

התייבשות והתאוששות של עצי אלון מצוי בישראל לאחר רצף של שנות בצורת

נאוה סבר, טבעון odi@netvision.net.il

גידי נאמן, החוג לביולוגיה, אוניברסיטת חיפה – אורנים, קריית טבעון gneeman@research.haifa.ac.il

תקציר

עלייה בתדירות ההופעה של רצף שנים שחונות בעקבות שינויי אקלים באזורנו עלולה לגרום להגברת תופעת התייבשות האלונים ולסכן באופן משמעותי את אוכלוסיית האלונים בפרט ואת החורש היס-תיכוני בכלל.

מילות מפתח (נוספות על מילות הכותרת): אינדקס שטח העלים (Leaf Area Index) LAI, גידול שטח בסיס הגזע BAI (Basal Area Increment), עקת יובש, רצף שנים שחונות.

מבוא

אלון מצוי (*Quercus calliprinos*) הוא הרכיב העיקרי של החורש היס-תיכוני בישראל ונפוץ מהרי הגליל העליון שבצפון ועד הרי יהודה שבדרום. בסתיו 2000 נצפו באזורים שונים ברחבי הארץ עצי אלון מצוי, שכל עלותם התייבשה והעלים החומים נותרו על העץ. התופעה נצפתה בעיקר באשדות יגור, שבמפנה הצפון-מזרחי של הכרמל ובפסגת התבור. אלונים פגועים נראו גם בהרי נפתלי שבגליל העליון, בגליל התחתון, בשפלה, בהרי יהודה ובהרי הגלעד שבצפון ממלכת ירדן.

התייבשות של פרטים או קבוצות של עצי אלון דווחה בעבר ממקומות שונים בישראל. בקיץ 1963 נצפתה תופעה של "התייבשות" עצי אלון מצוי גדולים וקטלבים בהר גיורא, במסרק, בנחל שורק ובמקומות נוספים בהרי יהודה. בגזעי העצים הפגועים נמצאו חרקים שונים, בעיקר יקרונית האלון. התופעה נצפתה לאחר שש שנות בצורת רצופות, שבהן כמות המשקעים השנתית היתה נמוכה ממחצית כמות המשקעים הרב-שנתית הממוצעת. העצים, שלפני הפגיעה היו בעלי גזע מרכזי אחד, התחדשו בצמיחה של נצרים אחדים מבסיס הגזע ובשנת 1978 נראה היה, כי העצים הגדולים הפכו לשיחים מרובי גזעים (פז, 1992). בסתיו 1991 דווח על התייבשות של עצי אלון מצוי באזור יגור ונחל אורן שבכרמל, בגליל ובגולן (פז, 1992; מאיר וקפלן, 1995). מעקב אחר התאוששות העצים בוצע במשך שלוש שנים בחלקת מעקב בנחל שורן שבגליל המערבי. העצים החלו להתאושש בבלבול מהנוף כבר בסתיו 1991. לאחר שלוש שנים, אחוז כיסוי העלווה בנוף העצים שנפגעו נע בין 50% ל-80% (מאיר וקפלן, 1995). המחקר

התייבשות מסיבית של העלווה בעצי אלון דווחה בעבר במקומות שונים בישראל. בשנת 2000 אירעה התייבשות שפגעה באלונים מצויים ברחבי ישראל, מהגליל שבצפון ועד הרי יהודה שבדרום. הפגיעה באלונים עלולה להיגרם כתוצאה מסיבות שונות – שנות בצורת, עקה זמנית של יובש קיצוני, ירידה חדה בפוטנציאל המים באזור בית השורשים של העצים, מזיקים, מחלות, זיהום אוויר או שילוב של כמה גורמים. בעבודה זו בוצע מעקב כמותי אחר אלונים באשדות יגור שבכרמל ובהר תורען שבגליל התחתון – 25 עצים שעליהם התייבשו בשנת 2000 ו-25 עצי היקש בכל אתר. נבדקו שיעור התמותה, קצב הגידול השנתי של העצים, התחדשות העלווה, פגיעה ממזיקים, פוטנציאל המים טרום-שחר בעץ כמדד להבדלים בכמות המים בבית השורשים ומידת הפלורסנציה של הכלורופיל כמדד ליעילות המערכת הפוטוסינתטית. העבודה התמקדה בקביעת השינויים בממדי התופעה בין השנים ובהערכת מידת האיום הפוטנציאלי שלה על חורש האלון המצוי בישראל. כמו כן, נעשה ניסיון לאתר את הגורמים לתופעת התייבשות. העצים הפגועים בתורען היו קטנים מעצי היקש הלא פגועים, אך ביגור לא נמצא הבדל בממדי העצים. מתוך 25 העצים הפגועים, שסומנו בכל אתר בתחילת המחקר, מתו – עד 2002 – ביגור 12 עצים ובתורען שמונה עצים. הגידול השנתי בקוטר הגזע ובצפיפות העלווה היו נמוכים יותר בעצים שהתאוששו לאחר ההתייבשות. לעומת זאת, לא נמצאו הבדלים בפוטנציאל המים טרום-שחר ובפלורסנציה של הכלורופיל בין עצים פגועים לבין עצים לא פגועים ביגור. תופעת התייבשות לא התפשטה לעצים נוספים במהלך שנות המחקר, שהיו שנים גשומות לאחר שלוש שנים עוקבות שחונות.

תוצאות העבודה תומכות בהשערה, כי תופעת התייבשות שאובחנה בשנת 2000 נבעה מרצף של כמה שנים שחונות, שגרמו להאטת קצב הצימוח ולהתייבשות של פרטים רגישים במיוחד לעקת יובש. תופעת התייבשות שכזו היא, כנראה, תופעה מחזורית הפוקדת אזורים של חורש אלון מצוי בישראל מדי כמה שנים, בעקבות רצף של שנים שחונות. מסתבר שבמשטר האקלים הנוכחי היא אינה מהווה איום ממשי ואינה גורמת לפגיעה מתמשכת באוכלוסיית האלונים. עם זאת,

בכל עץ, סימני התחדשות מנוף העץ או מבסיס הגזע וסימני פגיעה על ידי מזיקים תועדו במרס 2001. מידת הפגיעה דורגה על פי החלק היחסי של העלווה הפגועה: פגיעה קלה – פחות משליש מהעלווה פגועה; פגיעה בינונית – כמחצית מהעלווה פגועה; פגיעה קשה – מעל לשני שלישי מהעלווה פגועה. בדיקה חוזרת ומיפוי בוצעו בספטמבר 2002, במטרה לעקוב אחר השינויים בממדי תופעת ההתייבשות.

שטח חתך בסיס הגזע

קוטר גזעי העצים נמדד בגובה פני הקרקע בספטמבר 2001 ובספטמבר 2002, במטרה לעקוב אחר הגידול השנתי בשטח בסיס הגזע של העצים (BAI Basal Area Increment). הגידול בשטח בסיס הגזע של העצים חושב על פי עבודתם של Demchik & Sharpe (2000). בעצים בעלי כמה גזעים חושב שך כל שטח בסיסי הגזעים לעץ.

העלווה

אינדקס שטח העלים (LAI Leaf Area Index), המהווה אינדיקטור לצפיפות העלווה, שימש מדד להתחדשות עלוות העצים. LAI נמדד בימים בהירים בספטמבר 2001 ובאוקטובר 2002, בשעות 11:00–15:00, כשהשמש קרובה ביותר לזנית. המדידות בוצעו במכשיר AccuPAR, Model PAR-80 של חברת Decagon, Pullman, Washington. המכשיר כויל בהתאם לשעה, למיקום המדויק (קואורדינטות אורך ורוחב) ולזנית. בכל עץ בוצעה מדידת PAR (Photosynthetic Active Radiation) אחת בשמש מלאה סמוך לעץ ו-10 מדידות מתחת לצמרת. ה-LAI של כל עץ חושב על ידי המכשיר על פי היחס שבין ה-PAR בקרינת שמש מלאה לבין ממוצע ה-PAR מתחת לצמרת. מדידה חוזרת של LAI לאחר שנה והשוואת התוצאות אפשרה לעקוב אחר מידת הבלבול והתחדשות נוף העצים.

פוטנציאל המים

פוטנציאל המים טרום-שחר (Predawn Water Potential) הוא הגבוה והיציב ביותר בצמח במשך היממה ומייצג את פוטנציאל המים בקרקע באזור בית השורשים. מאחר שבשעה זו הפיוניות עדיין סגורות, פוטנציאל המים בצמח ובקרקע נמצא בשיווי משקל. פוטנציאל המים טרום-שחר של העצים בחלקת המחקר ביגור נמדד בספטמבר 2001, בשעות 02:00–04:30. נבדקו 10 עצי היקש לא פגועים ו-10 עצים מתייבשים, בכל עץ בוצעו שלוש מדידות. המדידות בוצעו במכשיר Pressure Chamber, Model 1000 של חברת PMS Instrument Co. Corvallis, Oregon.

פלורסנציה של הכלורופיל

פלורסנציה של הכלורופיל בעלים (Fv/Fm) משמשת מדד ליעילות מנגנון הפוטוסינתזה (Photosystem II). הפלורסנציה

נפסק לפני שהחוקרים הצליחו להגיע למסקנות בקשר לממדי התופעה והגורמים לה.

תופעה דומה של "התייבשות" אלונים ירוקי-עד (*Q. coccifera*) נתגלתה ב-1985 בדרום צרפת, לאחר כמה שנות בצורת. העלים היבשים נותרו על נוף העץ והאלונים נכנסו לתרדמה מאולצת, אך שבו לבלב מצמרות העצים בעונה הלחה העוקבת (M. Etien, pers. comm.). באזור החוף שבקליפורניה ובאורגון נצפתה תמותת של אלונים ירוקי-עד, שהחלה מתפשטת ב-2000 (Kelly & Meentemeyer, 2002). כמו כן, נצפתה תמותת אלונים בפנסילבניה (Demchik & Sharpe, 2000). תמותת עצי האלון ירוקי העד, שדווחה בקליפורניה ובאורגון, נגרמה, ככל הנראה, משילוב של תקיפת העצים על ידי הפטרייה *Phytophthora sp.* ומפגיעה של חיפושית קליפה, החודרות לאזורים הפגועים. סימני הנגיעות בפטרייה ותקיפת חיפושיות הקליפה קדמו להצהבת העלווה ולתמותת העצים (Kelly & Meentemeyer, 2002).

התייבשות עצי אלון מצוי בישראל בשנת 2000 עלולה להיות תוצאה של עקת יובש קיצוני, רצף של שנות בצורת, מיקרו בית גידול יובשני במיוחד, מזיקים, מחלות, זיהום אוויר או שילוב של מספר גורמים. שילוב כזה של גורמים עלול לגרום לפגיעה קשה באוכלוסיית האלונים, אם תדירות התופעה תהיה גבוהה. ייתכן שהפגיעה בעצים מהווה סימן ראשון להשפעת שינויי אקלים גלובליים, שבאו לידי ביטוי ברצף של חורפים שחונים בשנים שקדמו לפגיעה.

במחקר זה ערכנו מעקב כמותי רב-שנתי אחר תופעת ההתייבשות בכרמל ובגליל התחתון, במטרה לנסות ולזהות את הגורמים להתייבשות, לאמוד את השינויים בממדי התופעה ולקבוע האם היא מהווה איום פוטנציאלי על חורש האלון המצוי בישראל.

שיטות

אקלים

נתוני המשקעים בתחנות יגור שבכרמל ולביא שבגליל התחתון, הסמוכות לחלקות המעקב, התקבלו מהשירות המטאורולוגי בבית דגן.

התאוששות העצים

התייבשות עצי האלון נצפתה לראשונה ביגור בסתיו 2000. תיעוד כמותי ומעקב שנתי אחר תופעת ההתייבשות בוצעו במהלך 2001–2002. נבחרו שתי חלקות, האחת באשדות יגור שבצפון-מזרח הכרמל והשנייה על הר תורען שבמזרח הגליל התחתון. החלקות בשני האתרים היו במפנה צפוני, על גבי סלע דולומיט וקרקע טרה רוסה. בכל חלקה מופו וסומנו 25 עצי אלון מצוי בשלבי התייבשות שונים ו-25 עצים לא פגועים כקבוצת היקש (שך הכול 50 עצים בכל אתר). מידת הפגיעה

נמדדה במכשיר OS5-FL Modular Chlorophyll Fluoro-meter של חברת Opti-Sciences, בחלקת המחקר ביגור, בספטמבר 2001, בשעות 10:00-15:00. הפלורסנציה נמדדה ב-10 עלים בכל עץ בכיוון הפונה לשמש, לאחר החשכה של 10 דקות.

תוצאות

האקלים

על פי הנתונים שהתקבלו מתחנות המדידה של השירות המטאורולוגי הסמוכות לחלקות המחקר, ממוצע המשקעים הרב-שנתי (חורף 91-1990 עד חורף 06-2005) בתורען היה 526 מ"מ והיה נמוך מזה שביגור - 724 מ"מ (איור 1). תופעת התייבשות האלונים נצפתה בסתיו 2000 לאחר שלוש שנים שבהן כמות המשקעים השנתית ביגור ובתורען היתה מתחת לממוצע הרב-שנתי (איור 1, טבלה 1).

התאוששות העצים

בשנת המחקר השנייה - 2002 - לא נצפו עצים חדשים שנפגעו מהתייבשות בחלקות המחקר שביגור ובתורען. מתוך 25 עצים פגועים, שסומנו בתחילת המחקר בכל אתר, מתו 12 עצים (48%) ביגור ושמונה עצים (32%) בתורען. תמותה נצפתה רק בקרב עצים שנפגעו קשה מההתייבשות ב-2001. כל העצים שנפגעו קל או בינוני מההתייבשות לבלבו ב-2002. פגיעה קשה של מזיקים בגזעים אובחנה במרס 2001 רק בשמונה (32%) מתוך העצים המתייבשים ביגור ובארבעה (16%) עצים בתורען.

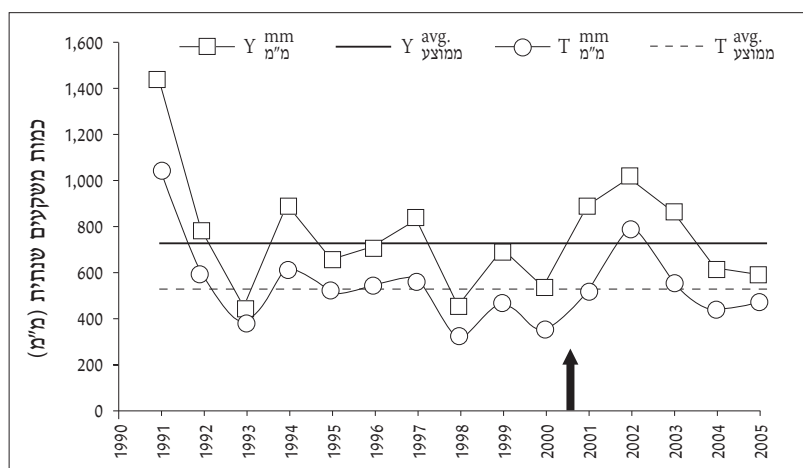
שטח חתך בסיס הגזע

שטח בסיס הגזע של העצים שנפגעו מהתייבשות היה נמוך מזה של עצי ההיקש הבריאים (איור 2). על פי מבחן Mann-Whitney ההבדל בשטח בסיס הגזע של העצים בתורען היה מובהק ($U=84.5, P<0.001$) ואילו ביגור לא התקבל הבדל מובהק ($U=264.0, P=0.349$).

אחוז הגידול השנתי בשטח בסיס הגזע (Basal Area Increment) של העצים המתחדשים מהתייבשות היה נמוך באופן מובהק מזה של עצי ההיקש על פי מבחן Mann-Whitney, בשני האתרים שנבדקו, ביגור ($U=67.0, P=0.003$) ובתורען ($U=56.0, P<0.001$) (איור 3).

העלווה

אינדקס שטח העלים (LAI) בעצים שנפגעו מהתייבשות ביגור ובתורען היה נמוך באופן מובהק, על פי מבחן Mann-Whitney, מזה של עצי ההיקש בשתי שנות המחקר (טבלה 2). במהלך 2001-2002 גדל אינדקס שטח העלים בעצים המתאוששים מהתייבשות ב-6% בשנה ביגור וב-6.8% בתורען, אך עדיין נותר נמוך מזה של עצי ההיקש הבריאים (איור 4).



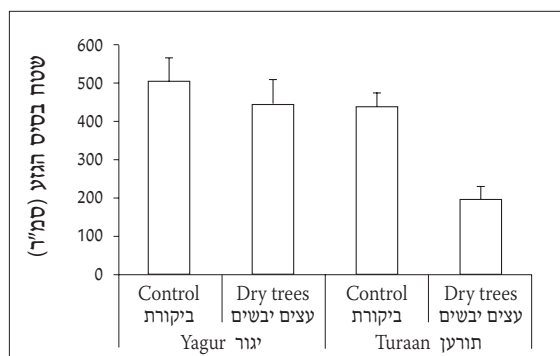
איור 1: כמות המשקעים השנתית (מ"מ) בשנים 1990-2005 והממוצע הרב-שנתי (Ann. Avg.) ביגור Y ובתורען T. החץ מציין את תחילת תהליך ההתייבשות

Fig. 1. Annual precipitation (mm) during 1990-2005 and the multi annual average (Ann. Avg.) in Yagur (Y) and Turaan (T). The arrow indicates the beginning of tree dehydration

שנה	יגור	תורען
1998	453	318
1999	684	460
2000	533	353
ממוצע רב-שנתי (מ"מ/שנה)	724	526

טבלה 1: כמות המשקעים השנתית (מ"מ) בשלוש השנים שקדמו להתייבשות האלונים בתחנות המדידה של השירות המטאורולוגי הסמוכות לחלקות המחקר

Table 1: Annual precipitation (mm) measured at meteorological stations adjacent to the study plots



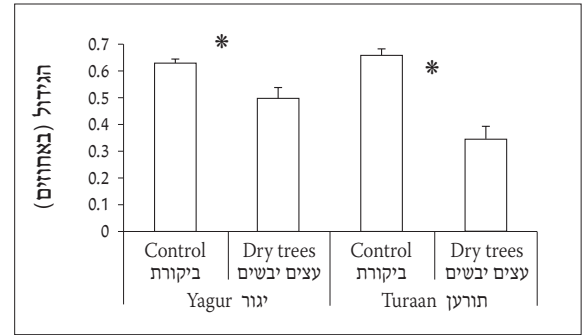
איור 2: שטח בסיס הגזע (ממוצע ושגיאת תקן) של 25 עצי אלון מצוי שנפגעו מהתייבשות ושל 25 עצי היקש בריאים, באשדות יגור ובתורען (ספטמבר 2001)

Fig 2: Average basal area (and SE) of 25 control and 25 post-drought regenerating *Q. calliprinos* trees in Yagur and Turaan

ארקסינוס שורש F_v/F_m (t48=-1.76, P=0.086). לכן, לא נבדקה הפלורסנציה בחלקת המחקר בתורען ולא בוצעה מדידה נוספת ביגור בשנת המחקר השנייה.

דיון

התייבשות עצי האלון המצוי שבכרמל ובגליל התחתון, שהחלה בסתיו 2000, התרחשה במהלך שלוש שנות בצורת שהיו שחונות מהמוצע. תופעת התייבשות לא התרחבה במהלך שנות המחקר (2001-2002) שהיו גשומות מהמוצע (איור 1). לא תועדו עצי אלון נוספים שנפגעו, ומרבית העצים הפגועים התחדשו ולבלבו. הפגיעה באלונים שבכרמל היתה קשה יותר מזו שבתורען על אף שכמות המשקעים השנתית הממוצעת ביגור גדולה מזו שבתורען (איור 1). תמותה נצפתה רק בקרב העצים שתועדה בהם פגיעת התייבשות קשה בשנת המחקר הראשונה ואילו עצים שנפגעו במידה קלה ובינונית המשיכו לבלב גם בשנת המחקר השנייה. נראה כי מידת הפגיעה קשורה בממדי העץ: בתורען העצים שנפגעו היו קטנים יותר ושטח הבסיס שלהם היה קטן באופן מובהק מזה של עצי ההיקש. לעומת זאת, בכרמל, שם תופעת התייבשות היתה קשה יותר, נפגעו גם עצים גדולים ולא התקבל הבדל מובהק בין שטח הבסיס של העצים שנפגעו לזה של עצי ההיקש הבריאים



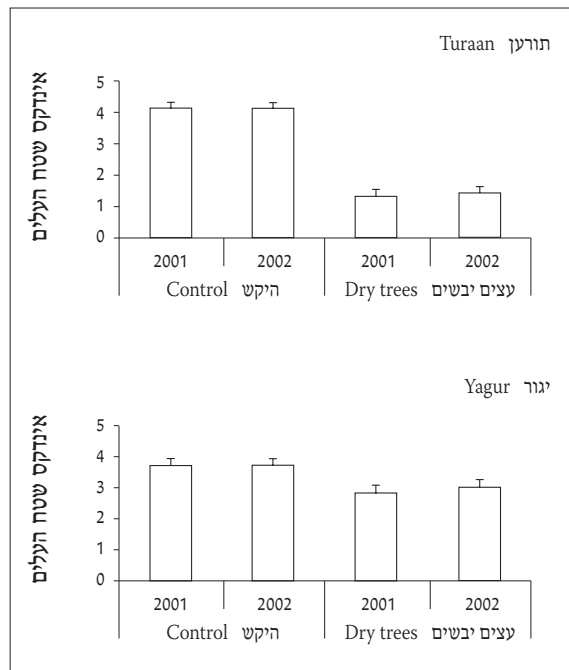
איור 3: אחוז הגידול השנתי (ממוצע ושגיאת תקן) (ספטמבר 2001-2002) בשטח בסיס הגזע של 25 עצי אלון מצוי שהתאוששו לאחר התייבשות ושל 25 עצי היקש בריאים, באשדות יגור וברכס תורען. * מציינ הבדל מובהק בין העצים המתאוששים לבין עצי ההיקש

Fig. 3: Average percentage annual growth in basal area (\pm SE) of 25 control and 25 post-drought regenerating *Q. calliprinos* trees in Yagur and Turaan. * indicates significant difference between regenerating and control trees

שנה	U	P	
יגור	2001	175	0.008
	2002	209	0.045
תורען	2001	17	<0.001
	2002	17	<0.001

טבלה 2: תוצאות מבחן Mann-Whitney U ומובהקותו (P) המשווה את ערכי LAI של עצי אלון מצוי שהתאוששו לאחר התייבשות לזה של עצי היקש בריאים ביגור ובתורען בשתי שנות המחקר

Table 2: Significance (P) and results of Mann-Whitney U test comparing LAI value of post-drought regenerating *Q. calliprinos* and control trees in Yagur and Turaan during two study years



איור 4: ממוצע ושגיאת תקן של אינדקס שטח העלים (LAI) של 25 עצי אלון מצוי מתחדשים לאחר התייבשות ושל 25 עצי היקש בריאים, באשדות יגור וברכס תורען, בספטמבר 2001 ובספטמבר 2002

Fig. 4: Average (and SE) leaf area index (LAI) of 25 control and 25 post-drought regenerating *Q. calliprinos* trees in Yagur and Turaan (Sept. 2001 and Oct. 2002)

פוטנציאל המים

פוטנציאל המים שנמדד בשנת המחקר הראשונה בעצי האלון שהתאוששו לאחר התייבשות ובעצי ההיקש ביגור הגיע ל-3 MPa. לא נמצא הבדל מובהק ביניהם (במבחן t שנערך על טרנספורמציה log של ערכי פוטנציאל המים, $t_{18}=-1.27$, P=0.22), על כן לא בוצעה מדידה נוספת ביגור בשנת המחקר השנייה ולא נבדק פוטנציאל המים בעצים בחלקת המחקר בתורען.

פלורסנציה של הכלורופיל

הפלורסנציה היחסית של הכלורופיל (F_v/F_m) שנמדדה בשנת המחקר הראשונה בעלי העצים שהתאוששו לאחר התייבשות ביגור דומה לזו של עצי ההיקש (0.78 ו-0.76 בהתאמה). לא נמצא הבדל מובהק במבחן t שנערך על טרנספורמציה

1 Mpa-1 ופחות מכך מעיד, בדרך כלל, כי הצמח סובל מעקת מים העלולה לפגוע בתהליכים פיסיולוגיים מסוימים ובקצב הצימוח. תהליכים אלה מתגברים במשך היום, עם ירידת פוטנציאל המים בצמח (Bradford & Hsiao, 1982). במחקר שנערך בספרד נמצא, כי אלון ירוק-עד (*Q. coccifera*) עמיד במהלך הקיץ לפוטנציאל מים של 2 MPa-2 (Martinez-Ferri et al., 2000). עצי אורן ירושלים בישראל גילו עמידות לפוטנציאל מים טרום-שחר נמוך מ-2.9 MPa-2 (Schiller & Cohen, 1995). מתוצאות מחקר זה ניתן להסיק, כי עצי אלון מצוי בישראל עמידים לפוטנציאל מים טרום-שחר נמוך מ-3 MPa-3.

פלורסנציה יחסית של הכלורופיל (Fv/Fm) משמשת מדד ליעילות לכידת אנרגיית האור וליעילות מעבר האנרגיה במערכת ההטמעה PSII (Werner & Correia, 1996; Kraus & Weis, 1991). בצמחים בריאים ערכי Fv/Fm נעים בין 0.75 ל-0.85 (Bjorkman & Demmig, 1987). עקת סביבתיות כגון יובש, קרינה וחום עלולות לפגוע ביעילות המערכת הפוטוסינתטית, דבר האמור לבוא לידי ביטוי בירידה ב-Fv/Fm (Long et al., 1994; Methy et al., 1997; Naidu et al., 1997). בעבודה זו לא נמצא הבדל בפלורסנציה היחסית שבין עצי אלון מתאוששים לעצי ההיקש ביגור, וערכי Fv/Fm שנמדדו נמצאים בטווח המתאים לצמחים בריאים. ניתן להסיק מכך, כי היעילות הפוטוכימית של מערכת ההטמעה PSII בעלי העצים המתחדשים על ידי לבלוב היתה דומה לזו של עצי ההיקש שלא נפגעו. כמו כן, אפשר לקבוע, כי היעילות הפוטוכימית של מערכת ההטמעה PSII בעצי אלון מצוי בישראל נותרת גבוהה גם בפוטנציאל מים טרום-שחר נמוך מ-3 MPa-3.

בעבודות אחרות שבהן נבדקה השפעת עקת סביבתיות באקלים ים-תיכוני על עצי אלון נמצא, כי היעילות הפוטוכימית של PSII, המתבטאת בערכי Fv/Fm, נותרה גבוהה עד ערכי פוטנציאל מים טרום-שחר נמוכים מ-4 MPa-4 (Faria et al., 1998; Methy, 2000). מידת ההשפעה של עקת מים על תהליך הפוטוסינתזה תלויה לעתים קרובות במדדי הפוטוסינתזה הנבדקים (Grassi & Magnani, 2005). בעבודות שונות נמצא, כי האלון הנשיר *Q. pubescens* והאלונים ירוקי העד *Q. coccifera*, *Q. douglasii*, *Q. petraea* שומרים על כושר הטמעה גבוה גם במצב של עקת מים חמורה, כאשר פוטנציאל המים נמוך מ-2 MPa-2 (Epron & Dreyer, 1993; Damesin & Rambal, 1995; Martinez-Ferri et al., 2000; Raftoyannis & Radoglou, 2002; Xu & Baldocchi, 2003). במחקרים של Faria et al. (1998) ו-Lawlor & Cornic (2002) נמצא, כי ירידה בפוטנציאל המים לערכים נמוכים מ-3 MPa-3, כתוצאה מעקת יובש, פגעה ביעילות המערכת הפוטוכימית בעצי אלון *Q. ilex*, *Q. suber* ובצמחי C₃ אחרים. פלורסנציה

(איור 2). לתופעת ההתייבשות השפעה ארוכת טווח, המתבטאת בירידה באחוז הגידול השנתי בשטח הבסיס של העצים, 0.63% בעצי ההיקש לעומת 0.50% בעצים פגועים בכרמל ו-0.66% לעומת 0.34% בתורען (איור 3). ירידה דומה בקצב הגידול של שטח בסיס הגזע בעקבות שנות בצורת ועקת מים נמצאה גם בעצי אלון (*Quercus rubra*) בפנסילבניה (Demchik & Sharpe, 2000) ובספרד (*Q. ilex*) (Ogaya et al., 2002).

התייבשות האלונים לא נגרמה, ככל הנראה, כתוצאה מפגיעה של מזיקים. סימני פגיעה קשה ממזיקים נמצאו בפחות משליש מהעצים. בשאר העצים, כולל עצים פגועים מאוד, נמצאו סימנים מעטים בלבד לפגיעת מזיקים או שלא נמצאו כלל סימנים כאלה. נראה שפגיעת המזיקים היא תופעה משנית שלווה את תופעת ההתייבשות. תקיפת עצים שנחלשו בשל מחלה או עקה סביבתית ממזיקים היא תופעה ידועה, שדווחה במקומות שונים בעולם (Lechowicz, 1987; Chaves et al., 2002).

מרבית עצי האלון שנפגעו התחדשו בבלבוב, כפי שניתן לראות מערכי LAI שנמדדו במהלך המחקר (איור 4). אלון מצוי מחליף מדי שנה באביב את כל עלוותו ולאחר הלבוב נושרים כל העלים של השנה שעברה. לכן, ה-LAI מבטא את מידת התחדשות הנוף בכל שנה ואינו מושפע מכמות העלים שהיתה על העץ בשנה הקודמת. ה-LAI של העצים המתאוששים היה גבוה יותר ב-2002 לעומת 2001 ביגור ובתורען, דבר המעיד על התאוששות הדרגתית של העצים, אך בשני האתרים הוא עדיין נותר נמוך מזה של עצי ההיקש. ההפרש הקטן יותר ב-LAI בין העצים הפגועים לעצי ההיקש ביגור, לעומת זה שבתורען, עשוי לנבוע מכמות משקעים שנתיים ממוצעת גבוהה יותר ביגור ומכך שהאתר נמצא במפנה צפוני מוצל.

מידת פוטנציאל המים טרום-שחר (Pre-dawn xylem water potential) היא שיטה פשוטה ומקובלת להערכה מהירה של פוטנציאל המים באזור בית השורשים בעומק הקרקע, מקום שאליו לא ניתן להגיע באמצעי מדידה אחרים (Rundel & Jarrell, 1991). פוטנציאל המים בצמח בשעות אלה, כאשר הפיוניות סגורות, הוא הגבוה והיציב ביותר במשך היממה ונמצא בשיווי משקל עם פוטנציאל המים באזור בית השורשים בקרקע. מאחר שלא נמצאו הבדלים בפוטנציאל המים טרום-שחר בין העצים שהתאוששו לאחר התייבשות לעצי ההיקש ביגור, ניתן להסיק, כי ההתייבשות לא נבעה מהבדל בזמינות המים באזור בית השורשים, כתוצאה מהבדלים מקומיים במיקרו בתי גידול. כמו כן, ניתן להסיק, כי אין הבדל בכושר קליטת המים בין עצי ההיקש והעצים המתאוששים. נראה כי העצים שנפגעו בשנים השחונות היו פרטים רגישים יותר לעקת יובש, שפגעה בתהליכים פיסיולוגיים מסוימים והאטה את קצב הצימוח של העצים. פוטנציאל מים טרום-שחר של

עצים מתייבשים חדשים. מרבית העצים הפגועים המשיכו לבלבל ונראה כי תופעת ההתייבשות נעצרה. מסתבר כי בתנאי האקלים הנוכחיים, תופעת ההתייבשות אינה מהווה איום ממשי לחורש האלון המצוי בישראל. תופעת ההתייבשות היא, כנראה, תופעה מחזורית הפוקדת אזורים של חורש אלון מצוי בישראל מדי כמה שנים, במהלך רצף של שנים שחונות, אך אינה גורמת לפגיעה מתמשכת בחורש. גם במקרים קודמים, שבהם דווח על התייבשות של עצי אלון מצוי באזורים שונים בישראל, במהלך רצף של שנים שחונות, העצים התאוששו ולבלבו והתופעה נעלמה (פז, 1992; מאיר וקפלן, 1995). תופעה דומה של התאוששות עצי אלון ירוק־עד מהתייבשות בעקבות כמה שנות בצורת מוכרת גם בדרום צרפת (M. Etien, pers. comm.). למרות זאת, עלייה בתדירות ההופעה של רצף שנים שחונות בעקבות שינויי האקלים באזורנו עלולה לגרום להתגברות תופעת ההתייבשות של עצי האלון, דבר העלול לגרום לפגיעה משמעותית בחורש היס־תיכוני בכלל ובעצי האלון בפרט.

תודות

מחקר זה נתמך במלגת בת־דוקטורט מטעם אוניברסיטת חיפה והקרן הישראלית למדעים (ISF) לנאוה סבר ומתקציב מחקר משותף מטעם הקק"ל ורשות הטבע והגנים.

יחסית אינה מהווה, ככל הנראה, מדד רגיש ויעיל לבדיקת השפעת עקת מים על יעילות המערכת הפוטוסינתטית בצמחים עמידים לעקה. בעבודות שונות נמצא, כי בצמחי C_3 השלב הראשון בתגובה ליובש הוא סגירת פיוניות, המלווה בעיכוב של תהליכים מטבוליים שונים הגורמים לירידה בתכולת ATP בתאי הצמח ובעיכוב פעולת האנזים רוביסקו (RuBP). עיכוב פעולת אנזים זה מונע קיבוע CO_2 והופך לגורם מגביל צמיחה בזמן עקת יובש חמורה (Tezara et al., 1999; Flexas & Medrano, 2002). על סמך תוצאות המחקר ניתן להניח, כי תופעת ההתייבשות נבעה מזמינות מים נמוכה בקרקע בחודשי הקיץ, שגרמה, ככל הנראה, לפגיעה בכורש קיבוע ה- CO_2 של העצים. כתוצאה מכך, נפגע קצב הצימוח של עצי אלון רגישים, שהתבטא בגידול שנתי נמוך יותר של שטח בסיס הגזע והתחדשות נמוכה יותר של העלווה. פגיעה זו ביעילות המערכת הפוטוסינתטית לא באה לידי ביטוי במדידת הפלורסנציה היחסית של העצים.

ניתן לסכם, כי תופעת ההתייבשות, שאובחנה לראשונה בשנת 2000, נבעה כנראה מרצף של שנים שחונות, שגרמו להאטת קצב הצימוח בעצים רגישים לעקת יובש. מרבית העצים שנפגעו ב־2000 שבו ולבלבו ותופעת ההתייבשות לא התרחבה בשתי שנות המחקר, שהיו שנים גשומות. מחקר זה הסתיים בשנת 2002, אך בתצפיות נוספות באתרי ההתייבשות שבכרמל ובגליל, בשנים 2003 ו־2004, לא נתגלו

מקורות

- מאיר ד' וקפלן ד'. (1995). מעקב אחר התייבשות אלונים בשנת 1991 בצפון הארץ. מסמך פנימי רשות הטבע והגנים. פז ע'. (1992). שלושה רגלים להר גיורא. טבע וארץ 252: 13–14.
- Bjorkman, O. & Demmig, B. (1987). Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489–504.
- Bradford, K.J. & Hsiao, T.C. (1982). Physiological responses to moderate water stress. In: Lange, O.L., Nobel, P.L., Osmond, C.B. & Ziegler, H. (Eds.). *Encyclopedia of plant physiology, NS. Water relations and carbon assimilation*, Vol. 12 B. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp. 263–324.
- Chaves M.M., Pereira J.S., Maroco J., Rodrigues M.L., Ricardo C.P.P., Osorio M.L., Carvalho I., Faria T. & Pinheiro C. (2002). How Plants Cope with Water Stress in the Field? Photosynthesis and Growth. *Annals of Botany* 89: 907–916.
- Damesin, C. & Rambal, S. (1995). Field study on leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytologist* 131: 159–167.
- Demchik, M.C. & Sharpe, W.E. (2000). The effect of soil nutrition, soil acidity and drought on northern red oak (*Quercus rubra* L.) growth and nutrition on Pennsylvania sites with high and low red oak mortality. *Forest Ecology and Management* 136: 199–207.
- Epron, D. & Dreyer, E. (1993). Photosynthesis of oak leaves under water stress: maintenance of high photochemical efficiency of photosystem II and occurrence of non-uniform CO_2 assimilation. *Tree Physiology* 13: 107–117.
- Faria, T., Silverio, D., Bereia, E., Abadia, J., Pereira, J.S. & Chaves, M.M. (1998). Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiologia Plantarum* 102: 419–428.
- Flexas, J. & Medrano, H. (2002). Drought inhibition of photosynthesis in C_3 plants: stomatal and non stomatal limitations revisited. *Annals of Botany* 89: 183–189.

- Garcia-Plazaola, J.I., Faria, T., Abadia, J., Chaves, M.M. & Pereira, J. S. (1997). Seasonal changes in xanthophyll composition and photosynthesis of cork oak (*Quercus suber* L.) leaves under Mediterranean climate. *Journal of Experimental Botany* 48: 1667–1674.
- Grassi, G. & Magnani, F. (2005). Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell and Environment* 28: 834–840.
- Kelly M. & Meentemeyer R.K.(2002). Landscape dynamics of the spread of Sudden Oak Death. *Photogrammetric engineering and remote sensing* 68: 1001–1009.
- Kraus, G.H. & Weis, E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42: 313–349.
- Lawlor, D.W. & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell and Environment* 10: 115–121.
- Lechowicz M.J. (1987). Resource allocation by plants under air pollution stress: Implications for plant-pest-pathogen interactions. *Botanical Review* 53: 281–300.
- Long, S.P., Humphries, S. & Falkowski, P.G. (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45: 633–662.
- Martinez-Ferri, E., Balaguer, L., Valladares, F., Chico, J.M. & Manrique, E. (2000). Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiology* 20: 131–138.
- Methy, M. (2000). Stress-induced effects on *Quercus ilex* under a Mediterranean climate: Contribution of chlorophyll fluorescence signatures. In: Trabaud L. (Ed.). *Life and environment in the Mediterranean*. WIT Press Southampton, pp. 204–228.
- Meth, M., Gillon, D. & Houssard, C. (1997). Temperature induced changes of photosystem II activity in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Canadian Journal of Forestry Research* 27: 31–38.
- Naidu, S.L. & DeLucia, E.H. (1997). Acclimation of shade-developed leaves on saplings exposed to late-season canopy gaps. *Tree Physiology* 17: 367–376.
- Ogaya, R., Peñuelas, J., Martínez-Vilalta, J. & Mangirón, M. (2003). Effect of drought on diameter increment of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* in a holm oak forest of NE Spain. *Forest Ecology and Management* 180: 175–184.
- Raftoyannis, Y. & Radoglou, K. (2002). Physiological responses of beech and sessile oak in natural stands during dry summer. *Annals of Botany* 89: 723–730.
- Rundel, P.W. & Jarrell, W.M. (1991). Water in the environment. In: Pearcy, R.W., Ehleringer, J., Mooney, H.A. & Rundel, P.W. (Eds.). *Plant Physiological Ecology, Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall. London, pp. 29–56.
- Schiller, G. & Cohen, Y. (1995). Water regime of a pine forest under a Mediterranean climate. *Agricultural and Forest Meteorology* 74: 181–193.
- Tezara, W., Mitchel, V.J., Driscoll, D.S. & Lawlor, D.W. (1999). Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401: 914–917.
- Werner, C. & Correia, O. (1996). Photoinhibition in cork-oak leaves under stress: influence of the bark-stripping on the chlorophyll fluorescence emission in *Quercus suber* L. *Trees* 10: 288–292.
- Xu, L. & Baldocchi, D.D. (2003). Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. *Tree Physiology* 23: 865–77.