

## יעילות ניצול מים בעצי יער - עדיפות לאורן ירושלים על פני אלון מצוי

תמיר קליין<sup>[2,1]\*</sup>, עידן שפרינגר<sup>[2]</sup>, בן פיקלר<sup>[2]</sup>, גיל אלבז<sup>[2]</sup>,  
שבחאי כהן<sup>[3]</sup> ודן יקר<sup>[2]</sup>

<sup>[1]</sup> המכון הבוטני, אוניברסיטת באזל, שווייץ

<sup>[2]</sup> המחלקה למדעי הסביבה, מכון ויצמן למדע, רחובות

<sup>[3]</sup> המכון למדעי הקרקע, המים, והסביבה, מנהל המחקר החקלאי - מרכז וולקני, בית דגן

\* Tamir.klein@unibas.ch



חזית המחקר

## תקציר

עמידם של נופי היער בישראל תלוי במידה רבה בתכונות האקו-פיזיולוגיות של מיני העצים המרכיבים אותם. אלון מצוי ואורן ירושלים הם שני מיני עצי היער הנפוצים בארץ, אולם הם נבדלים זה מזה בתכונות רבות, לרבות עמידות ליובש. לאור הציפייה להחרפת משבר המים ותכיפות הבצורת באזור, בא מחקר זה לבדוק את צריכת המים של שני המינים בתנאי שדה ובמהלך השנה. השערתנו הייתה כי לאורן ירושלים קצבי דיות נמוכים יותר ויעילות ניצול מים גבוהה יותר מאשר לאלון המצוי.

במחקר זה מדדנו קצבי דיות והטמעה בעצי אלון ואורן בוגרים הגדלים זה לצד זה בשני אתרים, במהלך שבעה ימי מדידה בין מאי 2010 ליוני 2011. חישובנו יעילות ניצול מים מתוך מדידות אלה, וכן מתוך יחס האיזוטופים של פחמן ( $\delta^{13}\text{C}$ ) בטבעות גידול של ארבע שנים מייצגות.

קצבי הדיות הממוצעים היו  $0.2-2.2$  ו- $0.5-3.9$  מילי-מול למ"ר עלים בשנייה אצל אורנים ואלונים, בהתאמה. ממוצעי ה- $\delta^{13}\text{C}$  היו גבוהים ב- $1.5\%$  בטבעות הגידול של האורן לעומת האלון, ויעילות ניצול המים בעלים הייתה  $75$  ו- $64$  מיקרו-מול פחמן דו-חמצני למול מים אצל האורנים והאלונים, בהתאמה.

גילום התוצאות לחלקות יער של שני המינים הראה כי משמעות ההבדלים בדיות היא צריכת מים גבוהה ב- $30\%$  בחלקת אלונים לעומת חלקת אורנים. ברמת משקעים אופיינית של  $500$  מ"מ בשנה, מוערכת נצולת המים (water yield), כלומר ההפרש בין מי המשקעים למי האידוי-דיות בכ- $41$  ו- $143$  מ"מ בחלקת אלונים ואורנים, בהתאמה.

המשמעות היא כמויות נגר ומי תהום גבוהות יותר ביער האורנים בהשוואה לחורש האלונים.

**מילות מפתח:** הטמעה · טבעות גידול שנתיות · מוליכות פיוניות · נצולת מים · עמידות ליובש · צריכת מים

## מבוא

הדיות מכתוב את כמות המים הדרושה לעץ, ולכן חשוב להבנת חלקו של העץ במשק המים המקומי. ביערות שעיקרם מספר מצומצם של מיני עצים (כמו בישראל), הבדלים בקצבי הדיות עשויים להתבטא בשינויים גדולים במשק המים של היער [28]. שינויים אלה ישפיעו, בתורם, על נצולת המים (water yield) – ההפרש בין מי המשקעים למי האידוי-דיות) הזמינים לשימושים אחרים, כגון מילוי מחדש של מי תהום, זרימה בנחלים, ומים לשימוש האדם [2]. מבחינה פיזיולוגית חשובה גם יעילות ניצול המים של העץ, שהיא היחס בין כמות הפחמן המוטמע לכמות אדי המים העוברת בפיוניות. מדד זה ניתן לחישוב מתוך מדידות בעלים בשדה, אולם שינויים תכופים בעוצמת האור ובטמפרטורה גורמים לתנודות גדולות בערכיו. לחלופין, ערכים אינטגרטיביים של יעילות ניצול מים ניתנים לחישוב מתוך יחס האיזוטופים של פחמן ( $\delta^{13}\text{C}$ ) ברקמה צמחית, למשל בטבעות גידול שנתיות של עצים. צמחים מקבעים בקצב אטי מעט יותר את איזוטופ הפחמן הכבד ( $^{13}\text{C}$ ), ולכן ברקמה צמחית יימצאו ערכי  $\delta^{13}\text{C}$  שליליים (בסביבות  $-30\%$ ). בעקת יובש יורדת מוליכות הפיוניות, ואיתה עולים ערכי  $\delta^{13}\text{C}$  עד ל- $20\%$  כך שהם משקפים יעילות ניצול מים גבוהה יותר [2, 3, 13, 24]. במחקר קודם הראינו את תקפותה של שיטה זו בעצי יער [7], והדבר אושש במחקרים נוספים.

תצורות היער הנפוצות בישראל הן יער, לרוב נטוע, של אורן ירושלים (*Pinus halepensis*) וחורש טבעי של אלון מצוי (*Quercus calliprinos*). אורן ירושלים הוא עץ מחטני בגובה  $20-10$  מטר, ובעל מערכת שורשים רדודה יחסית, המגיעה לעומק מרבי של  $5$  מטר [9]. מין זה מאכלס שטחים נרחבים באגן הים התיכון, לעתים בליווי מינים נוספים של ברוש ואורן [18, 12]. במהלך הקיץ ממזער האורן את מוליכות הפיוניות בעלים בפוטנציאל מים של  $[-2.8]$  מגה-פסקל, וכך נמנע מתנאי היובש. אלון מצוי הוא עץ רחב-עלים בגובה  $3-5$  מטר, ובעל שורשים המעמיקים עד ל- $10$  מטר [16]. מין זה שולט בחורש הטבעי באגן המזרחי של הים התיכון, בעיקר לצד מיני אלה ותת-יער מפותח [17, 22]. האלון פעיל במהלך רוב חודשי השנה בזכות עמידותו ליובש ושימור מוליכות הפיוניות בפוטנציאל מים קטן מ- $[-4.0]$  מגה-פסקל (כלומר שומר על פיוניות פתוחות גם כשהאדמה יבשה מאוד). טווח רחב זה של פוטנציאל מים נקרא נטייה לאנאיזהידריות, שלא כמו מינים המתפקדים בטווח צר יחסית (נוטים לאיזהידריות, כלומר סוגרים את הפיוניות בזמן שהאדמה יבשה מאוד), כדוגמת אורן ירושלים [8].

להבדלים באופי הבקרה על מוליכות הפיוניות (אנ/איזהידריות) השפעה על קצבי הדיות ועל קצבי הטמעת הפחמן של העץ, ולכן על יכולת שרירותו בתנאי יובש קיצוניים [15, 29, 30].





יער אורן ירושלים באזור שממוצע המשקעים השנתי בו נמוך מ-300 מ"מ. בתנאים כאלה אלון מצוי לא מצליח לשרוד על אף עמידותו הגבוהה לתנאי בצורת. בחירת מין העצים עשויה להשפיע באופן משמעותי על נצולת המים של יערות | צילום: Manuela Negreanu

### קצבי דיות והטמעה

בכל אחד מתריסר עצי המחקר סומנו שני עלים או קווצות מחטים למדידות חוזרות של קצבי דיות והטמעה במהלך שבעה ימי שדה בין מאי 2010 ויולי 2011. בכל אחד מימי השדה התבצעה המדידה בשלושה-ארבעה מחזורים בין 8:30 ל-14:00, בעזרת תא מדידה המצויד בחיישן אופטי תת-אדום לפחמן דו-חמצני ולאדי מים (Licor-6400, נברסקה, ארה"ב). הטמפרטורה, הלחות היחסית ועוצמת האור בתא כוונו בזהות לתנאי הסביבה. בכל אחד מהעצים נמדדו שני עלים: עלה מואר (בשטח הפנים של הנוף) ועלה בצל חלקי. קצבי הדיות וההטמעה חושבו על בסיס שטח עלים אחיד, בהנחה של יחס פיוניות (בין צדו התחתון של העלה לצדו העליון) של 1 ו-10 לאורן ולאון, בהתאמה. הדיות נמדדו במילימול אדי מים למ"ר עלים בשנייה (1.08 גרם למ"ר בדקה), וההטמעה במיקרו-מול פחמן דו-חמצני למ"ר עלים בשנייה (0.16 גרם למ"ר בדקה). יעילות ניצול המים חושבה כיחס שבין קצב ההטמעה ומוליכות הפיוניות במדידה נתונה.

### יחס האיזוטופים של פחמן ( $\delta^{13}C$ ) בטבעות גידול

למדידות קצבי הדיות וההטמעה ניטלו קדוחות (cores) מחמישה עצי אורן ומשלושה עצי אלון בבית דגן, בעזרת מקדח ידני בקוטר 5.15 מ"מ (Haglof, שוודיה), בגובה 1.3 מטר מכיוון צפון. נבחר רצף של ארבע טבעות גידול שנתיות (1997-2000), שנפרסו כל אחת ל-4-12 פרוסות שוות ושימשו למדידת ערכי  $\delta^{13}C$  [7]. תוצאות ה- $\delta^{13}C$  שימשו לחישוב שיעור הפרקצונציה האיזוטופית של פחמן 13 ( $\Delta$ ), בחלקים לאלף (%), דהיינו עשיריות האחוז:

$$\Delta = (\delta^{13}Ca - \delta^{13}Ct) / (1 + \delta^{13}Ct) \quad (1)$$

למרות הידע האקופיזיולוגי הרב שהצטבר לגבי שני המינים של עצי היער הנפוצים בישראל, טרם דווחה השוואה כמותית של צריכת המים שלהם. בהתחשב באופיים השונה של האורן והאלון מבחינת הבקרה על מוליכות הפיוניות, לאור הבנת חשיבותם הרבה ביערות הארץ, ולנוכח הציפייה להחרפת משבר המים באזור, מטרת המחקר היא לבדוק את צריכת המים של שני המינים בתנאי שדה ובמהלך השנה. השערטנו הייתה כי לאורן ירושלים קצבי דיות נמוכים יותר ויעילות ניצול מים גבוהה יותר מאשר לאלון המצוי.

### שיטות

#### אתרי המחקר ועצי המחקר

בחודש מאי 2010 נבחרו שלושה עצי אורן ירושלים ושלושה עצי אלון מצוי בחלקת הניסוי בבית דגן. הטמפרטורה הממוצעת השנתית בבית דגן 20 מעלות צלזיוס, וכמות המשקעים השנתית הממוצעת 570 מ"מ. העצים ניטעו בשנת 1991 בטורים מקבילים, וקוטר גזעיהם 13.7-19.9 ס"מ לאורנים ו-11.5-18.5 ס"מ לאלונים (קוטר בגובה 1.3 מטר לאורנים וקוטר הגזע המרכזי בגובה 0.5 מטר לאלונים). בחודש דצמבר 2010 התווספו למחקר שלושה אורנים ושלושה אלונים בחלקה נטועה ביער הראל שליד בית שמש. הטמפרטורה הממוצעת השנתית שם 20 מעלות, וכמות המשקעים השנתית הממוצעת 490 מ"מ. העצים כבני 15-20 שנה, תוצר של התחדשות טבעית מזרעי הדור הראשון שניטע בשנות ה-30 במקום. קוטר גזעי האורנים 8.7-20.7 ס"מ, וקוטר גזעי האלונים 6.4-9.6 ס"מ. בשתי החלקות לא סופקה השקיה, ואת זמינות המים הכתיב משטר הגשמים.

הפיוניות והמזופיל (שכבת רקמת היסוד של העלה), בהתאמה (0.5).

גילום מרמת העלה לרמת החלקה

קצבי הדיות שנמדדו במהלך יום מדידות שימשו לחישוב סך הדיות היומי לעץ, לכל מין ויום מדידות:

$$T_d = T_m \times LA \times LC \times t_r \times 3,600 \times 18/1,000 \times 10^{-6} \quad (3)$$

$T_d$  הוא סך הדיות היומי (מ"מ לעץ ביום),  $T_m$  הוא קצב הדיות הממוצע מתוך 3-4 מדידות במהלך הבוקר ואחר הצהריים (מילי-מול למ"ר עלים בשנייה),  $LA$  הוא סך שטח העלים הממוצע של עץ בקוטר 15 ס"מ: 40.0 מ"ר לאלון מצוי לפי משוואה אלומטרית מקומית [24] 37.7 מ"ר לאורן ירושלים [6],  $LC$  הוא כסות העלווה במהלך השנה (100% אצל אורנים, ו-87.5% אצל אלונים עקב שלכת של כ-50% מהעלווה במשך שלושה חודשים),  $t_r$  הוא מספר שעות הפעילות היומי (8-11 שעות, כתלות בעונה), והיחסים המספריים הדרושים למעבר משניות לשעות וממילי-מול מים למ"מ. תקפותה של נוסחה זו אומתה בבדיקה מול מדידות של זרימת מים בגזעים של אורן ירושלים ביער יתיר. צריכת מים שנתית ברמת העץ חושבה לכל מין על-ידי אינטגרציה של הערכים היומיים על פני השנה, בהנחה של אחידות בתנודות העונתיות. וידאו כי תנאי מזג האוויר ששררו בימי המדידות (לחות יחסית ושיא ושפל יומי בטמפרטורה) דומים לממוצעים החודשיים הרב-שנתיים כפי שסופקו על-ידי השירות המטאורולוגי. ההבדלים לא היו מובהקים, ובמתאם נמצאו שיפוע קו של 1.04 ומקדם מתאם של 0.92.

כדי לכמת את השפעת מין העץ על משק המים של היער נעזרנו במספר מונחים. ההפרש בין כמות המשקעים והאידידיות באזור מסוים מוגדר כנצולת המים ( $ET - water\ yield = P$ ). צריכת המים של העץ הוגדרה כאחת מארבעה רכיבים באידידיות:

$$ET = sd \times T_t + T_u + I + E_s \quad (4)$$

$sd$  היא צפיפות החלקה,  $T_t$  ו- $T_u$  הם דיות מהעצים ומצמחיית תת-היער,  $I$  הוא אידיד ישר משטח פני העלים, ו- $E_s$  הוא אידיד מהקרנל.  $T_t$  עשוי אף הוא להשתנות יחד עם  $sd$ : בצפיפות נמוכה של 10 עצים לדונם, צריכת המים לעץ גבוהה ב-22% בממוצע מזו של אותו העץ בצפיפות גבוהה יותר (תוצאות מדידות ביער יתיר). שיעורם של שלושת הרכיבים האחרים במשוואה התבסס על מחקר קודם [20,19] שתוצאותיו אוששו [21,9].

#### תוצאות

##### קצבי דיות והטמעה

מדידות של קצבי דיות והטמעה במהלך שבעה ימי מדידה (ארבעה בבית דגן ושלושה ביער הראל) הראו את השינויים העונתיים במדדים אלה (איור 1). אצל שני המינים היו ממוצעי

כאשר  $\{\delta^{13}C = (\delta^{13}C/\delta^{12}C)_{sample} / (\delta^{13}C/\delta^{12}C)_{reference} - 1\}$  והיחוס הוא PDB Carbonate, והסימונים  $t$  ו- $a$  מסמלים את יחס האיזוטופים באטמוספירה ובעץ, בהתאמה. ערכי  $\Delta$  שימשו לחישוב יעילות ניצול המים (intrinsic water use efficiency, WUEi) לפי הנוסחה [25,3]:

$$WUEi^* = C_a / r \{ [b - \Delta - f(\Gamma^* / C_a)] / [b - a + (b - a_m) \times (g_s / g_i, r)] \} \quad (2)$$

כאשר  $C_a$  הוא ריכוז הפחמן הדו-חמצני באטמוספירה;  $r$  הוא

על קצה המזלג

- \* לנוכח הציפייה להחרפת משבר המים ולאור חשיבותם הרבה של עצי האורן והאלון ביערות הארץ, נבדק מאזן המים השנתי של עצי אורן ירושלים ואלון מצוי ביער נטוע.
- \* הבדלים בקצבי הדיות של העצים הללו עשויים לגרום לשינויים גדולים במשק המים של היערות. שינויים אלה ישפיעו, בתורם, על נצולת המים הזמינים לשימושים אחרים, כגון מילוי מחדש של מי תהום, זרימה בנחלים ומים לשימוש האדם.
- \* נמצא כי לאורן ירושלים יעילות ניצול מים כמעט כפולה משל אלון מצוי.
- \* מאמר זה יכול לתרום לקביעת מדיניות דילול יער וחורש ולקביעת כושר הנשיאה של היער בתנאי זמינות משקעים שונים.
- \* במציאות של לחצים גוברים על משק המים הטבעי, עולה קרנם של מיני עצים חסכוניים במים, כגון אורן ירושלים.

המערכת



יחס מקדמי הדיפוזיה של פחמן דו-חמצני ואדי מים באוויר (1.6);  $f$ ,  $b$ ,  $a_m$ ,  $a$  הם שיעורי הפרקצונציה האיזוטופית של פחמן 13 בדיפוזיה בפיוניות, בהמסה ובדיפוזיה במים, בקיבוע הפחמן הדו-חמצני, ובשחרור חוזר של פחמן דו-חמצני בתהליך נשימה באור, בהתאמה;  $\Gamma^*$  הוא ריכוז הפחמן הדו-חמצני המזערי הדרוש לתגובה פיזיולוגית (30-45 חל"מ); ו- $g_s/g_i$  הוא היחס בין מוליכות



נטילת קרוחה מאורן ירושלים למדידת קצבי דיות והטמעה | הצילום באדיבות מכון ויצמן למדע

הפילוח בין רכיבי משק המים השתנה גם הוא, ועם העלייה בצפיפות החלקה עלו חלקיהם היחסיים של הדיות והאידי הישיר משטח פני העלים, אולם לא באופן קווי, עקב שינויים בסך הדיות לעץ. אידי מהקרקע ודיות מתת-היער פחתו עקב הירידה בשטח הפתוח ועליית השפעתם של הצללה ותחרות עם מיני צמחים אחרים. בצפיפות טיפוסית של 30 עצים לדונם הסתכמו אידי מהקרקע ודיות מתת-היער ב־126 מ"מ, אידי ישיר משטח פני העלים ב־33 מ"מ, ודיות העצים ב־198 ו־300 מ"מ לאורנים ולאורנים, בהתאמה.

### דיון ומסקנות

דיות ויעילות ניצול מים אצל אלון מצוי ואורן ירושלים

בהתאם להשערותנו, לאורן ירושלים יעילות ניצול מים גבוהה יותר מאשר לאלון מצוי. יערות הערער-אורן (*Pinus edulis - Juniperus osteosperma*) בדרום-מערב ארה"ב הם המערכת האנ/איזוהידרית הנחקרת ביותר [11, 15, 29, 30], וגם בה התאפיין מין האורן (*Pinus edulis*) האיזוהידרי ביעילות ניצול מים גבוהה מאשר הערער האנאיזוהידרי. אולם ההבדלים בצריכת המים בין שני המינים הללו לא היו עקביים: עצי הערער צרכו כמויות מים גדולות יותר בתקופות יבשות, וקטנות יותר בימי גשם [29, 30]. השוואות קודמות בין מיני אורן לאלון הראו תוצאות דומות לשלנו, כל עוד עצי האורן נטו לאיזוהידריות, והאלון

הדיות וההטמעה גבוהים בחורף ובאביב (1-4 מילימול מים ו־3-12 מיקרו־מול פחמן דו־חמצני למ"ר עלים בשנייה, בהתאמה) ונמוכים בקיץ ובסתיו (0.2-1.0 מילימול מים ו־1-3 מיקרו־מול פחמן דו־חמצני למ"ר עלים בשנייה, בהתאמה), כצפוי מעצים הגדלים באקלים הישראלי המאופיין בעונת גשם קצרה. בחמישה מתוך שבעת הימים היה הדיות מעלי האלונים כפול מזה של האורנים, והוא השתווה רק בחודשי החורף. ההבדלים בקצבי ההטמעה היו לרוב קטנים ולא מובהקים, ובשקלול עם קצבי הדיות הביאו ליעילות ניצול מים גבוהה יותר אצל אורנים במהלך רוב התקופה.

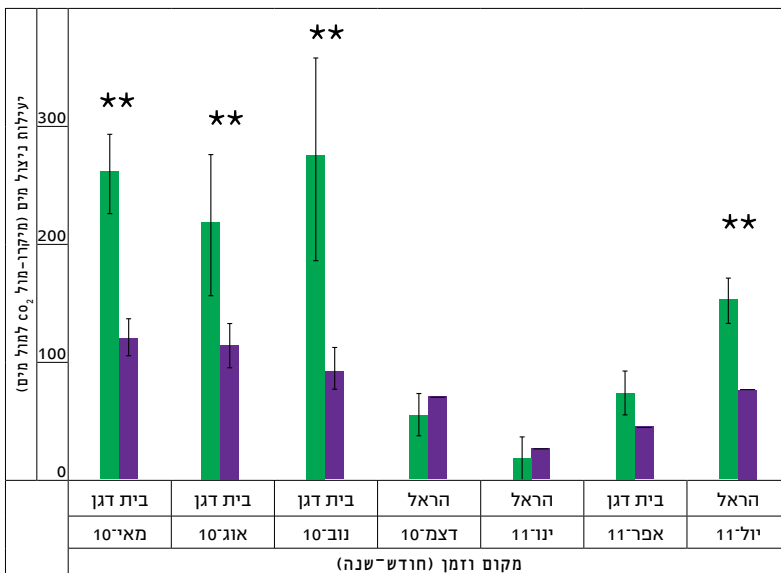
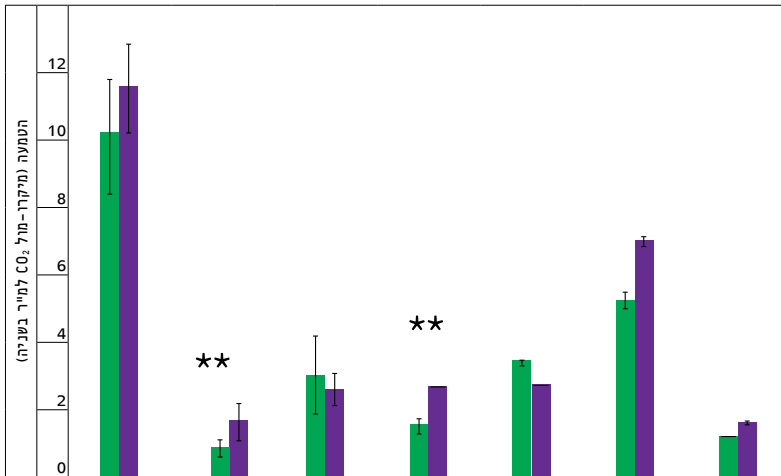
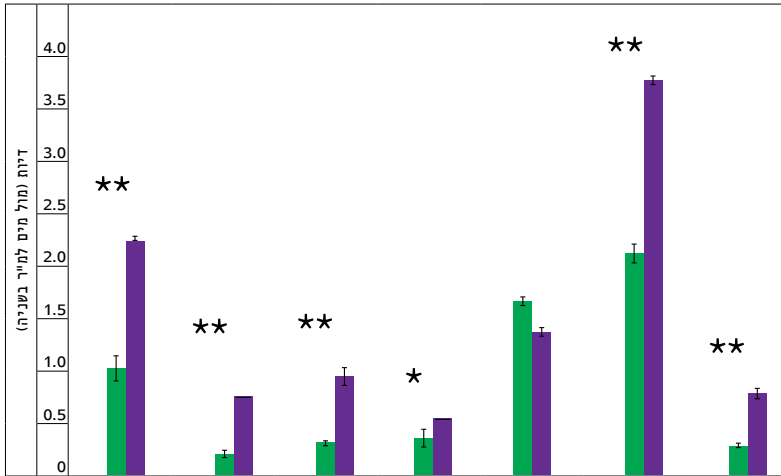
### יחס האיזוטופים של פחמן ( $\delta^{13}C$ ) בטבעות גידול

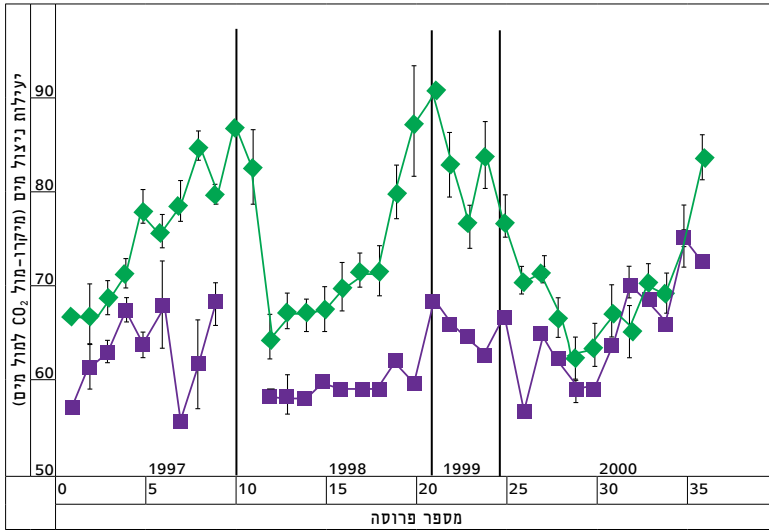
יחס האיזוטופים של פחמן ( $\delta^{13}C$ ) נמדד בטבעות גידול של אורן ירושלים ואלון מצוי בבית דגן כסמן ליעילות ניצול המים במהלך הטמעת פחמן. בחרנו רצף של ארבע טבעות גידול שנתיות שנוצרו בין 1997 ו־2000, שפרסנו ל־34-36 פרוסות. ערכי הממוצעים ושגיאות התקן של  $\delta^{13}C$  היו  $[-24.9] \pm 0.2\%$  ו־ $[-26.4] \pm 0.1\%$  אצל אורנים ואלונים, בהתאמה, וההבדל של 1.5% היה מובהק ( $P < 0.001$ ). יעילות ניצול המים (לפי נוסחה 2) הראתה את התנועות העונתיות בין ערכי שיא בתחילת עונות הגידול ובסופן, וערכי שפל באמצע עונות הגידול (איור 2). מאחר שיצירת העצה בשני המינים מוגבלת על-ידי זמינות המים, מכילות טבעות הגידול פחמן שהוטמע בין החודשים אוקטובר ואפריל, ולא במהלך כל השנה. בשני המינים נצפו הבדלים גדולים בין שנה לשנה, שניתן להסבירם בהבדלים בתפרוסת המשקעים: יעילות ניצול המים הגבוהה בשנת 1999 מיוחסת לתנאי הבצורת של אותה השנה (סך משקעים 289 מ"מ); יעילות ניצול המים הנמוכה יחסית בשנים 1998 ו־2000 מיוחסת לזמינות מים גבוהה יותר (סך משקעים 504 ו־485 מ"מ, בהתאמה); התנועות ביעילות ניצול המים במהלך שנת 1997 מיוחסות לשתי הפסקות ארוכות (מעל חודש כל אחת) בין תקופות גשם במהלך עונת הגידול. ההבדלים ביעילות ניצול המים בין שני המינים השתנו עם הזמן, ובמהלך שנת 2000 נעלמו כליל.

### צריכת מים ברמת החלקה

הדיות השנתי לעץ חושב באמצעות נוסחה 3, ונמצא שהוא כ־6.6 ו־10.0 מ"מ לעץ בשנה לאורן ולאורן, בהתאמה. הבדל זה, של 50%, משקף את קצבי הדיות הגבוהים יותר אצל האלון (איור 1), בשילוב עם שטח עלווה דומה (37.7 ו־40.0 מ"ר לעץ בקוטר 15 ס"מ, לאורן ואלון, בהתאמה), ושלכת חלקית במשך שלושה חודשים אצל עצי האלון. צריכת מים ברמת החלקה חושבה באמצעות נוסחאות 3 ו־4, ומתוארת עבור חלקות ברמות צפיפות שונות באיור 3. בצפיפות חלקה העולה מ־10 ל־50 עצים לדונם, צריכת המים עלתה מ־254 ל־475 מ"מ לאורנים, ומ־295 ל־645 מ"מ לאלונים.

**איור 1.** דיות, הטמעה ויעילות ניצול מים (יחס בין הטמעה למוליכות הפיוניות) אצל אורן ירושלים ואלון מצוי הנחונים נלקחו במהלך שבועת ימי המדידה (ממוצעים ושגיאות תקן של 12-24 חזרות). כוכביות מסמלות הבדל מובהק בין האורן לאלון ברמת מובהקות  $\alpha < 0.05$  (\*) או  $\alpha < 0.005$  (\*\*). שילוב של קצבי דיות גבוהים יותר אצל האלון וקצבי הטמעה דומים גרמו ליעילות ניצול מים גבוהה יותר אצל האורן.

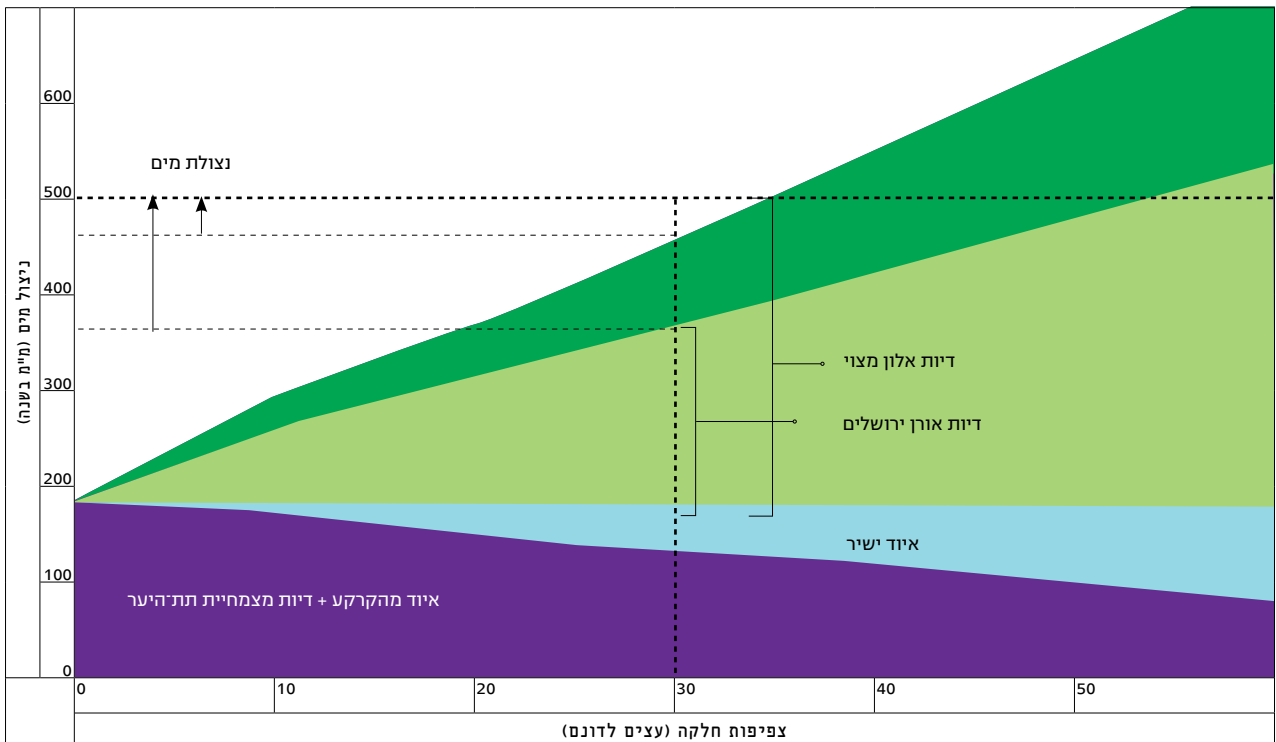




איור 2. יעילות ניצול מים המבוטסת על  $\delta^{13}C$  בטבעות הגידול 1997-2000 (מופרדות בקווים אנכיים) של אורן ירושלים ואלון מצוי בבית-דגן (ממוצעים ושגיאות תקן של 1-5 חזרות; בשנת הבצורת 1999 זוהתה טבעת גידול באלון בקדוחה יחידה בלבד).



איור 3. תחזית פילוח רכיבי משק המים של היער כתלות במין העץ ובצפיפות החלקה, בהתבסס על גילום מדידות הדיות לפי נוסחאות 3 ו-4. ניצול המים העודף בחורש האלונים מפחית את שיעור נצולת המים: בצפיפות של 30 עצים לדונם (קו שבור אנכי) וכמות משקעים שנתיים של 500 מ"מ (קו שבור אופקי עליון), ניצול המים של יער האורנים וחורש האלונים 357 ו-459 מ"מ (קווים שבורים אופקיים תחתון ואמצעי, בהתאמה), ונצולת המים עומדת על 41 ו-143 מ"מ, בהתאמה. נוסף על כך, ניתן להשתמש בעקומות כדי להעריך את כושר הנשיאה לכל מין ברמות משקעים שונות (למשל, כ-35 אלונים וכ-55 אורנים לדונם ב-500 מ"מ בשנה).



חזית המחקר

500 מ"מ, נצולת המים היא 143 ו-41 מ"מ, בהתאמה. הערכותינו עולות בקנה אחד עם מדידות קודמות ברמת העץ בשני המינים. ב-23 עצים לדונם, צריכת המים של האלון המצוי הייתה 293 מ"מ<sup>[24]</sup>, ובחלקה צעירה של 47 עצים לדונם – 358 מ"מ<sup>[22]</sup>, כלומר 12.7-7.6 מ"מ לעץ בשנה. ביער יתיר, בצפיפות של 40 עצים לדונם, הייתה צריכת המים של האורנים 210 מ"מ<sup>[23]</sup>, וירדה ל-164 מ"מ אחרי דילול ל-30 עצים לדונם<sup>[9]</sup>, כלומר 5.5-5.2 מ"מ לעץ בשנה. באקלים ים תיכוני עשוי מספר זה לעלות לכדי 6-7 מ"מ לעץ בשנה, כפי שחישבנו כאן.

בעשורים האחרונים גברה הביקורת על השימוש באורן ירושלים כמין מוביל ליעור<sup>[17,12]</sup>. החורש הטבעי של האלון המצוי תומך במגוון מינים גדול יותר ועמיד יותר בפני שרפות יער<sup>[24,17]</sup>. אולם בהתחשב במשבר המים המתמשך ובלחצים הגוברים על משק המים הטבעי (המנותק מתוספת מי ההתפלה), תעלה נחיצותם של מיני עצים חסכוניים כגון אורן ירושלים. להתחשבות במאזן המים בניהול היער בישראל חשיבות עליונה. לאור תוצאות מחקר זה יש לשקול המשך נטיעה של אורן ירושלים באתרים מתאימים, תוך כדי שמירה על אינטרסים אחרים (כגון פסי אש רחבים), ושילוב של מינים נוספים לשמירת המגוון הגנטי.

#### תודות

המחברים מודים לגבריאל שילר ולאילון קלב ממכון וולקני על עזרתם בחלקת הניסוי בבית דגן, לפידור טאטארנוב ממכון ויצמן, לעמרם אשל מאוניברסיטת ת"א, לשני מבקרים אנונימיים ולעורך על הערותיהם המדעיות. מימון המחקר התבצע בשיתוף קרן המדע הישראלית, קרן מינרבה, קק"ל, ותכנית מדעי הסביבה של ק" ווילס ור" לואיס. ת"ק מודה על מלגות המחקר ע"ש קרשון וריגר.

#### מקורות

- [1] סבר נ ונאמן ג. 2005. התייבשות והתאוששות של עצי אלון מצוי בישראל לאחר רצף של שנות בצורת. יער 10: 10-16.
- [2] Brown AE, Zhang L, McMahon TA, et al. 2005. A review of paired catchment studies for determining changes in water yield resulting from alterations in vegetation. *Journal of Hydrology* 310: 28-61.
- [3] Farquhar GD, O'Leary MH, and Berry JA. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121-137.
- [4] Ferrio JP, Florit A, Vega A, et al. 2003.  $\delta^{13}\text{C}$  and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia* 137: 512-518.
- [5] Guehl JM, Fort C, and Ferhi A. 1995. Differential response of

לאנאיזוהידריות<sup>[10,4]</sup>. בהשוואה בין מין אלון (*Quercus robur*) ומין אורן (*Pinus pinaster*), ששניהם נוטים לאיזוהידריות, הייתה יעילות ניצול המים של האלונים גבוהה יותר<sup>[5]</sup>. ההבדל בערכי ה- $\delta^{13}\text{C}$  של העצה (1.5%) היה זהה לזה שנמצא בין אורן ירושלים למין אלון (*Quercus ilex*) במחקר בספרד<sup>[4]</sup>. ניתן להשוות בין תוצאות חישוב יעילות ניצול המים מההרכב האיזוטופי לבין תוצאות המדידות בעלים, אולם יש לזכור שטבעות הגידול הן מדד אינטגרטיבי, בעוד שמדידות חילוף הגזים בעלים מספקות ערכים רגעיים. ממוצעי יעילות ניצול המים בעלים בתקופת הגידול (אוקטובר-אפריל) היו  $58.6 \pm 15.1$  ו- $62.8 \pm 108.5$  מיקרו-מול פחמן דורחמצני למול מים אצל האורן והאלון, בהתאמה. הממוצעים מטבעות הגידול היו  $74.6 \pm 0.8$  ו- $63.6$  מיקרו-מול פחמן דורחמצני למול מים אצל האורן והאלון. ייתכן כי הערכים הגבוהים אצל האורן נובעים מערכי שיא שנמדדו בעלים בנובמבר 2010 (איור 1), אולם לא התבטאו בטבעות הגידול בגזע. אפשרות נוספת היא כי מחטי האורן שנמדדו לא ייצגו נאמנה את כלל הנוף. ההבדלים בדיות ובהטמעה בין המינים הצטמצמו בשיא עונת הגשם (איור 1), ולא התבטאו בהרכב האיזוטופי. עם זאת, בשנת 2000 שהתאפיינה בשתי סערות גדולות (מעל 100 מ"מ בכל אחת), ירדה יעילות ניצול המים של האורן ל- $62.8$  מיקרו-מול פחמן דורחמצני למול מים, בדומה לזו של האלון. תצפית זו מלמדת כי בתנאים לחים עשויה מוליכות הפיוניות של האורן להגיע לזו של האלון.

צריכת מים של אלון מצוי ואורן ירושלים ומשק המים של היער בכל צפיפות נתונה, צריכת המים של חורש האלונים גבוהה מזו של יער האורנים (איור 3). הערכנו כי קצבי הדיות הכפולים של עלי האלון לעומת מחטי האורן מתורגמים לצריכת מים גדולה פי 1.5 ברמת העץ, ופי 1.3 ברמת החלקה. לפיכך, ההבדלים הפיזיולוגיים מתמתנים ברמת המערכת האקולוגית עקב הבדלים פנולוגיים (למשל כיסוי עלווה נמוך יותר בעצי אלון) ותרומתם של שטפים הידרולוגיים נוספים. גם לאורן שינויים בכיסוי העלווה, עם שיא בנובמבר ושפל במרץ<sup>[19,20]</sup>, עקב תזמון הצמיחה של המחטים<sup>[14,7]</sup>. אולם העלווה של אורן ירושלים מורכבת ממחטים בנות 3-4 שנים, ולכן שינויים אלה זניחים. הניתוח באיור 3, גם אם ראשוני, מאיר מספר היבטים חשובים: (א) בכל רמת משקעים, מגדירה עקומת האידיודיות את צפיפות החלקה המרבית לשני סוגי היער. לדוגמה, ב-300 מ"מ גשם בשנה (אקלים צחיח למחצה) צפיפות החלקה המרבית היא 20 אורנים לדונם ו-13 אלונים לדונם; (ב) רמת המשקעים המזערית הדרושה לכל סוג יער בצפיפות נתונה חייבת להביא בחשבון את השפעתן של שנות בצורת<sup>[28,27]</sup>; (ג) בצפיפות של 30 עצים לדונם, יער האורנים וחורש האלונים דורשים 357 ו-459 מ"מ גשם בשנה. בשנה שכמות המשקעים בה



- and Management of *Pinus halepensis* and *P. brutia* Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin. Leiden: Backhuys Publishers.
- [19] Raz-Yaseef N, Rotenberg E, and Yakir D. 2010. Effects of spatial variations in soil evaporation caused by tree shading on water flux partitioning in a semi-arid pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology* **150**: 151–162.
- [20] Raz-Yaseef N, Yakir D, Rotenberg E, et al. 2010. Ecohydrology of a semi-arid forest: Partitioning among water balance components and its implications for predicted precipitation changes. *Ecohydrology* **3**: 143–154.
- [21] Raz-Yaseef N, Yakir D, Schiller G, and Cohen S. 2012. Dynamics of evapotranspiration partitioning in a semi-arid forest as affected by temporal rainfall patterns. *Agricultural and Forest Meteorology* **157**: 77–85.
- [22] Schiller G, Cohen S, Ungar ED, et al. 2003. Estimating water-use by sclerophyllous species under east Mediterranean climate: III. Tabor oak forest sap flow distribution and transpiration. *Forest Ecology and Management* **238**: 147–155.
- [23] Schiller G and Cohen Y. 1989. Water balance of *Pinus halepensis* Mill. afforestation in an arid region. *Agricultural and Forest Meteorology* **105**: 121–128.
- [24] Schiller G, Unger ED, Cohen S, and Herr N. 2010. Water-use by Tabor and Kermes oaks growing in their respective habitats in the Lower Galilee region of Israel. *Forest Ecology and Management* **259**: 1018–1024.
- [25] Seibt U, Rajabi A, Griffiths H, and Berry JA. 2008. Carbon isotopes and water use efficiency: Sense and sensitivity. *Oecologia* **155**: 441–454.
- [26] 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**: 266–276.
- [27] Ungar ED, Rotenberg E, Raz Yaseef N, et al. 2012. Transpiration and annual water balance of Aleppo pine in a semiarid region: Implications for forest management. *Forest Ecology and Management* **298**: 39–51.
- [28] Van der Molen MK, Dolmana AJ, Ciais P, et al. 2011. Drought and ecosystem carbon cycling. *Agricultural and Forest Meteorology* **151**: 765–773.
- [29] West AG, Hultine KR, Jackson TL, and Ehleringer JR. 2007a. Differential summer water use by *Pinus edulis* and *Juniperus osteosperma* reflects contrasting hydraulic characteristics. *Tree Physiology* **27**: 1711–1720.
- [30] West AG, Hultine KR, Burtch KG, Ehleringer JR. 2007b. Seasonal variations in moisture use in a pinon-juniper woodland. *Oecologia* **153**: 787–798.
- leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in Maritime Pine and Pedunculate Oak plants. *New Phytologist* **131**: 149–157.
- [6] Grunzweig JM, Gelfand I, and Yakir D. 2007. Biogeochemical factors contributing to enhanced carbon storage following afforestation of a semi-arid shrubland. *Biogeosciences* **4**: 891–904.
- [7] Klein T, Hemming D, Lin T, et al. 2005. Association between tree-ring and needle delta C13- and leaf gas exchange in *Pinus halepensis* under semi-arid conditions. *Oecologia* **144**: 45–54.
- [8] Klein T, Cohen S, and Yakir D. 2011. Hydraulic adaptations underlying drought resistance of *Pinus halepensis*. *Tree Physiology* **31**: 637–648.
- [9] Klein T, Cohen Hilaleh E, Raz-Yaseef N, et al. 2012. Quantification of transpirable soil water explains tree water-use dynamics in a semi-arid pine forest. *Ecohydrology* **2**: 409–419.
- [10] Kolb TE and Stone JE. 2000. Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. *Tree Physiology* **20**: 1–12.
- [11] Lajtha K and Barnes FJ. 1991. Carbon gain and water-use in pinyon pine-juniper woodlands of northern New Mexico – field versus phytotron chamber measurements. *Tree Physiology* **9**: 59–67.
- [12] Maestre FT and Cortina J. 2004. Are *Pinus halepensis* plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas? *Forest Ecology and Management* **198**: 303–317.
- [13] Maseyk K, Hemming D, Angert A, et al. 2011. Increase in water-use efficiency and underlying processes in pine forests across a precipitation gradient in the dry Mediterranean region over the past 30 years. *Oecologia* **167**: 573–585.
- [14] Maseyk KS, Lin T, Rotenberg E, et al. 2008. Physiology-phenology interactions in a productive semi-arid pine forest. *New Phytologist* **178**: 603–616.
- [15] McDowell N, Pockman WT, Allen CD, et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* **178**: 719–739.
- [16] Oppenheimer HR. 1957. Further observations on root penetration into rock and their structure. *Bulletin of the Research Council of Israel* **6D**: 18–26.
- [17] Osem Y, Zangy E, Bney-Moshe E, et al. 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**: 14–23.
- [18] Quezel P. 2000. Taxonomy and biogeography of Mediterranean pines (*Pinus halepensis* and *P. brutia*). In: Ne'eman G and Trabaud L (Eds.), Ecology, Biogeography

