

# התאמות פיזיולוגיות לתנאי סביבה משתנים של המין שיזף מצוי (*Ziziphus spina-christi*) נטוע בתנאי אקלים חצי יובשני ובתפוצה טבעית באקלים ים-תיכוני

יותם זית<sup>1</sup>, עדית ארזי<sup>2</sup>, יהונתן אפרת<sup>2</sup> ואמנון שורץ<sup>1</sup>

<sup>1</sup> המכון למדעי הצמח, הפקולטה למדעי החקלאות, המזון ואיכות הסביבה

ע"ש רוברט ה. סמית של האוניברסיטה העברית בירושלים

<sup>2</sup> המכון לחקלאות וביוטכנולוגיה של אזורים צחיחים ע"ש שוחרי צרפת,

המכונים לחקר המדבר ע"ש יעקב בלאושטיין, שדה בוקר, אוניברסיטת בן-גוריון

yotamzait@gmail.com

## תקציר

חודשי השנה מאשר בעצי יער השגרירים, אם כי מוליכות הפיוניות הייתה בדרך כלל דומה בשני האתרים. למרות זמינות מים גבוהה ביער השגרירים בחורף, קצב קיבוע הפחמן ומוליכות הפיוניות נמוכים באופן מובהק מאלו שנמדדו בעצים שבפארק נאות קדומים. המדדים הפיזיולוגיים שנמדדו במינים שניטעו בלימנים משופרים באופן מובהק מאלו שנמדדו בעצים הגדלים בשיחים. השיזף המצוי מתאים היטב לגידול בלימנים, לעומת זאת האיקליפטוס, החרוב ושיטת הנגב מתאימים ממנו לנטיעה בתנאי הגידול השוררים בשיחים.

**מילות מפתח:** שיזף מצוי, יער השגרירים, פארק נאות קדומים, לימנים, שיחים, פוטנציאל המים בגזע, קצב פוטוסינתזה, מוליכות הפיוניות.

## מבוא

השיזף המצוי (*Ziziphus spina-christi*) (השייך למשפחת האשחריים Rhamnaceae), גדל בטווח נרחב של בתי גידול בצפון-מערב אפריקה, חצי האי ערב, האגן המזרחי של הים התיכון ואזורים טרופיים וטרופים למחצה באסיה (Saied, Gebauer, Hammer, & Buerkert, 2008). השיזף המצוי עשוי לגדול לעץ בעל נוף רחב, המגיע לגובה של כארבעה מטרים. הוא עשוי להיות בעל גזע מרכזי אחד, אך לרוב הגזע מסתעף מבסיסו למספר ענפים מרכזיים והעץ מקבל מראה שיחי, סבוכ, שענפיו הארוכים נושאי קוצים. מוצאו של השיזף המצוי הוא באקלים סודני טרופי יובשני, המאופיין בטמפרטורה גבוהה לאורך מרבית השנה, עם גשמי קיץ וחורף שחון. בחלק מאזורי תפוצתו הוא חלק מנוף-צומח דמוי סוואנה (Shmida & Darom, 1992). גבולות התפוצה

מקורו של השיזף המצוי (*Ziziphus spina-christi*) הוא טרופי-סודני ואזורי תפוצתו הנוכחיים מצביעים על התאמה לאקלים יובשני. מטרת המחקר היא ללמוד על השפעת תנאי הסביבה במהלך השנה על פוטנציאל המים של העץ ועל פעילות המערכת הפוטוסינתטית שלו. המחקר נערך בשני אתרים בתנאי אקלים שונים, בעצים בני גיל דומה. "יער השגרירים", צפופה לבאר שבע, המאופיין באקלים יובשני למחצה עם כמות משקעים שנתית ממוצעת של 229 מילימטר ופארק "נאות קדומים", הסמוך לעיר מודיעין, בעל אקלים ים-תיכוני עם כמות משקעים שנתית ממוצעת של 520 מילימטר. בשני האתרים סומנו מספר עצים ומידי חודש בוצעה סדרת מדידות, הכוללות מדידה של פוטנציאל מים של העץ, מוליכות פיוניות, קצב קיבוע פחמן, מדידות פלורסנציה של כלורופיל a לבחינת מנגנוני ההגנה על המערכת הפוטוסינתטית וכן עקומי תגובה לריכוזי CO<sub>2</sub> (עקומי A/Ci) לאומדן השפעת הסביבה על יעילות הפעולה של המערכת הפוטוסינתטית. ביער השגרירים נמדדה בלימנים ובשיחים הרטיבות הנפחית של הקרקע עד לעומק של כשלושה מטרים וכן נבחנו מדדים פיזיולוגיים בעצים השייכים למינים הנטועים בלימנים ובשיחים.

בחודשי הקיץ היו מדי משק המים של העצים שזכו למי נגר בלימנים שביער השגרירים, משופרים בהשוואה לעצים בנאות קדומים. קצב קיבוע הפחמן בעצי נאות קדומים גבוה במרבית

\* המחקר מומן על ידי קק"ל - לאמנון שורץ תכנית מספר: 837-0142-13 ליהונתן אפרת תכנית מספר 875-0714-14.

יובשניים ולסייע בעצירת תהליכי מדבור. על אף שהמין נחשב לבעל עמידות ליובש ולטמפרטורה גבוהה ועשוי להיות מין מוביל באזורים יובשניים, התכונות הפיסיולוגיות המסייעות לו להתמודד ולשרוד בתנאי עקה סביבתית נלמדו במידה מעטה בהשוואה למינים אחרים של עצי יער הגדלים בארץ. מטרת המחקר הנוכחי ללמוד את ההשפעה של תנאי הסביבה על כושר הצימוח של עצי השיזף המצוי בתנאי האקלים הים-תיכוני של נאות קדומים ובאזור צחיח למחצה של יער השגרירים ולאמוד את גבולות העמידות של המין ליובש. בנוסף לכך, המחקר מציג לראשונה השוואה של מדדים פיסיולוגיים בין השיזף המצוי, האיקליפטוס, שיטת הנגב, האשל והחרוב שניטעו ביער השגרירים בלימנים ובשיחים. תוצאות המחקר עשויות להיכלל בין השיקולים להמשך שילובו של המין בתכניות ייעור עתידיות ולאפשר להעריך את תפוצתו בתנאי אקלים משתנה.

### חומרים ושיטות

הניסוי נערך בשני אתרים, אתר נאות קדומים בשפלת יהודה, סמוך לעיר מודיעין, ואתר יער השגרירים צפונית לבאר שבע. ביער השגרירים נבחרו שני לימנים סמוכים ובכל אחד סומנו שלושה עצים. בשיחים שבשיפולי הגבעות, סומנו עצים שבהם נערכו המדידות. לשם השוואה, נמדדו בלימנים ובשיחים עצים השייכים למינים נוספים: איקליפטוס, שיטת הנגב, אשל וחרוב, שני עצים מכל מין. בפארק נאות קדומים סומנו ארבעה עצים, הגדלים על מפנה צפון-מזרחי. בכל אחד מן האתרים בוצע מעקב חודשי, לאורך השנה, אחר פוטנציאל המים בגזע בשעות הצהריים ומדידות חילוף הגזים בעלים. בוצעו מדידות של קצב קיבוע הפחמן ומוליכות הפיוניות וכן נערכו קווי A/Ci, היחס בין קצב קיבוע הפחמן A לבין ריכוז הפחמן בחללים הבין-תאיים של טרף העלה Ci. ערכו של היחס A/Ci מאפשר להעריך את השפעת הסביבה על יעילות המערכת הפוטוסינתטית במנותק מהשפעת הסביבה על מוליכות הפיוניות.

### מדידת פוטנציאל המים של הגזע

פוטנציאל המים של הגזע נמדד באמצעות תא לחץ (Arimad, Israel). העלים הוכנסו לשקית מתאימה שעה לפני ניתוקם מהצמח, כדי למנוע טרנספירציה ולאפשר השגת שיווי משקל בין פוטנציאלי המים של העלים לזה של הגזע. פוטנציאל המים נמדד באמצע היום, בשעה שהפעילות הפיסיולוגית בעץ נמצאת בשיאה (10:30-12:00).

### מדידות חילוף הגזים

מדידות חילוף הגזים בוצעו באמצעות מערכת ניידת למדידת חילוף גזים LiCor-6400 (LiCor-6400 leaf-chamber 6400-40).

של השיזף המצוי אינם נקבעים על פי כמות המשקעים, אלא על פי טמפרטורות המינימום בחורף (זהרי, 1955). על כן, התפוצה מוגבלת לאזורים שבהם שוררת בחורף טמפרטורה מתונה ומספר לילות הקרה קטן יחסית. למרות היותו עץ ירוק-עד, בחורפים קרים, שכוללים מספר גדול של לילות קרה, חלה נשירת עלים חלקית או מלאה והעץ נראה בשלכת (Shmida & Darom, 1992). בארץ תפוצתו הטבעית היא בוואדיות בנגב ובמדבר יהודה, בשפלה ולאורך הערבה ובקעת הירדן, בחלקים מעמק יזרעאל והגליל התחתון ובמורדות רמת הגולן (Galil & Zeroni, 1967; Zohary, 1972; איש שלום-גורדון, 1995). בעשורים האחרונים ניכר, כי השיפעה הטבעית של המין בארץ גדלה והולכת, בצדי דרכים, בוואדיות, בין שטחים מעובדים, בתחום שבין שדות מעובדים לבין הגבעות בשוליים המזרחיים של השפלה, צפונית לכינרת, ברמת הגולן ובאזור העמקים. באזורים שונים של הארץ מצויים עצי שיזף "עתיקים", בעלי נוף גדול ומרשים, כדוגמת השיזף בעין חצבה שגילו המוערך קרוב לאלף שנה. סביב השיזף המצוי נקשרו אגדות וסיפורים רבים בעלי משמעות דתית, שסוכמו במאמר של פרופ' אמוץ דפני ואחרים (Dafni, Levy, & Lev, 2005).

השיזף המצוי ניטע על ידי קרן קימת לישראל כעץ יער, ברחבי הארץ. יער השגרירים, צפונית לבאר שבע, נטוע במערכות קצירי נגר של לימנים בגאיות ושיחים על מדרון הגבעות (<http://www.kkl.org.il/>) ובשנת 2005 ניטעו בו עצי שיזף מצוי, אשל, איקליפטוס, חרוב ושיטת הנגב. המחקר, אשר חלק מתוצאותיו מוצגות כאן, עוקב אחר מדדים פיסיולוגיים והתפתחותיים של השיזף המצוי במערך הלימנים ובאופן חלקי בשיחים, בהשפעת תנאי הסביבה לאורך השנה, עם דגש על קצב קיבוע הפחמן ומשק המים של העץ. במקביל למדידות בלימנים ביער השגרירים, ערכנו מעקב שנתי בעצי שיזף מצוי בגיל דומה בני 10-12 שנה בקירוב, שצמחו בפארק נאות קדומים באופן טבעי. המעקב נועד ללימוד האקופיסיולוגיה של השיזף המצוי באזור תפוצה טבעי, באקלים ים-תיכוני, ולערוך השוואה עם עצים שניטעו בלימנים ביער השגרירים.

הגורמים העיקריים המגבילים את הצמיחה של מיני עצים באזורים צחיחים וצחיחים למחצה הם בדרך כלל כמות המשקעים המוגבלת, דרישה אטמוספירית גבוהה להתאדות, הנגרמת על ידי טמפרטורה גבוהה ולחות יחסית נמוכה וכן קרינת שמש חזקה העלולה לגרום לפגיעה בתפקוד המערכת הפוטוסינתטית (Maseyk, Lin, Rotenberg, Gruenzweig et al., 2008). השילוב בין גורמים אלו עלול לגרום להתפתחות תנאי עקה שתגביל את הצמיחה ותשפיע על הישרדות העצים. השיזף המצוי נחשב למין עמיד לטמפרטורות גבוהות ומסוגל לשרוד גם באזורים מדבריים, שבהם שוררת קרינה חזקה וזמינות מים נמוכה (Saied et al., 2008). על כן השיזף המצוי עשוי להתאים לנטיעה באזורים יובשניים וחצי

**מידת רטיבות קרקע**

הרטיבות הנפחית של הקרקע נמדדה ביער השגירים באמצעות מפזר נויטרונים. לצורך זה הוחדרו לקרקע צינורות אלומיניום במרחק כחצי מטרים מגזע העץ, לעומק של 3-5 מטרים בלימן ו-1-3 מטרים בשיחים. המדידות התבצעו באופן סדיר מידי חודש ובמהלך עונת הגשם גם בסמיכות לאירועי גשם משמעותיים, כדי לכמת בצורה מיטבית את שיעור תוספת המים לקרקע כתוצאה מגשם והצטברות מי שיטפונות.

**תוצאות**

**מעקב אחר המדדים הפיסיולוגיים בעצי שיזף מצוי הגדלים פארק נאות קדומים וביער השגירים בשנים 2014-2016**

מדדי האקלים לאורך שנות הניסוי מצביעים על תנאי סביבה יובשניים יותר ביער השגירים בהשוואה לנאות קדומים מבחינת הטמפרטורה המקסימלית, הקרינה והתאדות מחושבת והן מבחינת כמות המשקעים השנתית, העומדת על ממוצע של 520 מ"מ ו-219 מ"מ בנאות קדומים וביער השגירים בהתאמה. יש לזכור, כי רטיבות הקרקע בשיחים ובלימנים ביער השגירים אינה תלויה רק בכמות המשקעים בעונה, אלא בעיקר בפיזור הגשמים. בחורפים שבהם מתרחשים אירועי גשם משמעותיים (סופת גשמים) הזרימה במורד הגבעות ובוואדיות עשויה להביא לשיחים ובעיקר ללימנים כמויות מים גדולות עד שהלימן מוצף מים לגובה של מספר סנטימטרים. ערכי פוטנציאל המים בגזע בעצי הלימנים ביער השגירים היו משופרים בחודשי הקיץ בהשוואה לאלו של העצים בנאות קדומים (איור 1). טווח השינויים בין ערכי המקסימום בחורף לערכי המינימום בקיץ היה 1.6 MPa- בעצי פארק נאות קדומים ורק 0.6 MPa- בעצי הלימנים ביער השגירים. בחודשים דצמבר וינואר עמד פוטנציאל

הטמפרטורה וגרעון לחץ האדים (VPD) בתא המדידה של המכשיר נשמרו דומים בקירוב לתנאים באתר המדידה. כל המדידות בוצעו בשטף קרינה של  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . ריכוז  $\text{CO}_2$  בתא המדידה נשמר קבוע על 400 ppm הדומה לריכוז  $\text{CO}_2$  האטמוספרי. יעילות ניצול המים מחושבת מקצב הפוטוסינתזה מחולקת במוליכות הפיוניות לאדי מים:

$$iWUE = \frac{\mu\text{mol CO}_2}{\text{mol H}_2\text{O}}$$

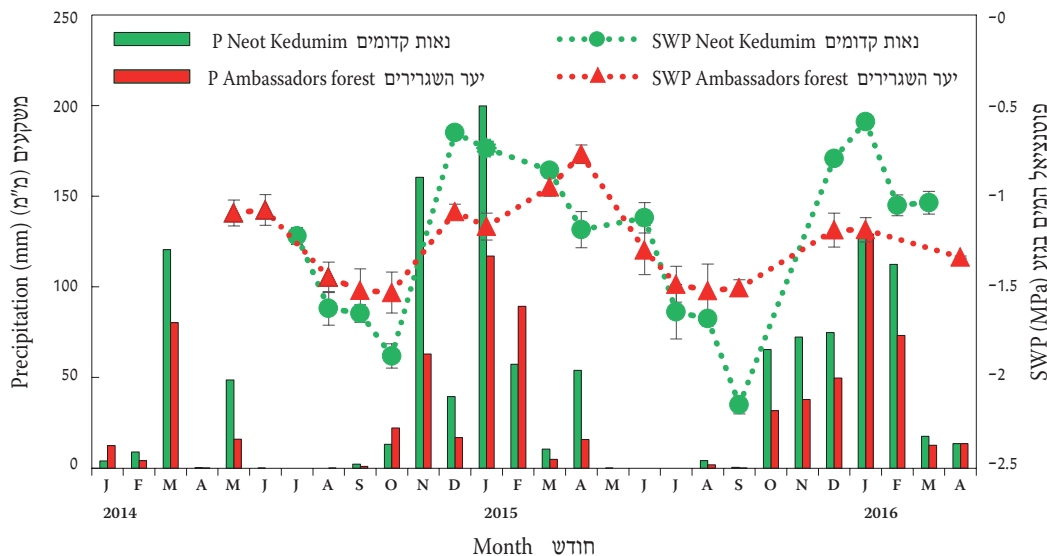
התגובה לריכוזים עולים של  $\text{CO}_2$  (A/Ci Curves) מאפשרת הערכת היעילות הפוטוסינתטית והפוטנציאל הפוטוסינתטי. עקומי A/Ci נותחו על פי המודל של Farquhar, von Caemmerer & Berry (1980) (FvCB model) באמצעות תוכנה מותאמת למידול חילוף גזים (Duursma, 2015).

**פלורסנציה של כלורופיל a**

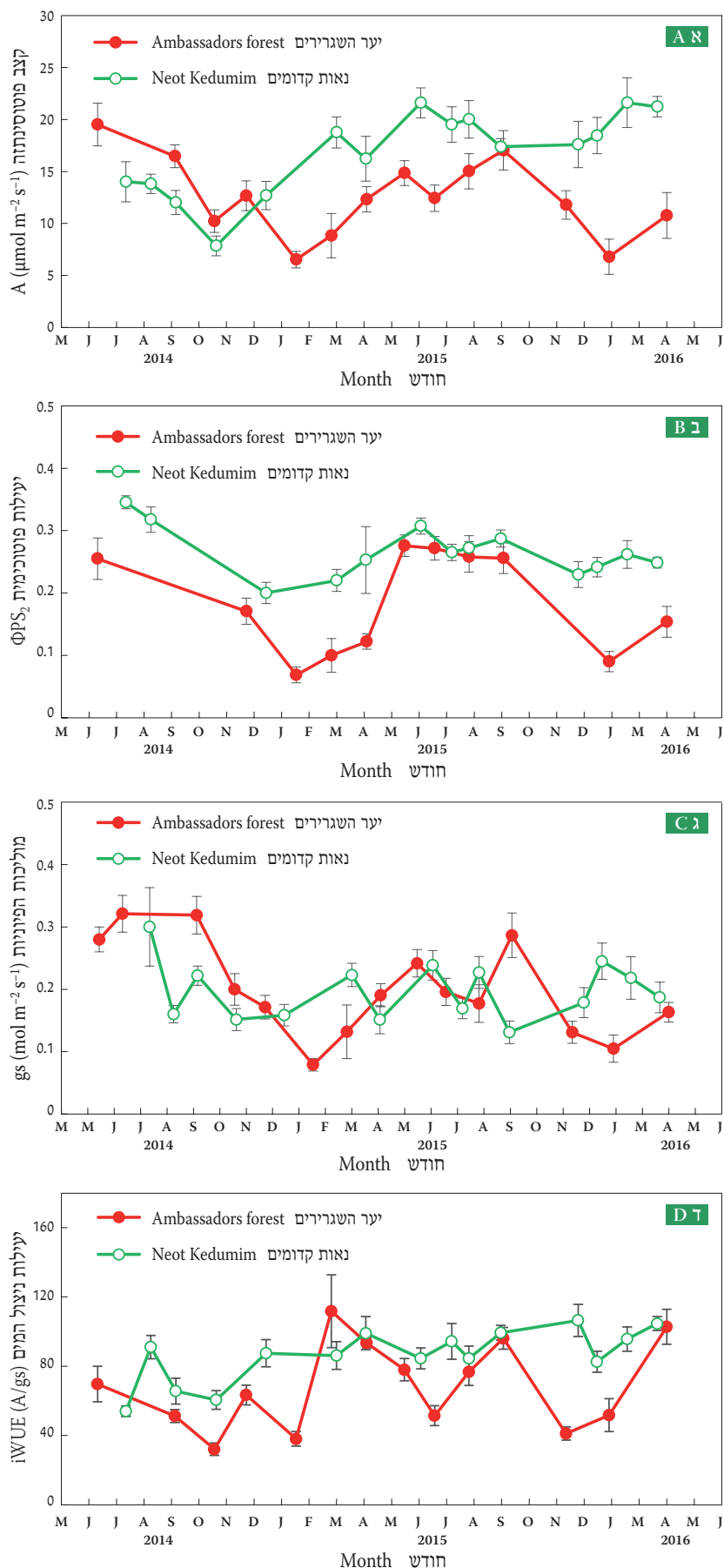
מדידות פלורסנציה של כלורופיל a בוצעו בעזרת התקן המהווה חלק מהמערכת למדידת קצב חילוף הגזים LiCor-6400 (6400-40 leaf-chamber). מנתוני הפלורסנציה של כלורופיל a ניתן לחשב את היעילות הפוטוכימית של מערכת האור 2 ( $\Phi_{PS_2}$ ), כפי שתוארו על ידי מקסוול וג'ונסון (Maxwell & Johnson, 2000).

**מידת ריכוז הנתרן בעלים**

דגימות עלים נאספו מעצים שעליהם בוצעו המדידות הפיסיולוגיות. דוגמאות העלים יובשו, החומר היבש נטחן, עוקל בחומצה חנקתית וריכוז היסודות נמדד באמצעות ICP – (Spectro, Arcos, Germany).



**איור 1:** מהלכים עונתיים בין השנים 2014-2016 ביער השגירים ובנאות קדומים של ממוצעי גשם חודשיים (גרף עמודות) יחד עם השינוי בפוטנציאל המים בגזע בצהרי היום (קו מקווקו).  
**Figure 1:** Seasonal patterns of midday stem water potential (bars) and monthly average precipitation (dashed line) over the years 2014-2016.



המים של הגזע בעצי השיזף המצוי בנאות קדומים על ממוצע של  $-0.65 \text{ MPa}$  ובחודשי הקיץ והסתיו נמדדו ערכים של  $-1.85 \text{ MPa}$  ב-2014 ו- $-2.2 \text{ MPa}$  ב-2015. בעצי הלימנים של יער השגרירים משק המים המשופר ביותר בתחום בין  $-0.8 \text{ MPa}$  ל- $-1.1 \text{ MPa}$  נמדד בחודשי האביב (מרס-אפריל). ערכי מינימום בשיעור ממוצע של על  $-1.5 \text{ MPa}$  נמדדו בחודשי הקיץ (יולי-ספטמבר). עומק הקרקע בלימן מגיע ל-6 מטרים, בעת קידוחים שנעשו באביב 2014, נמדד שיעור רטיבות גבוה לאורך פרופיל הקרקע ובמיוחד בעומק (איור 6). כמות המים הזמינים בקרקע הלימן מאפשרת צמיחה ופעילות פוטוסינתטית גבוהה בעונת היובש גם לאחר חורפים שבהם כמות המשקעים הייתה נמוכה מהממוצע הרב-שנתי כב-2014. עובדה זו יכולה להסביר את הירידה המתונה יחסית של פוטנציאל המים בגזע שלא ירד בקיץ מתחת ל- $-1.5 \text{ MPa}$ . לעומת זאת, בנאות קדומים, קרקעות טרה רוסה רדודות ולכן מאגר המים בקרקע קטן יותר ולקראת סוף הקיץ ובסתיו (אוגוסט-אוקטובר) זמינות המים לעץ קטנה ופוטנציאל המים בגזע ירד ל- $-2.4 \text{ MPa}$ .

השוואה בין קצב קיבוע הפחמן A, פלורסנציית הכלורופיל a ומוליכות הפיוניות gs לאורך השנים 2014-2016 בעלים בשני אתרי הניסוי מוצגת באיור 2. באופן כללי הביצועים הפיסיולוגיים של העצים באתר נאות קדומים משופרים בהשוואה לאלו של עצי יער השגרירים וזאת למרות שערך פוטנציאל המים של עצי יער השגרירים משופרים יותר. בחורף השחון של שנת 2014 קצב קיבוע הפחמן בעצי נאות קדומים היה נמוך ב-20% בהשוואה לעצי יער השגרירים (איור 2א). אולם בשנים 2015-2016, כאשר כמות הגשמים הגיעה לממוצע הרב-שנתי, המגמה התהפכה. בשנים אלו קצב קיבוע הפחמן בעצי נאות קדומים שמר על ערכים גבוהים יחסית של  $18-20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  לאורך כל השנה והעץ המשיך לבצע פוטוסינתזה גם בחודשי החורף, עם ירידת הטמפרטורה, וגם בחודשי הקיץ והסתיו, כשזמינות המים ירדה. בעצי הלימנים של יער השגרירים נמדד מהלך עונתי ברור, כאשר קצב קיבוע הפחמן הגיע בחודשי האביב והקיץ לערכי מקסימום של  $\sim 20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ושוב ירד בחורף לערכים נמוכים של עד  $6.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

**איור 2:** מעקב השוואתי לאורך השנה בין פרטים מאוכלוסיית עצי השיזף המצוי בגדלים בלימנים של יער השגרירים לבין פרטים מאוכלוסיית עצי השיזף המצוי בפארק נאות קדומים של: קצב קיבוע הפחמן (א), יעילות הפוטוסינתטית של מערכת אור 2, המחושבת ממדידות פלורסנציה של הכלורופיל a (ב), מוליכות הפיוניות (ג) ויעילות ניצול המים המחושבת כיחס בין קצב קיבוע הפחמן בפוטוסינתזה לבין מוליכות הפיוניות (ד).

**Figure 2:** Seasonal patterns of photosynthetic rate (A), and quantum yield of PSII (B), stomatal conductance (C) and water use efficiency (D) in Ambassadors Forest and Neot Kedumim.

המצוי של יער השגרירים, ליעילות הפוטוכימית מהלך עונת ברור. יעילות פוטוכימית גבוהה נמדדה בחודשי הקיץ (יוני-ספטמבר) ופחתה ב-60% בחורף (ינואר).

השינויים במוליכות הפיוניות  $gs$  לאורך שנות הניסוי מוצגים באיור ג. בחודשי החורף (דצמבר-פברואר) ממוצע מוליכות הפיוניות בעצי השיזף המצוי בנאות קדומים גבוה ב-40% מזו שנמדדה בעצי יער השגרירים,  $0.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  בהשוואה ל- $0.12 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  בהתאמה. באביב, עם התחדשות הצימוח (מרס-אפריל), נמדדה בעצי שני האתרים מוליכות פיוניות דומה של  $\sim 0.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . בחודשי הקיץ (יוני-אוגוסט) מוליכות הפיוניות בעצי השיזף המצוי בנאות קדומים גבוהה ב-15% מזו של עצי יער השגרירים,  $0.21 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  בהשוואה ל- $0.19 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  בהתאמה ובחודשי הסתיו (ספטמבר-נובמבר) המגמה מתהפכת ומוליכות הפיוניות ביער השגרירים גבוהה ב-35% מזו שבעצי נאות קדומים,  $0.17 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  בהשוואה ל- $0.26 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  בהתאמה.

הערך "יעילות ניצול המים" (WUE) מוגדר כיחס בין קצב קיבוע הפחמן לבין קצב הטרנספירציה וניתן לביטוי גם כיחס בין קצב קיבוע הפחמן לבין מוליכות הפיוניות (איור ד). מדד זה עשוי ללמד על כושרו של המין לבצע התאמות פיזיולוגיות בתגובה לשינויים בתנאי הסביבה. בחודשי האביב (מרס-יוני) יעילות ניצול המים בעצי נאות קדומים גבוהה ב-30%-50% בהשוואה לעצי יער השגרירים. בחודשי הקיץ יעילות ניצול המים של העלים בעצי יער השגרירים עולה ומגיעה לערכים דומים לאלו של עצי נאות קדומים, זאת בעיקר כתוצאה מהשיפור ביעילות הפוטוסינתטית וברמת הבקרה הגבוהה על מוליכות הפיוניות. בחורף (נובמבר-פברואר) יעילות ניצול המים בעלים של עצי נאות קדומים חוזרת להיות גבוהה ב-37%-57% בהשוואה לזו שנמדדה בעצי יער השגרירים. הבדל משמעותי זה נובע מהעובדה שבעצי השיזף המצוי של יער השגרירים נמדדה בחורף ירידה חדה ביעילות הפוטוסינתטית בשילוב עם קצבי טרנספירציה גבוהים יחסית.

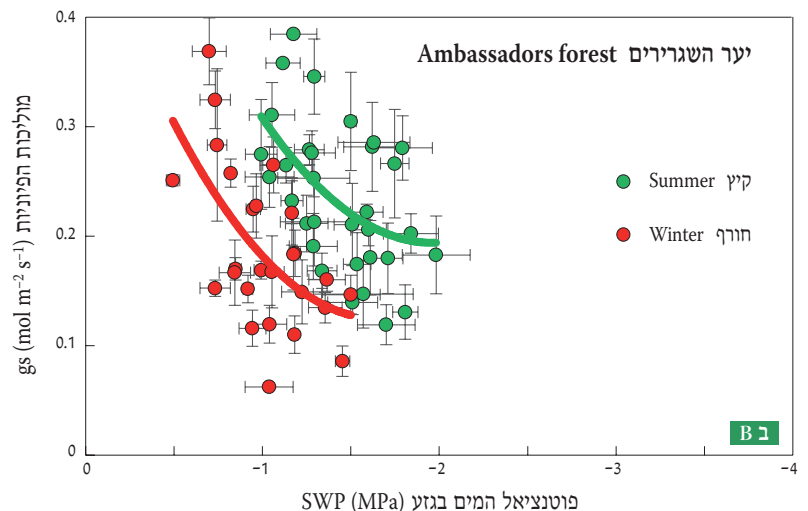
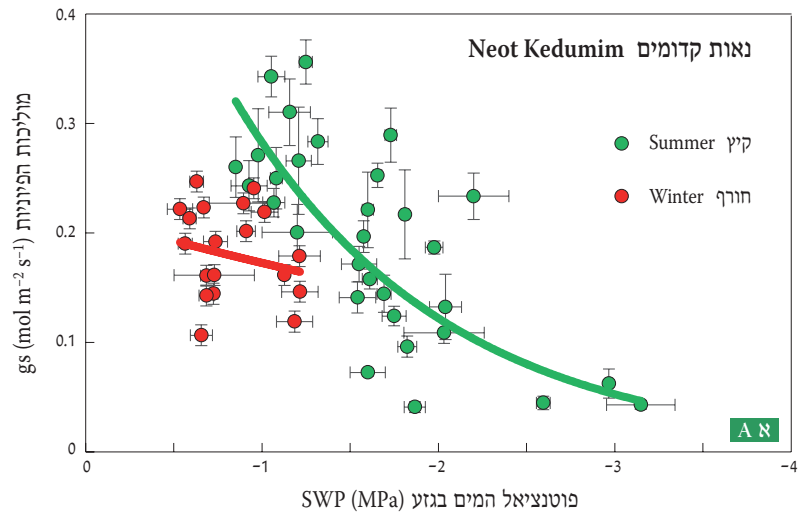
**השוואת מדדי משק המים בעצי השיזף המצוי הגדלים בשני אתרי הניסוי ללימוד מנגנוני עמידות והגנה מפני תנאי יובש**

העקום המתאר את הקשר בין פוטנציאל המים של הגזע בצהרי היום (SWP) לבין מוליכות הפיוניות ( $gs$ ) מאפשר להעריך את רגישות הפיוניות לשינויים במאזן המים של העץ (איור 3). אחת מאסטרטגיות העמידות ליושב היא שמירה על "שולי ביטחון" רחבים (safety margins) בין הירידה בפוטנציאל המים של העץ לבין השינוי במוליכות הפיוניות. בצמחים בעלי "שולי ביטחון" רחבים, מוליכות הפיוניות בעלים יורדת כבר בערכי פוטנציאל מים גבוהים יחסית, כדי להקטין את קצב הטרנספירציה ולהימנע מהתפתחות עקת יובש, שתגרום לחסימה של מערכת הובלת המים בעצה על

מידות פלורסנציה של כלורופיל a (איור 2) משמשות לחישוב היעילות הפוטוכימית של מערכת אור  $\Phi PS_2$  בפוטוסינתזה ולהערכה של השפעת תנאי עקת יובש וטמפרטורה קיצונית על התפלגות אנרגית הקרינה הנבלעת למנגוני הגנה בפני נזקי חמצון (Maxwell & Johnson, 2000). בעצי נאות קדומים, השינויים ביעילות הפוטוכימית של המערכת הפוטוסינתטית לאורך השנה קטנים יחסית, היעילות הפוטוכימית בחורף ובאביב נמוכה ב-15%-18% בלבד בהשוואה לזו שנמדדה בקיץ ובסתיו. משמעות הדבר, שהמערכת הפוטוסינתטית מטיבה להתאים עצמה לשינויים העונתיים בתנאי הסביבה (אקלימציה) והעץ מצליח לשמור על יעילות פוטוכימית גבוהה לאורך השנה. בעצי השיזף

**איור 3:** הקשר בין מוליכות הפיוניות לאדי מים לבין פוטנציאל המים בגזע בצהרי היום (11:00) בקיץ (יוני-ספטמבר) ובחורף (נובמבר-פברואר) בנאות קדומים (א) וביער השגרירים (ב).

**Figure 3:** The relationship between stomatal conductance and mid-day stem water potential during the summer (June-September) and during the winter (November-February) at Neot Kedumim (A) and Ambassadors Forest (B).





יער השגרירים (איור 14) ומכאן שקצב קיבוע הפחמן הנמוך יותר שנמדד ביער השגרירים אינו נובע ממגבלה פיוניתית אלא ממגבלה ביוכימית nLs. הממצא מחזק את הטענה שהגורם המגביל את קיבוע הפחמן בעצי השיזף המצוי ביער השגרירים הנוטעים בלימנים אינו מצב משק המים של העץ, אלא, להערכתנו, דווקא ההשפעה של טמפרטורת הסביבה. המגבלה הביוכימית, שאינה פיוניתית nLs, בעלים של עצי יער השגרירים גבוהה ב-35% בחורף וב-27% באביב המוקדם מהמגבלה שאינה פיוניתית בעלים של עצי נאות קדומים (איור 14).

#### השוואה בין מיני עצים שונים הגדלים ביער השגרירים בלימנים ובשיחים

הנטיעות ביער השגרירים בוצעו בלימנים, שנבנו בגיאיות, ובשיחים הממוקמים על גבי המדרונות. עצי השיזף המצוי שניטעו בלימנים הגיעו לגובה של כשני מטר ויותר (איור 16, 17), בעוד שרבים מהעצים שניטעו בשיחים לא שרדו כלל או נותרו בעלי נוף מצומצם עם ענפים יבשים רבים (איור 16). מעקב אחר סדרת מדדים פיסיולוגיים, שבוצעה בחודשים אוגוסט וספטמבר 2016, בעצי שיזף מצוי, איקליפטוס, חרוב, אשל ושיטת הנגב, שניטעו בלימנים ובשיחים מלמד, כי תנאי הגידול בלימנים משופרים באופן מובהק מאלה של השיחים. קצב קיבוע הפחמן בעצים שגדלו בלימנים גבוה ב-20%-50% בהשוואה לעצים שגדלו בשיחים (איור 15). מדדי פוטנציאלי המים בגזע גבוהים ב-20%-40% בעצי הלימנים מאלו שגדלו בשיחים (איור 15). מוליכות הפיוניות גבוהה ב-30%-60% בעצי הלימנים בהשוואה לעצי השיחים. ריכוז הנתרן בעלים של המינים שגדלו בשיחים גבוה ב-40%-50% בהשוואה לעלי עצים שגדלו בלימנים (איור 15). ריכוז הנתרן בעלים נמצא ברמות שדווחו בספרות כרמות גבוהות מסף הרעילות (>1000 ppm). באיקליפטוס ובאשל הגדלים בשיחים, נמדדו ריכוזי המלח הגבוהים ביותר (7000 ppm), ניכר שקיימת בהם עמידות גבוהה למלח וחלק ממנגנון מידור המלחים מצוי בעלים. במינים אלה נמדדו גם פוטנציאלי המים השליליים ביותר (-3.5MPa), אך יעילות ניצול המים שלהם נותרה גבוהה (איור 15). מבין חמשת המינים שנלמדו, האיקליפטוס, החרוב והאשל מתמודדים עם תנאי היובש והמליחות טוב יותר מהשיטה ומהשיזף. ההתבססות והצמיחה של החרוב והאיקליפטוס בשיחים משופרת בהשוואה למינים האחרים. השיזף המצוי מתקשה לשרוד כאשר פוטנציאל המים בגזע יורד אל מתחת ל-2.4MPa. עצי השיזף המצוי הגדלים בשיחים נראים במצב ירוד בהשוואה למינים האחרים וחלקם אף אינו שורד כלל (איור 16). לעומת זאת, בלימנים כאשר זמינות המים מספקת ומליחות הקרקע נמוכה יחסית לשיזף המצוי קצבי פוטנציאל גבוהים בהשוואה לשאר המינים (איור 15).

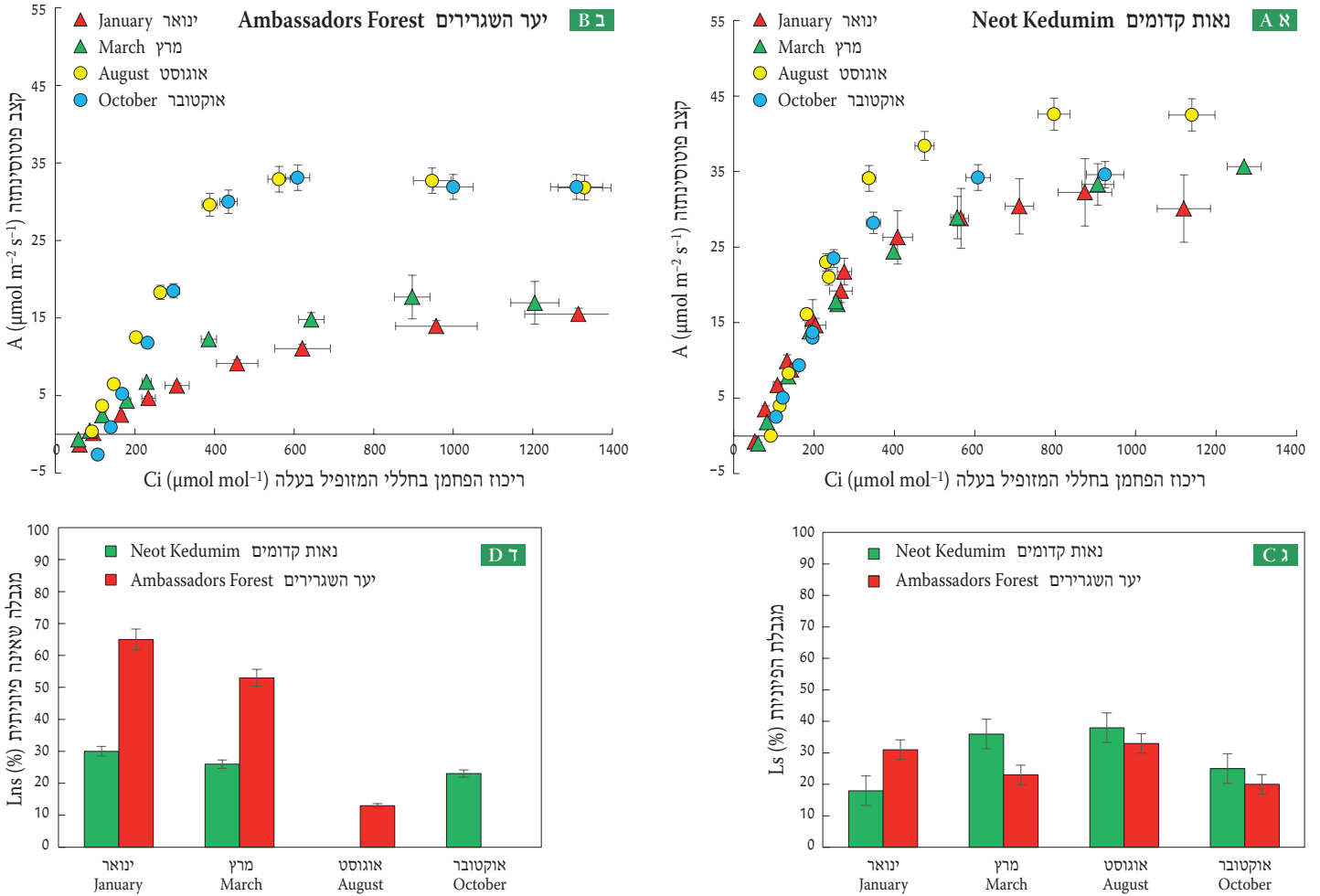
ידי בועות אוויר. את רוחב שולי הביטחון ניתן להעריך על פי דפוס השינוי במוליכות הפיוניות עם הירידה בפוטנציאל המים. ככל שהשיפוע של היחס gs/SWP חד יותר כך רמת הבקרה של הפיוניות על משק המים של העץ גבוהה יותר ושולי הביטחון רחבים יותר. מתוצאות המדידה, המוצגות באיור 3, נראה כי על אף שבחודשי החורף פוטנציאל המים של הגזע דומה בעצי שני האתרים טווח השינויים במוליכות הפיוניות רחב יותר בעצי יער השגרירים ועל כן שיפוע הקו המתאר את הקשר gs/SWP של עצי יער השגרירים חד ב-75% יותר מאשר זה של עצי נאות קדומים. עובדה זו מצביעה על רגישות גבוהה יותר של הפיוניות לשינויים בפוטנציאל המים ולשמירה על שולי ביטחון רחבים יותר. להערכתנו, ניתן להסביר זאת בדרישה האטמוספרית הגבוהה יותר בנגב מאשר באקלים הים-תיכוני של נאות קדומים. בקיץ, פוטנציאל המים בעצי נאות קדומים יורד לערכים נמוכים יותר, אך העצים שומרים על שולי ביטחון רחבים יותר ושיפוע הקו gs/SWP חד יותר ב-10% מזה שנמדד בקיץ בעצי נאות קדומים.

#### השוואת מדדי הפוטנציאל של עצי שיזף מצוי הגדלים בשני אתרי הניסוי

העקום המתאר את הקשר בין ריכוז CO<sub>2</sub> בתוך העלה (C<sub>i</sub>) לבין קצב קיבוע הפחמן, קווי A/C<sub>i</sub>, מאפשר להעריך את השפעת תנאי הסביבה והתפתחות תנאי עקה על היעילות הפוטנציאלית של העלים, במנותק מההשפעה של מוליכות הפיוניות על התהליך. עקומי A/C<sub>i</sub> מלמדים כיצד משתנה יעילות קיבוע הפחמן לאורך עונות השנה. ככל ששיפוע הקשר A/C<sub>i</sub> חד יותר כך קיבוע CO<sub>2</sub> מתבצע ביעילות רבה יותר (Farquhar & von Caemmerer, 1982). נמצא, כי בעצי השיזף המצוי הגדלים באתר נאות קדומים היעילות הפוטנציאלית קבועה לאורך השנה (איור 14), לעומת זאת, בעצי יער השגרירים נצפתה ירידה של 73% ו-62% בחורף ובאביב המוקדם בהתאמה, בהשוואה ליעילות המרבית בקיץ (איור 14). היעילות הפוטנציאלית בעלים בעצי נאות קדומים גבוהה בקיץ ב-20% בהשוואה לזו של עצי יער השגרירים. עקומי A/C<sub>i</sub> מאפשרים גם להעריך את הפוטנציאל הפוטנציאל של העץ המוצג כקצב המקסימלי של קיבוע הפחמן (A<sub>max</sub>) כאשר ריכוז CO<sub>2</sub> בתוך העלה מצוי ברוויה, Ci>600ppm. נמצא כי הפוטנציאל הפוטנציאל בעלים של עצי יער השגרירים עומד על 15-18 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> בחורף ומגיע ל-33 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> בקיץ ואילו בעצי אתר נאות קדומים הפוטנציאל הפוטנציאל נשמר על ערכים גבוהים של 34-42 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> לאורך כל השנה (איור 14). הערך "מגבלת הפיוניות" Ls מלמד באיזו מידה מגבילה מוליכות הפיוניות את קצב קיבוע הפחמן (Long & Bernacchi, 2003). נמצא כי בחודשים שבהם זמינות המים נמוכה מגבלת הפיוניות בעצי נאות קדומים גבוהה ב-5%-13% מאשר בעצי

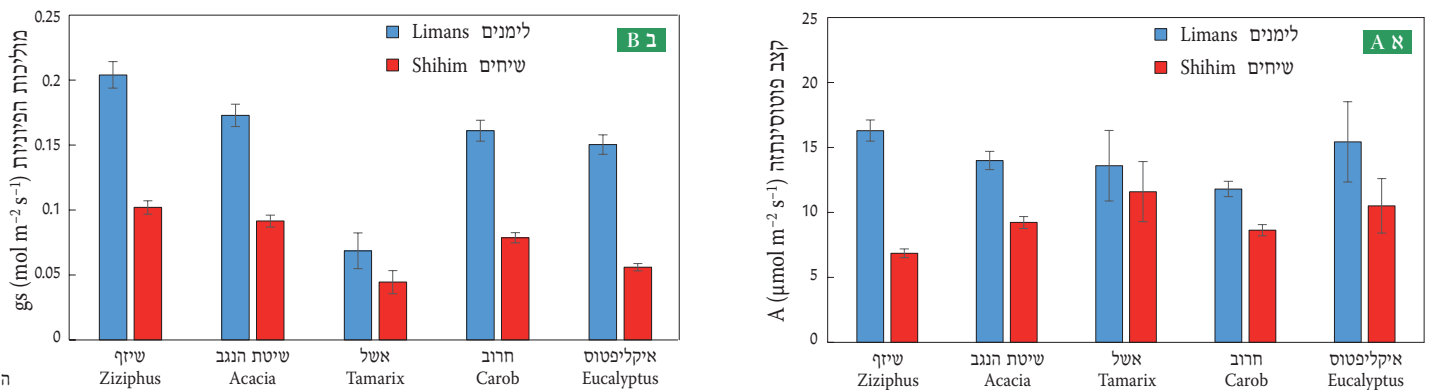
**איור 4:** קצב קיבוע הפחמן כתלות בריכוזי ה- $CO_2$  בחללים הבין תאיים של רקמת המזופיל בעלה ( $C_i$ ), בחורף (ינואר), באביב (מרס), בקיץ (אוגוסט) ובסתיו (אוקטובר) בעצי השיזף המצוי בנאות קדומים (א) ובלימנים ביער השגרירים ביער השגרירים (ב). ניתוח עקומי התגובה ל- $CO_2$  המתארים את מגבלת הפוטוסינתזה הנגרמת מהשפעת הפיזיולוגיות  $L_s$  (ג) ושאינה נגרמת מהשפעת הפיזיולוגיות nLs (ד) בשני אתרי הניסוי.

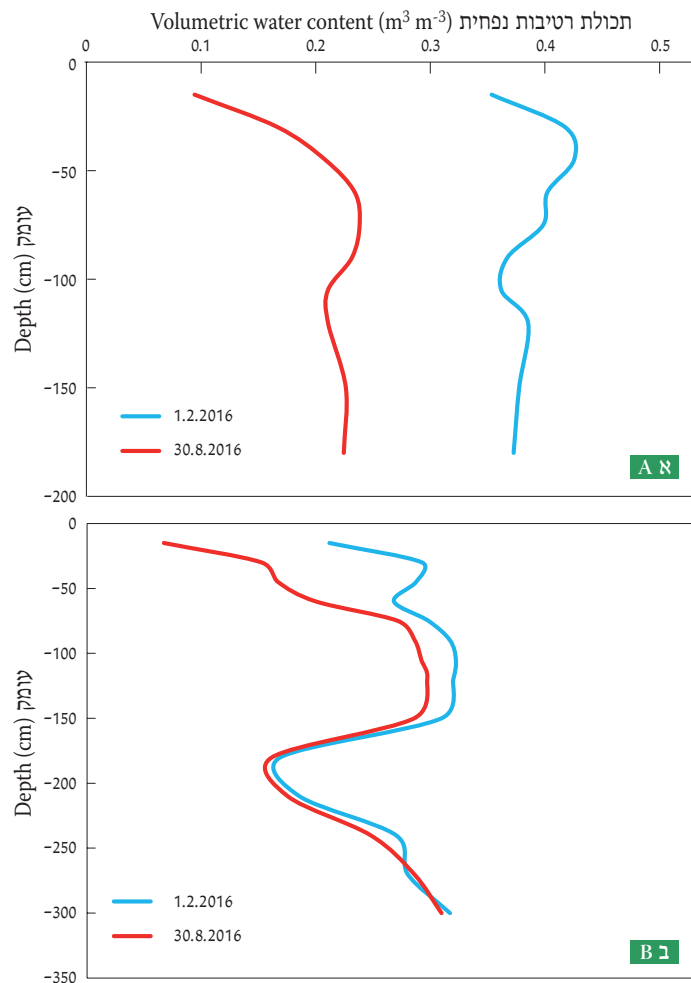
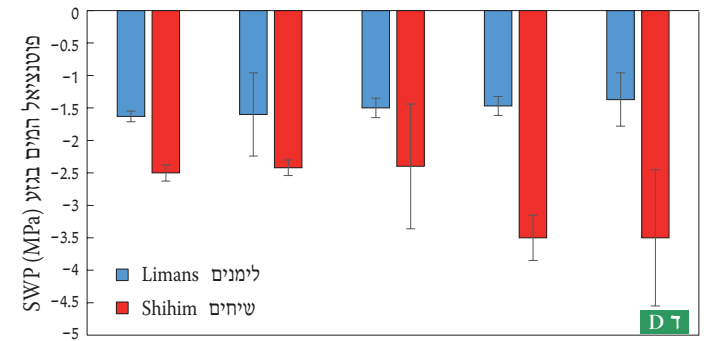
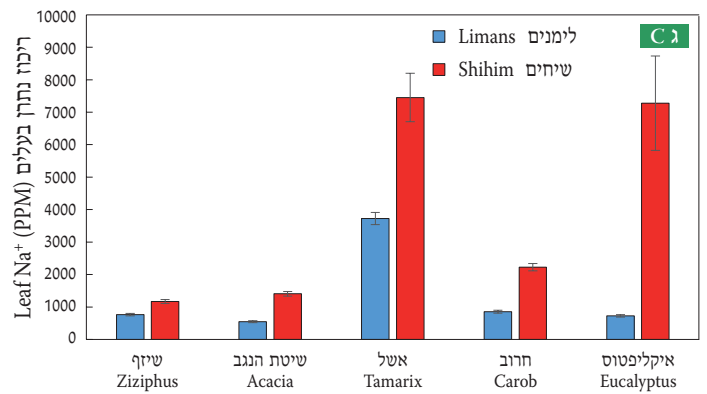
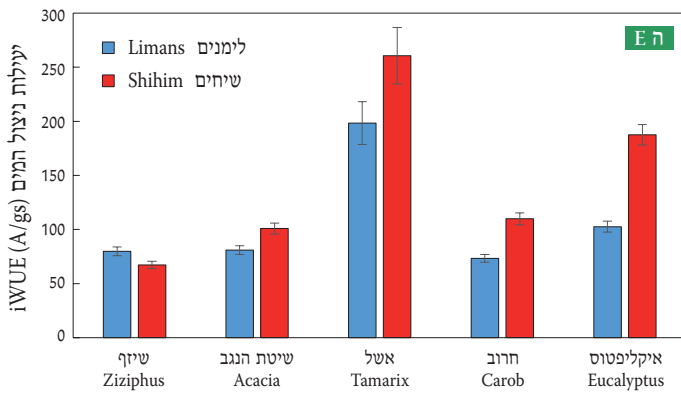
**Figure 4:** The effect of temperature on the response of photosynthetic rate (A) to elevated  $CO_2$  concentrations in the leaf intercellular spaces ( $C_i$ ) at Neot Kedumim (A) and Ambassadors Forest (B) on January, March, August and October. Photosynthetic rate was calculated from A/ $C_i$  curves representing the stomatal limitation  $L_s$  (C) and non-stomatal limitation nLs (D) at Neot Kedumim and Ambassadors Forest.



**איור 5:** השוואה בין המדדים הפיזיולוגיים בחודש אוגוסט 2016 במיני העצים ביער השגרירים הנוטעים בלימנים: איקליפטוס ( $n=2$ ), חרוב ( $n=3$ ), אשל ( $n=2$ ), שיטת הנגב ( $n=2$ ), שיזף ( $n=2$ ) והנטועים בשיחים: איקליפטוס ( $n=2$ ), חרוב ( $n=2$ ), אשל ( $n=2$ ), שיטת הנגב ( $n=2$ ), שיזף ( $n=3$ ).

**Figure 5:** Comparison of physiological properties between tree species growing in "Limans" and in "Shihim": photosynthesis rate (A), stomatal conductance (B), leaf  $Na^+$  concentration (C), stem water potential (D) and water use efficiency (E).





**איור 6:** פרופיל רטיבות הקרקע, תכולת הרטיבות הנפחית כתלות בעומק הקרקע, כפי שנמדדה באתר יער השגרירים בעצי שיזף מצוי הנטועים בשיחים (א) ובלימנים (ב) בתום עונת הגשמים (פברואר 2016) ובעונת הקיץ (אוגוסט 2016). מצורפות לאיור תמונות המציגות את מופע העצים הייחודיים בשיחים (ג) ומופעם הייחודיים בלימן (ד) (צילום: יותם ברנהרדט).

**Figure 6:** Soil volumetric water content as a function of depth measured in Shihim (A) and Limans (B) at the end of the rainy season (February 2016) and at the end of summer (August 2016). Pictures show the *Ziziphus* trees in the Shihim (C) and Limans (D) (Photo: Yotam Bernhardt).





**איור 7:** מערכת קציר נגר (לימון) ביער השגרירים (א), מדידת שטח עלים ביער השגרירים (ב), צילום של אתר הניסוי בנאות קדומים (ג), חתך רוחב בעלה שיזף, צביעת TBO (ד) (צילום: אלון חורש).

**Figure 7:** Experiment site shows Ambassadors Forest Limans (A), measuring LAI using the sun scan in Ambassadors Forest Limans (B), the natural habitat experiment site at Neot Kedumim (C), *Ziziphus spina-christi* anatomy – leaf cross section with TBO staining (D) (Photo: Alon Horesh).

### סיכום

מדדי משק המים של עצי השיזף המצוי שניטעו בלימנים ביער השגרירים היו בקיץ משופרים בהשוואה לעצים הגדלים בפארק נאות קדומים. זאת, כנראה, בשל זמינות מים גבוהה יותר בעומק קרקע הלימנים (איורים 1, 3). למרות זאת, בהיבט שנתי, בעצי נאות קדומים נמדדו ערכי פוטוסינתזה גבוהים ב-40% בהשוואה לאלו של יער השגרירים. בעצי נאות קדומים קצב קיבוע הפחמן, הפלורסנציה של כלורופיל a ומוליכות הפיוניות משתפרים עם תחילת החורף (איור 2 א, ב, ג) ואילו בעצים שגדלו ביער השגרירים חל בחורף עיכוב בכושר הפוטוסינתטי, מוליכות הפיוניות יורדת ובעצים מסוימים הובחנה נשירת עלים.

כאשר זמינות המים נשמרת בטווח מספק, לשיזף המצוי פוטנציאל פוטוסינתטי גבוה בהשוואה לעצי יער אחרים, שנמדדו בתנאי גידול דומים ביער השגרירים (איור 5).

מהתוצאות המוצגות באיור 6 ניתן ללמוד על זמינות המים בחתך הקרקע בשיחים ובלימנים בשני מועדים, פברואר ואוגוסט. רטיבות קרקע הלימנים בעומק שבין 0.5 ל-2 מטר עמדה על  $0.3\text{m}^3\text{m}^{-3}$  בשני המועדים. בעומק שבין 1.5 מטר ל-2 מטר רטיבות הקרקע ירדה בקיץ לערכים של  $0.15\text{m}^3\text{m}^{-3}$ , עובדה שעשויה לרמז על קליטת מים על ידי שורשים הפרושים בעומק הקרקע. בפברואר, הרטיבות הנפחית של הקרקע בשיחים עמדה על  $0.4\text{m}^3\text{m}^{-3}$  בחתך הקרקע שבין 0.2 ל-2 מטר. בקיץ, תכולת הרטיבות הנפחית בעומק שבין 0.5 ל-2 מטר עמדה על  $0.2\text{m}^3\text{m}^{-3}$ . ערכים אלו עשויים אמנם לאפשר צמיחה, אך פוטנציאלי המים הנמוך בשיעור של  $-2.5\text{MPa}$ , שנמדד בגזעי העצים, וריכוזי המלח הגבוהים שנמדדו בעלים מלמדים על ריכוזי מלח גבוהים בקרקע אשר כנראה מגבילים את קצב קליטת המים בשורש.

## מקורות

- איש שלום-גורדון, נ. (1995). גורמים אקולוגיים המשפיעים על תפוצת שיזף מצוי במורדות המזרחיים של השומרון ובמורדות המערביים של הגולן". מחקרי יהודה ושומרון, ד (תשנ"ה): 307-313.
- זהרי, מ. (1955). גיאובוטניקה. ספריית הפועלים, מרחביה.
- Dafni, A., Levy, S., & Lev, E. (2005). The ethnobotany of Christ's Thorn Jujube (*Ziziphus spina-christi*) in Israel. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 1-8.
- Dickison, W.C. (2000). *Integrative Plant Anatomy*. San Diego, California: Academic Press.
- Duursma, R.A. (2015). Plantecophys – an R package for analysing and modelling leaf gas exchange data. *PLoS One*, 10(11).
- Farquhar, G.D., Caemmerer, S., & Berry, J.A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149: 78-90.
- Galil, J., & Zeroni, M. (1967). (On the pollination of *Ziziphus Spina Christi* (L.) Willd. in Israel. *Israel Journal of Botany*, 16: 71-77
- Long, S.P. & Bernacchi, C.J. (2003). Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, 54(392), 2393-2401.
- Maseyk, K.S., Lin, T., Rotenberg, E., Gruenzweig, J.M., Schwartz, A., & Yakir, D. (2008). Physiology-phenology interactions in a productive semi-arid pine forest. *New Phytologist*, 178(3), 603-616.
- Maxwell, K. & Johnson, G.N. (2000). Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659-668.
- Saied, A.S., Gebauer, J., Hammer, K., & Buerkert, A. (2008). *Ziziphus spina-christi* (L.) Willd: A multipurpose fruit tree. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 55(7), 929-937.
- Shmida, A. & Darom, D. (1992). *Handbook of trees and bushes of Israel*. Jerusalem: Maxwell Macmillan-Keter Publishing House Ltd.
- Zohary, M. (1972). *Flora Palaestina*. Jerusalem: The Israel Academy of Sciences and Humanities.

את הפוטנציאל הפוטוסינטטי הגבוה בעצי השיזף המצוי ניתן לייחס גם לאנטומיה הייחודית של העלה שבו רקמת תאי המזופיל מסודרת בסידור איזולטרלי. רקמת העמודים מצויה משני צדדיו של טרף העלה (איור 7). מזופיל בסידור איזולטרלי אופייני יותר לעלים של עצים הגדלים בתנאי קרינת שמש גבוהה ולעלים של צמחים עשבוניים ממשפחת הדגניים ומשפחות קרובות (Dickison, 2000).

למרות שגם בקיץ נמדדה בקרקע השיחים בעומק של מעל ל-60 ס"מ ריכוז נפחית של  $0.2\text{m}^3\text{m}^{-3}$  שעשויה לאפשר צמיחה (איור 6), הצמיחה של השיזף המצוי בשיחים מוגבלת והעצים הם על סף ההישרדות. אמנם בהשוואה לאיקליפטוס, אשל וחרוב ריכוז הנתרן בעלים של השיזף המצוי נמוך, אך ריכוז גבוה מ-1000 ppm, כפי שנמדד, הוא ריכוז רעיל למינים רבים. ריכוז הנתרן שנמדד בעלים של עצי השיזף המצוי שגדל בשיחים כפול מזה שנמדד בעצי הלימן. נראה כי תנאי המליחות בקרקע השיחים מגבילים את קליטת המים של השיזף המצוי והעץ אינו מצליח להתבסס. בלימים, לעומת זאת, ריכוז הנתרן בעלים נמוך יותר וזמינות המים הגבוהה בכל החתך מאפשרת צמיחה והתבססות.

מחקר זה מדגיש את הדפוסים הפיזיולוגיים והפנולוגיים של עצי שיזף מצוי, הגדלים בבית הגידול הטבעי שלהם, אל מול עצים הנטועים באקלים יובשני למחצה בלימים ובשיחים. הצלחת נטיעות של שיזף מצוי תלויה במאזן נכון בין טמפרטורות מינימום בחורף לבין זמינות מים בקיץ. עמידות המין שיזף מצוי לתנאי מליחות יובש הינה חלקית ולכן לעץ קושי רב להתבסס במערך נטיעות של שיחים הממוקמים במדרונות המאופיינים במליחות קרקע גבוהה. שיטת הנטיעות בלימים מיטיבה עם השיזף, ומאפשרת זמינות מים מספקת ומליחות נמוכה יחסית על מנת לאפשר לשיזף לשמור על מראה ירוק לאורך כל השנה, לצמוח ולהתבסס.

## תודות

החוקרים מבקשים להודות למר יצחק משה על ליווי המחקר ביער השגרירים ולמר שלמה טיטלבוים על ליווי המחקר בפארק נאות קדומים.