



כּוּשֵׁר הַהִתְאֻשְׁשׁוֹת שֶׁל עֲצֵי אֹרֶן יְרוּשָׁלַיִם מִתְקוּפוֹת חוּם וְיֹבֵשׁ כִּתְלוֹת בִּמְשַׁךְ הָעֵקֶה בְּעֹנֵה הַיִּבְשָׁה

איתי עוז^{1,2*} | יונתן מולר¹ | פיודור טטרינוב¹ | יקיר פרייזלר^{2,1} | איל רוטנברג¹
ז'וזה גרינצוויג² | דן יקיר¹

1 המחלקה למדעי כדור הארץ וכוכבי הלכת, מכון ויצמן למדע
2 הפקולטה לחקלאות, תזונה וסביבה ע"ש רוברט ה. סמית, האוניברסיטה העברית בירושלים
* ozitaoz@gmail.com

תקציר

הפעילות והעקה העונתיים ולהעריך את הקשרים ביניהם. התוצאות הראו שהמחזור העונתי של האידוי-דיות קשור לזה של תכולת המים בקרקע, אך המחזור העונתי של פוטוסינתזה נטו ומוליכות הענפים קשורים לזה של גירעון לחץ אדי המים באטמוספירה. היציאה מהעקה שנגרמה בגלל גירעון הלחץ באדי המים באטמוספירה קדמה ליציאה מהעקה של תכולת המים בקרקע, מה שתרם לעמידות של המערכת האקולוגית. מסיבה זו יעילות השימוש במים בסתיו הייתה גבוהה. תוצאות המחקר הראו שתהליכי ההתאוששות מעקה הנובעת מיובש הקרקע שונים מאלה של התאוששות מעקה הנובעת מיובש האוויר. התוצאות מצביעות על המורכבות בתהליכי ההתאוששות מעקה, שהם מרכיב קריטי ביכולת ההישרדות של היערות לנוכח שינוי האקלים הצפוי באזורנו, ועל החשיבות בהבחנה בין שינויים במשקעים ובין אלה המשפיעים על הלחות האטמוספירית.

האקלים העתידי באגן הים התיכון צפוי להיות חם יותר ויבש יותר, ועל כן יערות באזורים צחיחים למחצה באזור זה מייצגים מערכות אקולוגיות שנמצאות בסיכון גבוה. עם זאת, רבים מהגורמים המשפיעים על התאוששות עצים מתקופות עקה אינם ידועים. שני גורמי העקה הסביבתיים העיקריים ביער צחיח למחצה הם יובש קרקע (תכולה נמוכה של מים בקרקע) ויובש אטמוספרי (גירעון לחץ אדי מים גבוה). אנו מעריכים את ההשפעה שיש למשך המשתנה של שני הגורמים הללו על ההתאוששות והעמידות של הפעילות הפיזיולוגית, קרי, פוטוסינתזה נטו, אידוי-דיות ומוליכות הענפים לאדי מים. התמקדנו בקשרים בין המחזור העונתי של גורמי העקה הסביבתיים והסמנים הפיזיולוגיים המזכירים לעיל. המחקר נועד לזהות את המרכיבים המרכזיים המשפיעים על ההתאוששות של עצי יער בוגרים מתקופות העקה הממושכות שיערות באזורים יובשניים נחשפים אליהם.

המחקר נערך ביער יתיר על סף המדבר (כמות גשם שנתית ממוצעת 290 מ"מ) שגודלו כ-30,000 דונם, ונטועים בו בעיקר עצי אורן ירושלים בני כ-55 שנה שנחשפים לתקופות עקה עונתיות ארוכות.

השתמשנו במערכת אוטומטית של תאי ענף כדי למדוד חילוף גזים בעלים של עצי אורן, וכן מדדנו באופן רציף שינויים בגירעון לחץ אדי המים ובתכולת המים בקרקע. הנתונים נותחו כדי להבחין בין שלבים שונים במחזורי

מילות מפתח

חילוף גזים, יובש אטמוספרי, יובש קרקע, ייעור, יצרנות ראשונית, עקת חום, עקת יובש, שינוי האקלים, תמותת עצים

מבוא

(Klein, 2020). כמו כן, זהו אחד מיערות האורנים היבשים ביותר בעולם, ומדד היובש שלו (כמות המשקעים מחולקת בפוטנציאל האידוי-דיות, AI, בסקלה של 0 עד 1, כשהערך 0 מעיד על מדד יובשנות מרבי) עומד על 0.22 (Amer, 2020).

עובדה זו מאפשרת לנו לחקור את השפעת אורך תקופת העקה על העמידות של העצים בתנאים קיצוניים, שצפויים להתפתח גם באזורים נוספים בעולם בשל שינוי האקלים. נוסף על כך, התנאים הטבעיים ביער הם תקופה יבשה ארוכה ומוגדרת ללא גשם ולאחריה תקופת גשם. נוסף על כך, אין ביער מי תהום זמינים לעצים, ולמעשה המים היחידים הזמינים לעצים הם מי גשמים בעונה. עובדה זו מאפשרת בחינה ארוכת טווח של הגורמים המשפיעים על העמידות לעקות יובש וחום בעצים בוגרים. זאת ועוד, יער יתיר הוא גם חלק מרשת LTER (Long Term Ecological Research) וכן חלק ממערכת המחקר העולמית FLUXNET (Grünzweig et al., 2003) הכוללת רשת תחנות שמודדות חילופי גזים ברמת המערכת האקולוגית.

המחקר שנערך ביער יתיר בין השנים 2018 ו-2022 נועד לזהות את ההשפעה של משך העקות השונות על התאוששות של עצי יער בוגרים מתקופות העקה הממושכות שהיערות באזורים יובשניים נחשפים אליהם. התאוששות יעילה מתקופות עקה ארוכות היא יכולת חשובה בהינתן שינוי אקלים מתמשך, ולמרות זאת, הגורמים המשפיעים על תהליך ההתאוששות אינם מוכרים בצורה מספקת (Schwalm et al., 2017). מחקרים שנערכו עד כה על התאוששות עצים בחנו שתילים צעירים של אורן בתנאים מבוקרים (Birami et al., 2018). אי לכך, ההערכה הנוגעת להתאוששות בתנאים אמיתיים בשדה לוקה בחסר (Lloret et al., 2011; Serra-Maluquer et al., 2018).

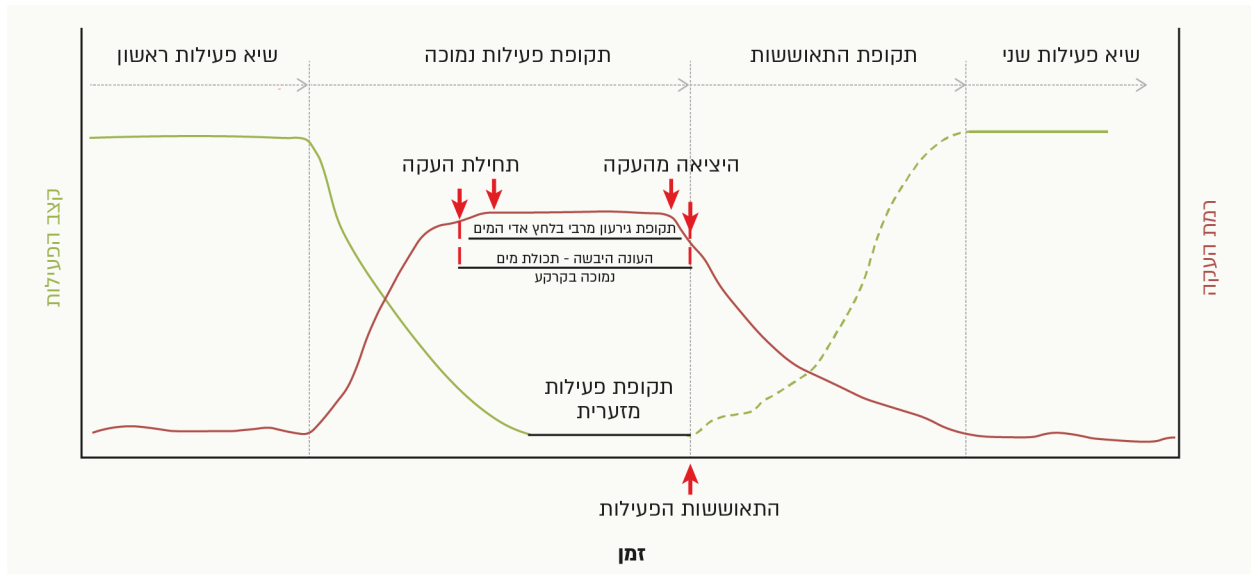
במחקר זה בחנו בתנאי שדה התאוששות של עצי אורן ירושלים לאחר עקה והשתמשנו בגישה חדשה כדי להעריך ולכמת את התצפיות מהשדה. כימתנו באופן נפרד את המחזוריים השנתיים של שני גורמי העקה העיקריים, יובש קרקע (תכולת המים בקרקע, SWC – Soil Water Content) ויובש אטמוספרי (VPD). במקביל מדדנו גם את המחזור השנתי של חילוף הגזים בעלה (LGE – Leaf Gas Exchange) הכולל פוטוסינתזה נטו (Anet), אידוי-דיות (E) ומוליכות הענפים לאדי מים (gb), מוליכות גבוהה מאפשרת קיבוע של יותר פחמן דו-חמצני).

כימות נפרד של העקה הסביבתית ושל הפעילות הפיזיולוגית מתאפשר על בסיס ההגדרות הבאות (איור 1):
1. 'תקופת פעילות מזערית' (MAP – Minimal Activity Period) היא התקופה שבה ערך הפעילות של הפרמטרים

30% מפני השטח היבשתי בכדור הארץ מכוסים ביערות (Bonan, 2008; Dangel, 2016). כיום מעריכים ש-18% מפני השטח היבשתי צחיחים למחצה. החשיבות העולמית, שיש ליערות באזורים צחיחים ולשירותי המערכת האקולוגית שהם מספקים, מבוססת היטב (Rotenberg and Yakir, 2010; Griffith et al., 2017). שטחים צחיחים למחצה הם גם עתודות הקרקע הגדולות ביותר לייעור וללכידת פחמן, אך מימוש הפוטנציאל הגלום בהם כרוך בקשיים מסוימים (Rohatin et al., 2022).

המאפיינים העיקריים של שינוי האקלים שמשפיעים על מערכות אקולוגיות יבשתיות הם עלייה בטמפרטורה ושינוי במשטר המשקעים. לפי התחזיות, אזורים נרחבים על פני כדור הארץ, כולל האגן המזרחי של הים התיכון, ייעשו חמים יותר ויבשים יותר בעשורים הקרובים (IPCC, 2018). לפי המודלים, לירידה החזויה במשקעים יש תבנית ברורה של הפחתת משקעים בתחילתה ובסופה של העונה הגשומה (Ziv et al., 2014). תבנית זו תאריך את התקופות היבשות המלוות בטמפרטורות גבוהות, ועל כן תביא לתקופות ארוכות יותר של יובש קרקע גבוה במקביל לגירעון גבוה בלחץ אדי המים (VPD – Vapor Pressure Deficit), שמכונה לעיתים יובש אטמוספרי. ככל שערך זה גבוה יותר, המשמעות היא שהאוויר יבש יותר, ושיש מחסור באדי מים באוויר. בעקבות זאת, חלון ההזדמנויות שיש לעצים להטמעה יעילה של פחמן, שחיונית לגדילה ולהשרדות, ילך ויצטמצם (Väänänen et al., 2020). מחקר שנערך ביער יתיר ב-2015 הראה שבסוף העונה היבשה שטפי הפוטוסינתזה והנשימה נמוכים, ולפחות חלק מהסיבה לכך נעוץ ברמה נמוכה של מאגרי פחמן ברקמות העץ (Klein and Hoch, 2015). כלומר, הארכה של העונה היבשה עלולה להוביל לכשל הידראולי (פגיעה במערכת הובלת המים של העץ) או להתדלדלות של מאגרי הפחמן שתוביל לתמותה דרך "הרעבה". לעצים שגדלים באזורים צחיחים למחצה יש התאמות מסוימות לחלון הזדמנויות עונתי צר (Wang et al., 2020), כגון התאוששות מהירה ויעילה בסוף תקופת העקה. התאמות כאלה קריטיות במיוחד להשרדותם של עצים באזורים צחיחים למחצה, שחווים כבר עתה חלון הזדמנויות מצומצם לקיבוע יעיל של פחמן.

כדי לחקור בתנאי שדה את ההתאוששות והעמידות לאחר עקה בשל יובש קרקע ובשל יובש אטמוספרי נעזרנו בתחנת המחקר ארוך הטווח ביער יתיר. יער יתיר הוא אתר מחקר המשמש מודל של יער באזור צחיח למחצה. העץ השכיח ביער הוא אורן ירושלים (*Pinus halepensis*), אחד ממיני העצים הנפוצים ביותר באזור הים תיכוני היבש



איור 1

תיאור סכמטי של מחזורי הפעילות והעקה ושילביהם השונים

א. שיא פעילות בשנה מסוימת (שיא פעילות ראשון); ב. תקופת פעילות נמוכה. תקופת עקה שבמהלכה נרשמות תקופות פעילות מזערית במשנתים השונים של חילוף הגזים בעלה (קו שחור); ג. תקופת ההתאוששות (קו ירוק מקווקו); ד. שיא פעילות שני.

שנבחנו היה הנמוך ביותר. 2. 'תקופת ההתאוששות' מתחילה בנקודת 'התאוששות הפעילות' ומאופיינת בעלייה בקצב של הרכיבים השונים של חילוף הגזים. 3. 'תקופת שיא הפעילות' היא המועד שמתרחש בו שיא הפעילות הפיזיולוגית (אחוזון 90 של הפעילות). 4. לאחר מכן השפעות העקה מצטברות, הפעילות הפיזיולוגית פוחתת, ואז מגיעה 'תקופת פעילות נמוכה' שמובילה ל'תקופת הפעילות המזערית' של העונה הבאה. 5. הגדרנו גם מתי העצים מתחילים לחוות עקה מיובש הקרקע ומתי מהיובש האטמוספרי ('תחילת העקה'), וכן מתי שיא העקה הסביבתית מסתיים ('היציאה מהעקה').

שנבחנו היה הנמוך ביותר. 2. 'תקופת ההתאוששות' מתחילה בנקודת 'התאוששות הפעילות' ומאופיינת בעלייה בקצב של הרכיבים השונים של חילוף הגזים. 3. 'תקופת שיא הפעילות' היא המועד שמתרחש בו שיא הפעילות הפיזיולוגית (אחוזון 90 של הפעילות). 4. לאחר מכן השפעות העקה מצטברות, הפעילות הפיזיולוגית פוחתת, ואז מגיעה 'תקופת פעילות נמוכה' שמובילה ל'תקופת הפעילות המזערית' של העונה הבאה. 5. הגדרנו גם מתי העצים מתחילים לחוות עקה מיובש הקרקע ומתי מהיובש האטמוספרי ('תחילת העקה'), וכן מתי שיא העקה הסביבתית מסתיים ('היציאה מהעקה').

שיטות

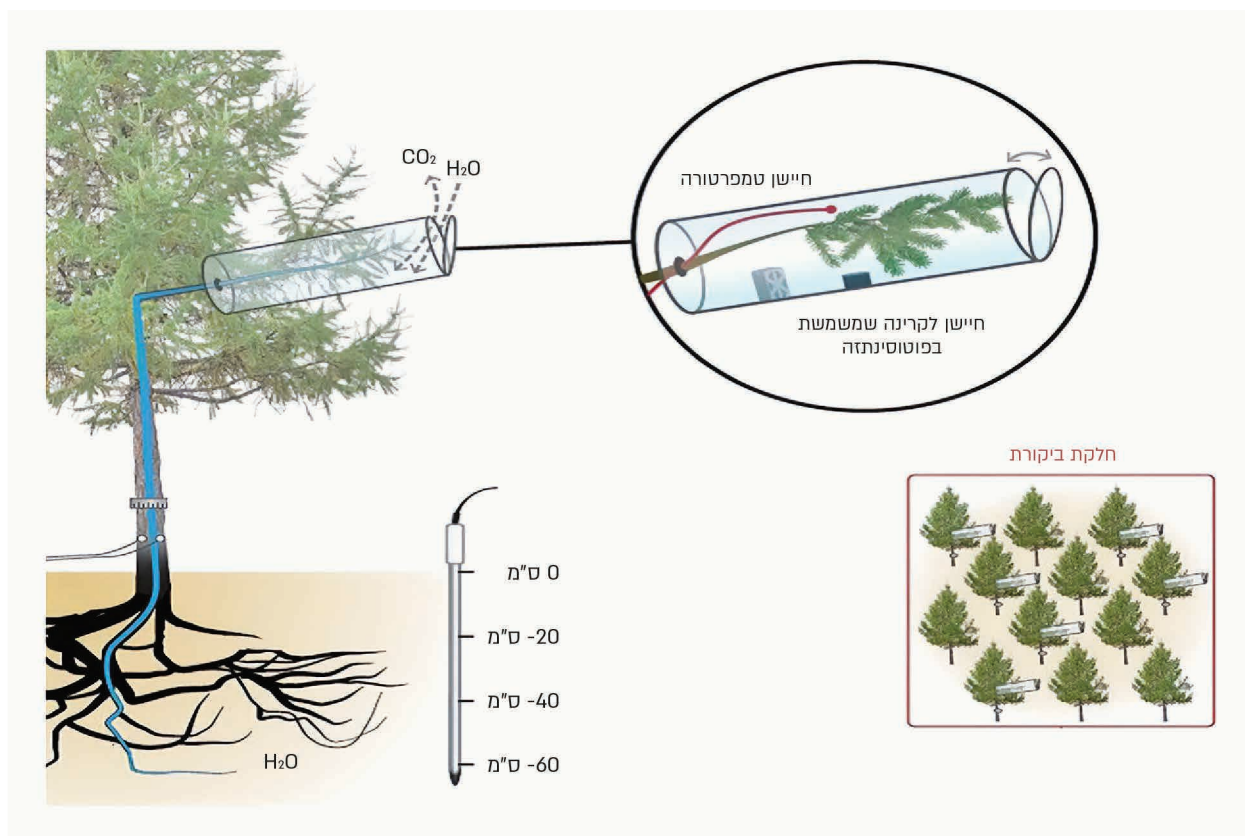
אתר המחקר

המחקר נערך ביער יתיר שנמצא בצפון הנגב (להרחבה על אתר המחקר ראו Wang et al., 2020). לפי נתונים מהשנים 1970-2018, ממוצע המשקעים השנתי באזור הוא 279 ± 90 מ"מ, והאידי-דיות השנתי הפוטנציאלי עומד על 1,600 מ"מ (Preisler, 2019). מדד היובש (AI) נמוך, ועומד על 0.22 (Amer, 2020), כלומר רק 22% מכמות המים שהמערכת האקולוגית זקוקה לה מסופקים על ידי המשקעים. האזור שהיער נמצא בו מאופיין בעונה יבשה ארוכה, ובה 200-340 ימים רצופים ללא גשם. במהלך העונה היבשה ממוצע

מערך הניסוי
מדדנו חילוף גזים ברמת הענף באתר המחקר, וכן מדדנו באופן רציף את תנאי הסביבה, ולשם כך השתמשנו בשבעה תאים (איור 2). התאים נבנו בהזמנה מיוחדת כך שיעמדו בתנאי השדה, (Pumpanen et al., 2009; Bamberger et al., 2017). בכל אחד מהתאים במרכז חופת העץ, בערך בגובה 6 מטר, היו ארבעה ענפונים. התאים מוקמו על עצים מייצגים מבחינת גיל, גודל ומצב פיזיולוגי.

משתנים סביבתיים

1. מדדנו את נפח המים בקרקע (למעשה כמות המים ליחידת קרקע) לאורך פרופיל הקרקע. החל מפני הקרקע עד לעומק של 60 ס"מ. כל 15 ס"מ הוצב חיישן (סך הכל 4 חיישנים) (PR2/6, Delta T Devices, London, England). כדי לייצג בצורה הטובה ביותר את זמינות המים לעצים השתמשנו בממוצע תכולת המים בקרקע בעומק של 10-40 ס"מ, שמצוי בו חלק גדול מהשורשים (Preisler et al., 2019).



איור 2

חלקת הביקורת בניסוי

במאמר מובאות תוצאות ממדידות של חיישנים לקביעת פרופיל לחות הקרקע ומתאי מדידה של חילופי גזים ברמת הענף. בניסוי נערכו מדידות גם על חלקות נוספות, שאינן נידונות במאמר זה.

הנפחית (כמות מים לכמות קרקע) שמתחתיו העצים אינם יכולים לקלוט מים מהקרקע – 16.1% (Klein et al., 2014). כדי לקבוע את מועדי ההתחלה והסיום של העקה הנגרמת מגירעון בלחץ אדי המים קבענו כנקודת התייחסות את ממוצע הגירעון בלחץ אדי המים בקיץ ברצף של 60 הימים עם הערך הגבוה ביותר, כלומר זיהינו את התקופה היבשה ביותר. השתמשנו בערך זה כדי לקבוע מתי מתחילה ונגמרת תקופת שיא העקה שנגרמת מהיובש האטמוספרי.

פרמטרים של פעילות

1. תקופת הפעילות המזערית, בה כל אחד מהמדדים הפיזיולוגיים שנבחנו הוא הנמוך ביותר, חושבה בנפרד עבור כל משתנה של חילוף גזים – פוטוסינתזה נטו, אידוי-דיות ומוליכות של הענפים לאדי מים. אורכה נקבע לפי המרווח בין היום הראשון לאחרון בתקופת הפעילות המזערית כמוסבר באיור 1.
2. 'זמן ההתאוששות' הוגדר כמספר הימים שחלפו בין 'ציאה מהעקה' ובין 'התאוששות הפעילות'.
3. קצב ההתאוששות (Rr) הממוצע בתקופה שבין

2. מדדנו את טמפרטורת האוויר קרוב ככל האפשר למחטים בצורה רציפה בכל תאי הענף בעזרת צמידים תרמיים מסוג T בהזמנה מיוחדת (Copper/Constantan, REOTEMP Instrument Corporation, San Diego). חישבנו את גירעון לחץ אדי המים (המשקף את יובש האוויר כמותית ולמעשה משקף את השפעתו על האידי מהצמחייה) בעזרת טמפרטורת האוויר וריכוז אדי המים לפי המשוואה הבאה:

$$VPD = es - el \tag{1}$$

כאשר es הוא לחץ חלקי של אדי המים במצב של היווצרות טל, ו-el הוא לחץ חלקי של אדי מים באוויר סביב העלים.

פרמטרים של עקה

כדי לזהות את ההשפעה של גורמי העקה הסביבתיים על התאוששות חילוף הגזים ברמת הענף ועל הפעילות לאחר תקופת שיא העקה (איור 1) בחנו בנפרד את השפעת יובש הקרקע והיובש האטמוספרי. כדי להגדיר את תקופת הזמן של עקת היובש בקרקע השתמשנו בערך הרטיבות

קצב הפעילות של משתנה מסוים של חילוף הגזים עולה בלפחות שתי סטיות תקן מעל הקצב הממוצע במהלך 'תקופת הפעילות המזערית'.

פרטים נוספים והרחבות נמצאים בפרסומים אחרים (Preisler, 2019; Oz, 2021).

'התאוששות הפעילות' ותחילת 'תקופת שיא הפעילות' חושב כשינוי בפעילות של המשתנים הפיזיולוגיים (Y), הפער בין הפעילות ביום מסוים לעומת היום הקודם ($Y_i - Y_{i-1}$), שהתבסס על ממוצע יומי מנורמל לטווח הפעילות (מְרִבִּי-מזְעֵרִי), מחולק בהבדלי הזמן בימים (x) בין הערכים היומיים. הוא חושב בנפרד לכל שנה ולכל משתנה, כך:

$$R_r = \frac{Y_i - Y_{i-1}}{Y_{min} - Y_{max}} \cdot \frac{X_i - X_{i-1}}{X_i - X_{i-1}} \quad (2)$$

תוצאות

1. קצב ומשך תקופת ההתאוששות של חילוף הגזים בעלה.

התבניות השנתיות של פוטוסינתזה נטו, אידי-דיות ומוליכות הענפים לאדי מים תאמו את תבניות התנאים הסביבתיים לאורך תקופת המחקר. חילוף הגזים ברמת הענף הגיע לשיא בסוף החורף ובתחילת האביב, ירד כשתכולת המים בקרקע פחתה וגירעון לחץ אדי המים עלה בסוף האביב, ונשאר נמוך עד נקודת ההתאוששות בסוף הסתיו ובתחילת החורף (איור 3).

4. 'קצב שיא הפעילות' מוגדר כאחוזון ה-90 של הנתונים השנתיים למשתנה מסוים של חילוף הגזים.

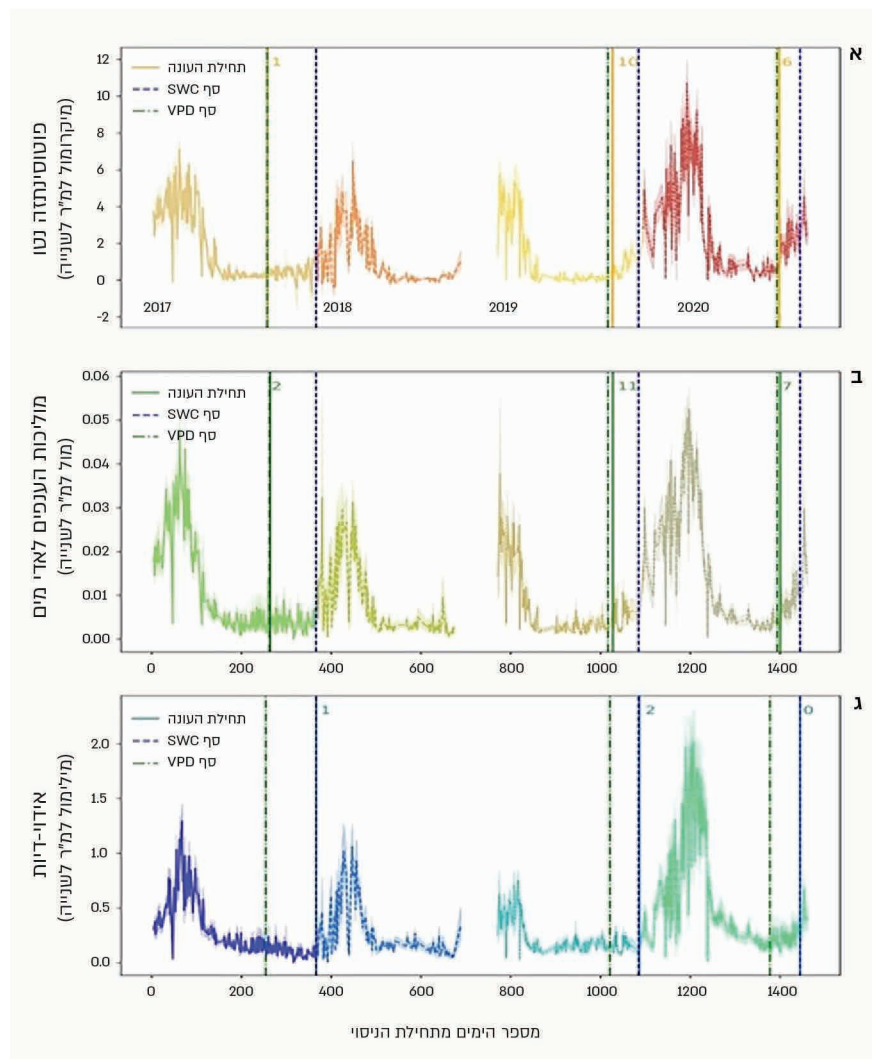
5. 'תקופת הפעילות המזערית' מוגדרת כתקופה שבה קצב הפעילות של משתנה מסוים של חילוף הגזים שווה לממוצע 60 הימים עם קצב הפעילות הנמוך ביותר לאותו משתנה באותה שנה או נמוך ממנו.

6. נקודת 'התאוששות הפעילות' מוגדרת כנקודה שבה

איור 3

המחזור העונתי ומשך תקופת ההתאוששות של חילוף הגזים בעלה

א. קצב הטמעת פחמן דו-חמצני בתהליך הפוטוסינתזה; ב. מוליכות הענפים לאדי מים; ג. קצב האידי-דיות בתקופת המחקר. כל צבע מייצג מחזור שנתי. קווים מלאים לאורך מציינים את תחילת העונה הפעילה (התקופה שבין 'התאוששות הפעילות' ועד 'תקופת פעילות נמוכה' הבאה). המספר בחלק העליון של כל קו מסמן את משך הזמן בימים מהסרת גורם העקה ועד תחילת העונה הפעילה עבור המשתנה. קווים כחולים מקווקווים מראים את היום שבו תכולת המים בקרקע הייתה גבוהה מסף תכולת המים בקרקע הניתנת לאידי-דיות. קווים ירוקים מקווקווים ומנוקדים מראים את היום שבו ממוצע גירעון לחץ אדי המים בשעות היום היה נמוך מממוצע גירעון לחץ אדי המים בקיץ בפעם האחרונה. ישנם נתונים חסרים.



בחורף עד תחילת האביב (ינואר-אפריל), כאשר תכולת המים בקרקע הייתה גבוהה וגירעון לחץ אדי המים היה נמוך. עם התייבשות הקרקע והעלייה בגירעון לחץ אדי המים בסוף האביב וכן במהלך הקיץ (מאי-ספטמבר) יעילות השימוש במים נותרה קבועה ונמוכה. כשהגירעון פחת עם הגשמים הראשונים בתחילת הסתיו (אוקטובר-דצמבר), החלה התאוששות של פוטוסינתזה נטו לפני עלייה באידוי-דיות, שהחלה רק לאחר שתכולת המים בקרקע עברה את גבול הסף הניתן לאידוי-דיות (איור 3). התוצאה היא מגמת עלייה של יעילות השימוש במים בתקופת ההתאוששות, שמגיעה לשיא בדצמבר-ינואר.

3. השפעות משך העקה על ההתאוששות.

בחלק זה נבחן הקשר בין תקופת פעילות מזערית ובין הסמנים להתאוששות, כלומר זמן ההתאוששות, קצב ההתאוששות וקצב שיא הפעילות (איור 5). נמצא מתאם בין זמן ההתאוששות של כל משתני התפקוד הקשורים לחילוף גזים בעלה ובין תקופת הפעילות המזערית: משך זמן ההתאוששות התארך, ככל שמשך תקופת הפעילות המזערית גדל. אף על פי שהמגמה הייתה דומה בכל המשתנים הפיזיולוגיים שנבדקו, נצפה הבדל משמעותי בין האידוי-דיות מחד גיסא לבין הפוטוסינתזה נטו ומוליכות הענפים מאידך גיסא, מבחינת משך זמן ההתאוששות ובשונות בין השנים. בעוד שעבור האידוי-דיות הייתה שונות גבוהה בין השנים באורך תקופות הפעילות המזערית (18, 89 ו-107 ימים), ההבדל במשך זמן ההתאוששות היה קטן יחסית (0-2 ימים). ההבדלים בין השנים באורך תקופות הפעילות המזערית עבור שני המשתנים 'פוטוסינתזה נטו' ו'מוליכות הענפים' היו קטנים יותר (36, 42 ו-77), ולמרות זאת, ההבדלים במשך זמן ההתאוששות היו גדולים יותר מאלה של אידוי-דיות.

הקשר בין קצב ההתאוששות הממוצע לתקופת הפעילות המזערית היה דומה עבור המשתנים פוטוסינתזה נטו ומוליכות הענפים ושונה עבור אידוי-דיות. קצב ההתאוששות הממוצע של האידוי-דיות היה גבוה יותר בהשוואה להתאוששות הפוטוסינתזה נטו ומוליכות הענפים, אבל לא השתנה גם כשתקופת הפעילות המזערית השתנתה בשנים 2017-2018 ו-2019-2020. בניגוד לכך, קצב ההתאוששות הממוצע של פוטוסינתזה נטו ומוליכות הענפים ב-2019-2020 היה גדול כפליים מזה שב-2017-2018, אף על פי שב-2017-2018 תקופת הפעילות המזערית נמשכה כמחצית מהזמן (איור 5, ב, 5, ח).

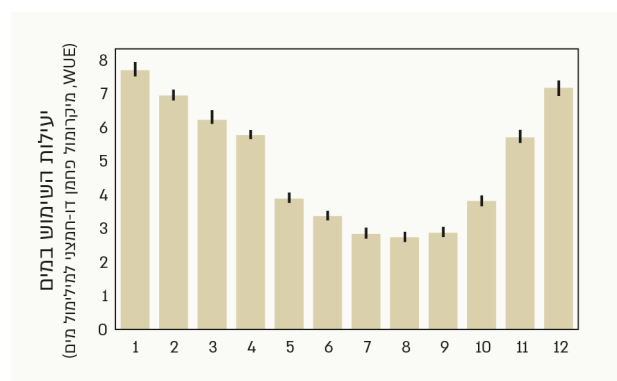
התוצאות מעידות שאין קשר בין אורך 'תקופת הפעילות המזערית' לבין 'קצב שיא הפעילות' בעונה העוקבת במדדי הפעילות השונים. לראיה, השוואה של הפעילות ב-2017-

הקשר בין העונתיות של גורמי העקה (תכולת המים בקרקע, גירעון לחץ אדי המים) למשתנים שמייצגים את חילוף הגזים בעלה השתקף ב'משך זמן ההתאוששות'. משך זמן ההתאוששות של אידוי-דיות היה הקצר ביותר והאחיד ביותר בין השנים, בטווח של 0-2 ימים (איור 3). משך זמן ההתאוששות של מוליכות הענפים נע בטווח של 1-10 ימים, וזה של פוטוסינתזה נטו היה 2-11 ימים (איור 3, א, ב).

הבדל מהותי נוסף במשך זמן ההתאוששות בין המשתנים הוא מועד ההתאוששות. בעוד שהפרמטרים של פוטוסינתזה נטו ומוליכות הענפים התאוששו בתחילת הסתיו, באוקטובר, מדד אידוי-דיות התאושש רק בתחילת החורף, בדצמבר. ניתן לייחס את ההבדל המובהק - פער של 74 ימים בממוצע - לתגובה המבדלת של המשתנים השונים להסרת גורמי העקה. ההתאוששות של פוטוסינתזה נטו ומוליכות הענפים הייתה קשורה בבירור להסרת העקה של גירעון לחץ אדי המים בתחילת הסתיו (איור 3, א, ב), ואילו מועד ההתאוששות של האידוי-דיות היה קשור בבירור להסרת העקה של תכולת המים בקרקע, שמתרחשת מאוחר יותר, בתחילת החורף (איור 3).

2. מגמה שנתית של יעילות השימוש במים.

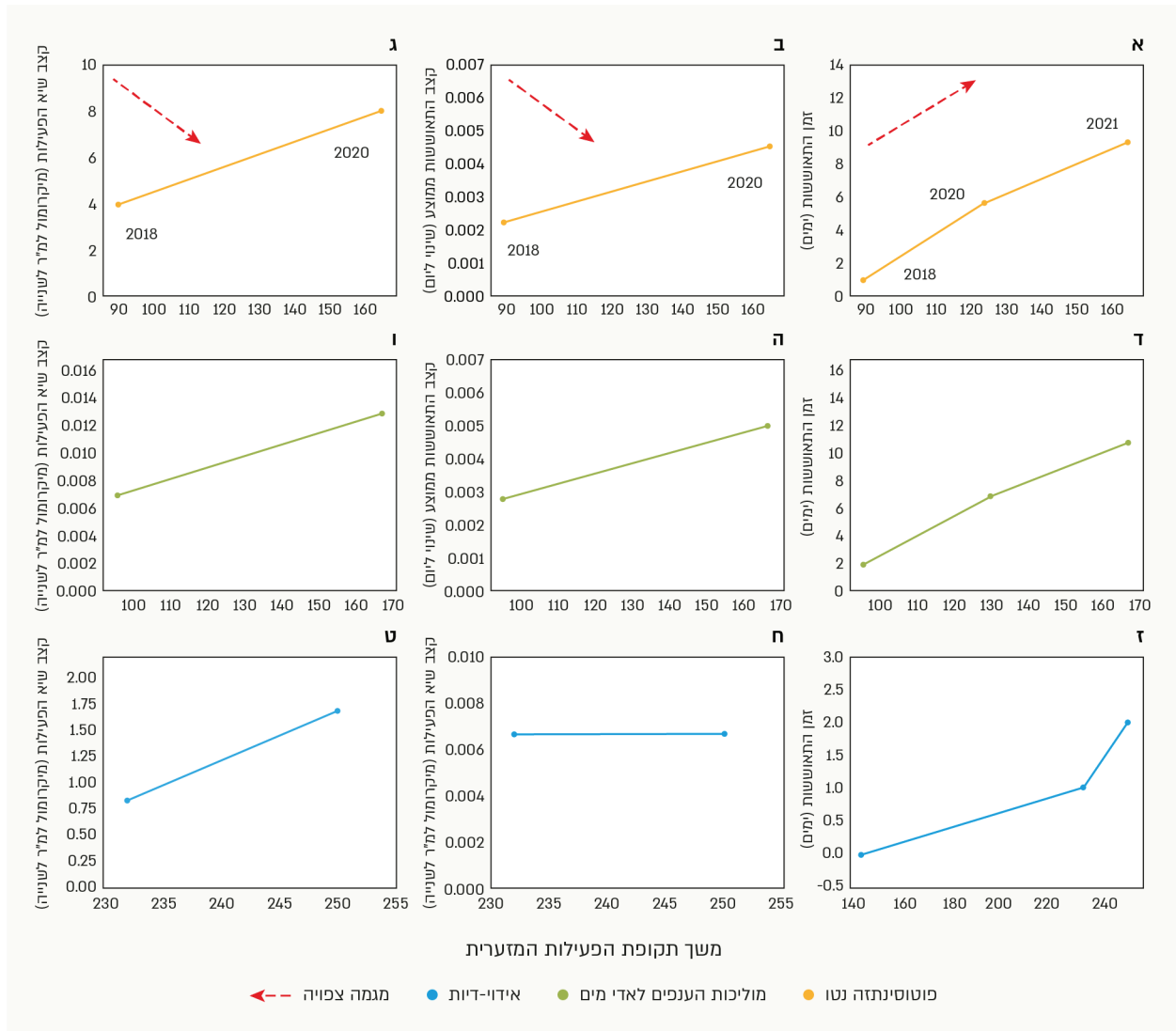
היחס בין שטף הפחמן שהצמח קולט, לשטף המים שהוא מאבד בדיות, נקרא יעילות השימוש במים (WUE). התבנית העונתית של יעילות השימוש במים (פוטוסינתזה נטו חלקי אידוי-דיות, איור 4) מראה שהפער בזמן בין התאוששות הפוטוסינתזה נטו להתאוששות האידוי-דיות מוביל ליעילות גבוהה של שימוש במים במהלך תקופת ההתאוששות (אוקטובר-דצמבר). יעילות השימוש במים הייתה גבוהה



איור 4

ממוצע חודשי של יעילות השימוש במים

הקווים השחורים מציינים את סטיית התקן. נתונים על ארבע שנות המחקר (2017-2020). ערכי יעילות השימוש במים חושבו בהתבסס על ממוצעים של פוטוסינתזה נטו ואידוי-דיות בשעות היום.



איור 5

פרמטר ההתאוששות ושיא הפעילות לתקופות פעילות מזערית שונות

שורה עליונה, א-ג פוטוסינתזה; שורה אמצעית, ד-ו מוליכות הענפים לאדי מים; שורה תחתונה, ז-ט אידוי-דיות. העמודה השמאלית (א, ד, ז) מראה את משך ההתאוששות בשלוש תקופות של 'תקופת פעילות מזערית' במחזוריים השנתיים של 2020-2019, 2018-2017, 2021-2020. העמודה האמצעית מראה את קצב ההתאוששות הממוצע ליום לשתי תקופות של 'תקופת פעילות מזערית': 2018-2017, 2020-2019. העמודה הימנית מראה את קצב שיא הפעילות (אחוזון 90) לשתי התקופות הללו. ממוצעים יומיים בשעות היום שימשו למשתנים של חילוף הגזים בעלה. הנתונים מסתיימים בדצמבר 2020, לפני ההגעה לשיא הפעילות ב-2021, ולכן שנה זו מופיעה רק בעמודה השמאלית. החץ האדום מסמן את המגמה הצפויה לפי השערות המחקר. ציפינו שככל שתקופת העקה תהיה ארוכה יותר, זמן ההתאוששות (א, ד, ז) יהיה ארוך יותר, קצב ההתאוששות (ב, ה, ח) ירד, וקצב שיא הפעילות (ג, ו, ט) יהיה נמוך יותר.

דין

2018 לעומת 2019-2020 מראה שלאחר 'תקופת פעילות מזערית' ארוכה (2019) נרשמו שיאי פעילות גבוהים (2020). שיאי הפעילות ב-2020 היו גבוהים פי שניים בהשוואה לשיאי הפעילות ב-2018 בעקבות 'תקופת פעילות מזערית' קצרה יחסית ב-2017 (איור 5, ג, 15, ט5). כלומר, אף על פי שתקופת העקה בקיץ של 2019 הייתה ארוכה ביותר בתקופת המחקר, בתקופת שיא הפעילות ב-2020 נמדדו קצבי הפעילות הגבוהים ביותר.

התאוששות פעולת חילוף הגזים בעלה מגורמי העקה -

תכולת מים נמוכה בקרקע וגירעון לחץ אדי מים

לאחר היציאה מתקופת העקה שנגרמה בשל תכולת מים נמוכה בקרקע או מגירעון לחץ אדי המים, כלומר יובש האוויר, המשתנים השונים הקשורים לחילוף גזים בעלה החלו להתאושש. יש להזכיר כי פוטוסינתזה נטו ומוליכות

יותר מכך, נראה שקצב ההתאוששות היה דומה בשנים שונות בתקופת הגשמים. למשל, קצב ההתאוששות הממוצע של 'פוטוסינתזה נטו' ומוליכות הענפים בשנים 2017 ו-2020 היה שונה, אך אם נתייחס רק לנתונים שאחרי תחילת הגשמים, נקבל ערכים דומים בשתי השנים. המסקנה העיקרית היא, אם כן, שאף על פי שתחילת ההתאוששות של פוטוסינתזה נטו ומוליכות הענפים קשורה ליציאה מהעקה של גירעון לחץ אדי המים, קצב התאוששות גבוה מתקבל רק אחרי תחילת הגשמים והעלייה בתכולת המים בקרקע, כפי שנמצא גם אצל Liu ושות' (2020).

קשרי גומלין בין הקצב בשיא הפעילות לאחר עקה ואורך תקופת העקה

כפי שניתן לראות (איור 5ג, 15, 5ט), לא נמצא מתאם בין 'שיא הפעילות' של משתני חילוף הגזים בעלה ומשך תקופת הפעילות המזערית. רמות 'שיא הפעילות' לא הושפעו מרמות עקה קודמות או מהמשך שלהן. נראה כי לתקופת פעילות מזערית ארוכה לא הייתה השפעה שלילית על חילוף הגזים בעלה בעונה היצרנית שלאחריה, כלומר אין השפעה שלילית של אירועי עבר. ממצא זה סותר מחקרי שדה שבחנו השפעה של אירועי בצורת על טבעות עצים (Anderegg et al., 2015; Camarero et al., 2018).

התוצאות שלנו מראות גם שניתן לקשר בין רמות 'קצב שיא הפעילות' של משתנים הקשורים לחילוף גזים בעלה לתנאי סביבה שקיימים באותו זמן. השונות הבין-שנתית בתנאי הסביבה במהלך 'תקופת שיא הפעילות' העוקבת מביאה לשונות בערך השיא ובמועד התקופה.

אנו רואים שבכל המשתנים הקשורים לחילוף גזים בעלה, 'פעילות השיא' לאחר העקה ב-2020 הייתה גבוהה יותר מזו של 2018. ייתכן שאפשר להסביר זאת בתקופת גשמים ארוכה יותר ב-2020 (202 ימים ו-416 מ"מ) שעזרה לשמור על תכולה גבוהה מגבול הסף של מים בקרקע הניתנים לאידוי-דיות, עד סוף האביב שלאחר מכן (5 במאי). בניגוד לכך, ב-2018 נתוני תקופת הגשמים היו 152 ימים ו-240 מ"מ, וגבול הסף בה התקיים ב-5 באפריל. תקופת 'שיא הפעילות' ביער יתיר מוגדרת בעזרת ההשפעות המשולבות של ירידה בתכולת המים בקרקע ועלייה בטמפרטורה ובקרינה באביב (Wang et al., 2020). ב-2018 תכולת המים בקרקע הביאה לתקופת שיא פעילות' בתנאים שאינם טובים מבחינת הקרינה והטמפרטורה (קרינה חזקה וטמפרטורה גבוהה). ב-2020 אפשרה תקופת הגשמים הארוכה תנאים מיטביים של תכולת מים בקרקע, קרינה וטמפרטורה באותו זמן. השילוב הלא רגיל של תנאי הסביבה בשנה זו הביא לשיא פעילות' של חילוף גזים בעלה במועד מאוחר יותר ובערכים גבוהים יותר מאשר בשנים אחרות.

הענפים לאדי מים הגיבו להסרת העקה של גירעון לחץ אדי המים, בעוד שאידוי-דיות הגיבו להסרת העקה של תכולת המים בקרקע (איור 3א, 3ב, 3ג).

למועד ההתאוששות של פוטוסינתזה נטו ומוליכות הענפים היה קשר חזק לסיום 'תקופת גירעון לחץ אדי המים המרבי', אך לא נמצא קשר למועד סיום העונה היבשה בקרקע. שני המשתנים הללו התאוששו מוקדם יותר ממשנתה הדיות, ולכן נרשמה עלייה ביעילות השימוש במים בתקופת ההתאוששות (איור 4). ההשפעות האלה מוסברות על ידי מנגנוני בקרה שונים של רכיבי חילוף הגזים בעלה ברמות עקה שונות של מים וגירעון לחץ אדי מים (Ye and Yu, 2008).

קשרי גומלין אפשריים בין פרמטרים של התאוששות לאורך תקופת העקה

התוצאות מראות בבירור שיש חוסר התאמה בזמן בין סוף תקופת העקות הסביבתיות ומועד התאוששות הפעילות הפיזיולוגית. במקרים מסוימים הפער גדול יותר, ובאחרים מזערי. מכאן עולה השאלה אם יש קשר בין משך תקופת הפעילות המזערית לתקופה של חוסר ההתאמה.

התוצאות תומכות בקשר כזה (איור 5א, 5ד, 5ז). זמן ההתאוששות של כל המשתנים הקשורים לחילוף הגזים בעלה הראה מתאם חיובי למשך תקופת הפעילות המזערית, כלומר, ככל שתקופה זו הייתה ארוכה יותר, כך גדל הפער בין משך 'היציאה מהעקה' ומועד 'התאוששות הפעילות'. יש לזכור כי בכל השנים קיים הבדל בין זמן ההתאוששות של אידוי-דיות (מהיר ואחיד יחסית) ובין זה של פוטוסינתזה נטו ומוליכות הענפים (איטי ומשתנה). ממצא זה הודגם במחקרים רבים בעבר (Ruehr et al., 2019). לפי Flexas ושות' (2006), כאשר מוליכות הענפים נמוכה מ-0.05 מול למ"ר לשנייה – קצב טיפוסית בעונה היבשה ביתיר – יכולת קיבוע הפחמן יורדת, והעלים צריכים לשקם את היכולת לאחר היציאה מהעקה. האנרגיה לתיקון מערכת הובלת המים והמערכות הפוטוסינתטיות מוגבלת גם היא אחרי תקופה ארוכה של פעילות מזערית בגלל מאגרי הפחמן המדולדלים (Galiano et al., 2011, Ruehr et al., 2019). הממצאים הללו יכולים להסביר את זמן ההתאוששות הארוך יותר הנדרש לפוטוסינתזה נטו ולמוליכות הענפים לאחר תקופה ארוכה של פעילות מזערית.

לא נמצא קשר ישיר בין קצב ההתאוששות לתקופת הפעילות המזערית (איור 5ב, 5ה, 5ח) היות שהוא היה גבוה עבור פוטוסינתזה נטו ומוליכות הענפים, אך נותר דומה באידוי-דיות. גם ממצא זה תואם מחקרים קודמים (Schwalm et al., 2017).

צחיחה למחצה (Wang et al., 2020). התקצרות נוספת שלו בליווי החמרת העקה יכולות להוביל לתמותה נרחבת יותר של אורנים, כפי שראינו ביער יתיר בשנים 2008–2009 (Cobb et al., 2020).

עם זאת, המגמה של התקצרות העונה הגשומה וירידת משקעים רבים בפרק זמן קצר יכולה להוביל להגדלת כמות הגשם בכל אירוע. לאפקט זה עשויה להיות השפעה חיובית על הפעילות הפיזיולוגית של העצים ביער יובשני שתהווה מעין מנגנון פיזיו, כך שבשנים עם אירועי גשם גדולים יותר, יעילות החידור וכמות המים באזור השורשים יישמרו גבוהות לאורך זמן רב יותר (Oz, 2021), ויעילות ניצול המים תהיה גבוהה יותר (Raz-Yaseef et al., 2020). על סמך התוצאות ממחקר זה נראה שלאורך העקה עצמו אין השפעה ברורה על קצב ההתאוששות של העצים ועל רמת הפעילות שלאחריה. ההשפעה העיקרית היא של התפתחות תנאים מיטביים בעונה העוקבת, וכן רגישות רבה לשנות עקה עוקבות. תוצאות המחקר שהובאו כאן מראות שיערות יובשניים כיער יתיר מתקרבים לגבול השרידות, אך מראים יכולת התאוששות אם תקופות העקה מוגבלות בזמן ומורדות בעונות המאפשרות את ניצול כושר ההתאוששות הזה. התוצאות הצביעו גם על הפרדה בין ההתאוששות מיובש אטמוספרי ויובש קרקע, ולכן גם על חשיבות קצב השינויים בכל אחד ממרכיבים אקלימיים אלה.

תוצאות מהמחקר ביער יתיר הראו שתהליכי ההתאוששות מעקה מושפעים בצורה שונה מעקה הנובעת מיובש הקרקע ומעקה הנובעת מיובש האוויר. פוטוסינתזה ומוליכות הענפים לאדי מים הגיבו בעיקר להסרת העקה של גירעון לחץ אדי המים באוויר, בעוד שתהליך האידי-דיות הגיבו בעיקר להסרת העקה של תכולת המים בקרקע (כלומר לירידת גשמים). התוצאות מצביעות על המורכבות בתהליכי ההתאוששות מעקה המהווים מרכיב קריטי ביכולת ההישרדות של היערות לנוכח שינוי האקלים הצפוי באזורנו, ועל החשיבות בהבחנה בין שינויים במשקעים ובין אלה המשפיעים על הלחות האטמוספירית.

השפעת שינוי האקלים על כושר ההתאוששות מעקה ועל שרידות היער

על פי תחזיות לשינוי האקלים, העקה בתקופת היובש באזורנו צפויה להחמיר בעקבות עליית הטמפרטורות (IPCC, 2018), ולהתארך עקב שינויים בפיזור המשקעים שצפויים להצטמצם לחודשים דצמבר–פברואר ללא שינוי משמעותי בכמות השנתית (Drori et al. 2021). כפי שהדגמנו במחקר זה, התארכות תקופת העקה המאופיינת בשילוב של דרישה אטמוספירית גבוהה לאדי מים ויובש קרקע, מביאה להתארכות תקופת ההתאוששות של העצים בסיימה. כבר בתנאים הנוכחיים יש חלון ההזדמנויות קצר לקיבוע יעיל של פחמן ולתיקון נזקים הידראוליים של העצים בסביבה

מקורות

- Dangel U. 2016. The World's Forests. In: Dangel U. *Turning Point in Timber Construction*. Basel: Birkhäuser. pp. 12–16.
- Galiano L, Martinez-Vilalta J, and Lloret F. 2010. Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4yr after a drought episode. *New Phytologist*, 190(3), 750–759.
- Griffith DM, Lehmann CER, Strömberg CAE, Parr CL, Pennington RT, Sankaran M, et al. 2017. Comment on "The extent of forest in dryland biomes". *Science*, 358(6365), 27–30.
- Grossiord C, Buckley TN, Cernusak LA, Novick KA, Poulter B, Siegwolf RT, et al. 2020. Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytologist*, 226(6), 1550–1566.
- Grünzweig JM, Lin T, Rotenberg E, Schwartz A, and Yakir D. 2003. Carbon sequestration in arid-land forest. *Global Change Biology*, 9, 791–799.
- IPCC, 2018. (In Press). Global Warming of 1.5°C (Masson-Delmotte V, Zhai P, Pörtner HO, Roberts D, Skea J, Shukla PR, et al. [Eds]). Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, pp. 3–24.
- Klein T. 2020. A race to the unknown: Contemporary research on tree and forest drought resistance, an Israeli perspective. *Journal of Arid Environments*, 172, (August 2018), 104045.
- Klein T and Hoch G. 2015. Tree carbon allocation dynamics determined using a carbon mass balance approach. *New Phytologist*, 205(1), 147–159.
- Anderegg WRL, Schwalm C, Biondi F, Camarero JJ, Koch G, Litvak M, et al. 2015. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science*, 349(6247), 532–528.
- Bamberger I, Ruehr NK, Schmitt M, Gast A, Wohlfahrt G, and Arneth A. 2017. Isoprene emission and photosynthesis during heat waves and drought in black locust. *Biogeosciences Discussions*, 14, 3649–3667.
- Birami B, Gattmann M, Heyer AG, Grote R, Arneth A, and Ruehr NK. 2018. Heat waves alter carbon allocation and increase mortality of Aleppo pine under dry conditions. *Frontiers in Forests and Global Change*, 1(November 2018), 1–17.
- Bonan GB. 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882), 1444–1449.
- Camarero JJ, Gazol A, Sangüesa-Barreda G, Cantero A, Sánchez-Salguero R, Sánchez-Miranda A, et al. 2018. Forest growth responses to drought at short- and long-term scales in Spain: Squeezing the stress memory from tree rings. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6(FEB 2018), 1–11.
- Cobb R, Ruthrof K, Breshears D, Lloret F, Aakala T, Adams HD, et al. 2017. Ecosystem dynamics and management after forest die-off: a global synthesis with conceptual state-and-transition models. *Ecosphere*, 8(12), e02034.

- Rohatyn S, Yakir D, Rotenberg E, and Carmel Y. 2022. Limited climate change mitigation potential through forestation of the vast dryland regions. *Science*, 377(6613), 1436–1439.
- Rotenberg E and Yakir D. 2010. Contribution of semi-arid forests to the climate system. *Science*, 327(327), 451–454.
- Ruehr NK, Grote R, Mayr S, and Arneth A. 2019. Beyond the extreme: Recovery of carbon and water relations in woody plants following heat and drought stress. *Tree Physiology*, 8, 1285–1299.
- Schwalm CR, Anderegg WRL, Michalak AM, Fisher JB, Biondi F, Koch G, et al. 2017. Global patterns of drought recovery. *Nature*, 548(7666), 202–205.
- Serra-Maluquer X, Mencuccini M, and Martinez-Vilalta J. 2018. Changes in tree resistance, recovery and resilience across three successive extreme droughts in the northeast Iberian Peninsula. *Oecologia*, 187(1), 343–354.
- Väänänen PJ, Osem Y, Cohen S, and Grünzweig JM. 2020. Differential drought resistance strategies of co-existing woodland species enduring the long rainless Eastern Mediterranean summer. *Tree Physiology*, 40(3), 305–320.
- Wang H, Gitelson A, Sprintsin M, Rotenberg E, and Yakir D. 2020. Ecophysiological adjustments of a pine forest to enhance early spring activity in hot and dry climate. *Environmental Research Letters*, 15(11), 114054.
- Ye ZP and Yu Q. 2008. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat. *Photosynthetica*, 46(4), 637–640.
- Ziv B, Saaroni H, Pargament R, Harpaz T, and Alpert P. 2014. Trends in rainfall regime over Israel, 1975–2010, and their relationship to large-scale variability. *Regional Environmental Change*, 14(5), 1751–1764.
- Klein T, Rotenberg E, Cohen-Hilaleh E, Raz-Yaseef N, Tatarinov F, Preisler Y, et al. 2014. Quantifying transpirable soil water and its relations to tree water use dynamics in a water-limited pine forest. *Ecohydrology*, 7(2), 409–419.
- Liu L, Gudmundsson L, Hauser M, Qin D, Li S, and Seneviratne SI. 2020. Soil moisture dominates dryness stress on ecosystem production globally. *Nature Communication*, 11(1), 1–9.
- Lloret F, Keeling EG, and Sala A. 2011. Components of tree resilience: Effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120(12), 1909–1920.
- Madi A. 2020. Quantifying water and carbon usage in a mosaic of ecosystems under dry Mediterranean climate (MSc Thesis). Rehovot: Weizmann Institute of Science.
- Oz I. 2021. Resilience of Aleppo pine trees to drought and heat as a function of the duration of the stress period during the dry season (MSc Thesis). Rehovot: The Hebrew University of Jerusalem. https://www.weizmann.ac.il/EPS/Yakir/sites/EPS.Yakir/files/publications/oz_-_2021_-_resilience_of_aleppo_pine_trees_to_drought_and_heat_0.pdf
- Preisler Y. 2019. Water-use strategies leading to resilience of pine trees to global climatic change (MSc Thesis). Rehovot: The Hebrew University of Jerusalem. https://www.weizmann.ac.il/EPS/Yakir/sites/EPS.Yakir/files/publications/preisler_-_2019_-_water-use_strategies_leading_to_resilience_of_pine.pdf
- Pumpanen JS, Heinonsalo J, Rasilo T, Hurme KR, and Ilvesniemi H. 2009. Carbon balance and allocation of assimilated CO₂ in Scots pine, Norway spruce, and Silver birch seedlings determined with gas exchange measurements and ¹⁴C pulse labelling. *Trees*, 23(3), 611–621.
- 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.



טיפול בציוד המדידה על מגדל השטפים בתחנת יער יתיר, 2018
צילום באמצעות רחפן: ג'ונתן מילר



תחנת המחקר ביער יתיר ממבט-על, 2018
צילום באמצעות רחפן: ג'ונתן מילר