	
טמפרטורת חורף הנמוכה ביותר, MIWT (°C)	8.9 $\pm$ 0.17	
טמפרטורת קיץ מרבית, MAST (°C)	32.5 $\pm$ 0.13	
טמפרטורת קיץ הנמוכה ביותר, MIST (°C)	20.8 $\pm$ 0.10	
מתאמים		
	AP x MAWT	-0.507 (p < 0.0001)
	AP x MIWT	-0.448 (p = 0.0004)
	AP x MAST	-0.083 (p = 0.538)
	AP x MIST	-0.117 (p = 0.381)

#### טבלה 1

נתוני האקלים חושבו לשנים 1961–2018. כמות משקעים שנתית (AP); טמפרטורה מרבית בחורף (MAWT); הטמפרטורה הנמוכה ביותר בחורף, ינואר (MIWT); טמפרטורה מרבית בקיץ, יולי-אוגוסט (MAST); הטמפרטורה הנמוכה ביותר בקיץ (MIST).



איור 2

תנאי אקלים כפי שתועדו בתחנה המטאורולוגית בית-ג'ימאל. כמות משקעים שנתית (מ"מ), ערכים ממוצעים של טמפרטורות קיץ מרביות (ביולי-אוגוסט (MAST, עמודות בחום), וערכים ממוצעים של טמפרטורות החורף הנמוכות ביותר בינואר (MIWT, עמודות בירוק).

הרטוב		צרעה		
עצים מתים	עצים חיים	עצים מתים	עצים חיים	
30	22	27	29	מספר עצים
12.74 ± 0.53	13.23 ± 0.62	12.28 ± 0.55	13.71 ± 0.46	גובה (מטר)
0.22 ± 0.01	0.23 ± 0.01	0.18 ± 0.01	0.18 ± 0.01	קוטר בגובה החזה (מטר)
0.35 ± 0.14	0.35 ± 0.16	0.32 ± 0.10	0.35 ± 0.10	מדד התחרות
-0.390 p = 0.033	-0.245 p = 0.185	-0.327 p = 0.096	-0.052 p = 0.791	מדד תחרות x קוטר בגובה בית החזה מתאם זוגי (r)
0.211 p = 0.372	0.028 p = 0.917	0.092 p = 0.649	0.100 p = 0.605	מדד התחרות x גובה מתאם זוגי (r)
5.58 ± 0.39	5.37 ± 0.39	5.41 ± 0.29	5.38 ± 0.53	תוספת הגדילה השנתית הכוללת / Σ מספר העצים (סמ"ר)
0.75 ± 0.05	0.59 ± 0.06	0.45 ± 0.04	0.43 ± 0.04	צפיפות ביבי שרף (ביבים לממ"ר)

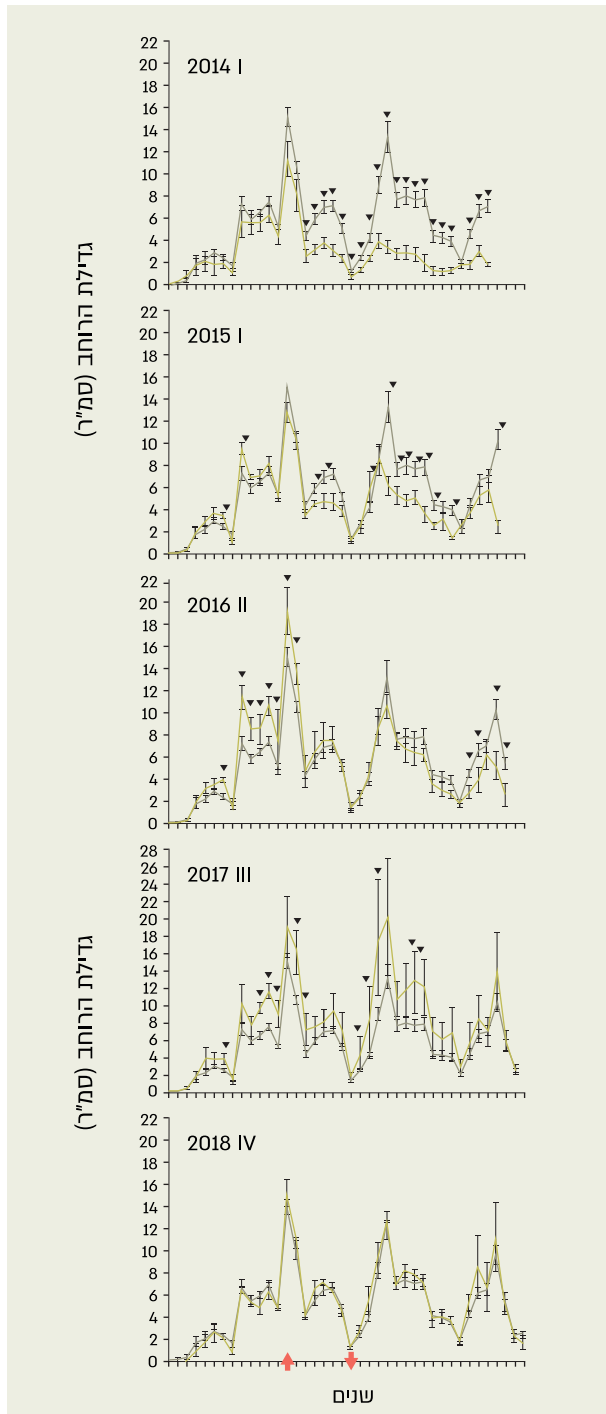
טבלה 2

מבחינת מתאם נעשו בין מדד התחרות (NCI) לבין קוטר העצים שנמדד בגובה בית החזה (Diameter at Breast Height, DBH), ובין NCI לבין גובה העצים (SBA (height)). חלקי מספר עצים היא תוספת הגדילה השנתית הממוצעת לעץ (BAI), וצפיפות ביבי השרף היא הממוצע השנתי בעשר השנים האחרונות לפני התמותה.

### ניתוח טבעות שנתיות

וזאת בהנחה כי קיים מכנה משותף לעצים שמתו בגלל חיפושיות קליפה באותה שנה. ואכן, נמצא כי לעצים שמתו באותה שנה היה דפוס צימוח שנתי דומה. מתוך כך, התגלו ארבעה דפוסי צימוח שונים של גדילת רוחב (באיור 3 מוצגות התוצאות מחלקת צרעה). דפוס צימוח I מייצג עצים שמתו בצרעה בשנים 2014 וב-2015, ובהרטוב בשנים

נמצא קשר חיובי וחזק בין תוספת הגדילה השנתית לבין משקעים ממוצעים שנתיים בשני העומדים בעצים החיים והמתים (0.6-0.7, r = 0.6-0.7, p < 0.0001). מניתוח טבעות העצים נמצא כי התרחשו מספר אירועי תמותה בין השנים 2014 ל-2018. לפיכך, חולקו העצים לקבוצות לפי שנת התמותה,



איור 3

**השוואת גדילת רוחב שנתית ממוצעת של עצים חיים ומתים בצרעה לאורך השנים בהתאמה לשנת התמותה**

קווים ירוקים מייצגים את כל העצים החיים שנדגמו, וקווים אדומים מייצגים את העצים המתים לפי שנת תמותה המצוינת בפינה השמאלית העליונה של כל גרף. מספר רומי (I-IV) מימין לשנת התמותה מייצג את דפוס הגדילה של אותה קבוצה. משולשים שחורים מייצגים הבדלים מובהקים ( $p < 0.05$ ) בממוצע גדילת הרוחב השנתית בין העצים המתים לחיים. חץ עולה על ציר X מציין את השנה הגשומה ביותר וחץ יורד את השנה השחונה ביותר. קווי הסטייה מייצגים שגיאת תקן.

2014 ו-2018. עצים אלה הראו עיכוב משמעותי בצימוח בהשוואה לעצים החיים ברוב השנים, ובייחוד מאז 1995. העיכוב היחסי בצימוח היה בולט יותר בשנים הגשומות 1983, 1992 ו-2003, דבר המצביע על תגובה חלשה של העצים האלה למשקעים גבוהים. דפוס צימוח II ייצג עצים שמתו בצרעה בשנת 2016. קצב הגידול של העצים האלה היה גבוה יותר מזה של העצים שלא מתו, בייחוד בשנים הראשונות לחייהם, דבר המצביע על תגובה חזקה למשקעים גבוהים, יותר מזו של עצים ששרדו. עם זאת, בעקבות משקעים נמוכים מהממוצע בשנת 1999, ועד מותם בשנת 2016, העצים הללו הראו תגובת צימוח חלשה יותר מהעצים החיים. דפוס צימוח III ייצג עצים שמתו בצרעה בשנת 2017, ושהתאפיינו בקצב גידול גבוה יותר לכל אורך חייהם ועד עשר השנים האחרונות לפני התמותה. קצב הצמיחה הגבוה לא חזר לקדמותו לאחר הבצורת של שנת 2011. דפוס צימוח IV ייצג עצים שמתו בצרעה בשנת 2018, ובהרטוב בשנים 2016 ו-2017. עצים אלה גדלו בקצב צימוח דומה לזה של העצים החיים (איור 3).

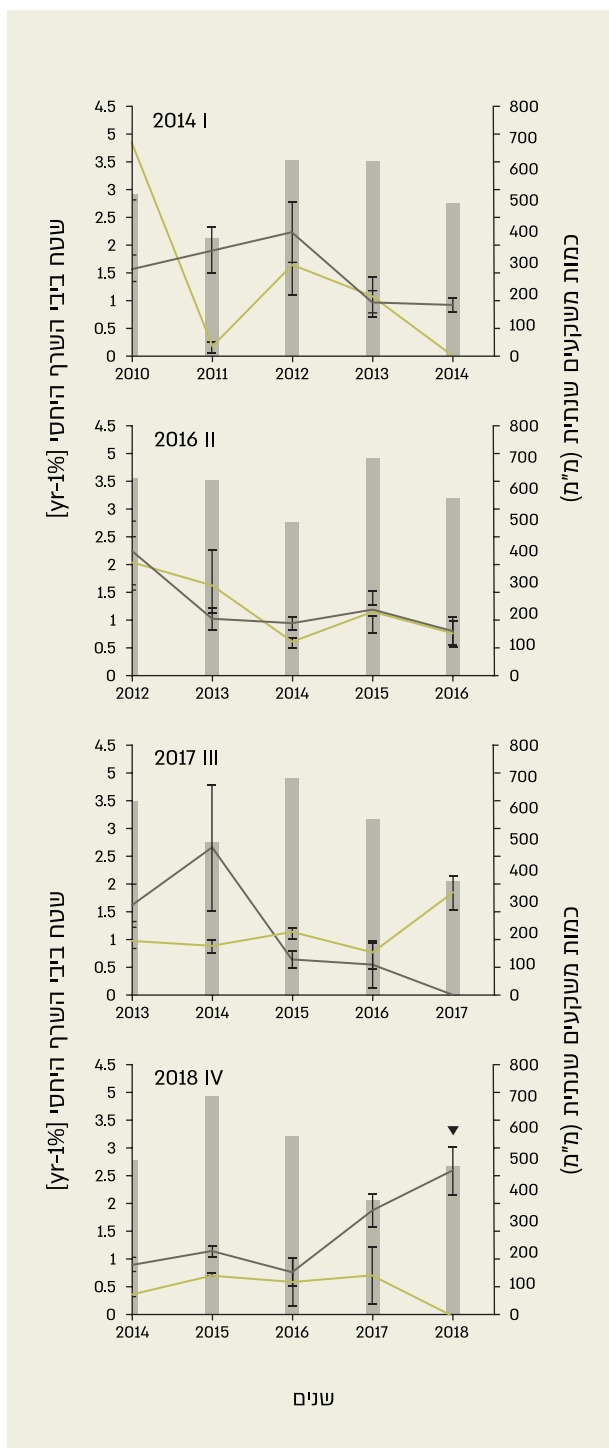
**ניתוח ביבי שָׁרף**

נמצא מתאם שלילי בין תוספת הגדילה השנתית לצפיפות ביבי השרף בעצים חיים בשני האתרים, הרטוב ( $r = -0.82$ ,  $p < 0.0002$ ) וצרעה ( $r = -0.69$ ,  $p < 0.004$ ), בעוד שלא נמצא קשר בין תוספת הגדילה השנתית לצפיפות ביבי השרף בעצים המתים שנדגמו (טבלה 3). אף לא אחד מהפרמטרים האקלימיים נמצא במתאם מובהק עם צפיפות ביבי השרף (לא מוצג). ניתוח צפיפות ביבי השרף של העצים המתים לפי שנת התמותה מראה כי ברוב המקרים (למעט עצים שמתו בהרטוב בשנת 2014 ובצרעה בשנת 2016) העצים הראו כחיתה משמעותית בצפיפות ביבי השרף בשנה האחרונה לחייהם (איור 4). נוסף על כך, שטח ביבי השרף היחסי (אחוז ביבי שרף מהטבעת) הצטמצם משמעותית בכל העצים בשנה האחרונה לצמיחתם, למעט העצים שמתו בצרעה בשנת 2016 (איור 5). נראה שבעצים שמתו, השונות הבין-שנתית בצפיפות ביבי השרף הייתה רבה יותר.

עומד	עצים	מתאם (r)	מובהקות (p)
הרטוב	חיים	-0.820	0.0002
	מתים	-0.415	0.124
צרעה	חיים	-0.691	0.004
	מתים	0.046	0.870

טבלה 3

מקדם מתאם פירסון (r) בין צפיפות ביבי השרף לבין גדילת הרוחב של העצים החיים והמתים בהרטוב ובצרעה



איור 5

**שטח ביבי השרף היחסי לפי שנות תמותה בחמש השנים שקדמו לתמותה בצרעה**

שטח הביבים נקבע כאחוז משטח הטבעת השנתית. קווים כחולים מייצגים עצים חיים, וקווים אדומים מייצגים עצים מתים. משולשים שחורים מייצגים הבדלים מובהקים ( $p < 0.05$ ) בממוצע שטח ביבי השרף היחסי בין העצים החיים למתים. עמודות אפורות מייצגות כמות משקעים שנתית (מ"מ). דפוס גדילת הרחב מצוין על יד שנת התמותה במספר רומי (I-IV). קווי השיאה מייצגים את שגיאת התקן.



איור 4

**צפיפות ביבי השרף ב-10 השנים שקדמו לתמותה לפי שנות תמותה העצים בצרעה**

קווים ירוקים מייצגים עצים חיים, וקווים אדומים מייצגים עצים מתים. משולשים שחורים מציינים הבדלים מובהקים ( $p < 0.05$ ) בממוצע צפיפות ביבי השרף בין העצים החיים למתים. העמודות מייצגות את כמות המשקעים השנתית (מ"מ). דפוס גדילת הרחב מצוין על יד שנת התמותה במספר רומי (I-IV). קווי הסטייה מייצגים את שגיאת התקן.



על כך שהירידה בצימוח הרוחב לבדה אינה יכולה להסביר את כל מקרי התמותה. באמצעות אותו מסד נתונים של טבעות עצים דיווחו Cailleret ושות' (2019) כי עלייה בשונות הצמיחה הבין-שנתית וירידה בסנכרון הצמיחה באוכלוסיית עצים יכולות לחזות תמותה סלקטיבית של עצי מחט. דבר זה מרמז שקיימת שונות בצימוח הרוחב בעצים בתוך האוכלוסייה, שבאה לידי ביטוי בעיקר בתנאים תת-מיטביים. אנו משערים שהבסיס לשונות זו הוא גנטי, אולם אין לשלול גם השפעה סביבתית (תא השטח) על השונות בתגובת העצים לתנאי בית הגידול.

ארבעה דפוסי הצימוח שנמצאו במחקר הנוכחי בקרב אוכלוסיית העצים המתים, מחזקים את ההנחה כי קיימת שונות בצימוח העצים. אנו מניחים כי הבדלים אלה קיימים ממילא בתוך האוכלוסייה, ומתגברים בשל התנאים התת-מיטביים שהעצים גדלים בהם. הנחה זו מתחזקת לנוכח דפוסי הגדילה הנוספים והשונים זה מזה. דפוסי הצימוח II ו-III הראו צמיחת רוחב מוגברת בהשוואה לעצים חיים (איור 3). עם זאת, בעצים מדפוס צימוח II קצב הצימוח פחת בעקבות הבצורת בשנת 1999, ואילו בעצים עם דפוס צימוח III הצימוח פחת לאחר הבצורת בשנת 2011. סביר להניח שיכולת ההתאוששות של עצים אלה לאחר בצורת פחותה יותר מזו של העצים החיים, ולכן צימוח הרוחב שלהם הלך ודעך עד שירד אל מתחת לכושר הצימוח של העצים החיים. מחקרים קודמים הראו כי פחיתה מהירה בצימוח רוחב לאחר שנים רבות של צימוח מוגבר מצביעה על סיכון גבוה לתמותה (Hentschel et al., 2013; Voltas et al., 2014). DeSoto ושות' (2020) הראו כי עצי מחט בעלי כושר התאוששות ירוד נוטים למות לאחר תקופת בצורת. מחקר אחר הציע שפחיתה בצימוח הרוחב לאחר שנים של צימוח מוגבר מאפיינת עצים שחוו כשל הידראולי (Gessler et al., 2018). בעקבות הכשל מופר מעבר המים בעצה, ונגרמים שינויים בפיזיולוגיית העץ, כולל הפסקת גדילה וירידה בתהליכי חילוף חומרים (David-Schwartz et al., 2019; Rehschuh et al., 2020; Skelton, 2020). מחקרים קודמים הראו כי עצי אורן הגדלים בבתי גידול יובשניים למחצה חווים כשל הידראולי (Klein et al., 2013; David-Schwartz et al., 2016). אם נביא בחשבון שתנאי האקלים בחלקות היער שנבחנו במחקר הנוכחי הם מתחת לסף המיטבי של אורן ברוסיה, ניתן להעריך כי העצים המתים סבלו משיעור כלשהו של כשל הידראולי, שחולל את הפחיתה בצימוח הרוחב שלהם. אפשרות של כשל הידראולי לא נבחנה בפועל במחקר הנוכחי.

#### הקשר בין התפתחות ביבי שרף ותמותת עצים

עקת יובש מגבירה את הסיכון להרעבת פחמן (carbon starvation), דבר המוביל לדלדול מאגרי הפחמן בעץ ולפגיעה בהקצאתו לחלקי העץ הלא יצרניים (Adams et

נתוני האקלים באזור המחקר מצביעים על כך שהעצים שנבחנו נמצאו בעקת מים ממושכת מאחר שכמות המשקעים הממוצעת לאורך כל חייהם היא  $505 \pm 20$  מ"מ לשנה, פחות מהסף (600 מ"מ) שדווח בעבר סף כמיטבי עבור אורן ברוסיה (Sarris et al., 2007). מצאנו שתגובת הצמיחה של העצים לאירועים האקלימיים, שהתבטאה בגדילת הרוחב, שונה אצל עצים שונים באוכלוסיות אורן ברוסיה שנדגמו, ומשליכה על אירועי התמותה שנצפו. העצים שמתו התאפיינו לפחות באחד מדפוסי הגדילה הבאים: (1) צמיחה איטית לאורך השנים, (2) התאוששות מוגבלת לאחר בצורת, (3) פחיתה בצימוח לאחר שנות צמיחה מוגברת, (4) ירידה בצפיפות ביבי השרף ובשטח היחסי שהם תופסים מכלל שטח העצה.

#### הקשר בין גדילת הרוחב ותמותת עצים

גודל העצים ומדד התחרות של העצים המתים היו דומים לאלה של העצים החיים בשני העומדים. היעדר הבדל במשתנים אלה בין שתי הקבוצות מצביע על כך שתמותת העצים לא נבעה מהבדלים בתנאים המקומיים, והשפעתם על תמותת העצים ככל הנראה שולית. ביתוח כלל העצים מצאנו שמרבית העצים המתים במחקר זה הציגו, בייחוד לאחר שנים יבשות, תגובת צימוח חלשה לשונות הבין-שנתית במשקעים שאופיינית לאקלים הים תיכוני (Tielbörger et al., 2014). לעומתם, העצים החיים הראו תגובת צימוח חדה ביחס למשקעים. חלוקת קבוצת העצים המתים לפי שנות תמותה הראתה שעצים שמתו באותה שנה הציגו דפוס צימוח דומה. דפוס הצימוח I של העצים שמתו בחלקת צרעה בשנת 2014 התאפיין בקצב צימוח איטי יותר מאלה שמתו בשנים שלאחר מכן. דבר דומה ניתן לומר על העצים שמתו בשנים 2015 ו-2016. בשלוש הקבוצות נראה כי שנת 1994, שהייתה שנה מעוטת משקעים (431 מ"מ), הייתה השנה שהחלה בה האטה בצימוח הרוחב. ההאטה באה לידי ביטוי בחולשת העצים, ובסופו של דבר הם מתו. העצים שמתו בשנת 2017 הציגו צימוח טוב יותר מהעצים החיים לאורך השנים, אולם התקשו לחזור לצימוח המוגבר שאפיינ אותם לאחר שנת הבצורת ב-2011.

דפוס צימוח I כלל עצים שצמיחת הרוחב שלהם הייתה איטית לאורך כל השנים ביחס לעצים ששרדו. צמיחת רוחב איטית שכזו היא מדד מוכר ומתועד היטב לתמותת עצים (Dorman et al., 2015; Berdanier and Clark, 2016; Gessler et al., 2018). Cailleret ושות' (2017) הראו כי צמיחת רוחב איטית קשורה ל-84% מאירועי התמותה של מינים רבים. מעניין, שאותו מחקר הראה כי צמיחה איטית לאורך השנים שלפני התמותה שכיחה יותר אצל עצי מחט מאשר אצל רחבי עלים. עם זאת, מחקרים אלה מצביעים



העץ. העובדה כי אותות סביבתיים משפיעים על ייצור ביבי השרף פחות מאשר גדילת הרוחב, מעידה על חשיבות ביבי השרף שמשמשים מנגנוני הגנה הכרחיים לשרידותו של העץ. השערה זו נתמכת גם בתוצאות המחקר שערכו פוקס ושות' (2018). מחקרם הראה שבאורן ירושלים הצימוח הוא התהליך הראשון המושפע מבצורת, ואילו מטבוליטים משניים, כולל מדדי שרף, מושפעים מאוחר יותר כתגובה לעקה.

### מסקנות

תוצאות המחקר הנוכחי מצביעות על כך שערכוב ממושך בצימוח הרוחב, צימוח רוחב ירוד בעקבות בצורת וירידה במדדי ביבי השרף הם משתנים משמעותיים לזיהוי עצי אורן ברוטיה הנתונים בסכנת תמותה. כמו כן, דפוסים הצמיחה השונים שנמצאו במחקר זה, מעידים על השונות הטבעית באוכלוסיית העצים, המתבטאת בצימוח רוחב שונה על רקע תנאי האקלים הקשים. לנוכח תחזיות שינוי האקלים הצופות לאזורנו עתיד יבש יותר בשל שינוי במשטר המשקעים ועלייה בטמפרטורות (Spinoni et al., 2018), אנו צופים כי תמותת עצים ממין אורן ברוטיה בישראל תתגבר. ניכר כי תמותת העצים מתרחשת בהתאם למצב העץ, כך שעם שינוי האקלים עצים רבים יותר יושפעו לרעה מעקת יובש. עצים שמושפעים לרעה מתקופות יובש נעשים חלשים ונמצאים בסכנת תמותה, בעיקר בעקבות התקפת חיפושיות קליפה. בהתחשב בעובדה שיערות ישראל אינם בית הגידול הטבעי של אורן ברוטיה, מומלץ לעקוב מקרוב אחר חלקות נטועות שמתרחשת בהן תמותת עצים, ולאתר פרטים שמשגשים גם בתקופות עם מיעוט משקעים המלוות בהתקפות חיפושיות קליפה, במטרה לטכח טיפוסים אלה לנטיעות עתידיות.

### תודות

מחקר זה בוצע במימון הקרן הקימת לישראל, תוכנית מספר 10-03-4387-18.

בעקבות זאת, ישנה פחיתה בייצור מטבוליטים משניים, ובכללם השרף (al., 2017; Gaylord et al., 2015; Netherer et al., 2015). תוצאות המחקר הנוכחי מדגימות ירידה במדדי ביבי השרף בעצים השייכים לדפוסים גידול III ו-IV שהציגו צימוח מוגבר או דומה לזה של העצים החיים, בהתאמה (איור 3, איור 4). נראה שירידה במדדי ביבי השרף, ולא גדילת הרוחב בעצים אלה, היא הגורם הקובע את רגישותם לתמותה בעקבות התקפת חיפושית קליפה. נוסף על כך, עצים עם דפוסים צימוח I, III ו-IV הציגו פחיתה בשטח היחסי של ביבי השרף שנה לפני התמותה (איור 3, איור 4). תוצאות מחקר זה תואמות מחקרים אחרים שהראו כי צפיפות ביבי שרף וגודלם היחסי מקנים הגנה מפני חיפושיות קליפה באורנים מהמינים *Pinus contorta* Dougl., *Pinus edulis* Engelm. ו-*Pinus flexilis* James (Gaylord et al., 2013; Ferrenberg et al., 2014). מחקרים אלה הראו ששינויים בהרכב או בזרימת השרף אינם משפיעים על רגישות העץ. לעומת זאת, Kolb ושות' (2019) הראו לאחרונה כי עקת יובש מפחיתה באופן משמעותי את זרימת השרף ב-*Pinus ponderosa*, ומגבירה בשל כך את רגישות העצים להתקפת חיפושית קליפה. עם זאת, מחקר שבחן את ביבי השרף בעצי אורן ירושלים בספרד, הראה ירידה בייצור ביבי השרף שנתיים לפני מות העץ שאוכלס בחיפושיות קליפה (Sangüesa-Barreda et al., 2015). חשוב לציין כי השונות במאפייני ביבי השרף קשורה להבדלים גנטיים (Moreira et al., 2015). לפיכך, השונות בצפיפות ביבי השרף בעצי אורן ברוטיה במחקר הנוכחי עשויה לשקף הבדלים גנטיים.

עצים עם דפוס צימוח II לא הראו ירידה בצפיפות ביבי השרף או בשטח הביבים היחסי, דבר המצביע על כך שגדילת הרוחב המועטה הייתה גורם דומיננטי בתמותת עצים אלה. מעניין לציין, שבניגוד לגדילת הרוחב, השינויים בצפיפות ביבי השרף לא נמצאו בזיקה מובהקת עם משקעים או טמפרטורות (תוצאות לא מובאות), וייתכן שהדבר מרמז על פלסטיות נמוכה של תכונה זו. פלסטיות נמוכה מעידה על תכונה יציבה וכנראה משמעותית לקיום

### מקורות

Adams HD, Zeppel MJB, Anderegg WRL, Hartmann H, Landhäuser SM, Tissue DT, et al. 2017. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution*, 1(9), 1285–1291.

Allen CD, Breshears DD, and McDowell NG. 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8), art129.

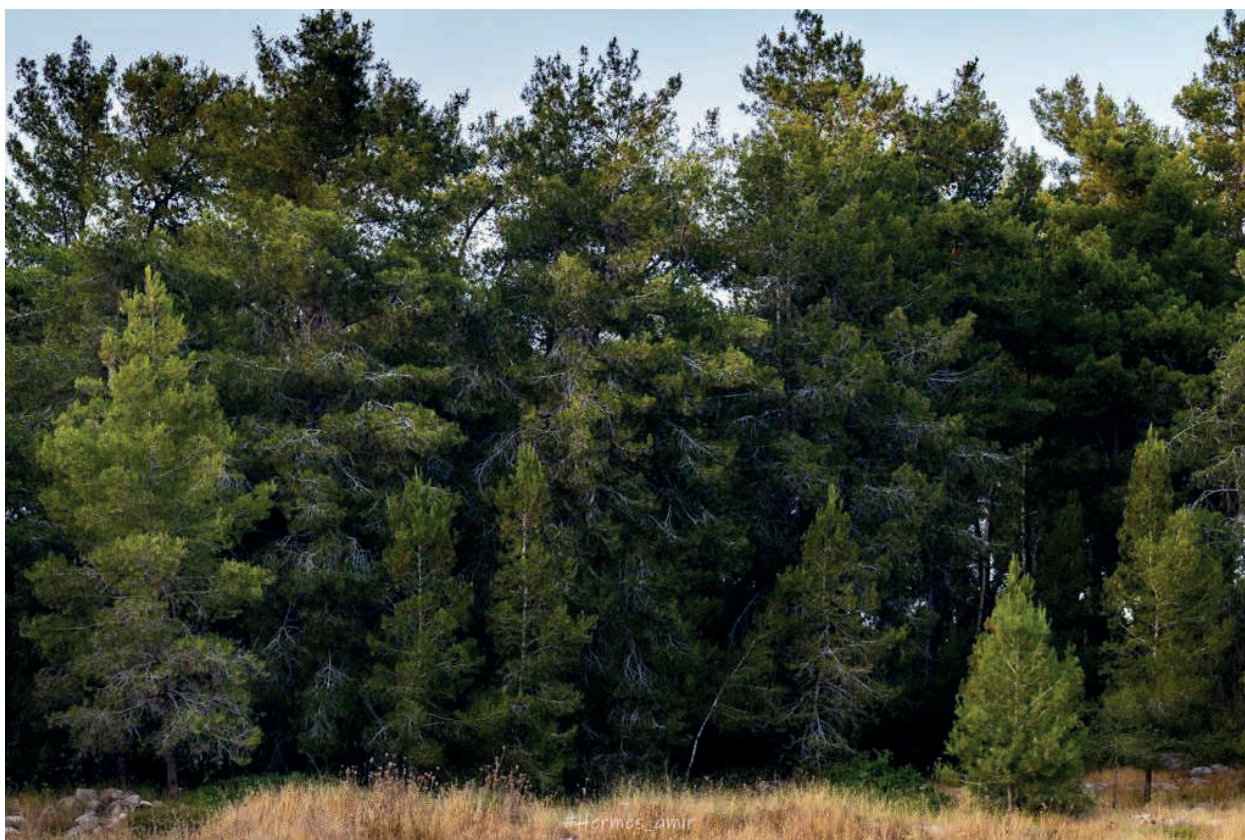
זמסקי א. 1970. השפעת תנאי מיקרו-אקלים על יצירת ביבי שרף והפרשת השרף באורן ירושלים. **ליערן**, 1-2, 7-17.

שילר ג והר נ. 2015. סקר התפתחות העצים במטעי אם לזרעים של אורן ירושלים (*Pinus halepensis*) בישראל (1985–2014). **יער**, 14, 15–23.

שילר ג. 2013. גידול עצי יער ויערות בישראל, **ארץ של סקר המדבר**. <https://israelforests.wordpress.com>

- Fritts H. 2012. *Tree Rings and Climate*. Elsevier Science.
- Gaylord ML, Kolb TE, and McDowell NG. 2015. Mechanisms of piñon pine mortality after severe drought: A retrospective study of mature trees. *Tree Physiology*, 35(8): 806–816.
- Gaylord ML, Kolb TE, Pockman WT, Plaut JA, Yopez EA, Macalady AK, et al. 2013. Drought predisposes piñon–juniper woodlands to insect attacks and mortality. *New Phytologist*, 198(2), 567–578.
- Gessler A, Cailleret M, Joseph J, Schönbeck L, Schaub M, Lehmann M, et al. 2018. Drought induced tree mortality – a tree-ring isotope based conceptual model to assess mechanisms and predispositions. *New Phytologist*, 219(2), 485–490.
- Giorgi F and Lionello P. 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change*, 3(2–3), 90–104.
- Hall DE, Yuen MMS, Jancsik S, Quesada AL, Dullat HK, and Li M. 2013. Transcriptome resources and functional characterization of monoterpene synthases for two host species of the mountain pine beetle, lodgepole pine (*Pinus contorta*) and jack pine (*Pinus banksiana*). *BMC Plant Biology*, 13, 80.
- Hentschel R, Rosner S, Kayler ZE, Andreassen K, Børja I, Solberg S, et al. 2014. Norway spruce physiological and anatomical predisposition to dieback. *Forest Ecology and Management*, 322, 27–36.
- Kane JM and Kolb TE. 2010. Importance of resin ducts in reducing ponderosa pine mortality from bark beetle attack. *Oecologia*, 164(3), 601–609.
- Klein T, Di Matteo G, Rotenberg E, Cohen S, and Yakir D. 2013. Differential ecophysiological response of a major Mediterranean pine species across a climatic gradient. *Tree Physiology*, 33(1), 26–36.
- Kolb T, Keefover-Ring K, Burr SJ, Hofstetter R, Gaylord M, and Raffa KF. 2019. Drought-mediated changes in tree physiological processes weaken tree defenses to bark beetle attack. *Journal of Chemical Ecology*, 45(10), 888–900.
- Lewinsohn E, Gijzen M, Muzika RM, Barton K, and Croteau R. 1993. Oleoresinosis in Grand Fir (*Abies grandis*) saplings and mature trees (Modulation of this wound response by light and water stresses). *Plant Physiology*, 101(3), 1021–1028.
- McDowell NG. 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155(3), 1051–1059.
- Mendel Z. 1998. Biogeography of *Matsucoccus josephi* (Homoptera: Matsucoccidae) as related to host resistance in *Pinus brutia* and *Pinus halepensis*. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(3), 323–330.
- Mendel Z, Branco M, and Battisti A. 2016. Invasive sap-sucker insects in the Mediterranean Basin. In: Paine TD and Lieutier F (Eds). *Insects and Diseases of Mediterranean Forest Systems*. Cham: Springer International Publishing. pp. 261–291.
- Moreira X, Zas R, Solla A, and Sampedro L. 2015. Differentiation of persistent anatomical defensive structures is costly and determined by nutrient availability and genetic growth-defence constraints. *Tree Physiology*, 35(2), 112–123.
- Ne'eman G and Trabaud L. 2000. *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Leiden: Backhuys Publishers.
- Netherer S, Matthews B, Katzensteiner K, Blackwell E, Henschke P, Hietz P, et al. 2015. Do water-limiting conditions predispose Norway spruce to bark beetle attack? *New Phytologist*, 205(3), 1128–1141.
- Ogle K, Whitham TG, and Cobb NS. 2000. Tree-ring variation in pinyon predicts likelihood of death following severe drought. *Ecology*, 81(11), 3237–3243.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, and Vennetier M. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660–684.
- Anderegg WRL, Hicke JA, Fisher RA, Allen CD, Aukema J, Bentz B, et al. 2015. Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208(3), 674–683.
- Bachar A, Markus-Shi J, Regev L, Boaretto E, and Klein T. 2020. Tree rings reveal the adverse effect of water pumping on protected riparian *Platanus orientalis* tree growth. *Forest Ecology and Management*, 458, 117784.
- Berdanier AB and Clark JS. 2016. Multiyear drought-induced morbidity preceding tree death in southeastern U.S. forests. *Ecological Applications*, 26(1), 17–23.
- Bigler C and Bugmann H. 2003. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(2), 210–221.
- Brewer PW. 2014. Data management in dendroarchaeology using Tellervo: Tree-Ring Society.
- Cailleret M, Dakos V, Jansen S, Robert EMR, Aakala T, Amoroso MM, et al. 2019. Early-Warning Signals of Individual Tree Mortality Based on Annual Radial Growth. *Frontiers in Plant Science* 9, 1964.
- Cailleret M, Jansen S, Robert EMR, Desoto L, Aakala T, Antos JA, et al. 2017. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global Change Biology*, 23(4), 1675–1690.
- Canham CD, Papaik MJ, Uriarte M, McWilliams WH, Jenkins JC, and Twery M. 2006. Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in New England forests. *Ecological Applications*, 16(2), 540–554.
- Chambel M, Climent J, Pichot C, and Ducchi F. 2013. Mediterranean Pines (*Pinus halepensis* Mill. and *Pinus brutia* Ten). In: Pâques LE (Ed). *Forest Tree Breeding in Europe*. Springer Netherlands. pp. 229–265.
- David-Schwartz R, Paudel I, Mizrahi M, Delzon S, Cochard H, Lukyanov V, et al. 2016. Indirect evidence for genetic differentiation in vulnerability to embolism in *Pinus halepensis*. *Frontiers in Plant Science*, 7, 768.
- David-Schwartz R, Stein H, Raveh E, Granot D, Carmi N, and Klein T. 2019. Plant response to drought stress. In: Dai W (Ed). *Stress Physiology of Woody Plants*. Boca Raton: CRC Press. pp. 93–131.
- DeSoto L, Cailleret M, Sterck F, Jansen S, Kramer K, Robert EMR, et al. 2020. Low growth resilience to drought is related to future mortality risk in trees. *Nature Communications*, 11(1), 545.
- Dorman M, Svoray T, Perevolotsky A, Moshe Y, and Sarris D. 2015. What determines tree mortality in dry environments? A multi-perspective approach. *Ecological Applications*, 25(4), 1054–1071.
- Duke NC, Kovacs JM, Griffiths AD, Preece L, Hill DJE, van Oosterzee P, et al. 2017. Large-scale dieback of mangroves in Australia's Gulf of Carpentaria: A severe ecosystem response, coincidental with an unusually extreme weather event. *Marine and Freshwater Research*, 68(10), 1816–1829.
- Ferrenberg S, Kane JM, and Mitton JB. 2014. Resin duct characteristics associated with tree resistance to bark beetles across lodgepole and limber pines. *Oecologia*, 174(4), 1283–1292.
- Fonti P, von Arx G, Garcia-González I, Eilmann B, Sass-Klaassen U, Gärtner H, and Eckstein D. 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185(1), 42–53.
- Fox H, Doron-Faigenboim A, Kelly G, Bourstein R, Attia Z, Zhou J, et al. 2018. Transcriptome analysis of *Pinus halepensis* under drought stress and during recovery. *Tree Physiology* 38(3): 423–41.

- Sarris D, Christodoulakis D, and Körner C. 2007. Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Global Change Biology*, 13(6), 1187–1200.
- Seidl R, Thom D, Kautz M, Martin-Benito D, Peltoniemi M, Vacchiano G, et al. 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7(6), 395–402.
- Skelton RP. 2020. Quantifying plant hydraulic function becomes a tall order. *Journal of Experimental Botany*, 71(14), 3927–3929.
- 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.
- Tielbörger K, Bilton MC, Metz J, Kigel J, Holzapfel C, Lebrija-Trejos E, et al. 2014. Middle-Eastern plant communities tolerate 9 years of drought in a multi-site climate manipulation experiment. *Nature Communications*, 5, 5102.
- Voltas J, Camarero JJ, Carulla D, Aguilera M, Ortiz A, and Ferrio JP. 2013. A retrospective, dual-isotope approach reveals individual predispositions to winter-drought induced tree dieback in the southernmost distribution limit of Scots pine. *Plant, Cell & Environment*, 36(8), 1435–1448.
- Werker E and Fahn A. 1969. Resin ducts of *Pinus halepensis* Mill. – Their structure, development and pattern of arrangement. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 62(4), 379–411.
- Oppenheimer HR. 1967. *Mechanisms of Drought Resistance in Conifers of the Mediterranean Zone and the Arid West of the U.S.A. Part 1: Physiological and Anatomical Investigations*. Final Report on project No. A10-FS 7, Grant No. FGIs-119. Rehovot: The Hebrew University of Jerusalem.
- Osem Y, Ginsberg P, Tauber I, Atzmon N, and Perevolotsky A. 2008. Sustainable management of mediterranean planted Coniferous forests: An Israeli definition. *Journal of Forestry*, 106(1), 38–46.
- Phillips OL, van der Heijden G, Lewis SL, López-González G, Aragão LEOC, Lloyd J, et al. 2010. Drought–mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*, 187(3), 631–646.
- Rehsehuh R, Cecilia A, Zuber M, Faragó T, Baumbach T, Hartmann H, et al. 2020. Drought-induced xylem embolism limits the recovery of leaf gas exchange in Scots pine. *Plant Physiology*, 184(2), 852–864.
- Reid RW and Watson JA. 1966. Sizes, distributions, and number of vertical resin ducts in lodgepole pine. *Canadian Journal of Botany*, 44(4), 519–525.
- Sangüesa-Barreda G, Linares JC, and Camarero JJ. 2015. Reduced growth sensitivity to climate in bark-beetle infested Aleppo pines: Connecting climatic and biotic drivers of forest dieback. *Forest Ecology and Management*, 357, 126–137.



חלקה ותיקה של אורן ברוטייה ביער בן שמן. בחלקה יש התחדשות טבעית של אורנים צילום: אמיר הרמס