

# ניוד מפלסים באגמים משוכבים בעולם ובכנרת בפרט – כיצד מגיבה המערכת האקולוגית?

תמר זהרי

## הקדמה

תנודות מפלס של אגמים הן תופעה טבעית. התנודות נגרמות כתוצאה מחוסר איזון עונתי או ארוך-טווח בין כמויות המים הנכנסות לבין כמויות המים היוצאות מהאגם. מים נכנסים לאגם ע"י גשם ישיר, זרימה מנחלים, נגר עילי, נביעות ועליית מי-תהום. מים יוצאים מאגם ע"י אידוי, זרימה, חלחול, או שאיבה. עצמת תנודות המפלס תלויה בגורמים המשפיעים על כניסות המים (כמו עצמת אירועי הגשם, המורפולוגיה של האגם ושל אגן ההיקוות שלו, היחס בין שטח הפנים שלהם) כמו גם גורמים המשפיעים על אבדן מים מהאגם (קצבי זרימה ושאובה, טמפרטורת אויר ועצמת רוח המשפיעים על קצבי אידוי). על פי רוב תנודות מפלס הן תופעה עונתית, עם מפלס מרבי בסוף עונת הגשמים ומפלס מזערי בסוף עונת היובש. באזורים בהם הגשמים פזורים על פני השנה כולה עשויים להיות מספר שיאי מפלס בשנה.

תנודות מפלס טבעיות באגמים משוכבים של האזור הממוזג והסובטרופי הן על פי רוב בטווח של עד כ-1.5 מ' בשנה. טווח תנודות המפלס הרב-שנתי מושפע מאירועי קיצון ולכן הוא גדול יותר מהטווח השנתי, על פי רוב עד כ-3 מ' (טבלה 1). תנודות מפלס בטווח הטבעי חיוניות לשרידות, תפקוד ורבייה של מינים רבים שהתפתחו תוך התאמת מחזור החיים שלהם למחזור תנודות המפלס. לעומת זאת, לתנודות מפלס קיצוניות, בטווח גדול או קטן בהרבה מהטבעי, ו/או בעיתוי שונה מהטבעי – השפעות שליליות על הביטחון, על האקוסיסטמה, ועל האדם.

**טבלה 1:** טווח טבעי של תנודות מפלס שנתיים ורב-שנתיים במספר אגמים טבעיים, לאורך תקופות בהן המפלסים לא הושפעו משמעותית מפעילות האדם.

מקור	טווח רב-שנתי, מ'	טווח מפלסים שנתי ממוצע (מרבי), מ'	תקופה	אגם, ארץ
Wentzen et al. 2008	3.0	1.53 (2.52)	1950-2010	קונסטנץ, גרמניה
Japan Min. of Infrastructure & Tourism	1.5	0.76 (1.4)	1990-2009	ביווה, יפן
Kadioglu et al. 1997	2.2	0.5 (1.0)	1944-1974	טור, טורקיה
White et al. 2008	2.0	0.3 (1.3)	1980-2003	16 אגמים, קנדה*
השירות ההידרולוגי	2.0	1.1 (2.0)	1926-1932	כנרת, ישראל

\*אזור האגמים הלאורנציים הגדולים

מאזן המים של אגמים מופר ע"י שאיבה והטיה של מים אל או מתוך האגם או ע"י שינויים הידרולוגיים באגן ההיקוות או בנחלים היוצאים מהאגם. ניצול מקורות מים ע"י האדם גורם להגדלת טווח תנודות המפלס, במקרים רבים הרבה מעבר לטווח הטבעי. פעילות האדם גורמת גם לשינוי בפרמטרים נוספים הקשורים במפלס כמו תזמון המפלס המרבי והמזערי, וקצבי עליית וירידת המפלס. בנוסף לניצול-יתר של משאבי מים, מודלים של התחממות גלובלית חוזים עלייה בתדירות אירועי מזג אויר

קיצוניים, כמו סופות ושיטפונות מחד ובצורות מאידך, מה שיגדיל עוד יותר את טווחי תנודות המפלס באגמים, וישנה את המהלך העונתי בהם (Magnuson et al. 1997).

מחקרים על השפעת תנודות מפלס מעבר לטבעי על תפקודם של אגמים התמקדו בעיקר באגמים רדודים (Leira & Cantonati 2008). אין זה מפתיע, כי באגמים רדודים שינויי מפלס קטנים מתורגמים לשינויים ניכרים בשטח הפנים ונפח המים שלהם, שינויים שמיד נראים לעין. לגבי אגמים רדודים בסיס הידע הקיים היום רחב יחסית, עם עדויות לכך ששינויי מפלס בטווח גדול מהטבעי (אך גם בטווח קטן באופן משמעותי מהטבעי) פוגעים בתפקוד המערכת האקולוגית ומובילים לחילוף בין מצב יציב, של מים שקופים וצמחיה מזדקרת, למצב יציב חדש, של מים עכורים ללא צמחיה מזדקרת (Coops et al. 2003, Beklioglu et al. 2007). חילוף מצב יציב (regime shift) באגם וורטסיארב – אגם רדוד גדול באסטוניה, שחל בשנים 1977-1979, הוסבר ע"י שינויי מפלס קיצוניים (Noges et al. 2010). חוקרים שונים צופים שלשינויי מפלס קיצוניים תהיה השפעה גדולה יותר על התפקוד ומגוון המינים בגופי מים רדודים מאשר ההשפעות הצפויות כתוצאה מעליית הטמפרטורה ושינוי אקלים (Abrahms 2008, Hulme 2005).

אגמים מוגדרים כעמוקים כאשר עובי שכבת המים מספיק להיווצרות שיכוב תרמי עונתי. לרוב מדובר באגמים שעומקם עולה על 6-8 מ'. באגמים עמוקים, ההשפעות של תנודות מפלס קיצוניות מהטבעי אינן ברורות, שינויי מפלס ניכרים לעין כמעט רק סביב החופים ובאזור הליטוראל (איזור המים הרדודים בו קרינת האור המגיעה לקרקעית מספקת להתפתחות צומח, לרוב עד כ-5 מ' עומק). שינויים באקוסיסטמה הפלאגית (פלאגי – הים הפתוח, איזור המים העמוקים יותר) לא נראים לעין, וגם כשהם חלים – הקשר לשינויי המפלס עקיף ולא מובן מאליו. גם הספרות המקצועית באשר להשפעת תנודות מפלס על אגמים עמוקים מצומצמת יחסית לזו עבור אגמים רדודים.

לאור התחזיות להתעצמות המחסור במים באזורים שונים על פני כדור הארץ, ולעליה בתדירות של אירועי קיצון מטאורולוגיים כתוצאה משינויים גלובליים, יש לצפות שאגמים טבעיים רבים יהיו נתונים בעתיד לתנודות מפלס קיצוניות מבעבר.

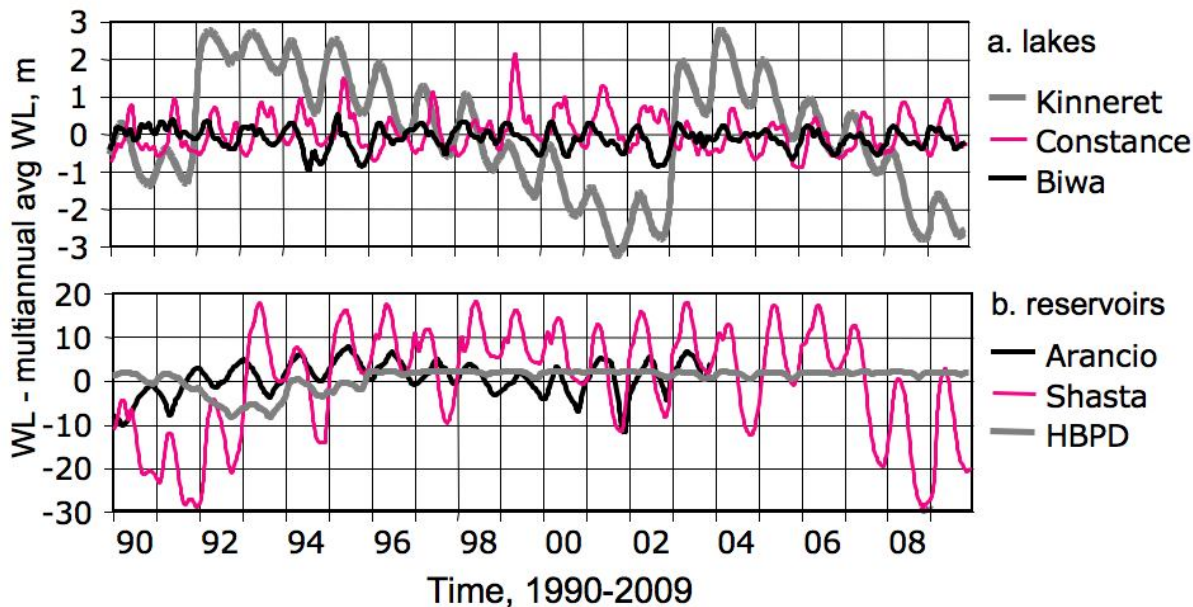
מטרת עבודה זו הייתה לסכם את הידע הקיים בספרות המקצועית לגבי תנודות מפלס והשפעתן על תפקודם של אגמים משוכבים, ולברר האם תנודות מפלס קיצוניות מהטבעי תורמות להפרת יציבותם האקולוגית ואיטרופיקציה של אגמים אלו. הסקירה מוגבלת לאגמים ומאגרי מים מתוקים באזור הממוזג והסובטרופי. היא מתמקדת באגמים עבורם קיים מסד נתוני ניטור רב-שנתי, תוך השוואה בין אגמים טבעיים עם תנודות מפלס מוגבלות יחסית לעומת מאגרים מלאכותיים בהם תנודות המפלס גדולות יותר.

### טווח תנודות המפלס באגמים משוכבים

תנודות המפלס העונתיות והרב-שנתיות בשלושה אגמים משוכבים טבעיים (ביווה ביפן, קונסטנץ בגרמניה והכנרת בישראל) ובשלושה מאגרים מעשה ידי-אדם (ארנצ'יו בסיציליה, שסטה בקליפורניה והרטביספורט בדרום אפריקה) במהלך 20 השנים האחרונות, מוצגות באיור 1. לצורך השוואה, נתוני המפלס מוצגים כסטיות מהממוצע הרב שנתי כך שבכולם המפלס הממוצע הוא 0 מ'. מבין האגמים הטבעיים, ביווה מראה את התנודות הקטנות ביותר וכנרת את הגדולות ביותר. באגם ביווה נרשם ערך מזערי בולט (1 מ') ב-1994, 1995 וב-2002. באגם קונסטנץ נרשם ב-1999 אירוע שטפוני יוצא דופן עם מפלס גבוה מהממוצע הרב שנתי ב-2.2 מ', בעוד שב-2005 נרשם מפלס מינימום של 1- מ'.

בכנרת נצפו תנודות מפלס עונתיות ורב שנתיות קיצוניות בהרבה מאשר בביווה ובקונסטנץ. הסיבה לתנודות אלו היא שאיבה מהאגם מעבר לכמויות המים הזמינים (=כמות המים השנתית שנוספה לאגם פחות ההתאיידות). במשך שנים רבות תפעול הכנרת כוון להשאת נפח האגירה ע"י המשך שאיבה בשנים שחונות – כדי לאפשר מילוי חוזר בשנים גשומות, ומזעור הצורך בהגלשת עודפי מים

בירדן הדרומי לכוון ים המלח, צורך שמתעורר כשהמפלס הכנרת מתקרב לקו האדום העליון. רצף הנתונים של מפלסי הכנרת בשנים 1990-2010 מעיד על שתי תקופות בהן המפלסים הורדו משנה לשנה: 1993-2010 ושוב ב- 2004-2008. בנוסף, בולטים שני אירועים של מילוי חוזר מהיר של האגם, בחורף 1999/2 המפלס עלה ב- 4 מ'; בחורף 2002/03 המפלס עלה ב- 4.7 מ'. טווח התנודות על פני התקופה כולה עמד על כ-6 מ' (איור 1), וזאת בהשוואה לתנודות מפלס טבעיות של 2 מ' בלבד שנרשמו בשנות ה-20 של המאה הקודמת, לפני סכירת סכר דגניה (טבלה 1).



איור 1: תנודות מפלס עונתיות ורב-שנתיות בשלשה אגמים טבעיים (למעלה): ביווה (יפן), קונסטנץ (גרמניה) וכנרת ובשלשה מאגרים מלאכותיים (למטה): ארנצ'ו (סיציליה), שסטה (קליפורניה), הרטביספורט (דרום אפריקה) בשנים 1990 – 2009. נתוני המפלס מוצגים כסטיות מהמוצע של 20 השנה לכל אגם.

במאגרי מים מעשה ידי אדם טווח תנודות המפלס על פי רוב גדול מזה שבאגמים טבעיים. במאגרים המשמשים לתחנות-כח הידרואלקטריות תנודות המפלס הן בסדר גודל של עשרות מ' בשנה. אגם שסטה שבקליפורניה הוא דוגמה לכך, עם תנודה שנתית ממוצעת של 18.4 מ' וטווח רב-שנתי של 47 מ' (איור 1). דוגמה נוספת היא של מאגר Serra Serrada בפורטוגל, בו תנודת המפלס העונתית היא כ- 10 מ' (Geraldés & Bovida 2005). אגם ארנצ'ו בסיציליה, המהווה מאגר למי השקיה, מתנייד בממוצע 3.3 מ' לשנה עם טווח רב-שנתי מירבי של 20.3 מ'. מפלסי אגם הרטביספורט (Hartbeespoort Dam) בדרום אפריקה נשמרו קבועים יחסית מאז אמצע שנות ה-90, עם תנודות עונתיות של 1.5 מ', אך בתחילת שנות ה-90 המפלס היה נמוך ב- 10 מ' (איור 1). המפלסים במאגרי הומה ובורגורנג באוסטרליה, שני מאגרים למי שתייה, הורדו בהדרגה בעשרות מ' עקב רצף שנות בצורת שפקדו את האזור (Baldwin et al. 2008, Vilhena et al. 2010).

## איזור הליטוראל

### א. מורכבותו הפיסית ומגוון המינים

איזור הליטוראל באגמים עמוקים הוא הראשון שנפגע מתנודות מפלס גדולות מהטבעי. רצועת הליטוראל משנה את מיקומה עם שינויי המפלס, כך שהמבנים הפיסיים שעל קרקעיתה או שמזדקרים ממנה מעל פני המים, ביוטיים וא-ביוטיים, מוצפים במים חלק מהזמן וחשופים מחוץ למים בזמנים אחרים. התכסית הביוטית כוללת חומר צמחי חי ומת: עצים, בולי עץ, שרשים וצומח מאקרופיטי צף, טבול ומזדקר. "גודל הגרגר" של התכסית הא-ביוטית מגוון, החל ממשטחי סלע, דרך בולדרים,

אבנים, חצץ, חול וטיין. לקטגוריה זו, פעילות האדם מוסיפה מבנים מעשה ידי אדם כמו קירות וחומות זקופים, משטחים מבוטנים ומבנים אחרים.

חופי אגמים הם בתי גידול מתחלפים, או אקוטונים (ecotones), כיוון שהם כוללים בתי גידול יבשתיים ומימיים זה לצד זה. בתור שכאלה, חופי אגמים מייצרים מגוון מינים גדול בהשוואה למים הפתוחים (Schmieder 2004). יתרה מכך, עקב הגיוון בתכנית הפיסית, הליטוראל עשיר בסוגים שונים של בתי הגידול. כתוצאה מכך, מגוון עשיר של מיקרואורגניזמים (חיידקים, פטריות, אצות וזואובנטוס) חיים בליטוראל. חסרי חוליות ודגים צמחוניים וטורפים כמו גם ציפורים נמשכים אל המזון העשיר והמגוון שמאפיין את הליטוראל. המבנים הביוטיים והא-ביוטיים מהווים מסתור מטורפים, מיני דגים שונים משתמשים בהם כאזורי רבייה וכשטחי אימון לדגיגים הצעירים (Gafny et al. 1992).

המינים השונים החיים בליטוראל התפתחו במהלך האבולוציה עם התאמות פיסולוגיות לדגם תנודות המפלס הטבעי. שינוי בעצמת תנודת המפלס, בקצב שינוי המפלס או בתזמון שלו גורם לעקה. בניגוד למגוון המינים הגדול באגמים בהם טווח תנודות המפלס טבעי, באגמים בהם תנודות המפלס קיצוניות, כמו אגם שסטה שבאיור 1, רצועת תנודות המפלס חשופה לגמרי, ביטה לא מתפתחת בה. בתנאים של תנודות מפלס קיצוניות ובמיוחד אם מפלסי המינימום והמקסימום שונים משנה לשנה גם היצורים היבשתיים וגם היצורים האקוטיים לא שורדים (Smith et al. 1987) או שהם מוגבלים למספר מינים מצומצם - לרוב מיני לרוות של חרקים.

היצרנות הראשונית בליטוראל נוטה להיות גבוהה מזו של המים הפלאגיים. Sala & Gude (2006) הראו שבאגם קונסטנץ תרומת הליטוראל לפירוק חומר אורגני הייתה דומה לתרומת כלל המים הפתוחים למרות שהליטוראל היווה פחות מ-10% משטח פני האגם. בכנרת ריכוזי הכלורופיל וכמות הדגים גדולים יותר בשולי האגם מאשר במים הפלאגיים (Ostrovsky et al. 1996).

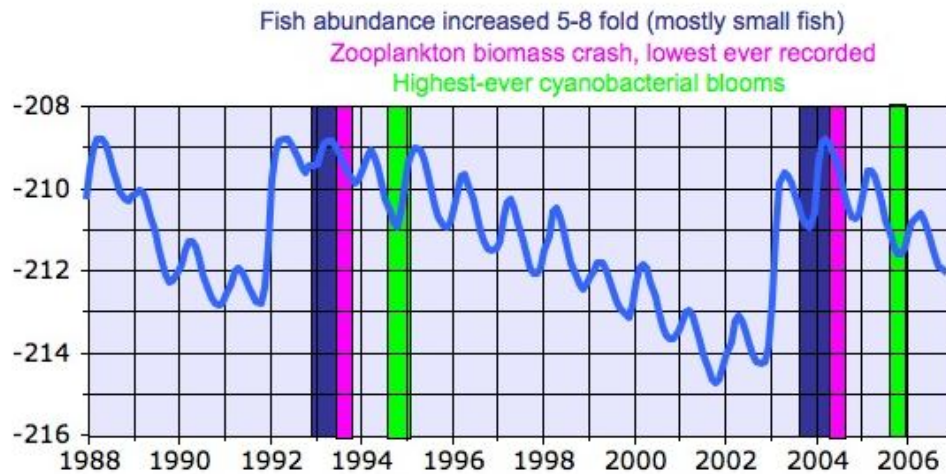
מגוון בתי הגידול בליטוראל עולה עם דרגת המורכבות הפיסית, ואתם עולה מגוון המינים. קרקעיות טיניות וחוליות מספקות רמה נמוכה של מורכבות פיסית, ולכן גם פחות מסתור ופחות מזון לעומת אבנים ובולדרים – עם מורכבות פיסית בינונית. מורכבות פיסית גבוהה ניתנת ע"י צמחיה מאקרופיטית טבולה ומזדקרת, גזעי ושרשי עצים. בתי גידול כאלו מאופיינים ע"י מגוון מינים גדול יותר (Meerhoff et al. 2007). במבנים מעשה ידי אדם, כמו קירות, דרכי גישה ומשטחים סלולים – מגוון בתי הגידול מצומצם ביותר או לא קיים כלל. Gasith & Gafny (1990) הדגישו כבר לפני יותר משני עשורים את החשיבות של מורכבות בתי הגידול בליטוראל וטענו שבאגמים עמוקים הליטוראל מהווה משאב מגביל.

מורכבות בית הגידול משתנה עם משטר תנודות המפלס ותלויה במידה מסוימת בשיפוע המדרון בשולי האגם. Hofmann et al. (2008) הסבירו כיצד הגלים, באינטראקציה עם שינויי מפלס המים, מסיעים חלקיקים קטנים למים עמוקים יותר. כתוצאה מכך, החלקיקים הגדולים יותר, קרי בולדרים, נחשפים לאורך קו החוף במפלסים גבוהים, בעוד שהחול והטיין מצטברים בעומקים גדולים יותר. כשהמפלס יורד, הבולדרים והאבנים נותרים מחוץ למים. לפיכך, חוף שהיה רצוף אבנים במפלס גבוה, עשוי להיות חוף חולי או טיני במפלס נמוך. לדוגמא: חוף ברניקי בכנרת. גזית וגפני (1990) הראו שאחוז החופים בכנרת המכוסה בחלקיקים דקי גרגר (טיין וחול) עלה מ-6% במפלס 209.5- מ' ל-49% במפלס 212.5- מ'. שינוי זה כאמור מלווה בהפחתה משמעותית במגוון בתי הגידול הזמינים לביטה.

## **ב. צומח מאקרופיטי**

בעוד שבאגמים רדודים צומח מאקרופיטי עשוי לכסות את שטח פני האגם כולו, באגמים עמוקים הצמחייה המאקרופיטית מוגבלת לאזורי הליטוראל. בנוסף להיות צמחים אלו יצרנים ראשוניים ולכן מזון לבעלי חיים וליצורים מיקרוסקופיים, הם מהווים גם מרכיב בתכנית הפיסית. מינים שונים של צמחיית המאקרופיטה מספקים בתי גידול השונים זה מזה באפשרויות המסתור ובסוגי המזון הנמצאים בהם (Wilcox & Meeker 1992).

הורדת והעלאת מפלסים מעבר לטבעי או שינוי התזמון העונתי של מפלסי המינימום והמקסימום גורמים לתמותת מיני צומח מאקרופיטי כאשר טווח יכולותיהם הפיסיולוגיות לא מאפשר הסתגלות לתנאים החדשים. דוגמא קיצונית היא מאגם סיואן בארמניה. שם, הורדה רב-שנתית של המפלס ב-19.5 מ' גרמה לאובדן של רוב הצומח המאקרופיטי ובעקבות זאת השתלטות מיקרואצות פלנקטוניות (Parparov 1990). באגמים בצפון מינסוטה שבארה"ב, תנודות מפלס גדולות (2.7 מ') לעומת הטבעי (~ 1.6 מ') אך גם תנודות קטנות מהטבעי (1.1 מ') היו מלוות במגוון קטן יותר של מאקרופיטים, עם השלכות לגבי כלל הביטה: פחות בתי גידול לחסרי חוליות, פחות מזון (חסרי חוליות) לדגים וציפורים, תזונה יעילה פחות של דגים (Wilcox & Mecker 1992).



## I Ostrovsky: fish abundance; M Gophen, G Gal: zooplankton abundance

**איור 2:** הרצף ותזמון האירועים של עליית מפלס קיצונית (קו רציף כחול), התפוצצות אוכלוסיות הלבנון (עמודות כחולות), קריסת הזואופלנקטון (עמודות ורודות), ופריחת כחוליות מקבעות חנקן (עמודות ירוקות) שחזר על עצמו פעמיים בכנרת.

החוקרים Dienst et al. (2004) דווחו שבאגם קונסטנץ, 24% מביומסת הצומח המזדקר נעלמה עקב עליית המפלס יוצאת הדופן ב-1999 (איור 1). באגם ביווה 70% מביומסת הצומח המזדקר נעלמה כאשר המפלסים הורדו באופן מלאכותי ב-0.3 מ' בלבד (Hill et al., Yamamoto et al. 2006). (1998) הראו שאגמים שהמפלסים שלהם נשמרים באופן מלאכותי בטווח צר מהטבעי – הכילו מגוון מינים קטן יותר ומספר גדול יותר של מינים פולשים בהשוואה לאגמים שטווח המפלסים שלהם נשמר טבעי. Smith et al. (1987) הצביעו על כך שצמחייה מאקרופיטית נעדרת לחלוטין ממאגרים המשמשים תחנות-כח הידרואלקטריות, המאופיינים בתנודות מפלס גדולות במיוחד.

### ג. חסרי חוליות

הגדלת טווח תנודות המפלס באגם פוגעת בחברת חסרי החוליות. Arovitta & Hamalainen (2008) בדקו את עושר מיני חסרי החוליות ב-11 אגמים בפינלנד בהם משטר המפלסים היה טבעי או מבוקר, ומצאו עושר גדול יותר באגמים שמשטרם טבעי. Baumgartner et al. (2008) מצאו ששינויי מפלס הסבירו את רוב השונות בפאונת חסרי החוליות באגם קונסטנץ. White et al. (2008) דיווחו שעושר מיני חסרי החוליות באגם ספרקלינג שבויסקונסין פחת בשנים בהם המפלס היה גבוה או נמוך משמעותית מהמוצע הרב-שנתי.

בכנרת, שלשה מיני חלזונות אפיינו את פאונת הליטוראל - המגדלית, השחריר והסהרונית (*Melanopsis costata*, *Melanoides tuberculata*, *Theodoxus jordani*). באופן בולט, לאחר עליית המפלס הקיצונית של חורף 2002/3, החלזונות כמעט נעלמו מאיזור הליטוראל. ב-2004 פרופ' יוסי

הלר מהאוניברסיטה העברית בירושלים התריע על כך שערך סיור רגלי בחופי הכנרת וברוב החופים לא מצא אפילו חילזון חי אחד. בכך נפתחה ניהול להתיישבות מינים פולשים, ואכן כך קרה. חלזון אקווריומים *Thiara scabra* נראה לראשונה בחופי הכנרת באזור מעגן בשנת 2005 (Meinis & Meinis 2008). בסקר שנערך בקיץ 2010 נמצא שמין זה הוא המין הדומיננטי בכל חופי האגם, פרטים שלו היוו כ- 90% מכלל החלזונות בחופי האגם (דולב וחוב' 2011, מאמר בהכנה או: חוברת ז). ההשלכות האקולוגיות של חדירת והתבטות מין פולש זה עדיין לא ידועות.

#### ד. דגים: חוליה מקשרת בין המערכת הליטוראלית והפלאגית

מיני דגים רבים מתרבים בליטוראל וחיים בו בצעירותם אך עוברים למים העמוקים עם התבגרותם ושם הם מבליים את רוב חייהם הבוגרים. לפיכך, מחזור החיים והרבייה שלהם תלויים במשאבי הליטוראל. מינים כאלו מהווים חוליה מקשרת בין הליטוראל לפלאגיאלי; אבדן בית הגידול שלהם בליטוראל עשוי להוביל לשרשרת תגובות שתשפיע על המערכת האקולוגית כולה (Gasith & Gafny 1990) אבדן הצומח המאקרופטי (reed beds) במפלסים נמוכים מהטבעי באגם ביווה הובילו להפחתה בשרידות לרוות של קרפיון *Cyprinus carpio* ושל מיני *Carassius* spp. (Yamamoto et al 2006). בשנים בהן מפלס המים באגם קונסטנץ ירד בסתיו ירידה קיצונית, הדגים הצעירים של המין הבנטי *Lota lota* נדדו למים הפלאגיים בגיל צעיר יותר מתמיד, אולי כתוצאה ממחסור במשאבים בליטוראל (Fischer et al. 2004).

בעוד שצמחיה מאקרופטיט מהווה אזור הטלה מועדף לחלק ממיני הדגים, אבנים מהוות איזור הטלה מועדף למינים אחרים. דוגמא לכך מהווה לבנון הכנרת (*Acanthobrama terraesanctae*), המין הנפוץ ביותר בכנרת (כ- 80% מסך הדגים הפלאגיים באגם). מין זה חי את חייו הבוגרים בלהקות במים הפתוחים וניזון מטריפת זואופלנקטון, אך מתרבה בליטוראל בתקופת החורף כשהמפלסים עולים. הוא מטיל את ביציו במי-אפסיים ומדביק אותן לאבנים שזה עתה כוסו במים עקב עליית המפלס. אבנים ששהו במים כבר זמן רב והן מכוסות מעטה אצות אינן מתאימות להטלה שלו (Gafny et al. 1992). בשנים בהן מפלס הכנרת עלה עלייה תלולה במיוחד נצפתה בסקרים אקוסטיים התפוצצות אוכלוסין של מין זה כשנה לאחר העלייה התלולה. ההסבר שאוסטרובסקי ווולין נתנו לתפוצצות אלו הוא שעליית המפלס אפשרה הצלחת רבייה ושרידות לרוות גדולים מהרגיל. בנוסף, הצמחיה החופית העבותה שהתפתחה סביב הכנרת באזורים מהם נסוגו המים – הוצפה עם עליית המפלס ושמשה מסתור לדגים שבקעו מהביצים, מה שתרם לשרידותם.

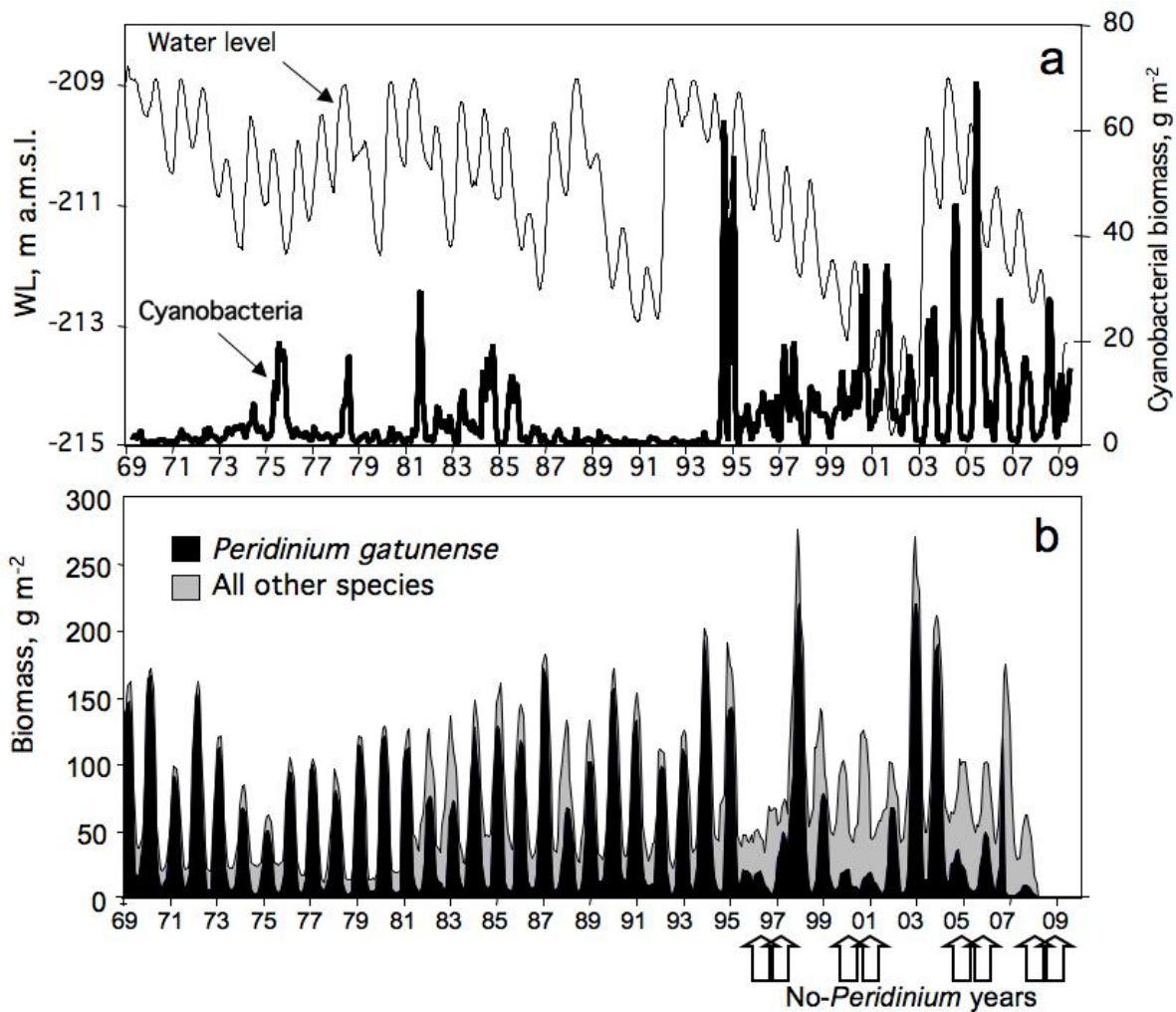
העדפה של סובסטרט ליטוראלי שאיננו מכוסה ע"י אצות לצורך הטלה מוכר גם ממיני דגים אחרים, כמו *Abramis brama* באגם קונסטנץ (Probst et al. 2009), *Yellow perch* (Fischer et al. 1996) ו- *American smelt* (Rupp 1965). מחזורי החיים של מינים כאלו קשורים במישרין לתנודות המפלס.

#### שינויים בליטוראל משפיעים על הפלאגיאלי – עדויות מהכנרת

נתוני הסקרים האקוסטיים מהכנרת הראו שההצלחה המסחררת של רביית הלבנון בשנים של עליות מפלס קיצוניות הובילה לגידול פי 8-10 בסה"כ הדגים הפלאגיים באגם. אירועי התפוצצות אוכלוסין כאלו קרו פעמיים: לראשונה לאחר עליית מפלס של 4 מ' במהלך חורף 1991/92 ושוב לאחר עליית מפלס של 4.7 מ' בחורף 2002/03 (איור 2). בשני המקרים נצפה פרק זמן בין עליית המפלס לעלייה התלולה במספר הדגים באגם, המשקף את הזמן הנחוץ לדגים שבקעו מהביצים לגדול לדג בגודל הניתן לזיהוי בסקרים האקוסטיים. בשני המקרים, התפוצצות האוכלוסייה של הלבנון הובילה לקריסת אוכלוסיות הזואופלנקטון, כנראה עקב לחץ טריפה מוגבר (Ostrovsky & Walline 2000). פסק הזמן של כשנה בין הגידול העצום באוכלוסיית הלבנון לבין קריסת הזואופלנקטון משקף את הזמן הנחוץ לדגים להגיע לגודל מרבי ופרודוקטיביות מרבית (Ostrovsky & Walline 1999). בשנים כאלו, קצב גידול הדגים איטי ומצב הגוף שלהם ירוד, וזאת עקב מחסור במזון.

סידרת האירועים שנצפו בכנרת בעקבות עליות המפלס הקיצוניות נמשכה גם לרמת הפיטופלנקטון. בשני המקרים של עליות המפלס הקיצוניות, כשנה לאחר קריסת הזואופלנקטון נרשמה פריחה מאסיבית של אצות כחוליות מקבעות חנקן (איור 3a), פריחה של אפניזומנון בקיץ 1994 ופריחה של צילינדרוספרמופסיס בקיץ 2005, שתיהן פריחות של מינים פולשים שלא נצפו בכנרת לפני 1994, שתיהן היו בעצמה גדולה מאי פעם בקיץ בעבר, עם ריכוזי חוטים וביומסה קייצית רטובה שלא נרשמו אף פעם לפני ואחרי כן במשך 43 שנות הניטור בכנרת. בעוד שהתהליכים שהובילו לאותן פריחות עדיין לא ברורים, העובדה שרצף האירועים חזר על עצמו פעמיים לאחר עליית מפלס קיצונית (איור 2) מציעה שקיים קשר בין התפוצצות אוכלוסיות הלבנון, קריסת הזואופלנקטון ופריחת הכחוליות – רק שהקשר עדיין לא מובן.

נתוני ניטור רלוונטיים נוספים מהכנרת הם רצף נתוני הפיטופלנקטון. עד אמצע שנות ה-90 הדינופלגלט *Peridinium gatunense* (להלן: פרידיניום) היה המין הדומיננטי שפרח כל שנה באביב. בקיץ מאסף המינים התחלף במספר גדול של מינים ננופלנקטוניים עם ביומסה כללית נמוכה (Zohary 2004). מאז אמצע שנות ה-90 אצת הפרידיניום כבר לא פורחת כל שנה, בשבע השנים האחרונות 2005-2011 היא פרוחה רק ב-2007 (איור 3b). מכיוון שפרידיניום הוא מין מפתח, היעלמות הפריחות שלו מצביעה על שינוי משמעותי למארג המזון כולו באגם. Roelke et al. (2007) פרשו שינוי זה כיציאת האגם ממצב יציב (stable state) ב-1993/94, לאחר האירוע הראשון של עליית מפלס קיצונית באגם, התפוצצות אוכלוסיות הלבנון, קריסת הזואופלנקטון, ופריחת הכחוליות הראשונה. במקביל לאבדן פריחות הפרידיניום, ב-2008 צנח שלל הדייג של אמנון הגליל (*Sarotherodon galilaeus*) למינימום של כל הזמנים: 8 טון לעומת ממוצע רב שנתי של כ-300 טון. מין זה ניזון בכנרת בעיקר מפרידיניום. קריסת שלל הדייג הוסברה גם ע"י דייג יתר, בעיקר בשנים של מפלסים נמוכים בהן אזורי הרבייה חשופים מאוד לדייג וע"י מחסור באזורי הטלה מוגנים במפלסים נמוכים.



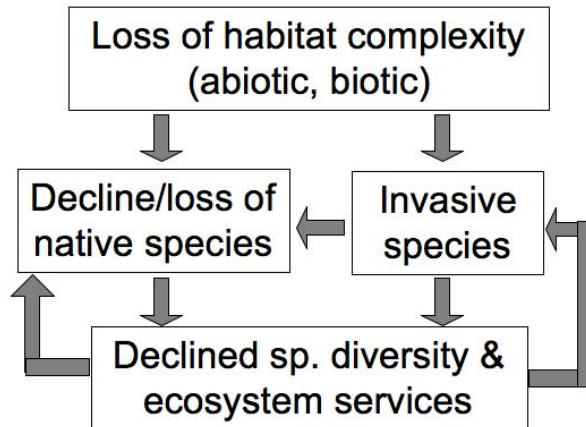
איור 3: ממוצעים חודשיים של ביומסת האצות הכחוליות (a) או של ביומסת האצה הדינופלגלית פרידיניום ושל כל שאר המינים (b) בכנרת, 1969-2009. נתוני הביומסה, ביח' גרם למ<sup>2</sup>, הם ממוצעים רצים של 5 חודשים. ב-(a) מוצג גם רצף נתוני המפלס. חיצים מתחת לאיור התחתון מציינים שנים ללא פריחת פרידיניום.

תצפיות אלו מהכנרת מעידות על כך ששינויים בליטוראל מועברים לאוכלוסיות הפלאגיות ומשפיעים על כלל מארג המזון ואיכות המים.

### סיכום ההשפעות של תנודות מפלס קיצוניות על המערכת הביוטית

ניוד תנודות מפלס של אגם מעבר לטבעי פוגע בשלב ראשון בליטוראל ויושביו, בעיקר כתוצאה מאובדן מורכבות בית הגידול עקב השתנות התשתית מסלעית לחולית, צמצום כמות ומגוון המינים של הצומח המאקרופיטי, עד להעלמותו המוחלטת במקרים קיצוניים. כתוצאה מכך, כמות ומגוון המינים הטבעיים למערכת שחיים בליטוראל הולכים ופוחתים, עד לאובדנם במקרים קיצוניים. במקומם מגיעים מינים פולשים עם התאמות פסיולוגיות שמאפשרות להם להתחרות במינים המקומיים ולדחוק אותם. התפתחותם פוגעות במגוון המינים. מינים פתוגניים ופרזיטים עלולים להגיע עם המינים הפולשים. אבדן מגוון המינים גורם גם לאובדן תפקודי האקוסיסטמה כמו אובדן מזון ליטוראלי, תוצרי פירוק, אזורי הטלה ומסתור מטורפים. אבדנים אלו מזרזים את אובדן המינים הטבעיים כולל מיני מפתח במעגל היזון-חוזר (איור 4).





איור 4: מעגל היזון חוזר של תהליכים באגמים משוכבים עקב הפחתה במגוון בתי הגידול בליטוראל. התוצאות העיקריות הן אובדן מינים טבעיים, השתלטות מינים פולשים, והצטמצמות מגוון המינים.

### תהליכים שמחזקים מיחזור פנימי של נוטריאנטים

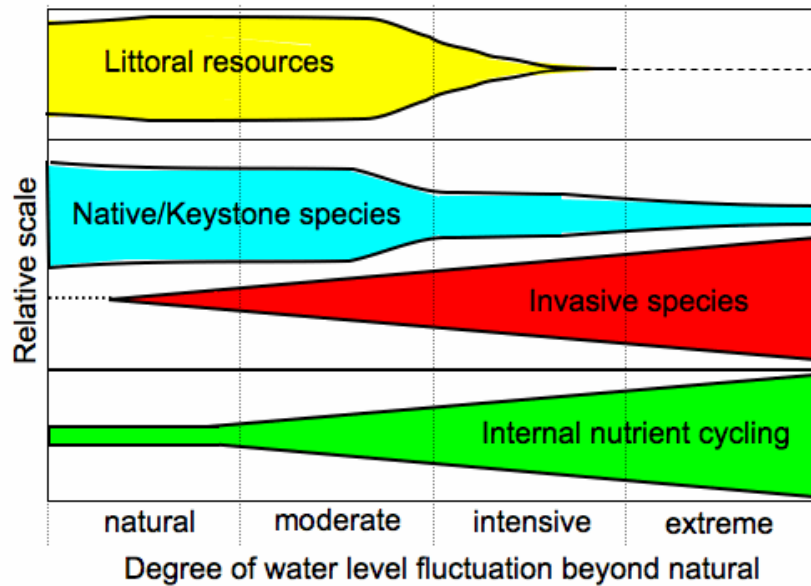
מפלסים נמוכים ומפלסים יורדים באגמים קשורים לרוב בכניסות מים מופחתות ולכן לעומס נוטריאנטים נמוך, שאמור להוביל לתהליכי אוליגוטרופיקציה ושיפור באיכות המים. אבל תהליכים אחרים גורמים להגברת המיחזור הפנימי של נוטריאנטים, תהליכים שפועלים בכיוון הפוך להפחתת העומסים מאגן ההיקוות ותורמים למזעור המגמה החיובית. תהליכים אלו מצדיקים מאמר נפרד ויסקרו כאן רק בקצרה.

עומק התרמוקלינה נקבע בעיקר ע"י הרוח וקרנית השמש. הורדת מפלס ע"י שאיבת יתר מהאפילימניון חלה באופן בלתי תלוי בעצמת הרוח והקרנה ולכן עומק התרמוקלינה ועובי האפילימניון לא אמורים להיות מושפעים. במקרה זה למורפומטריה של האגם תפקיד חשוב, באגמים עם שוליים בשיפוע תלול, הורדת מפלס תגרום לכך שבעיקר יקטן עובי ונפח ההיפולימניון בעוד שעובי ונפח האפילימניון כמעט ולא ישתנו. (Hambright et al., 1997) הראו שכך אכן קרה באגם כנרת כאשר מפלסיו הופחתו.

באגמים בעלי שוליים בשיפועים מתונים התהליכים הסבוכים שגורמים לערבוב שוליים (גלים פנימיים, downwelling, upwelling) מוגברים במפלסים נמוכים, בעיקר באגמים ששטחם קטן עד בינוני. במערכות כאלו, הורדה מופרזת של המפלס עשויה לגרום להגדלת העוצמה והחשיבות היחסית של תהליכי ערבוב שוליים ובכך לשנות את המשטר התרמי כולו, ולהגביר הובלת חומרי דשן מהקרקעית לעמודת המים ומההיפולימניון לאפילימניון.

איור 5 מסכם באופן סכמתי את התהליכים שחלים באגמים משוכבים כתוצאה מהגדלה מעשה ידי אדם של טווח נידוד המפלסים מעבר לטבעי: הגבלת משאבי הליטורל עד להעלמות מוחלטת שלהם, הפחתה משמעותית בביומסה של מיני מפתח, הופעה והשתלטות של מינים פולשים עם הפחתה במגוון המינים, הגדלת תהליכי מיחזור פנימי של נוטריאנטים. התוצאה הסופית של מכלול תהליכים אלו היא פגיעה חמורה במערכת האקולוגית.

כתוצאה מהשינויים שנצפו בכנרת, מדיניות תפעול האגם שונתה ב-2008, עם ההבנה שניוד מפלס האגם בטווח גדול בהרבה מהטבעי תורם לאיטרופיקציה של האגם ופוגע באיכות המים. מדיניות התפעול המקובלת כיום היא שיש להגביל את טווח תנודות המפלס, לצמצם את כמות המים הנשאבת מהכנרת, ליצור מקורות מים חלופיים שמקורם בהתפלה.



איור 5. תיאור סכימתי של השינויים שצפויים לחול באגמים משוכבים כתוצאה מניוד המפלסים מעבר לטבעי.

#### תודות

המחשבות המוצגות בכתבה זו מבוססות על דיונים רבים בנושא המפלסים עם עמיתי במעבדה לחקר הכנרת ובצוות היגוי ניטור כנרת של רשות המים. תכנית ניטור כנרת שמייצרת את נתוני כנרת המוצגים בכתבה זו מבוצעת על ידי צוות המעבדה לחקר הכנרת במימון רשות המים. נתוני מפלס כנרת באדיבות השירות ההידרולוגי של רשות המים. נתוני מפלס מאגמים אחרים: ביווה – באדיבות מיצ'או קומאגאי מיפן, קונסטנס – באדיבות קרל וונטצן מגרמניה, הרטביספורט – ממייק סילברבוואר מדרום אפריקה, ארנצ'יו – מלואיג'י נזלי-פלורס מסיציליה, שסטה – נתונים שפורסמו באינטרנט.

#### ספרות

- Abrahams C. 2008. Climate change and lakeshore conservation: a model and review of management techniques. *Hydrobiologia* 613:33-43.
- Aroviita J, Heiki H. 2008. The impact of water-level regulation on littoral macroinvertebrate assemblages in boreal lakes. *Hydrobiologia* 613:45-56.
- Baldwin DS, Gigneya H, Wilsonb JS, Watsona G, Boulding AN. 2008. Drivers of water quality in a large water storage reservoir during a period of extreme drawdown. *Wat. Res.* 42:4711-4724.
- Baumgartner D, Mortl M, Rothhaupt KO. 2008. Effects of water-depth and water-level fluctuations on the macroinvertebrate community structure in the littoral zone of Lake Constance. *Hydrobiologia* 613:97-107.
- Beklioglu M, Romo S, Kagalou I, Quintana X, Becares E. 2007. State of the art in the functioning of shallow Mediterranean lakes: workshop conclusions. *Hydrobiologia* 584:317-326.
- Coops H, Beklioglu M, Crisman TL. 2003. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems - workshop conclusions. *Hydrobiologia* 506(1-3):23-27.
- Dienst M, Schmieder K, Ostendorp W. 2004. Effects of water level variations on the

- dynamics of the reed belts of Lake Constance. *Limnologica* 34:29-36.
- Fischer P, Ohl U, Wacker N. 2004. Effects of seasonal water level fluctuations on the benthic fish community in lakes - a case study of juvenile burbot (*Lota lota*). *Ecohydrol. Hydrobiol.* 4:481-486.
- Fisher SJ, Pope KL, Templeton LJ, Willis DW. 1996. Yellow perch spawning habitats in Pickerel Lake, South Dakota. *The Prairie Naturalist* 28:65-75.
- Gafny S, Gasith A, Goren M. 1992. Effect of water level fluctuation on the shore spawning of *Mirogrex terraesanctae* (Steinitz), (Cyprinidae) in Lake Kinneret, Isr.. *J. Fish Biol.* 41:863-871.
- Gasith A, Gafny S. 1990. Effects of water level fluctuation on the structure and function of the littoral zone. In: Tilzer MM, Serruya C, editors. *Large Lakes: Ecological Structure and Function*. Berlin: Springer-Verlag. p. 156-171.
- Geraldes AM, Bovida M-J. 2005. Seasonal water level fluctuations: implications for reservoir limnology and management. *Lakes & Reservoirs: Res. Manag.* 10:59-69.
- Hambricht KD, Zohary T, Eckert W. 1997. Potential influence of low water levels on Lake Kinneret: re-appraisal and modification of an early hypothesis. *Limnologica* 27:149-155.
- Hill NM, Keddy PA, Wisheu IC. 1998. A hydrological model for predicting the effects of dams on the shoreline vegetation of lakes and reservoirs. *Environ. Manag.* 22:723-736.
- Hofmann H, Lorke A, Peeters F. 2008. Temporal scales of water-level fluctuations in lakes and their ecological implications. *Hydrobiologia* 613:85-96.
- Hulme PE. 2005. Adapting to climate change: is there scope for ecological management in the face of a global threat? *J Appl. Ecol.* 42:784-794.
- Kadioglu M, Sen Z, Batur E. 1997. The greatest soda-water lake in the world and how it is influenced by climatic change. *Ann. Geophys.-Atmos. Hydrosph. Space Sci.* 15:1489-1497.
- Leira M, Cantonati M. 2008. Effects of water-level fluctuations on lakes: an annotated bibliography. *Hydrobiologia* 613:171-184.
- Magnuson JJ, Webster KE, Assel RA, Bowser CJ, Dillon PJ, Eaton JG, Evans HE, Fee EJ, Hall RI, Mortsch LR et al. . 1997. Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and Precambrian Shield Region. *Hydrol. Proc.* 11:825-871.
- Meerhoff M, Iglesias C, De Mello FT, Clemente JM, Jensen E, Lauridsen TL, Jeppesen E. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwat. Biol.* 52:1009-1021.
- Meinis HK, Meinis D. 2008. More information concerning the invasion of the Sea of Galilee, Israel, by the tropical freshwater gastropod *Thiara Scabra* (Gastropoda, Thiaridae). *Ellipsaria* 10:8.
- Noges P, Mischke U, Laugaste R, Solimini AG. 2010. Analysis of changes over 44 years in the phytoplankton of Lake Vrtsjarv (Estonia): the effect of nutrients,

- climate and the investigator on phytoplankton-based water quality indices. *Hydrobiologia* 646:33-48.
- Ostrovsky I, Walline P. 1999. Growth and production of the dominant pelagic fish *Acanthobrama terraesanctae* in subtropical Lake Kinneret, Israel. *J. Fish Biol.* 54:18-32.
- Ostrovsky I, Walline P. 2000. Multiannual changes in the pelagic fish *Acanthobrama terraesanctae* in Lake Kinneret (Israel) in relation to food sources. *Verh. internat. Verein. Limnol.* 27:2090-2094.
- Ostrovsky I, Yacobi YZ, Walline P, Kalikhman I. 1996. Seiche-induced mixing: Its impact on lake productivity. *Limnol. Oceanogr.* 41:323-332.
- Parparov A. 1990. Some characteristics of the community of autotrophs of Lake Sevan in connection with its eutrophication. *Hydrobiologia* 191:15-21.
- Probst WN, Stoll S, Peters L, Fischer P, Eckmann R. 2009. Lake water level increase during spring affects the breeding success of bream *Abramis brama* (L.). *Hydrobiologia* 632:211-224.
- Roelke DL, Zohary T, Hambright KD, Montoya JV. 2007. Alternative states in the phytoplankton of Lake Kinneret, Israel (Sea of Galilee). *Freshwat. Biol.* 52:399-411.
- Rupp RS. 1965. Shore-spawning and survival of eggs of American Smelt. *Trans. Am. Fish. Soc.* 94:160-168.
- Sala MM, Güde H. 2006. Seasonal dynamics of pelagic and benthic (littoral and profundal) bacterial abundances and activities in a deep prealpine lake (L. Constance). *Arch Hydrobiol.* 167:351-369.
- Schmieder K. 2004. European lake shores in danger - concepts for a sustainable development. *Limnologica* 34:3-14.
- Smith BD, Maitland PS, Pennock SM. 1987. A Comparative-Study of Water Level Regimes and Littoral Benthic Communities in Scottish Lochs. *Biol. Conserv.* 39:291-316.
- Vilhena LC, Hillmer I, Imberger J. 2010. The role of climate change in the occurrence of algal blooms: Lake Burragorang, Australia. *Limnology and Oceanography* 55:1188-1200.
- Wantzen KM, Junk, WJ, Rothhaupt KO. 2008. An extension of the floodpulse concept (FPC) for lakes. *Hydrobiologia* 613:151-170.
- White MS, Xenopoulos MA, Hogsden K, Metcalfe RA, Dillon PJ. 2008. Natural lake level fluctuation and associated concordance with water quality and aquatic communities within small lakes of the Laurentian Great Lakes region. *Hydrobiologia* 613:21-31.
- Wilcox DA, Meeker JE. 1992. Implications for Faunal Habitat Related to Altered Macrophyte Structure in Regulated Lakes in Northern Minnesota. *Wetlands* 12:192-203.
- Yamamoto T, Kohmatsu Y, Yuma M. 2006. Effects of summer drawdown on cyprinid fish larvae in Lake Biwa, Japan. *Limnology* 7:75-82.
- Zohary T. 2004. Changes to the phytoplankton assemblage of Lake Kinneret after

decades of a predictable, repetitive pattern. *Freshwat. Biol.* 9:1355-1371.