

”התנחלות מין עץ גר – טטרקליניס מפריק, בחורש ים תיכוני בישראל”

עבודת גמר

מוגשת לפקולטה לחקלאות, מזון וסביבה ע”ש רוברט ה. סמית
האוניברסיטה העברית בירושלים

לשם קבלת תואר

’מוסמך לאיכות הסביבה ומשאבי טבע בחקלאות’

ע”י

חן קרוא

עבודה זו נעשתה בהדרכתם של :

ד"ר יגיל אסם, המחלקה למשאבי טבע, מנהל המחקר החקלאי, מכון וולקני
ד"ר אפרת שפר, המכון למדעי הצמח, הפקולטה לחקלאות, מזון וסביבה ע"ש
רוברט ה. סמית, האוניברסיטה העברית בירושלים

תודות

לד"ר יגיל אסס, על ההנחיה המקצועית, הדחיפה התמידית למצוינות וחוסר ההתפשרות על איכות ואופי המחקר ובעיקר תודה על האמון הרב שנתן בי לאורך כל הדרך. תודה על הכל!

לד"ר אפרת שפר, על הליווי, העידוד והאמון הרב שנתנה בי גם ברגעים הקשים. על תשומת הלב הקפדנית לפרטים ועל שחשפה אותי והאירה את דרכי אל תוך עולמות תוכן שמעולם לא חשבתי שאצליח להתמודד עמם.

לרמת הנדיב על מימון המחקר

לצוות המקצועי והתומך של רמת הנדיב – אלברט, ליאת, רחלי, גיא, נינה, יורי וצוות הפקחים – על הסיוע הטכני, שיתוף הידע, הסבלנות הרבה וכמובן על היחס המיוחד והחם.

לצוות המתנדבים של רמת הנדיב, על ביצוע הסקר המקדים לאיתור מינים פולשים בשטח הפארק.

לפרופ' גבריאל שילר על ייעוץ מדעי, סקירה היסטורית והתעניינות רבה במחקר.

לצוות מעבדת היער האגדי, יוסי משה, אלה זנגי, פייבי ואנאן, אילון כלב, גיא דברת, דפנה גלזר, ומינדי, על התמיכה חסרת הפשרות, ימי השדה הארוכים והקוצניים, הנכונות התמידית לעזור והחיוכים הרבים שהעלו על פני.

ליותם פרלמן ואורי מאירוביץ' על שחלקו איתי את אותה הסירה, עזרו בכל בעיה שעלתה ותמיד ידעו לתת עצה טובה.

תודה מיוחדת למור אשכנזי שבזכותו כל זה קרה.

להורי ואחיותיי על התמיכה הנפשית והכלכלית והעידוד התמידי לאורך כל התקופה.

תודה ענקית לאשתי האחת והיחידה, דפנה, ולנעם ויובל האהובים על ימים ולילות רבים שנאלצו לבלות בלעדי. על הנתנה ללא סוף, התמיכה, העידוד, אורך הרוח ועל תעצומות הנפש שהעניקו לי כדי לסיים את העבודה.

עבודה זו נערכה בסיוע:

מלגת לימודים מבית הספר המתקדם ללימודי סביבה באוניברסיטה העברית.

קרן רנה קרשון מטעם מכון וולקני, לקיום מחקר היער בישראל.

קרן רונלד אפלבי מטעם הקק"ל, לעידוד לימודי היערנות באוניברסיטה העברית.

תקציר

טטרקליניס מפריק (*Tetraclinis articulata Vahl, Mast*) הינו מין מחטני, ים תיכוני, ממשפחת הברושיים. העץ, הגדל לגובה ממוצע של כ- 10-15 מ', הוא בעל צורה פירמידלית זקופה ולרוב בעל גזע מרכזי יחיד. מקורו של הטטרקליניס הוא במערב המזרח התיכון – באזור הרי האטלס בעיקר, כאשר ניתן למצוא אוכלוסיות מקוטעות בדרום אירופה. מבין העצים המחטניים שניסו לאקלם בישראל למטרות ייעור, הטטרקליניס נבחר כאחד המינים המבטיחים, בעיקר בשל היותו עמיד ליובש. העץ הובא לישראל וניטע לראשונה בחוות אהרונסון לפני כמאה שנים. בשנים האחרונות נצפית מגמה של התפשטות של הטטרקליניס מחוץ לתחומי נטיעתו, במספר אתרים ויערות, כמו בפארק הטבע של רמת הנדיב. אולם, למרות תצפיות אלו מידת ההתפשטות של המין עדיין לא נבחנה במקומות אלו, וכעת הוא לא מוכרז כמין פולש.

עבודה זו התמקדה בפארק הטבע רמת הנדיב ובהתפשטות נרחבת של טטרקליניס מפריק בשטח הפארק. נתונים מדויקים לגבי מועד ומיקום נטיעות הטטרקליניס בפארק רמת הנדיב אינם בנמצא, אולם ככל הנראה עיקר נטיעות הטטרקליניס בוצעו בסוף שנות ה-70 ובשנות ה-80 של המאה הקודמת. עצי הטטרקליניס ניטעו, ככל הנראה, בעיקר בשני מוקדים מרכזיים, אך ההתפשטות הרחבה של פרטים בכל רחבי הפארק בשנים האחרונות עוררה דאגות לגבי פוטנציאל הפולשנות של העץ בחורש הים-תיכוני.

בעבודה זו בחנתי את הכרונולוגיה והאקולוגיה של התפשטות הטטרקליניס ברמת הנדיב תוך ניסיון להבין את הגורמים הביולוגיים של העץ, והסביבתיים בפארק, אשר תרמו להתפשטות זו. מטרת המחקר הייתה לאפיין את עצמת הפולשנות של העץ ולחזות את המגמות העתידיות של התפשטות המין בתחומי פארק הטבע רמת הנדיב. תוצאות המחקר יאפשרו בחירה מושכלת של דרכי ממשק להתמודדות עם התופעה ברמת הנדיב וגם יוכלו לשמש כמקרה בוחן של תופעת ההתפשטות של הטטרקליניס עבור אזורים נוספים בארץ.

השערות היסוד של המחקר היו: (1) המאפיינים הביולוגיים של הטטרקליניס מעידים על פוטנציאל פולשנות גבוה של העץ, (2) עצמת הפלישה מושפעת מקרבה למקורות זרעים, (3) גורמי סביבה המאפיינים את פארק הטבע משפיעים על עצמת הפלישה, ו- (4) עלייה בתדירות שנות הבצורת ומיעוט המשקעים מאיצים את התפשטות הטטרקליניס.

המחקר התבסס על סקר מקדים למיפוי מינים פולשים שהתבצע ע"י עובדי ומתנדבי רמת הנדיב בשנים 2010-2015. עבודת השטח כללה סקר מקיף, במהלכו מופו כלל הפרטים בגובה של מעל 100 ס"מ. עבור כל פרט נמדדו: (1) גובה העץ; (2) קוטר הגזע בגובה פני הקרקע; (3) קוטר היטל הצמרת; ו- (4) אפיון המיקרו-אתר בו נמצא העץ, כאשר המאפיינים שנבדקו הם הימצאות של סלע ושיח. במקביל לסקר המקיף, בוצע סקר רפרודוקטיביות אשר מטרתו להעריך את היקף ייצור הזרעים השנתי של עצי טטרקליניס. הסקר ארך למעלה משנה (2016-2017) וכלל תצפיות פנולוגיות על מנת להגדיר את תקופת הפריחה והבשלת הזרעים של העצים. לצורך הערכת גילאי העצים, בוצעה כריתה של מדגם של עצים בגבהים שונים, ובקטרי גזע שונים. לאחר כריתת העצים נלקחה פרוסה מבסיס הגזע ונספרו הטבעות השנתיות.

אוכלוסיית הטטרקליניס בפארק חולקה לשתי קבוצות: הראשונה היא עצים מפיצים, מעל גיל 40 אשר הנחנו כי הם נטועים, ואילו השנייה היא עצי טטרקליניס מתחת לגיל 40 אשר, על פי אותה הנחה, היא תוצאה של הפצת זרעים על ידי העצים המפיצים, והתבססות זרעיהם. לבסוף,

בחנתי את השפעת גורמי סביבה – תצורת צומח, מסלע, היסטורית שריפה ורעיית בקר, והקרבה למקורות הזרעים, על התנחלות הטטרקליניס באמצעות שיטת הנראות המרבית (Maximum Likelihood Estimation).

נכון למועד סיום הסקר, נמצאו בפארק 1248 פרטים מעל לגובה של 100 ס"מ, כאשר הגיל המינימלי של עצים גובה 100 ס"מ הוא 8 שנים. ניתוח גילאי העצים בפארק הראה שמתחילת שנות האלפיים יש עלייה גדולה במספר העצים המתנחלים בשטח הפארק בכל שנה. מבחינה של שלושת מאפייני הצימוח של הטטרקליניס שנבדקו (גובה, גיל, וקוטר הגזע) נמצא כי קצב ההתארכות השנתי הממוצע של הטטרקליניס קשור באופן מובהק לממדי העץ, באופן שככל שגובה העץ וקוטר הגזע גדלים כך גם קצב הצימוח הממוצע עולה.

תוצאות המחקר הראו שהטטרקליניס הוא אכן מין פולש ברמת הנדיב. פוטנציאל ייצור הזרעים בשנת 2017, מתקרב ל-75 מיליון זרעים בכל שטח הפארק, ושיעור שרידות הזרעים והתבססות הזרעים עומד על כ-350,000:1. עם זאת, רמת השונות הבין שנתית בייצור הזרעים עדיין לא ידועה. בנוסף לכך, מצאתי שייצור הזרעים עלה כתלות בגיל ובכמות העצים, ועל כן לחץ הפלישה צפוי לעלות עם הזמן. הגיל הרפרודוקטיבי המינימלי שנמצא עבור הטטרקליניס הוא 12 שנים. הסקר הפנולוגי הראה כי מועד הבשלת ופיזור הזרעים מתחיל בסוף הקיץ וממשיך לתוך הסתיו. על בסיס כל המדדים הביולוגיים של הטטרקליניס הסקתי שהעצים שבשטח הפארק נמצאים עדיין בשלבי צימוח מתגברים. כנגזרת מכך, חלה גם עלייה בלחץ ההתנחלות המתבטא בייצור הזרעים. מסקנה זו נכונה גם עבור העצים הבוגרים ביותר הנמצאים כיום בפארק, מאחר וגם עבורם לא ניכרת התמתנות או ירידה בקצב הצימוח.

תהליך ההתנחלות של הטטרקליניס בפארק הטבע רמת הנדיב משקף תהליך טיפוסי של התנחלות מין זר בבית גידול חדש. עד לתחילת שנות ה-90 התנחלות הטטרקליניס בפארק הייתה איטית והושפעה ככל הנראה, בעיקר מנטיעות נוספות של פרטים. מתחילת שנות ה-90 החלה עלייה אקספוננציאלית בקצב ההתפשטות של המין. הגורם העיקרי שהכתיב את העלייה בקצב ההתנחלות הוא העלייה העקבית בלחץ ההתנחלות, קרי מספר הזרעים המופצים, כאשר זו נובעת מהדינאמיקה הטבעית של האוכלוסייה. רעיית בקר נמצאה כגורם התנגדות חזק להתבססות הטטרקליניס. נוסף על כך, תצורות צומח צפופות וגבוהות, כמו גם נמוכות ודלילות, מקטינות מאוד את סיכויי ההתבססות של העץ בשטח הפארק.. מאידך, צומח צפוף ונמוך מעודד התבססות של העץ. עובדות אלה מצביעות, ככל הנראה, על השפעה מורכבת של תצורת הצומח שמשולבות בה תחרות על משאבים, מצד אחד, מול הקלה והגנה מפני רעייה או טריפה מצד שני.

על פי ההערכות בשנים הבאות צפויים להתבסס עוד אלפי עצים ברחבי הפארק, כאשר תוך 80 שנים חזית ההתקדמות של הטטרקליניס יכולה לכסות כמעט את כל שטח הפארק, ואף מחוצה לו. על מנת לבלום את תופעת ההתפשטות של הטטרקליניס ברמת הנדיב הראיתי כי כריתת מאות בודדות של פרטים תביא להקטנת לחץ הפלישה בכ-90%.

תוכן עניינים

4	הקדמה
4	טטרקליניס מפריק – טקסונומיה והיסטוריית חיים
6	תפוצה ואקולוגיה של טטרקליניס מפריק
6	שימושים של העץ
7	טטרקליניס מפריק בישראל
8	פלישת מינים – הגדרות ומאפיינים
10	האם טטרקליניס מפריק הוא מין פולש בארץ?
11	מטרות והשערות המחקר
11	מטרת המחקר
11	שאלות המחקר
11	השערות
13	שיטות
13	שטח המחקר
13	מבנה המחקר
13	מדדים ושיטות מדידה
15	ניתוחים סטטיסטיים
21	תוצאות
21	אלומטריות ממדי הטטרקליניס
23	הערכת פולשנות הטטרקליניס על-פי תכונות ביולוגיות
25	פוטנציאל פולשנות ביולוגי
28	גורמים סביבתיים המשפיעים על דינאמיקת ההתנחלות
32	השפעת כמויות משקעים שנתיות על דינאמיקת ההתנחלות של עצי טטרקליניס
35	השפעת מאפייני מיקרו-אתר על פוטנציאל ההתבססות של טטרקליניס
35	דיון ומסקנות
36	פוטנציאל פולשנות ביולוגי
39	מאפייני צימוח
42	הערכת פוטנציאל הפולשנות של טטרקליניס כתלות במאפיינים ביולוגיים
44	גורמים אקולוגיים המשפיעים על דינאמיקת התנחלות הטטרקליניס
50	היובשנות כגורם להתפרצות
51	צפי התנחלות עתידי
53	סיכום
53	המלצות להמשך
55	רשימת ספרות
65	נספחים

הקדמה

טטרקליניס מפריק – טקסונומיה והיסטוריית חיים

טטרקליניס מפריק *Tetraclinis articulata* (Vahl) Mast. הוא עץ מחטני, חשוף זרע ממשפחת הברושיים (*cupressaceae*). העץ מוכר בעולם תחת שמות שונים כמו ת'ויה (*Thuja, Thuya*), עראר (*Araar*) ועץ הסנדאראק (*Sandarac*) – על שם השרף המופק ממנו (Saxton, 1913; Calama *et al.*, 2012). העץ הים-תיכוני נחשב בעבר כמין תחת מספר סוגים שונים במשפחת הברושיים כמו הסוג *Tuja L.*, הסוג וידרינגטוניה *Widdringtonia* ואף שוייך לסוג קליטריס *Callitris*, האנדמי לאוקיינוס (Jagel and Stützel, 2003; Sánchez-Gómez *et al.*, 2013). חוסר הוודאות והדין באשר לזהותו הטקסונומית של העץ נבעו, בין השאר, מקונפליקט בין סממני המורפולוגיים לאלו הגנטיים הדומים לתתי משפחות משני חצאי כדור הארץ. כיום מוגדר הטטרקליניס כסוג מונוטיפי המשתיך לתת משפחת הברושים (Jagel and Stützel, 2003).

הטטרקליניס מתנשא לגובה ממוצע של כ-15-10 מ', ובמקרים מסוימים אף ל-20 מ'. קוטר הגזע בבסיסו של עץ בוגר יכול להגיע למטר אחד. מערכת השורשים של העץ שיפודית, עמוקה אך לא צפופה במיוחד. צורתו של העץ פירמידאלית אשר נפתחת לצורה צריפית עם התבגרות העץ. ענפי הטטרקליניס זקורים ודקים, כאשר בצעירותם הם ירוקים וגמישים. בשנה הראשונה, כאשר העץ נמצא בשלב היובינלי, העלים נראים כמחטים קטנות בגוון כחלחל, ולאחר מכן מתחלפים בעלים קשקשיים ירוקי-עד המשובצים בבלוטות (Morte and Honrubia, 1996; מדמוני ואח', 2011). קליפת העץ, הדקה יותר מזו של אורן ירושלים, נסדקת בשני הכיוונים ויוצרת מעין רשת ריבועים. צבע הקליפה הוא אפור כהה. לעץ חיוניות גבוהה מאוד, וקיימים פרטים זקנים של טטרקליניס שגילם מעל ל-400 שנה (רביצקי, 1971).

הטטרקליניס הוא עץ חד ביתי, כאשר הפרחים הזכריים גליליים ונמצאים בקצוות הענף. באבקנים ישנם ארבעה שקי אבקה. הפרחים הנקביים מפוזרים בצידי הענף (Morte and Honrubia, 1996). על פי מקורות נוספים, האצטרובלים המבוויצים הנקביים נוצרים בקצוות הענפים (Jagel and Stützel, 2003) כאשר, באצטרובלים הנקביים תמיד יופיעו 4 קשקשים מגולגלים (ירקרים בצעירותו של האצטרובל וכהים בבגרותו), אשר מתעבים בעת ההאבקה (Morte and Honrubia, 1996; Jagel and Stützel, 2003).

בדומה לחוסר העקביות בשיוך הטקסונומי של העץ, כך גם חסר מידע אודות מספר תכונות פנוטיפיות ורפרודוקטיביות שלו. למשל, קיים מידע חלקי על תכונות בסיסיות כמו כמות וסידור הזרעים בתוך האצטרובל הנקבי (Jagel and Stützel, 2003). כמות הזרעים המיוצרת באצטרובל נעה, על פי הספרות, בין שניים לתשעה, כאשר הממוצע הוא שישה (Jagel and Stützel, 2003; מדמוני ואח', 2011). העץ פורח בחורף. האצטרובלים מבשילים לאורך הקיץ ומפזרים את הזרעים בסתיו (Morte and Honrubia, 1996; Buhagiar *et al.*, 2000). הזרעים סימטריים, בעלי זוג כנפיים, ותקופת חיוניות הזרעים לאחר פיזורם היא 6-8 חודשים (רביצקי, 1971; מדמוני ואח', 2011; Jagel and Stützel, 2003). בניסויים שונים שנעשו בגרמניה בשני גנים בוטניים באזורים שונים, ההאבקה התרחשה במקרה אחד בתחילת נובמבר והאצטרובלים נוצרו ביולי של אותה השנה, ובמקרה אחר הפרחים פרחו כבר באוגוסט אך לא תועד מועד היווצרות האצטרובל. בטבע,

כפי שנצפה בספרד, ההאבקה מתרחשת בין החודשים ספטמבר ונובמבר (Jagel and Stützel, 2003). לכן, ככל הנראה מועד ההאבקה תלוי בבית הגידול של העץ ובמידת התערבות האדם בגידולו. על פי Saxton (1913) הזמן בין הופעת האצטרובלים לבין הבשלת הזרעים הוא כשנה, אשר מתוכם עוברים כשלושה חודשים בין ההאבקה ועד להפריה. על פי תיעוד שנעשה במלטה, האצטרובלים הנקביים והזכריים מתחילים להופיע בקיץ, החל מאוגוסט. בין ספטמבר לדצמבר חל תהליך ההפריה, והאצטרובלים הנקביים מבשילים רק לאחר שנה (ביולי), אז הם נפתחים ומשחררים את הזרעים (Casha, 2015). על פי (Sliti *et al.*, 2016) האצטרובלים הזכריים והנקביים פורחים באפריל, מבשילים בקיץ ונושרים בתחילת הסתיו.

יכולת ההפצה של העץ טובה, בזכות זרעיו הקטנים ובעלי הכנפיים שככל הנראה יכולים גם לעוף למרחק של כמה מאות מטרים מצמח האם (Rourke, 1991). בנוסף, הוא אחד ממיני המחטניים הבודדים בעלי יכולת התחדשות וגטיבית (גם בגילאים מבוגרים) לאחר גדיעה, רעייה או שריפה (רביצקי, 1971; 2012; Moreira *et al.*). מעבר לכך, לטטרקליניס כושר פיזיולוגי רב להגלד פצעים, אשר במיני עצים אחרים היו יכולים לגרום לתמותה. ההגלדה נעשית על-ידי שרף הסנדאראק.



איור 1. עצי טטרקליניס בפארק רמת הנדיב. על גבי העצים, נראים אצטרובלים נקביים בגוון כחול – אפרפר, גוון המאפיין אצטרובלים שאינם בשלים.

תפוצה ואקולוגיה של טטרקליניס מפריק

תחום התפוצה הטבעי של העץ משתרע, בדפוס מקוטע, באזור הרי האטלס – מצפון מערב אפריקה ועד דרום מערב אירופה. באפריקה הוא מבוסס בעיקר במרוקו, אלג'יריה, ותוניסיה, כאשר בתוניסיה הוא מוגבל לאזור הצפון מזרחי של המדינה (Calama *et al.*, 2012; Sghaier *et al.*, 2013). באירופה, הוא מוגבל לשתי אוכלוסיות מבודדות באזור דרום מזרח ספרד ובמלטה (Sghaier *et al.*, 2013). במלטה, הטטרקליניס הוא העץ הלאומי ועל כן ניטע ברחבי האי בגנים, בתי ספר ואזורים ציבוריים (Casha, 2015).

הטטרקליניס גדל בהצלחה על מגוון רחב של קרקעות בעומקים שונים, כאשר הוא גדל בצורה מיטבית על קרקע טרה רוסה, או קרקעות גירניות. מעבר לכך, ניתן למצוא פרטים של המין על גבי קרקעות הנחשבות לרעילות – עשירות באבץ ועופרת (Sánchez-Gómez *et al.*, 2013; רביצקי, 1971; Buhagiar *et al.*, 2000).

בהיותו עץ יער ים תיכוני, קסרופיטי ותרמופילי, אוכלוסיות טבעיות של המין יכולות לאכלס אזורים צחיחים עד צחיחים למחצה, עם כמות משקעים של 250-350 מ"מ לשנה, ובכך לשמש ככלי לשימור הקרקע ולהאטת המדבור באזורים אלו (Buhagiar *et al.*, 2000; רביצקי, 1971; Calama *et al.*, 2013; Sánchez-Gómez *et al.*, 2012). באזורים קרירים ולחים יותר הטטרקליניס יכול להתחרות על אזור המחיה עם אורן ירושלים (Esteve-Selma *et al.*, 2010). בדרום ספרד, על פי הערכות מקובלות, בית הגידול של העץ אינו מתרחב אלא צפוי להיקטע, בשל שינויי האקלים כמו גם בעקבות יכולת ההפצה שלו, המוערכת כמוגבלת (Esteve-Selma *et al.*, 2010, 2012). במלטה ובספרד, בעקבות תפוצה מאוד מוגבלת, הוכרז הטטרקליניס כמין אזורי מוגן (Buhagiar *et al.*, 2000; Sánchez-Gómez *et al.*, 2012).

שימושים של העץ

לעץ הטטרקליניס שימושים רבים, החל משירותי מערכת כמו קיבוע פחמן וטיוב קרקעות, כתוצאה מיצירת סמביוזה עם אנדומיקוריזה (Morte and Honrubia, 2004), וכלה בעץ לבעירה (Calama *et al.*, 2012). לטטרקליניס עצה בצבע אדום-חום, העצה קשה מאוד אך נוחה לעיבוד ולליטוש ואינה נסדקת עם התייבשותה. איכותה וקשיותה של העצה הביאו את האדם להשתמש בעץ לבנייה, כאשר צבעו וריחו המיוחדים מהווים יתרון בשימוש בו לבניית רהיטים ובקתות (García-Iruela *et al.*, 2015; Sánchez-Gómez *et al.*, 2013; Calama *et al.*, 2012). השרף של העץ מוכר כחומר גלם ליצירת שמנים אתריים, לכות (Buhagiar *et al.*, 2000; Calama *et al.*, 2012), ואף מגוון תכשירים רפואיים אנטיבקטריאליים, אנטיסוכרתיים ועוד (Djouahri *et al.*, 2013).

בעקבות שריפות, לחץ רעייה, שימוש בעץ לצרכי בנייה, התרחבות החקלאות וטעויות עבר שנעשו בתהליך הפקת השרף מגזע העץ, הטטרקליניס כמעט ונעלם מבתי הגידול הטבעיים שלו וכיום מתבצעות פעולות נרחבות לשיקום ושימור יערות הטטרקליניס בצפון אפריקה ובספרד (Abbas *et al.*, 2006, 2013; Calama *et al.*, 2012; Sánchez-Gómez *et al.*, 2013; García-Iruela *et al.*, 2015; Derak *et al.*, 2018). כיום, הולכת וגדלה ההתעניינות המדעית בעץ זה – בין אם למטרות לשימוש האדם ובין אם לשימור המגוון הביולוגי – בין השאר בשל תפוצתו המקוטעת שהולכת וקטנה (Sghaier *et al.*, 2016b).

טטרקליניס מפריק בישראל

מבין העצים המחטניים שניסו לאקלם בארץ למטרות ייעור, הטטרקליניס נבחר כאחד המינים המבטיחים בשל היותו עמיד ליובש, מתאים למגוון סוגי קרקעות, ובעל מערכת שורשים שיפודית ומסועפת המאפשרת לו לגדול גם במורדות הרים. בישראל, ניטע הטטרקליניס לראשונה ע"י אהרון אהרונסון בחוות אהרונסון בשנים 1912-1914. נכון לסוף שנת 2011 ניטעו בארץ כ-1300 דונם של טטרקליניס (רביצקי 1971; מדמוני ואח' 2011).

בתצפיות שנערכו כעשור לאחר הנטיעות במספר תחנות ניסוי בארץ, נמצאה שונות רבה במידת ההתחדשות הטבעית מזרעים. בחלק מהתחנות לא נצפתה כלל התחדשות טבעית של טטרקליניס מזרעים, באחרות נצפתה מעט התחדשות תחת עצי האם ובתחנה אחת נצפה מספר גדול מאוד של זרעים בגדלים שונים אשר התפתחו גם תחת עצי אורן וברוש סמוכים, כאשר במקרה זה לא נמצאו כלל זרעים של עצי ברוש או אורן בסביבתם (רביצקי, 1971). על פי התכנית הלאומית למגוון ביולוגי בישראל, של המשרד להגנת הסביבה, הטטרקליניס הוגדר כמין המוגן בצו היערות (ספריאל א., "התכנית הלאומית למגוון ביולוגי בישראל" 2010).

אזור נוסף בארץ בו ניטעו עצי טטרקליניס כבר לפני כמה עשרות שנים הוא פארק הטבע רמת הנדיב. זהו פארק טבע השייך למשפחת רוטשילד ומנוהל כיום למטרת הציבור. שטח הפארק ממוקם ב'חוטם הכרמל' – הקצה הדרומי ביותר של רכס הכרמל. במרכזו נמצאים גנים מטופחים, בהם קבורים הברון אדמונד דה רוטשילד (הנדיב הידוע) ואשתו, הברונית עדה. מסביב לגנים משתרע שטח פארק פתוח המכוסה צומח של חורש, גריגה ובתה ים-תיכוניים, דרכים, אזורי מרעה וקבוצות של עצי יער נטועים. במסגרת פעולות הפיתוח של פארק רמת הנדיב אשר החלו בשנת 1936, נוסף לבניית המוזוליאום וגן הזיכרון, נערכה פעילות ממשק גם בשטחים הפתוחים (Bar, 2017; פרבולוצקי, 2000; שילר, 2000).

נתונים מדויקים לגבי מועד ומיקום נטיעות הטטרקליניס בפארק רמת הנדיב אינם בנמצא. עם זאת, על פי פרופ' גבריאל שילר, בשנת 1975 נעשתה פניה של הלורד רוטשילד אל מנהל המחקר החקלאי בבקשה לסייע בנטיעות בשטחים הפתוחים של פארק רמת הנדיב, במטרה להפיק תועלת כלכלית לטובת מדינת ישראל מניהול הפארק. על כן, הוחלט על נטיעות של ברוש מצוי, אשר איכותו הכלכלית גבוהה יחסית. באזורים סלעיים הוחלט אף על נטיעות של אורן ברוטיה. הנטיעות עצמן בוצעו ע"י קק"ל בחורפים של השנים 1976-1977. עקב מחסור בשתילים מהמינים הרצויים, הוחלט גם על נטיעות של מיני אורן וברוש נוספים. מתוך שיקולים כלכליים, ומתוך הנחה כי היער יתפתח מהר, צפיפות הנטיעה הייתה נמוכה מהמקובל באותן שנים.

על פי שילר (2000), במשך כעשור לאחר הנטיעות, לא נעשתה פעילות יערנית כלל בשטחים הנטועים בפארק רמת הנדיב, אולם לאחר מכן, ובעיקר בתחילת שנות ה-90, בעקבות החלטה לשנות את גישת הממשק, החלו בפעילויות דילול חריפות וכריתות רבות, כך שחלקות שלמות איבדו את אופיין היערני. בסקירה זו של הפעילות היערנית בפארק רמת הנדיב אין התייחסות לטטרקליניס מפריק, אך, בעקבות עדות אישית מפי כותב המאמר (פרופ' גבי שילר), לא מן הנמנע כי מין זה נכלל ברשימת המינים שניטעו ברחבי שטח הפארק במסגרת תהליך הייעור. בנוסף, מתצפיות בשטח הפארק נראה כי מספר פרטים הנמצאים היום בפארק ניטעו הן בשנים שקדמו לשנות הנטיעה המתוארות להלן, ואף אחריהן.

עצי הטטרקליניס ניטעו, ככל הנראה, בעיקר בשני מוקדים מרכזיים, אך ההתפשטות הרחבה בשנים האחרונות של פרטים בכל רחבי הפארק, עוררה דאגות לגבי פוטנציאל פולשנותו של העץ

בחורש היס-תיכוני. בשנת 2012 החלה עבודת מיפוי של מינים פולשים ברמת הנדיב. העבודה בוצעה באמצעות חלוקת שטח הפארק לפוליגונים ובכל פוליגון סומנו ותויגו המינים הפולשים שזוהו, ביניהם גם הטורקליניס.

פלישת מינים – הגדרות ומאפיינים

חדירה והתבססות של מינים גרים (**Alien species**) בבתי גידול שלא נמצאו בהם בעבר – פלישה ביולוגית (**Biological invasion**) – הינה תופעה מתגברת ברחבי העולם, הנתפסת כסוגיה מרכזית בקרב אקולוגים ומנהלי שטחים פתוחים. עיקר השפעתה מתבטאת באיום הולך וגדל על המגוון הביולוגי (באמצעות סילוק תחרותי של מינים מקומיים), שירותי מערכת, כלכלות מקומיות ובריאות הציבור. סיכוני הפלישה משתנים במהירות ובקנה מידה עולמי בשל הרחבת רשתות התחבורה, התקדמות הטכנולוגיה, שינויים בנוף, שינויי האקלים ואירועים גאופוליטיים (Pysek and Richardson, 2010; Ricciardi *et al.*, 2017).

מין גר הינו כל מין אשר נוכחותו באזור מסוים מיוחסת לפעולות האדם, שאפשרו לאותו מין להתגבר על מחסומי הפצה ביוגיאוגרפיים (Pysek and Richardson, 2010; דפור-דרור *et al.*, 2010). בקרב מינים גרים שהתבססו בבתי גידול חדשים מקובל להבדיל בין מין מאוקלם (**Naturalized**) המקיים אוכלוסייה מתחדשת ספונטנית ללא התערבות האדם, אך אינו מתפשט במידה משמעותית, לבין מין פולש (**Invasive**) המעמיד צאצאים בכמויות גדולות, ובמרחקים גדולים מצמחי האם, ומשפיע במידה ניכרת על האקוסיסטמות המקומיות (Richardson *et al.*, 2003; Rejmánek and Richardson, 2000). לצורך הבחנה ברורה בין צמח גר מאוקלם לצמח פולש הוצע כי צמח פולש יוגדר כאשר המרחק של צאצאים רפרודוקטיביים מצמחי האם גדול מ-100 מ', בטווח זמן של פחות מ-50 שנים למינים המופצים באמצעות זרעים או יחידות הפצה אחרות, ומעל 6 מ' בטווח זמן של פחות מ-3 שנים למינים המתפשטים בצורה וגטיבית (Richardson *et al.*, 2000).

קבוצה נוספת של צמחים שמוגדרת כתת-קבוצה של צמחים פולשים הינה צמחים משני-סביבה (**Transformers**, Pyšek *et al.*, 2004): צמחים אשר גורמים לשינויים משמעותיים במערכת האקולוגית על פני שטחים גדולים. הגדרת צמחים כמשני-סביבה, מחייבת טיפול מהיר ואפקטיבי בלתימת התפשטות אותם צמחים בבתי גידול חדשים, כבר בשלב הראשון, עוד בטרם ביססו אוכלוסיות גדולות והפכו לפולשים (דפור-דרור, 2015).

מודלים מתמטיים יכולים לסייע בהבנת תהליך הפלישה של מינים זרים ואף לספק תחזיות עתידיות. לצורך כך יש להכיר את הגורמים המניעים את הפלישה תוך הבנה כי מדובר בשילוב של מאפיינים ביולוגיים של הצמח – התורמים להצלחת הפלישה שלו – עם גורמים סביבתיים בבית הגידול הנמצא תחת פלישה אשר מאפשרים את הפלישה (Higgins and Richardson, 1996). דינאמיקת הפלישה של מין זר אינה קבועה, אלא מתאפיינת בשני שלבים. השלב הראשון הוא שלב ההשהיה – lag phase, בו מספר הפרטים והמוקדים החדשים של המין קטנים, והוא מאופיין בקצב איטי. השלב השני הוא השלב המעריכי exponential phase, המאופיין בקצב פלישה מואץ בו המין הפולש מתחיל ליצור במהירות אוכלוסיות רבות פרטים ומוקדי פלישה מרובים (דפור-דרור, 2015).

לכן, בממשק של פלישת מין זר, ישנה חשיבות להפריד בין מקרים שונים כמו גם בין שלבים שונים בתהליך הפלישה ולא להתייחס לכל מקרה של פלישה כאל תהליך אחיד הגורם להתפרצות של מין חדש ופגיעה בלתי הפיכה במערכת האקולוגית. למשל, במקרה של דינאמיקת התפרצות-

התנפצות (**Boom-bust dynamics**), מתוארת אוכלוסייה של מין פולש הקטנה בצורה משמעותית לאחר שלב של התפרצות בו גדלה האוכלוסייה מאוד (Pysek and Richardson, 2010; Strayer *et al.*, 2017). דינאמיקה זו מאופיינת בשלב קצר טווח המוגדר כשלב ה'מזיק', שעובר לשלב מתמשך יותר המוגדר כ'ביילתי מזיק'. כתוצאה מכך, אופי הניהול המיטבי עבור פלישה המאופיינת בדינאמיקה מסוג זה יהיה אי פעולה - פרט לפעולות המקטינות תופעות לוואי בלתי רצויות שיש לשלב הביניים ה'מזיק' – מתוך הבנה שאוכלוסיית הפולש תצטמצם בצורה טבעית. בצורה זו הפולש ובית הגידול אליו הוא פלש ימשיכו להתקיים בטווח הארוך. מעבר לכך, ייתכן שההשפעה של הפולש על המערכת האקולוגית והמינים האחרים המתקיימים בה היא הפיכה לפחות באופן חלקי. מבחינת תיאור הדינאמיקה והמחקר המתבסס עליה, תאוריית ההתפרצות-התנפצות מציעה כי שלב ההתפרצות הוא למעשה רק שלב ביניים וכי יש להתרכז בנייתוח התהליכים והמנגנונים המתקיימים בין הפולש לבין בית הגידול ולא בהכרח רק בהדברת המין הפולש (Strayer *et al.*, 2017).

אמנם המנגנונים הביולוגיים הפועלים בין מינים פולשים למינים המקומיים אינם ברורים במלואם, אך במקרים מסוימים הוכח כי מינים פולשים השרו שינויים מורפולוגיים במינים מקומיים. דוגמא לכך היא המקרה שבו קצב צימוח האוכלוסייה של דיית החלזונות *Rostrhamus sociabilis*, מין בסכנת הכחדה, עלה מאז הפלישה של מין של חלזון התפוח (חלזון מים מתוקים) *Pomacea maculata*, אשר מוגדר כאחד המינים הפולשים הקשים ביותר, בעקבות שינוי מורפולוגי באורך וצורת המקור של הדיה (Cattau *et al.*, 2017). על כן, כדי להצליח להתמודד עם תופעת המינים הפולשים יש ליצור הגדרות גלובליות ושפה אחידה לתיאור מקרי הפלישה השונים ודרכי ההתמודדות עימם. כמו-כן, יש להתייחס לכל מקרה של פלישה בצורה פרטנית תוך התייחסות לדינאמיקה בין המין הפולש לבין בית הגידול והמינים המקומיים (Pysek and Richardson, 2010; Strayer *et al.*, 2017).

אחת הבעיות הגדולות הקיימות כיום במחקר בתחום האקולוגיה של פלישה היא בשימוש לא נכון בטרמינולוגיה סביב תהליך הפלישה (Richardson *et al.*, 2000). זיהוי תכונות המזוהות עם פלישה מבוצע באמצעות השוואה בין תכונות של מינים זרים ההופכים לפולשים לבין אלו של מינים זרים שאינם פולשים (Higgins and Richardson, 1996; Catford *et al.*, 2016). מעבר לכך, על הגדרת מין פולש להיות מקושרת בקנה מידה רחב יותר, לאזור הסובב את בית הגידול. מין אשר נחשב כזר בבית גידול מסוים, ייתכן ויוגדר כמקומי בהתחשב ביכולת הרבייה של אותו מין, בהיסטוריה של בית הגידול – בדגש על הפאונה והפלורה - ואף במצב הגאופוליטי באזור (הר, 2017). על פי Catford *et al.* (2016), ישנם ארבעה מאפיינים דמוגרפיים המהווים אמצעים לזיהוי מינים פולשים: שפע, טווח גאוגרפי, מרחב אקולוגי וקצב ההתפשטות. ארבעת המדדים הללו מספקים עדות חזקה לכך שפולשנות הינה רבת ממדים וכי קיימות צורות ודפוסים שונים של פולשנות. מגוון הדרכים בהן מוגדרים מינים פולשים משקפת את המציאות הביולוגית בה מינים הופכים לפולשים בדרכים שונות (Catford *et al.*, 2016). עם זאת, על פי דופור-דרור (2010), ניתן להצביע על מספר תכונות ביולוגיות ו/או אקולוגיות המשותפות למיני צמחים פולשים בישראל ובאזורים אחרים: גמישות אקולוגית, ריבוי וגטטיבי, יכולת התחדשות לאחר פגיעה, קצב צימוח גבוה ותחרותיות. בנוסף, מספר תכונות הקשורות לייצור הזרעים מאפיינות אף הן מיני צמחים פולשים: יצירת כמות גדולה של זרעים, מגוון דרכים להפצת הזרעים, ותרדמת זרעים ממושכת (דופור-דרור 2010).

האם טטרקליניס מפריק הוא מין פולש בארץ?

טטרקליניס מפריק לא הוכרז כמין פולש, ואף לא כמשנה סביבה, באף אזור בעולם, פרט לדרום אפריקה, שם הוא תועד כמין שהתאקלם (naturalized) בטווח זמן של כמה עשרות שנים. אמנם, אין תיעוד של מקור העץ, נטיעתו, או זריעתו, בדרום אפריקה, אך נמצאו עצים בוגרים, הנראים בני אותו הגיל לצד צאצאים צעירים באזור סיימונס טאון (Rourke, 1991). יחד עם זאת, סיווג הטטרקליניס כמין פולש בדרום אפריקה מבוסס רק על מודל ביולוגי-מתמטי (Rejmánek and Richardson, 2003; Richardson and Rejmánek, 2004), ולא על בסיס תיעוד אמפירי. בנוסף, על פי אותו תיעוד מדרום אפריקה, לטטרקליניס תקופה יובנלית קצרה מעשר שנים וכושר ייצור והפצת זרעים גבוה (Rejmánek and Richardson, 2003), עובדות שמוסיפות לחשד כי מדובר במין בעל פוטנציאל פולשני (Richardson and Rejmánek, 2011).

בישראל, מוגדר צמח גר (או זר) כמין שאינו שייך לצמחייה המקומית, לרוב אלו מיני צמחים שהובאו לישראל מאזורים אחרים בעולם. הגורמים אשר הביאו לפלישת מינים בישראל כוללים פעילויות אנתרופוגניות כמו ייעור, שימוש בצמחים אקזוטיים כצמחי נוי ונסיבות אחרות הכוללות ייבוא בשוגג מחוץ לארץ או למטרות מוגדרות כמו חקלאות או מרעה (דופור-דרור, 2010). בנוסף, צפיפות גדולה, ריבוי תשתיות המעודדות פיצול בתי גידול וצמידות בין שטחים חקלאיים לטבעיים – הנובעים בין השאר משטחה הקטן של מדינת ישראל ביחס לגודל האוכלוסייה – מביאים להאצת התפשטותם של צמחים פולשים בישראל.

מידת פולשנותו של הטטרקליניס בישראל הוגדרה בעבר כנמוכה (מדמוני ואח', 2011). העץ תועד כבעל יכולות הישרדות וכושר התפתחות גבוהים, וגם כבעל כושר התחדשות טבעית באזורים יבשים (מדמוני ואח', 2011). עם זאת, נכון להיום הטטרקליניס לא מוכר כמין פולש בישראל. תצפיות מהשנים האחרונות בפארק רמת הנדיב ובאתרים נוספים בישראל מעוררות דאגה בנוגע לפולשנותו של העץ בבתי גידול ים תיכוניים. לכן, ניכר שינוי בגישה כלפי נטיעת העץ, ואף בקק"ל חדלו מלטעת את הטטרקליניס ולהרבותו במשתלות (עדות אישי, אילון כלב).

התפשטות הצמחים הפולשים בישראל נמצאת במגמת עלייה ב-20 השנים האחרונות, כאשר יותר מינים הופכים לפולשים ומספר מוקדי הפלישה הולך וגדל. דוגמאות למיני צמחים גרים שהפכו למינים פולשים בישראל כוללות: שיטה כחלחלה *Acacia saligna (Labill.) Wendl. f.*, אזדרכת מצויה *Melia azedarach L.*, יקינטון המים *Eichornia crassipes (Mart.) Solms*, חמציץ נטוי *Oxalis pes-caprae L.* ואפילו אורן קפריסאי (ברוטיה) *Pinus brutia Ten.* – אשר הדעות לגבי אופי התפשטות המין ומידת פולשנותו חלוקות (דופור-דרור, 2010; הר, 2017). על כן, יש לזהות מינים בעלי פוטנציאל פולשנות גבוה וליצור אסטרטגיה לבלימתם. מאחר והתנחלות של מין גר במערכת האקולוגית המקומית יכולה להיות מאוד הטרוגנית במרחב ובזמן, ישנה חשיבות גבוהה לזיהוי והבנה של פוטנציאל ההתפשטות של המין ושל הגורמים הסביבתיים המשפיעים על תהליך זה (Sheffer et al., 2014). ניתוח הגורמים, הביולוגיים והסביבתיים, המשפיעים על תהליך התפשטות המין ישפוך אור על אופי התופעה, ישפר את כושר החיזוי לגבי המשך ההתפשטות, ואף יסייע בהתמודדות עמה.

מטרות והשערות המחקר

מטרת המחקר

מטרת העל של המחקר הייתה להבין את תהליך ההתנחלות של הטטרקליניס בפארק רמת הנדיב ובתוך כך לזהות את הגורמים הביולוגיים והאקולוגיים המכתיבים את הקצב של תהליך ההתנחלות והפיזור המרחבי של המין בפארק, זאת על מנת לצפות את המגמות העתידיות של התפשטות המין ברחבי הפארק, ולהציע דרכי ממשק להתמודדות עם התופעה, בפארק רמת הנדיב ואף בשאר אזורי הארץ.

שאלות המחקר

1. מהם המאפיינים הביולוגיים המכתיבים את לחץ הפלישה של הטטרקליניס, בדגש על הגיל הרפרודוקטיבי המינימלי, כמות הזרעים השנתית המופצת מהעץ, עונת ההפצה וטווח הפצת הזרעים?
2. כיצד משפיעים גורמי הסביבה בשטח הפארק על תהליך התבססות הטטרקליניס ברמת בית הגידול וברמת מיקרו-אתר?
3. מה היה קצב ודפוס ההתפשטות ההיסטורי של העץ בתחומי רמת הנדיב?
4. האם ישנה השפעה של שינויי אקלים על הצלחת התבססות הטטרקליניס בשטח הפארק?
5. מה הצפי להמשך התפשטות הטטרקליניס ברחבי הפארק בעתיד?

השערות

1. המאפיינים הביולוגיים והאקולוגיים של הטטרקליניס, כגון ייצור זרעים רבים ומכונפים, וכן עמידות ליובש, מעידים על כך שהעץ הינו בעל פוטנציאל פולשנות גבוה וזאת למרות שבאזור מוצאו אוכלוסיית המין הלכה וקטנה בעשורים האחרונים.
2. מאחר והזרעים מופצים על ידי רוח, עצמת ההתנחלות צפויה להשתנות במרחב כתלות בקרבה למקורות זרעים, לכן אצפה למצוא צפיפות גבוהה יותר של זריעי טטרקליניס בקרבת עצים בוגרים.
3. גורמים נוספים אשר צפויים להשפיע על עצמת ההתנחלות הם מאפייני בית הגידול השונים, כגון תצורת צומח, רעייה, שריפה או מסלע. תצורת צומח צפופה צפויה לעכב את התפשטות הטטרקליניס, בהשוואה לאזורים עם צומח דליל. רעיית בקר צפויה לעודד את התנחלות הטטרקליניס בהשוואה לאזורים ללא רעייה (Osem, Lavi and Rosenfeld, 2011). כמו-כן מאפייני מיקרו-אתר (סלעיות או כתם שיח) ייתכן וישפיעו על לחץ הפלישה ללא קשר למרחק מצמח האם המפיץ זרעים, שכן אתרים אלו מאפיינים את הסביבה הקרובה ביותר לזרעים ויכולים להשתנות בין זרעים שונים הנמצאים באותו בית גידול. במיקרו-אתר ללא צומח מעוצה וללא סלעים אצפה למצוא יותר זרעים של טטרקליניס.
4. הואיל והטטרקליניס ידוע כעמיד ליובש, שינויי אקלים, קרי עלייה בתדירות שנות בצורת, עלייה בטמפרטורות וירידה בכמות המשקעים, אשר פוגעים באוכלוסיות מיני היער והחורש המקומיים, עשויים להאיץ את התפשטות הטטרקליניס, אף לרמה של התפרצות ממשית, בתחומי פארק רמת הנדיב ומחוצה לו. יחד עם זאת, למרות העמידות הגבוהה ליובש, אני משער שהתבססות הזרעים של הטטרקליניס מושפעת באופן חיובי ממשקעים, ונפגעת בשנים שחונות, בדומה לשאר מיני העצים בפארק.

5. בתי הגידול השונים בפארק רמת הנדיב, ישפיעו בצורה שונה על התבססות הזרעים של טטרקליניס. מעבר לכך, השילוב של שינויי האקלים ופוטנציאל ייצור הזרעים השנתי הגדל משנה לשנה בעקבות התבססות של זרעים חדשים והתבגרות של פרטים מפיצים יעודדו התבססות מואצת של זרעים.

6. מאחר ובתי הגידול בפארק רמת הנדיב משקפים את אותם תנאים כבאזורים נוספים בישראל בהם זוהתה התנחלות של עצי טטרקליניס, אני מצפה כי ההבנה על הצפי להתפשטות בזמן ובמרחב יאפשרו להעריך את רמת הפולשנות של העץ גם מחוץ לתחומי פארק הטבע רמת הנדיב.

שיטות

שטח המחקר

המחקר התבצע בפארק הטבע רמת הנדיב. הפארק, המנוהל ע"י גוף פרטי ללא מטרת רווח, נמצא בדרום רכס הכרמל כ- 140 מ' מעל לפני הים. שטח הפארק הכללי הוא כ- 4.5 ק"מ רבוע. האקלים הוא ים-תיכוני: קיץ חם ויבש וחורף קר וגשום, עם ממוצע משקעים רב-שנתי של כ-565 מ"מ, בין החודשים אוקטובר לאפריל. הקרקע היא ברובה טרה רוסה רדודה אשר התפתחה על מסלע גיר קשה. הצמחייה בשטח הפארק משתנה בין אזורי בתה בשליטת סירה קוצנית *Sarcopoterium spinosum* (L.) Spach, דרך גריגה בשליטת אלת מסטיק *Pistacia lentiscus* L. ובר זית בינוני *Phillyrea latifolia* L., ועד חורש צפוף בשליטת אלון מצוי *Quercus calliprinos* Webb. בשנות ה-70 של המאה הקודמת מדיניות ניהול פארק הטבע של רמת הנדיב השתנתה והתאפשרה נטיעה של עצים מחטניים גם באזורים היותר יבשניים בפארק (כדוגמת האזור הדרום-מערבי, איור 2). עקב כך ניטעו ע"י קק"ל מספר כתמי חורשה ו/או יער ברחבי פארק הטבע (שילר, מידע אישי; פרבולוצקי, 2000). כתמי יער אלו כללו בעיקר עצי אורן ירושלים *Pinus halepensis* Mil., אורן ברוטיה *P. brutia* Ten. וברוש מצוי *Cupressus sempervirens* L. לפארק היסטוריה ארוכה של השפעה אנתרופוגנית הכוללת חקלאות, כריתה, רעייה ע"י בקר ועיזים, ודילול הצומח. בשנת 1950 שטח הפארק גודר ונאסרה רעייה למשך 40 שנים. במאי 1980 התחוללה שריפה אשר כילתה כשליש משטח הצמחייה הטבעית של הפארק. רעיית הבקר הוחזרה לשימוש בשנת 1990 כאמצעי להקטנת הסיכון לשריפות ותחזוקת קווי חץ. במקביל, חלקים משטח הפארק נותרו ללא רעייה על מנת לשמש כשטחי ביקורת לאפקט הרעייה (גרינצוויג ואח', 2010; Bar, 2017; Osem et al., 2011).

מבנה המחקר

המחקר התבסס על סקר מקדים למיפוי מינים פולשים שהתבצע ע"י עובדי ומתנדבי רמת הנדיב בשנים 2010-2015, במהלכו מופה כל שטח הפארק וסומנו מוקדים שבהם גדלים עצי טטרקליניס. על מנת לזהות, למפות ולאפיין את כל עצי הטטרקליניס המפוזרים בשטח הפארק ביצעתי סקר מקיף המתבסס על הסקר המקדים. שטח הפארק חולק לרשת של תאים בגודל 100 מ' × 100 מ' (460 תאים סה"כ). במהלך הסקר המקיף מופו ונמדדו כל עצי הטטרקליניס בפארק שגובהם עולה על 100 ס"מ, זאת מתוך הנחה כי זריעים נמוכים מגובה זה – בדגש על נבטים צעירים שעדיין לא התבססו – הרבה יותר קשים לזיהוי וניטור בשטחי הפארק המכוסים צמחייה צפופה, וכן לא בטוח שאלו ישרדו לאורך זמן. לעומת זאת, הנחתי שפרטים בגובה גדול מ-100 ס"מ הם זריעים שכבר התבססו באופן יציב.

מדדים ושיטות מדידה

סקר זריעים

במהלך הסקר, מיקומו של כל עץ סומן באמצעות מכשיר GPS ותועדו מאפיינים ביולוגיים וסביבתיים. עבור כל עץ שנסקר מדדתי את המדדים הבאים: (1) גובה העץ – באמצעות מד גובה טלסקופי; (2) קוטר הגזע בגובה פני הקרקע; (3) קוטר היטל הצמרת בשני ממדים, בין הקצוות הרחוקים ביותר; ו- (4) אפיון המיקרו-אתר בו נמצא העץ, כאשר המאפיינים שנבדקו הם המצאות

של סלע ושיח. מיקרו-אתר הוגדר כמאפיין השטח הנמצא ברדיוס של עד 10 ס"מ מגזע עץ הטטרקליניס הנבדק. הסיבה לכך שקוטר הגזע לא נמדד בגובה החזה (130 ס"מ), כמקובל, היא העובדה כי גזעיהם של עצי טטרקליניס רבים מתפצלים לשני גזעים או יותר מתחת לגובה זה (Sghaier et al. 2013), וכן שהסקר כלל עצים שגובהם נמוך מ-130 ס"מ. קצב ההתארכות של העצים הוערך בהתאם לגובה העצים בסקר והגיל המשוער שלהם.

בעשורים האחרונים התבצעו מגוון טיפולי ממשק בצמחייה ברחבי שטח פארק הטבע, בכללם התבצעו מספר כריתות של עצי טטרקליניס אשר התבססו מעבר לתחומי נטיעתם. בסקר שביצעתי כללתי גם את העצים הכרותים. על מנת לכלול גם את העצים האלו בסקר המקיף, העצים הכרותים סומנו ככרותים ועבורם נלקח רק המדד של קוטר הגזע בגובה פני הקרקע על מנת לאמוד את גילם. הסקר ארך למעלה משנה (2016-2017) ולאורך כל תקופת הסקר נערכו במקביל תצפיות פנולוגיות על מנת להגדיר את תקופת הפריחה והבשלת הזרעים של העצים.

סקר רפרודוקטיביות

במקביל לסקר המקיף, ערכתי סקר רפרודוקטיביות אשר מטרתו להעריך את היקף ייצור הזרעים השנתי של עצי טטרקליניס, וכך להעריך את פוטנציאל פיזור הזרעים מכלל עצי הטטרקליניס בשטח הפארק. הסקר התחלק לשני תתי-סקרים, כאשר הסקרים בוצעו על מדגם של כ-20 עצים מתוך חמש קבוצות גובה שונות: 1-2 מ', 2-4 מ', 4-6 מ', 6-8 מ', ומעל 8 מ'. לסקר זה בחרתי עצים שאינם מתפצלים בבסיסם ולא ניכר כי עברו טיפולים כלשהם בעבר (כגון כריתה או גיזום).

סקר הרפרודוקטיביות הראשון התבצע על מדגם של 17 עצים והתמקד בספירה ואומדן של מספר האצטרובלים על כל עץ. הספירה בוצעה בשיטה הרסנית במהלכה נכרת העץ. מהעץ הכרות בחרתי את הגזע הראשי או ענפים מובילים (במידה והגזע התפצל מעל הבסיס). ספרתי את הענפים לאורך הגזע, ודגמתי ענפים באופן שיטתי, כל 5-15 ענפים, בהתאם לאורך העץ. על אותם ענפים ספרתי את כל האצטרובלים. אומדן למספר האצטרובלים הסופי בכל עץ חושב על ידי הכפלת מספר האצטרובלים מהענפים שנדגמו במספר הענפים הכללי שנספרו על העץ. בנוסף, לקחתי פרוסה מגזעי העצים שנכרתו במהלך הסקר לספירת טבעות שנתיות לטובת הערכת גיל העץ. גדם העץ הכרות רוסס בגרלון למניעת התחדשות.

סקר הרפרודוקטיביות השני נועד לכמת את מספר הזרעים המיוצרים בכל אצטרובל. בסקר זה דגמתי 23 עצים. מכל עץ נדגמו שמונה אצטרובלים באופן אקראי (סה"כ 184 אצטרובלים). כל עץ חולק לארבעה כיווני אוויר, כאשר כל כיוון מחולק לארבעה מקטעי גובה שווים – סה"כ 16 מקטעים. בחרתי אקראית אצטרובל אחד משמונה מקטעים שונים. במידה ולא מצאתי אצטרובלים במקטע שנבחר באופן אקראי עברתי לחפש במקטע הבא הסמוך אליו. גודל האצטרובלים, בשלושה ממדים נמדד במעבדה, שם גם פתחתי את האצטרובלים וספרתי ושקלתי את הזרעים בכל אצטרובל.

אומדן גיל עצי טטרקליניס

לצורך הערכת גילאי העצים, נבחר מדגם של 46 עצים בגבהים שונים, ובקטרי גזע שונים, שגזעיהם אינם מתפצלים. העצים הנבחרים נכרתו בבסיסם ולאחר כריתת העצים נלקחה פרוסה מבסיס הגזע אותה שייפתי וספרתי את הטבעות השנתיות, לצורך אפיון הקשר בין קוטר הגזע לגיל העץ.

ניתוחים סטטיסטיים

התבססות הטטרקליניס הינה תהליך דינאמי ארוך שנים בעל קצב משתנה. תהליך זה מושפע מגורמים ביוטיים ואביוטיים, אשר משפיעים על קצב ודפוס ההתפשטות של המין במרחב. לצורך הבנת תהליך ההתפשטות והגורמים המשפיעים עליו ביצעתי מספר ניתוחים שונים:

אלומטריה של גודל וגיל עצי הטטרקליניס

השתמשתי בשיטת הנראות המרבית Maximum Likelihood Estimation, להלן MLE למציאת המודל המתאים ביותר לתיאור הקשר שבין גובה העץ לקוטר, כמו גם הקשר שבין קוטר הגזע לגיל. שיטה זו משמשת למציאת המודל המדעי המתאים יותר, ולהערכת הפרמטרים המתאימים למודל זה, בהינתן מסד נתונים גדול. לניתוח בשיטה זו ישנם ארבעה שלבים כלליים: (1) בחירת המודל (2) מציאת ערכי הפרמטרים לנראות מרבית של המודל, (3) השוואה בין מודלים שונים המאפשרת לבחון השערות חלופיות ובחירת המודל המתאים ביותר (המודל הפרסימוני ביותר) בעזרת מדד אקאיקי (Akaiky Information Criterion) AIC, (4) הערכת המודל הנבחר (Canham and Uriarte, 2006; Sheffer *et al.*, 2014a).

מאחר וחלק מהפרטים שזוהו בפארק היו בעלי גזעים מתפצלים, בתחילת הסקר, עבור נתח קטן מהפרטים חישבתי את קוטר הגזע המדומה ע"י חיבור שטחי כל הגזעים המתפצלים. בשלב מאוחר יותר בו מדגם העצים בעלי גובה וקוטר ידועים היה מספיק גדול, האלומטריה שנמצאה בין גובה הטטרקליניס לקוטר הגזע שימשה לקביעת קוטר הגזע המדומה עבור אותם עצים בעלי גזעים מתפצלים. מעבר לכך, האלומטריה בין קוטר הגזע לגיל העץ שימשה לקביעת גילאי כל הפרטים שנמצאו בסקר הכולל בפארק.

בשתי האלומטריות שבוצעו בחנתי מודל לינארי מול מודל רוויה. המודל הלינארי מתאר עלייה קבועה בקוטר הגזע של העץ (או בגיל העץ באלומטריית קוטר-גיל) עם העלייה בגובה העץ (בקוטר העץ), כמתואר במשוואה מס' 1:

$$D_i = a \cdot h_i + b \quad (\text{eq.1})$$

כאשר, D_i מסמל את הקוטר של עץ i (בס"מ), h_i מסמל את הגובה של עץ i (בס"מ) ו- a, b הם פרמטרים הקובעים את שיפוע הפונקציה ונקודת החיתוך עם הצירים (בהתאמה). במודל הרוויה, מתוארת עלייה במשתנה התלוי עד לרוויה מסוימת בה שיפוע הפונקציה הולך וקטן, כמתואר במשוואה מס' 2:

$$D_i = a + \frac{b \cdot h_i}{c + h_i} \quad (\text{eq.2})$$

כאשר, הפרמטר a הוא נקודת החיתוך, דהיינו קוטר עץ בגובה 0 ס"מ, פרמטר b מסמל את קצב גידול הקוטר כתלות בגובה, ופרמטר c הוא גובה העץ שבו קוטר הגזע מגיע לחצי מהקוטר המרבי. ניתוחי MLE בוצעו באמצעות חבילות "nlme" ו-"likelihood" בתכנת R (Murphy, 2015; Pinheiro *et al.*, 2017; R Core Team, 2017).

אומדן המאפיינים הביולוגיים של העץ והשפעתם על קצב ההתפשטות

השתמשתי בניתוחי רגרסיה בין מספר הזרעים לעץ שהערכתתי בסקר לבין גודל וגילאי העצים לצורך הערכת פוטנציאל ייצור הזרעים של כל אחד מהעצים, וכן פוטנציאל ייצור הזרעים השנתי של כלל עצי הטטרקליניס בשטח פארק הטבע, באמצעות תכנת JMP (JMP13, SAS).

אפיון הפיזור המרחבי של זרעי הטטרקליניס בשטח הפארק

ניתוח ראשוני, להבנת צורת הפיזור של הטטרקליניס בפארק, ביצעתי באמצעות מבחן Moran's I לאוטוקורלציה מרחבית (ESRI, 10.1 arcmap). באמצעות מבחן זה ניתן לקבוע האם תפוצת הפרטים בפארק מפוזרת (אוטוקורלציה מרחבית שלילית), מקובצת (אוטוקורלציה מרחבית חיובית) או אקראית (תוצאה ניטרלית ושאינה מובהקת).

פיתוח מודל הופכי לאפיון הגורמים האקולוגיים המשפיעים על תהליך ההתפשטות

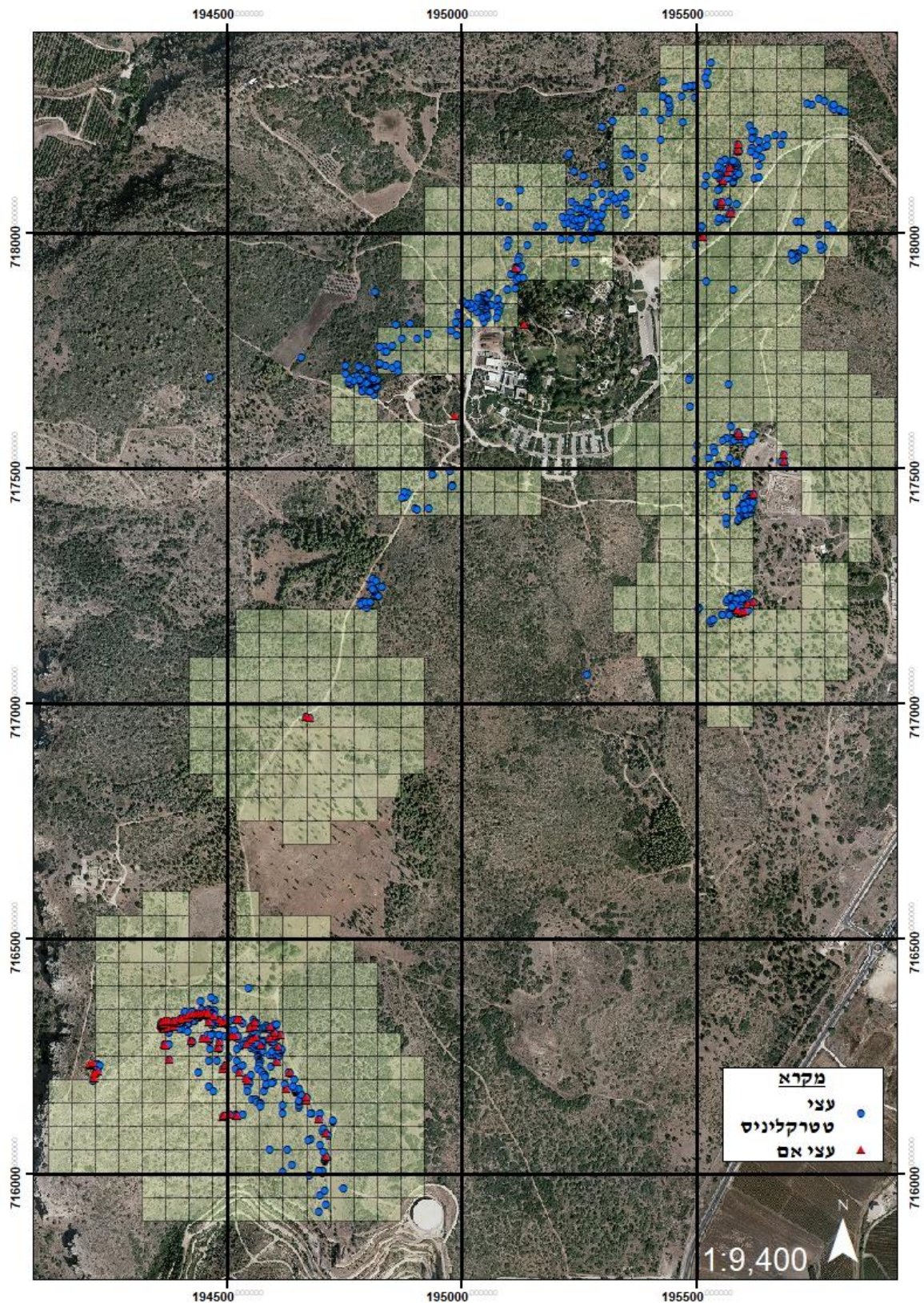
השתמשתי במודל כללי לתיאור צפיפות עצי טטרקליניס בשטח (T) כתלות במכפלה של לחץ ההתפשטות הנובע מהפצת זרעים, והגורמים הסביבתיים המשפיעים על סיכויי ההתבססות של הזרעים הנובטים (משוואה מס' 3):

$$T_i = CP \cdot f(env_i) \quad (eq.3)$$

לחץ הפלישה (CP) Colonization pressure הוא פוטנציאל ההתבססות הנובע משקלול של כלל הזרעים המגיעים לכל תא שטח בפארק, ממקורות הפצה שונים. הגורמים הסביבתיים, ביוטיים ואביוטיים, משפיעים על סיכויי הנביטה, וההתבססות של הזרעים ושרידותם ($f(env)$). ראה פירוט בהמשך של מבנה המודלים עבור כל אחד מהגורמים הללו. במקרה זה לחץ הפלישה מושפע מלחץ ההפצה, המוגדר כמספר יח' ההפצה המגיעות לכל יחידת שטח.

מיפוי עצי אם מפיצי זרעים

מכיוון שמיקום ומועד הנטיעה של עצי הטטרקליניס בפארק אינו ידוע, לא היה ברור בתחילת שלב הניתוחים מי מהפרטים שמיפיתי בסקר יוגדר כעץ אם מפיץ. כאמור, ידוע כי שנות הנטיעה היו לפני כ-40 שנים, בהתבסס על נתונים היסטוריים, לפיהם בוצעו ברחבי הפארק נטיעות יערניות במחצית השנייה של שנות ה-70. בנוסף, מיפוי הפרטים הנמצאים בטווח גילאים 40-51 הראה שהם פזורים בצורה מרחבית מסודרת אשר נראית מתאימה לנטיעות. לפיכך, החלטתי כי כל הפרטים מעל גיל 40 (כלומר, שנבטו בשנת 1977 או לפני) יסומנו כעצי אם מפיצים. על פי ניתוח זה סימנתי 119 עצי אם מפיצים, ומצאתי שרובם מרוכזים בשני כתמים עיקריים בשטח הפארק. מלבד אותם כתמים עיקריים, נצפו עוד חמש נקודות בפארק בהן נמצאו מספר עצי אם בודדים, שככל הנראה, ניטעו כבודדים או כחלק מקבוצת עצים נטועים אשר חלקם נכרתו מאז ולא התחדשו (איור 2).



איור 2. מפת אורתופוטו של רמת הנדיב. מתוך 1248 פרטים של טטרקליניס מפריק שנכנסו למסד הנתונים, 1052 פרטים (עיגולים כחולים) ו-119 עצי אה (משולשים אדומים) נמצאו תחת אזורים מוגדרים שנכללו בסקר. תאי השטח בגודל 50x50 מ' שנמצאים במרחק של עד 250 מטר מעצי אה מסומנים בצבע ירוק. ניתוח ההתפשטות כלל רק את הפרטים שנמצאים בתוך אותם ריבועים (899 פרטים בסה"כ, ללא עצי האה), כאשר שטחם הכולל מהווה כשליש משטחו הכללי של פארק הטבע.

הגדרת אזורים בפארק לניתוח התפשטות

ניתוח ראשוני של הנתונים מתוך סקר עצי הטטרקליניס בפארק (1052 עצים סה"כ) הראה ש-72% מהעצים שנמצאו בשטח הפארק נמצאו במרחק של עד 100 מטר מהעצים שהוגדרו כעצי אם מפיצים, כאשר, 97% מהעצים נמצאו במרחקים שלא עולים על 250 מטר מעצי האם המפיצים. לפיכך, צומצם השטח המיועד לניתוח לתאי השטח שמרכזם נמצא בטווח 250 מ' מעצי האם (151 תאים בגודל 100×100 מטר). בשלב הבאה פיצלתי את תאי השטח לתאים בגודל 50×50 מטר על מנת להגדיל את מדגם הנתונים ולאפשר אפיון מדויק יותר של התנאים הסביבתיים בכל תא שטח על-ידי צמצום השונות האפשרית בכל תא שטח (563 תאים, איור 2). כל תא שטח מרשת התאים שנבנתה אופייני ב: (א) מספר עצי הטטרקליניס שנמצאו בסקר, (ב) מרחקים ממרכז התא אל כל אחד מעצי האם שזוהו בשטח הפארק, ו- (ג) גורמי הסביבה. תאים אשר לא היו הומוגניים מבחינת אחת הקטגוריות של גורמי הסביבה, אופיינו על פי הקטגוריה שכיסתה הכי הרבה משטח התא. גורמי הסביבה (והקטגוריות עבור כל גורם) שנבחנו הם משטר הרעייה (ללא רעייה ורעיית בקר), שריפה (כן/לא נשרף בעבר), תצורת צומח (שטח עשבוני פתוח, שיחייה צפופה, שיחייה דלילה, חורש צפוף, חורשה צפופה, חורשה דלילה), ומסלע (גיר, גיר/דולומיט, טוף). אפיון התאים בוצע באמצעות תכנת ArcMap (ESRI, 2010). תאי שטח באזורים שאינם חלק מפארק הטבע (למשל, גן הזיכרון, החניה, וכביש הגישה) הוצאו מהניתוח.

לחץ ההתפשטות

הגורם התלוי שנבדק בניתוח הוא למעשה צפיפות ההתפשטות של טטרקליניס T_i , קרי מספר הפרטים בתא שטח (בגודל 50×50 מטר). הניתוח עצמו בוצע בשיטת MLE, כאשר בחנתי כיצד לחץ/צפיפות הזרעים CP_i (propagule pressure) בתא i הושפע מסכום פוטנציאל ייצור הזרעים ($seeds$) של כל אחד מעצי האם, בשילוב עם סיכויי הפצת הזרעים מכל אחד מעצי האם, התלויים במרחק $dist_{ij}$ של תא i מכל אחד מעצי האם j . כל זאת, בהתאם למודלים שונים של פונקציית הפצת הזרעים כתלות במרחק שבחנתי. בנוסף, נבחן גם פרמטר המייצג שטף קבוע של זרעים בכל שטח הפארק. פרמטר זה מייצג את הסיכוי להפצה לטווח גדול, שאינה תלויה במרחק מעצי האם (a_0), משוואה 4). במקרים מסוימים ניתן להגדיר הפצה זו כהפצה ארוכת טווח $Long\ distance - LDD$ dispersal (Nathan, 2006).

$$CP_i = a_0 + seeds \times \sum f(dist) \quad (eq.4)$$

בחנתי מספר מודלי הפצה שונים (לינארי, גאוסייני, לוגריתמי, אקספוננציאלי), לבדיקת הסיכוי להגעת זרעים של טטרקליניס להתבססות כתלות במרחקים מכל אחד מעצי האם המפיצים במרחב הפארק, וכן מודל חלופי ללא הפצה תלויה מרחק, המניח כי פוטנציאל ההתפשטות שווה בכל מרחב הפארק ללא תלות במרחקים מעצי האם. במודל זה CP מכיל את קבוע a_0 בלבד.

גורמי סביבה המשפיעים על סיכויי ההתבססות

החלק השני של מודל ההתפשטות בוחן את השפעת גורמי הסביבה הבינטיים והאביוטיים על סיכויי ההתבססות של הזרעים המגיעים לשטח, כפי שמתקבל מהכפלת לחץ ההתבססות בכל אחד מגורמי הסביבה (משוואה 5). חלק זה של המודל מתייחס לגורמי הסביבה כגורמי התנגדות הקובעים את ההתבססות בפועל בהינתן לחץ ההתבססות מהזרעים המגיעים לכל שטח.

$$T_i = CP_i \cdot GRAZE_i \cdot VEG_i \cdot ROCK_i \cdot FIRE_i \quad (\text{eq. 5})$$

כל אחד מהפרמטרים $GRAZE$, VEG , $ROCK$, $FIRE$ מהווה גורם סביבתי (שריפה, מסלע, תצורת צומח ומשטר רעייה, בהתאמה). הפרמטרים הם, למעשה, קטגוריאליים, כאשר כל קטגוריה תחת אותו גורם סביבה קיבלה ערך בטווח של 0-1. ככל שגורם הסביבה יותר מונע התבססות של זריעי טטרקליניס כך הערך אותו יקבל ישאף ל-0, ולהיפך.

מאפייני מיקרו-אתר כמשפיעים על סיכויי התבססות זריעים

מעבר לגורמים ברמת בית הגידול המשפיעים על התבססות הפרטים, בחנתי גם את ההשפעה של המיקרו-אתר. לאחר הגעת הזרעים למקום הנביטה העתידי, למרחק מהאם ולגורמי הסביבה המשתנים בין בתי הגידול מצטרפת גם השפעה של הסביבה בקרבת מקום הנחיתה של הזרעים, קרי המיקרו-אתר. לכן, ברמת המיקרו-אתר בחנתי השפעה של הימצאות סלע או שיח בקרבת הזרעים. כמו כן, השפעת המיקרו-אתר על התבססות פרטים חדשים רלוונטית רק לשנותיו הראשונות של העץ. לכן בניתוח זה בחרתי רק עצים עד גובה של שני מטרים ושלא נכרתו ($n=218$), מתוך הנחה כי אלו פרטים צעירים אשר סביבתם הקרובה עדיין לא הספיקה להשתנות כתוצאה מההתנחלות שלהם. ניתוח זה בוצע על כל פרט כיחידת מדגם, בניגוד לניתוחים הקודמים אשר בוצעו על תאי השטח מתוך רשת התאים שהוגדרה. את ממצאי איסוף הנתונים השוויתי לנתונים על התפלגות כתמי מסלע וכיסוי צומח הקיימים בפארק רמת הנדיב (Väänänen, 2017), באמצעות מבחן χ^2 , על מנת לבחון האם התפלגות המיקרו-אתרים שבהם נמצאו זריעי טטרקליניס דומה להתפלגות הכיסוי של מיקרו-אתרים אלו בשטח הפארק.

דינאמיקת ההתפשטות של טטרקליניס בפארק הטבע כתלות בהיסטוריה של משקעים

על מנת לבחון את השפעת כמות המשקעים בעבר על כרונולוגיית ההתבססות של זריעי טטרקליניס המרתי את גילאי כל הפרטים שבמסד הנתונים לשנת הנביטה של כל פרט. לאחר מכן אספתי נתוני משקעים עבור כל השנים מאז 1966 מתחנות מטאורולוגיות באזור (נספח 1). את השפעת המשקעים על שיעור התבססות זריעי הטטרקליניס ניתחתי בשתי גישות, כאשר בשתייהן בחנתי את ההשפעות של שנות משקעים על התבססות הטטרקליניס. (1) השפעה של רמת משקעים חד-שנתית. המשקעים בשנים אלו התחלקו לחמישה משתנים אשר כל אחד מבטא את כמות המשקעים החד-שנתית – במהלך שנת ההתבססות, בשנתיים שקדמו להתבססות, ובשנתיים שלאחר ההתבססות (5 par); (2) השפעת ממוצע משקעים. המשקעים בשנים אלו התחלקו לשלושה משתנים – ממוצע משקעים של השנתיים שקדמו לשנת ההתבססות, רמת המשקעים בשנת ההתבססות וממוצע המשקעים של השנתיים העוקבות לשנת ההתבססות (3 par). בכל אחת מהגישות נבחנו גם ההשפעה של סכום גילאי העצים המפיצים, כמדד ללחץ הפלישה. משקעים של שנים שקדמו לשנת ההתבססות של הזרעים מיוחסים ללחץ הפלישה של הטטרקליניס, שכן כמות המשקעים בשנים אלו עשויות להשפיע על יכולת ייצור הזרעים של צמחי האם. לעומת זאת, משקעים של שנים עוקבות לשנת ההתבססות משפיעים ישירות על כושר ההישרדות של הזרעים שנבטו. ניתוח המשקעים, בשתי הגישות המפורטות מעלה, כולל את כל השנים בהן, על פי ניתוחי האלומטריה, התווספו פרטים חדשים בפארק החל מהשנה בה העץ הראשון הפך לרפרודוקטיבי ועד לשנת 2008, כולל. לצורך בחינה זו השתמשתי בניתוח שונות רבת משתנים בשיטת stepwise regression (JMP13,)

(SAS).

הצגת צפי עתידי להתפשטות הטטרקליניס

מתוך הניתוח למציאת מודל הפצה של הטטרקליניס, תוך תרגום הגיל המוערך של כל עץ לשנת הנביטה שלו התאפשר שחזור ההתנחלות של הטטרקליניס, בפארק הטבע. בעזרת שחזור זה נבנה מודל לחיזוי דפוס ההתנחלות העתידי של המין.

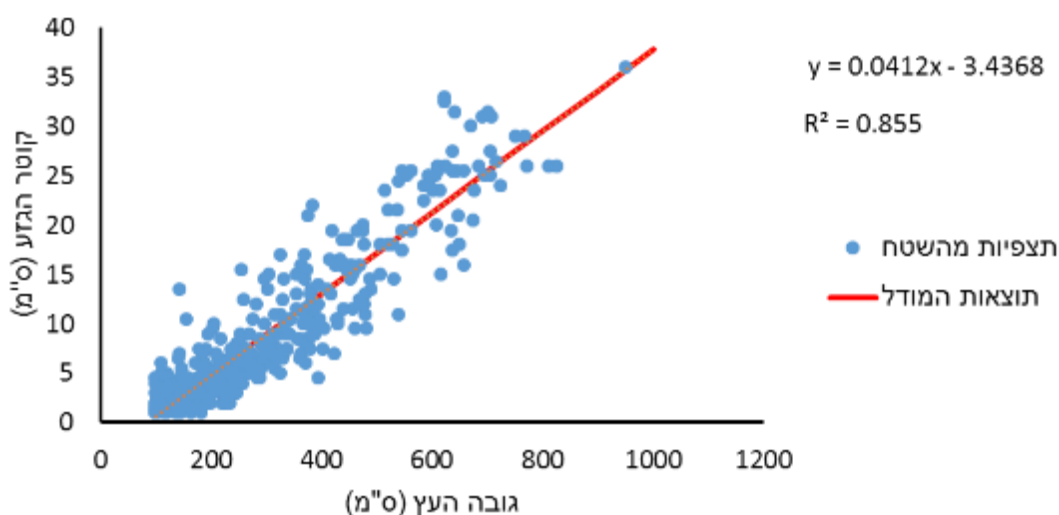
תוצאות

אלומטריות ממדי הטטרקליניס

מצאתי קשרים אלומטריים חזקים בין גובה הטטרקליניס לקוטר הגזע, כמו גם בין הקוטר לגיל העץ.

קשר בין גובה העץ לקוטר הגזע

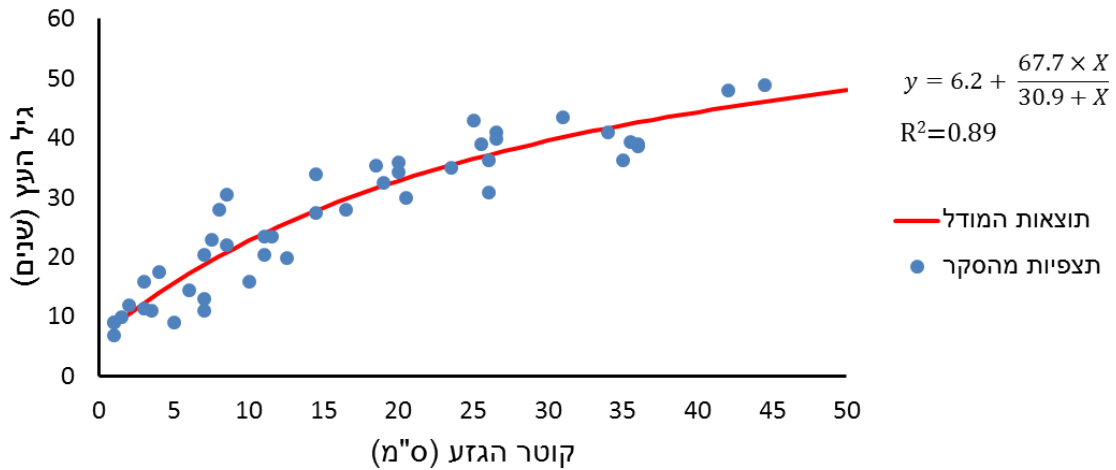
רבים מעצי הטטרקליניס בפארק בעלי גזעים מפוצלים. כתוצאה מכך, במהלך הסקר זוהו פרטים בעלי גובה מדוד וידוע, שלא יכולתי למדוד את קוטרים ($n=429$). על כן, הגורם הבלתי תלוי בניתוח זה היה גובה הטטרקליניס ואילו הגורם התלוי היה קוטר הגזעים. המודל הפרסימוני ביותר שנבחר לחישוב קוטר הגזע מתוך גובה העץ הוא המודל הלינארי (איור 3; $R^2=0.855$, $AIC=2137.5$), בהשוואה למודל הרוויה ($\Delta AIC = 11$). כלומר הקשר שבין קוטר הגזע לגובה העץ הוא חיובי וישר בטווח גדלי העצים שנמדדו בפארק רמת הנדיב בעת הסקר.



איור 3. קוטר גזע טטרקליניס מפריק כתלות בגובה העץ (לא כולל עצים מתחת לגובה 100 ס"מ, או עצים כרותים). נתוני העצים שנמדדו מופיעים בנקודות כחולות ($n=430$), והקו האדום מתאר את המודל הלינארי מתאים ביותר.

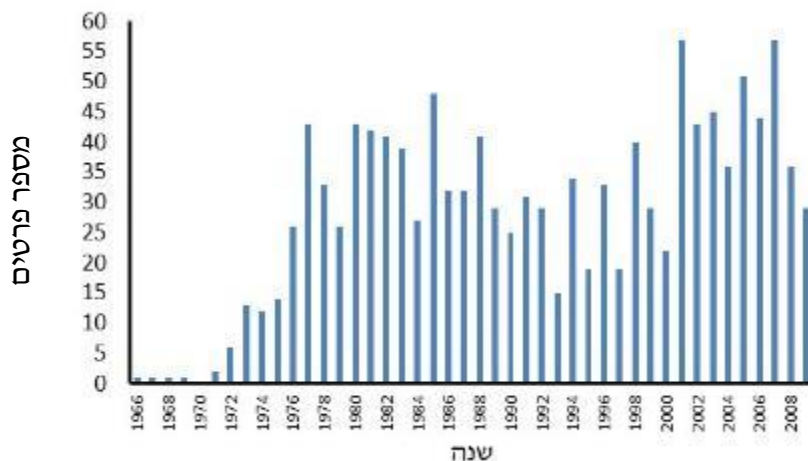
הקשר בין קוטר הגזע לגיל העץ

מבין שני המודלים האפשריים לתיאור גיל העץ כתלות בקוטר הגזע של הטטרקליניס, מצאתי כי מודל הרוויה הוא המתאים ביותר (איור 4; $R^2=0.89$, $AIC=266.7$, $\Delta AIC=13.9$). מודל זה מתאר עלייה במספר הטבעות השנתיות, כאשר כל טבעת מהווה שנה בגיל העץ, בקצב שאינו לינארי, אלא הולך וקטן עם העלייה בקוטר הגזע.

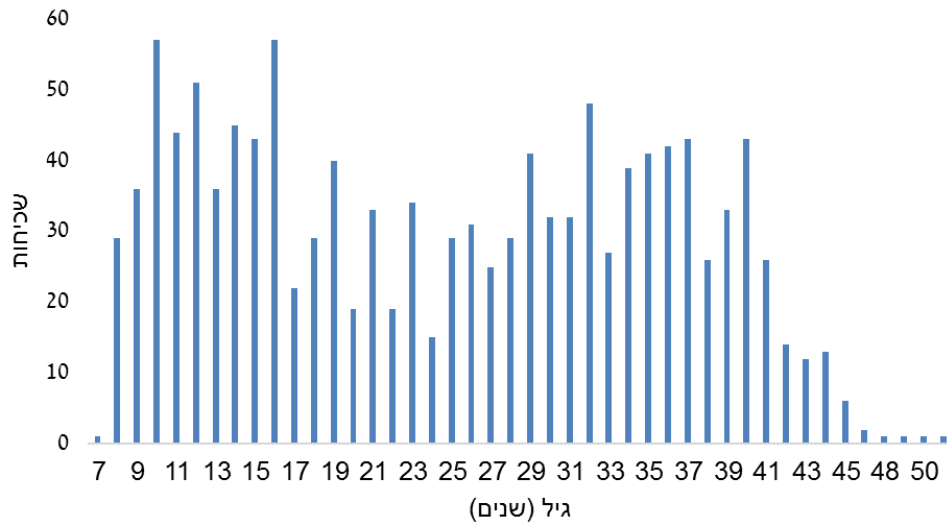


איור 4. גיל עצי טטרקליניס כתלות בקוטר הגזע. נתוני העצים שנמדדו מסומנים בנקודות כחולות ($n=46$), והקו האדום מתאר את מודל הרוויה, שנמצא המתאים ביותר.

הקשר שפותח על בסיס מודל זה אפשר להעריך את גילאי כל העצים בטווח הסקר. על בסיס זה, ניתן להעריך את שנת ההתבססות של כל פרט (איור 5) ולשחזר את דינאמיקת התנחלות הטטרקליניס בשטח הפארק עד לפני כעשור. על פי ניתוח זה, התנחלות הטטרקליניס בשטח פארק הטבע רמת הנדיב החלה כבר בשנות ה-70, כאשר לאורך התקופה ניתן לראות תנודתיות בין שנים בהן רמת ההתנחלות הייתה גבוהה לבין שנים בהן רמת ההתנחלות ירדה. מספר הפרטים שהתווספו בכל שנה בשטח הפארק נע לרוב בין כ-15 לבין 40 עצים, ובשנים מסוימות אף נוספו מעל ל-50 עצים (איור 5). מתחילת שנות האלפיים נראית עלייה גדולה במספר העצים המתנחלים בשטח הפארק בכל שנה, כאשר עד לשנת 2000 מספר העצים הממוצע שנוספו בכל שנה עמד על 25 עצים, ואילו לאחר שנת 2000 עלה הממוצע ל-42 עצים בשנה. את התפלגות הגילאים הכללית בפארק, נכון לשנת 2017, ניתן לראות באיור מס' 6.



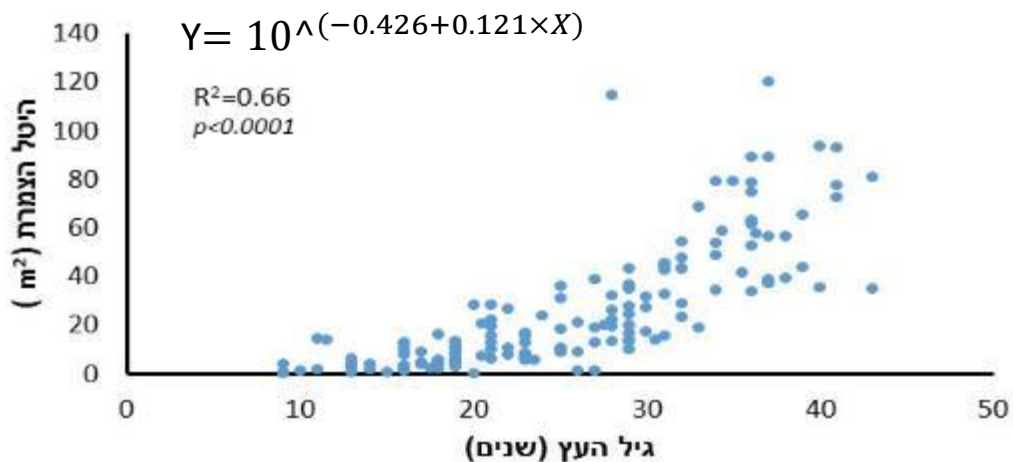
איור 5. מספר עצי טטרקליניס אשר התבססו בשטח הפארק בכל שנה. נתוני ההתבססות מתייחסים לשנים 1966-2009, כאשר הגיל המינימלי של העצים הנמוכים ביותר שנדגמו (בגובה 100 ס"מ) הוא 8 שנים.



איור 6. התפלגות הגילאים בשטח הפארק. התפלגות גילאי העצים עבור 1248 הפרטים שנמצאו בשטח הפארק מעל גובה 100 ס"מ. הערכות הגילאים נעשו באמצעות האלומטריה קוטר-גיל.

קשר בין גיל העץ להיטל הצמרת

שטח היטל הצמרות חושב לפי שטח של אליפסה. עבור המדגם שנבדק ($n=150$) נמצא כי ישנו קשר מובהק בין גיל העץ להיטל הצמרת. שטח היטל הצמרת הולך וגדל בצורה מעריכית ככל שהעץ מתבגר (איור 7).



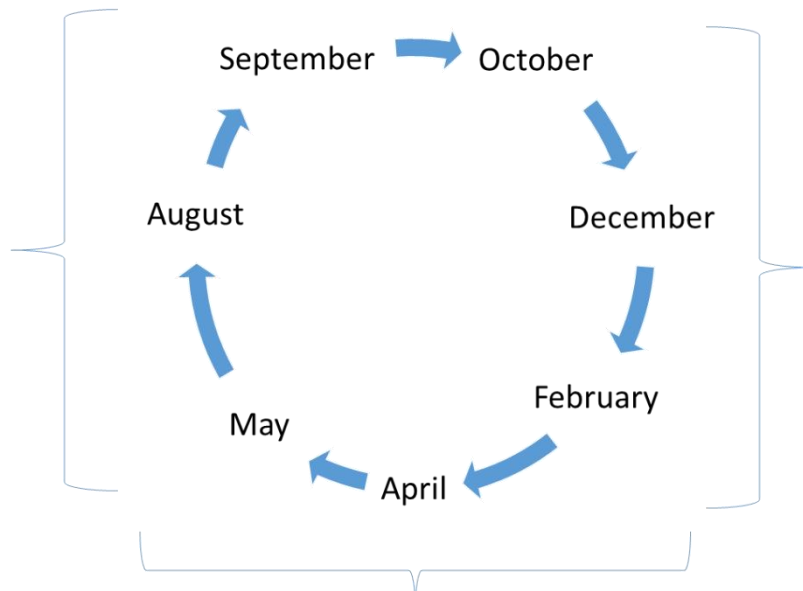
איור 7. שטח היטל הצמרות כתלות בגיל העץ.

הערכת פולשנות הטטרקליניס על-פי תכונות ביולוגיות

מחזור פנולוגי

במהלך כל המחקר, התבצעו – במקביל למדידות השונות, גם תצפיות הנוגעות לשינויים פנולוגיים בעץ. ראשיתו של המחזור הפנולוגי של הטטרקליניס, על סמך התצפיות, הוא בתחילת הסתיו עם הופעת האצטרובלים הזכריים. בחודשים אוקטובר-נובמבר נראו לראשונה אצטרובלים זכריים במופע צעיר – מעוגלים ובגוון ירוק בהיר. בתחילת דצמבר האצטרובלים הזכריים החלו להתארך ולשנות גוונם לירוק כהה, כאשר לקראת סוף החודש האצטרובלים הזכריים מקבלים גוון חום

ונפתחים ומשחררים אבקה. במקביל החלו להראות אצטרובלים נקביים. בד"כ לאחר ההאבקה האצטרובלים הזכריים נשרו אך ניתן היה לראות אצטרובלים זכריים, פתוחים, אפילו בפברואר, ולקראת האביב, לצד האצטרובלים הנקביים. בתחילת חודש מאי נצפו כמויות גדולות של אצטרובלים נקביים, תפוחים, בגוון כחול-ירקרק, כאשר חלקם כבר נראים בגודל המקסימלי. בסוף חודש מאי - תחילת יוני החלו האצטרובלים הנקביים בתהליך הבשלה בו התחלף צבעם מכחול-ירוק לחום-אדמדם. בחודשים יוני - יולי האצטרובלים גדלים וצבעם מתכהה. לקראת סוף אוגוסט, על חלק מהעצים, האצטרובלים היו בשלים ואף נראו מספר אצטרובלים פתוחים. בספטמבר החלו העצים להשיל את הזרעים כאשר לקראת סוף ספטמבר מספר העצים בהם נצפו אצטרובלים נקביים פתוחים עלה משמעותית, כמו גם מקרי השלת הזרעים. באוקטובר, ברוב המוחלט של העצים, ניכר כי כל האצטרובלים הנקביים פתוחים ואף נצפו מופעים חדשים של אצטרובלים זכריים (איור 8).



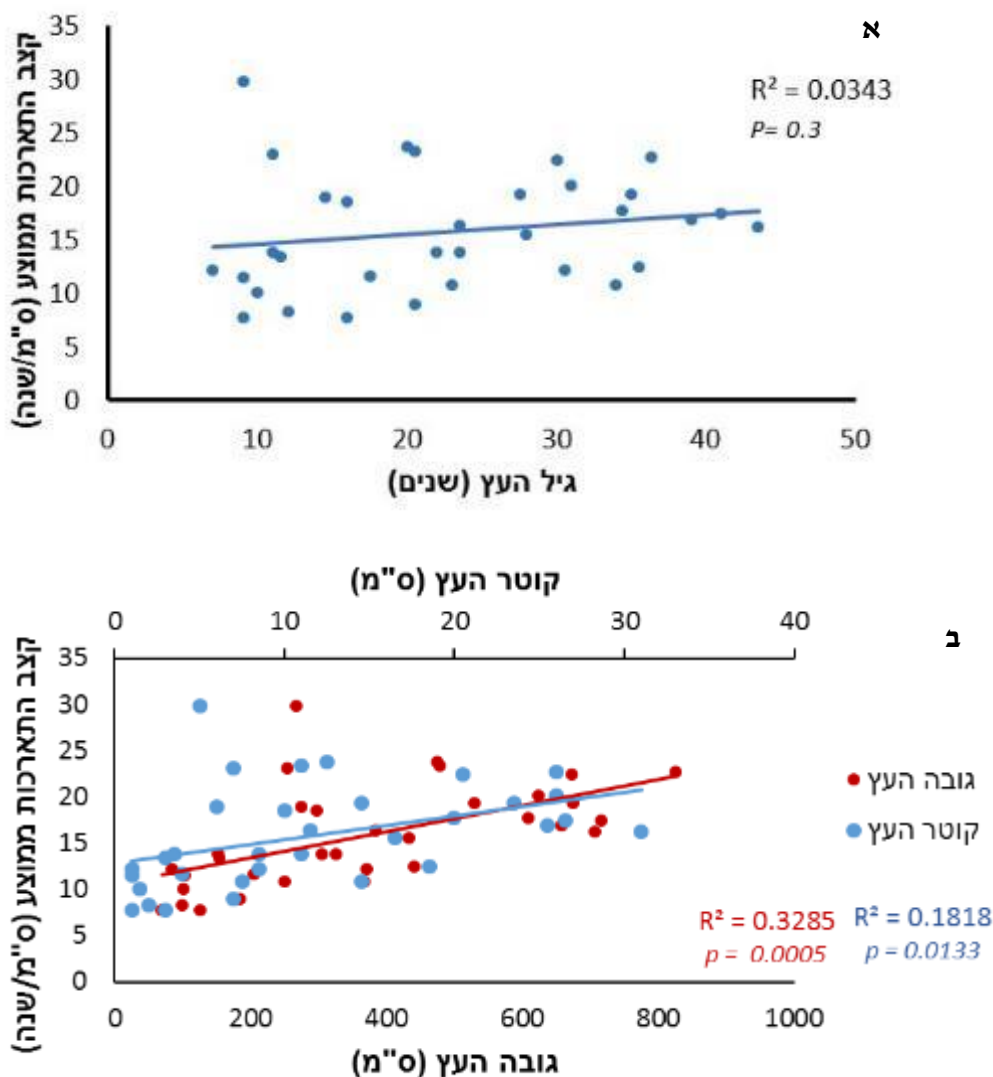
איור 8. מחזור החיים הפנולוגי של סטרקליניס מפריק כפי שנצפה רמת הנדיב. (a) הופעת הזכריים; (b) התארכות הזכריים; (c) אצטרובלים

בפארק הטבע האצטרובלים האצטרובלים

זכריים פתוחים לאחר פיזור אבקה; (d) הופעת אצטרובלים נקביים צעירים; (e) תפיחת אצטרובלים נקביים לאחר הפרייה, לצד אצטרובלים זכריים פתוחים שלא נשרו; (f) פרט בוגר מלא באצטרובלים נקביים גדולים שאינם בשלים; (g) שלבים בהתפתחות האצטרובל הנקיבי (מימין לשמאל), כאשר האחרון שבהם הוא אצטרובל פתוח.

קצב התארכות העץ

מבחינה של שלושת הגורמים - גובה, גיל, וקוטר הגזע - נמצא כי קצב הצימוח לגובה (התארכות) הממוצע של הטטרקליניס קשור באופן מובהק לשינוי בממדי העץ (איור 9). ככל שגובה העץ וקוטר הגזע עולים כך גם קצב הצימוח הממוצע עולה. עם זאת, לא נמצא קשר מובהק בין קצב התארכות לבין גיל העץ. קצב הצימוח הממוצע של הטטרקליניס עומד על 5.39 ± 15.79 ס"מ/שנה (ממוצע \pm סטיית תקן).



איור 9. השתנות בקצב התארכות הטטרקליניס (ס"מ בשנה), (א) כתלות בגיל העץ ו- (ב) כתלות בגובה העץ ובקוטר הגזע (נקודות אדומות וכחולות בהתאמה). גילאי העצים נקבעו על-פי ספירת טבעות שנתיות ($n=33$).

פוטנציאל פולשנות ביולוגי

מספר זרעים ממוצע לאצטרובל

על פי התצפיות והמדידות שבוצעו עולה כי בכל אצטרובל קיים הפוטנציאל לייצור שישה זרעים מכוונפים (איור 10). התמונה הכללית המתקבלת היא כי בכל אצטרובל נקבי נוצרים שישה זרעים המקובצים בשתי שלשות. פרט לקיום תיאור זה בספרות (Jagel and Stützel, 2003), עדות לכך התקבלה גם מן הצלקות הנותרות על הציר המרכזי של האצטרובל וגם מצורת סידור הזרעים כפי

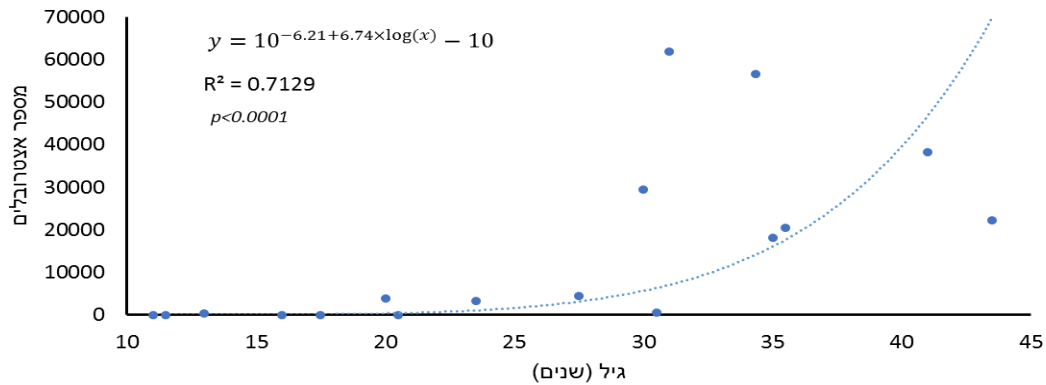
שהוצאו מהאצטרובל (איור 10). עם זאת, נמצאו אצטרובלים אשר מספר הזרעים בהם היה נמוך משישה, וגם כמה אצטרובלים עם מספר זרעים גבוה יותר. מספר הזרעים הממוצע לאצטרובל עמד על 5.6 זרעים ($SD=0.4$). בנוסף, מצאתי כי גיל העץ לא השפיע על מספר הזרעים באצטרובל ($n=21$, $R^2=0.0004$, $p=0.79$) ועל המשקל הממוצע של זרע בודד ($n=22$, $weight=6.7\text{mg}$, $R^2=0.07$, $p=0.24$).

איור 10. (א) אצטרובל פתוח ללא הזרעים, ניתן לראות היכן היו מחוברים ששת הזרעים לאצטרובל. (ב) שלישיית זרעים מקובצים כפי שהם מסודרים בתוך האצטרובל. (ג) שלישיית זרעים מופרדים.



פוטנציאל ייצור אצטרובלים שנתי כתלות בגיל העץ

טווח הגילאים על בסיסו נספרו האצטרובלים על העצים היה בין 11 ל-43 שנים. מדגם זה נובע מכך שספירת האצטרובלים הייתה כרוכה במדידה הרסנית, אשר בסופה כריתה של העץ, ולכן מדגם העצים לבחינת שאלה זו היה קטן יחסית. בנוסף לכך, בחירת הפרטים למדגם הייתה על בסיס גובה העצים, שכן באותו שלב של הסקר לא היו ידועים גילאי העצים. בטווח גילאים זה מצאתי קשר חזק בין גיל העץ לפוטנציאל ייצור האצטרובלים השנתי, וכן כי מספר האצטרובלים לעץ עולה בצורה מעריכית עם העלייה בגיל העץ ($R^2=0.71$, $p<0.0001$, איור 11). הקשר האקספוננציאלי שנמצא בין גיל העץ לייצור האצטרובלים הוא החזק ביותר מבין שאר המודלים שנבחנו (נספח 2). בנוסף, הניתוח מצביע על כך שרק החל משנתו ה-12, הטטרקליניס יוצא משלב היוביניליות ומתחיל לייצר ולהפיץ זרעים.



איור 11. ייצור אצטרובלים שנתי לעץ כתלות בגיל העץ (רגרסיה לינארית לאחר טרנספורמציה לוגריתמית על גילאי העצים ועל מספר האצטרובלים הספורים). הערכת הגילאים לכלל העצים בסקר בוצעה באמצעות ספירת טבעות שנתיות ($n=17$). הקשר שהתקבל נכון לשנת 2017.

הערכת פוטנציאל ייצור זרעים כללי

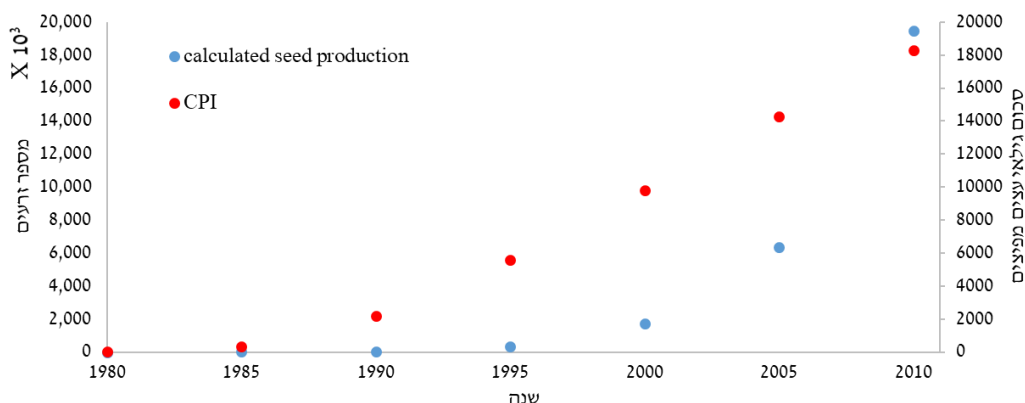
מאחר ומספר האצטרובלים המיוצרים בשנה לעץ תלוי בגיל העץ, הערכת ייצור הזרעים בפארק בוצעה בעזרת גילאי העצים המפיצים. השילוב בין ייצור האצטרובלים לעץ, חישוב גילאי העצים בפארק (מתוך המשוואה שהתקבלה מאלומטריית הגודל), ומספר הזרעים הממוצע לאצטרובל אפשר הערכת פוטנציאל ייצור הזרעים הכללי בשטח הפארק בכל נקודת זמן (טבלה 1). מכאן עולה כי ייצור הזרעים המחושב (עולה בצורה מעריכית עם השנים. באיור 12 מתוארת כרונולוגית הפלישה באמצעות ייצור הזרעים המחושב, אשר עולה בצורה מעריכית, לצד אינדקס לחץ הפלישה (CPI). אותו אינדקס מבוסס על סכום של גילאי כל העצים המפיצים מדי שנה. **נכון לשנת 2017, הערכת פוטנציאל ייצור הזרעים בשטח הפארק עומדת על קרוב ל-75 מיליון זרעים בשנה, בכל שטח הפארק.**

הערכת פוטנציאל ייצור הזרעים בוצעה לכל העצים בפארק, בטווח הגילאים המנותח (פרטים בגיל של מעל 12 שנים), נכון לשנת 2017. שימוש בהערכה זו בשילוב עם חישוב כרונולוגיית הגילאים בשנים קודמות, היוו בסיס להערכה אחורנית של פוטנציאל ייצור הזרעים בפארק רמת הנדיב בכל שנה, החל משנת 1980.

טבלה 1. פוטנציאל ייצור זרעי טטרקליניס כללי בכל שנה בתחומי כל שטח פארק הטבע רמת הנדיב.

year	seed production
1980	197
1985	4,132
1990	50,072
1995	357,978
2000	1,715,830
2005	6,345,904
2010	19,504,147
2015	52,125,697
2017	74,804,130
2020	124,646,814
2022	171,967,462
2024	233,995,282
2026	314,315,066
2028	417,151,000
2029	478,525,480

המגמה שנתקבלה מתוך הניתוח הראתה קשר פולינומיאלי חזק. השתמשתי בקשר זה בין רצף השנים לבין מספר הזרעים המיוצר באותה שנה על מנת לחזות מה יהיה פוטנציאל ייצור הזרעים בפארק בשנים הבאות (טבלה 1). האקסטרפולציה בוצעה אך ורק על 12 השנים הקרובות, מתוך הנחה כי הזרעים החדשים אשר התבססו בשנה האחרונה לא יהוו מקור הפצה חדש בטווח זמן זה.



איור 12. פוטנציאל ייצור זרעים של טטרקליניס מפריק לאורך השנים בתחומי פארק הטבע רמת הנדיב. ייצור זרעים מחושב (נקודות כחולות), כנגזרת של ייצור אצטרובלים ומספר זרעים ממוצע לאצטרובל, לצד מדד לחץ הפלישה (CPI נקודות אדומות), המבוטא באמצעות סכום גילאי העצים המפיצים בכל שנה.

גורמים סביבתיים המשפיעים על דינאמיקת ההתנחלות

אוטוקורלציה מרחבית של זריעי טטרקליניס

מבחן של אוטוקורלציה מרחבית בין התאים הנבחרים הבהיר כי פרטי הטטרקליניס פזורים בשטח הפארק בתבנית מקובצת ($Moran's I=0.02, z=23.82, p<0.001$). תוצאות דומות עלו בסקאלות במרחקי סף שונים בתחומי הפארק.

לחץ ההתנחלות

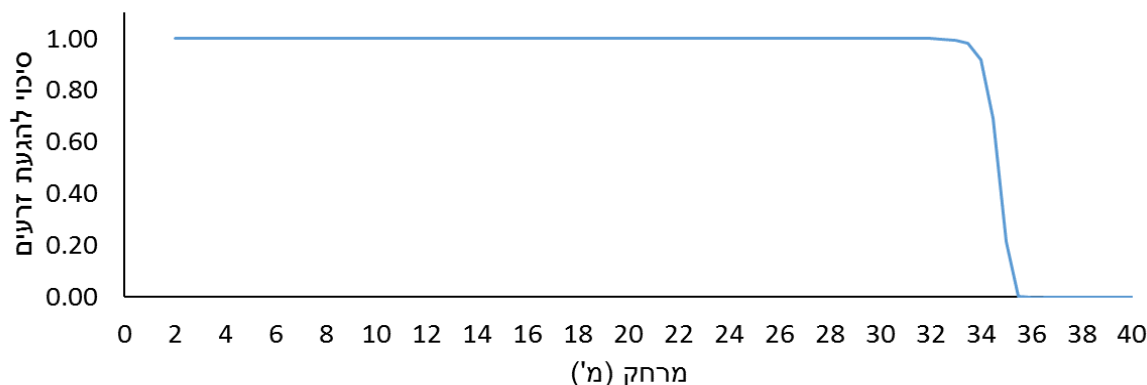
במבחן נראות מקסימלית נמצא כי מודל ההפצה המיטבי המתאר את הפצת הזרעים במרחב כתלות במרחק מעץ האם בטטרקליניס מפריק הוא מודל אקספוננציאלי (טבלה 2).

מודל ההפצה

מודל ההפצה של זרעי טטרקליניס כתלות במרחק מצמח האם, הנבחר בהשוואת המודלים, מראה כי ההפצה של מירב הזרעים מתרחשת בטווח של עד 35 מטרים מהעץ המפיץ (איור 13). מעבר לטווח זה יש ירידה חדה בהסתברות להפצת זרעים, כאשר מעל ל-40 מטרים מעץ האם ההסתברות להגעה של זרעים שואפת לאפס, למעט שטף הזרעים, a_0 , האחיד בכל שטח הפארק (איור 13).

מתוך מודל זה התקבל גם כי ההסתברות להיעדר זריעי טטרקליניס בכל תא שטח שנבדק, ללא קשר למרחק ממקור הזרעים, הוא 0.71 (pz , טבלה 3). פוטנציאל התבססות זריעים כתוצאה מהפצה על ידי עצי האם (seeds) עומד על 145 זרעים בממוצע לעץ אם. לעומת זאת, בבחינת הפרמטר המייצג הפצה ארוכת טווח (a_0), עולה כי בכל נקודה בפארק קיים פוטנציאל להתבססות

160 זרעי טטרקליניס בשטח של 2.5 דונם (כלומר 64 עצים לדונם), ללא קשר למרחק מעצים מפיצים (טבלה 3). כאמור, הניתוח בוצע על טווח מקסימלי של 250 מטרים מכל עץ אם.



איור 13. תחזית המודל המתאים ביותר של הסיכוי להגעת זרעים של טטרקליניס מפריק כתלות במרחק מעצי אם. התוצאות התקבלו מתוך ניתוח נראות מקסימלית, כאשר נכללו בניתוח רק תאי שטח הנמצאים במרחק של עד 250 מטרים מעץ אם (עץ שגילו מעל 40).

טבלה 2. השוואה בין מודלים שונים המתארים את מודל ההפצה ואת גורמי ההתנגדות להתבססות. שורות 1-4 מתארות בחינת מודלים שונים של הפצה בשילוב כל גורמי ההתנגדות, ואילו שורות 5-10 מתארות את מודל ההפצה האקספוננציאלי בשילובים שונים של גורמי ההתנגדות.

#	Model	Resistance Factor	Maximum Likelihood	# Parameter	AICc	AIC	Slope	R2
1	exponential	all	-889.6843	18	1816.626	1815.369	0.631651	0.186483
2	a0 only	all	-1130.178	15	2291.233	2290.355	0.156823	-1.48202
3	log-normal	all	-934.6829	18	1906.623	1905.366	0.490397	-0.0941
4	Gaussian	all	-914.2151	18	1865.688	1864.43	0.614214	0.148025
5	exponential	no fire *	-907.1026	16	1847.201	1846.205	0.616754	0.146507
6	exponential	no rock ^	-913.565	15	1858.007	1857.13	0.57326	0.072736
7	exponential	no rock fire @	-918.1173	13	1862.898	1862.235	0.595069	0.112599
8	exponential	veg 1+5 §	-914.9852	17	1865.093	1863.97	0.633339	0.177991
9	exponential	veg 2+6 #	-915.3473	17	1865.817	1864.695	0.593984	0.113751
10	exponential	fire, rock, veg 2+6 ~	-907.2781	12	1839.123	1838.556	0.598813	0.118606

* מודל אקספוננציאלי כולל כל גורמי ההתנגדות למעט היסטורית שריפות כגורם התנגדות.

^ מודל אקספוננציאלי כולל כל גורמי ההתנגדות למעט מסלע כגורם התנגדות.

@ מודל אקספוננציאלי כולל כל גורמי ההתנגדות למעט היסטורית שריפות ומסלע כגורמי התנגדות.

§ מודל אקספוננציאלי כולל כל גורמי ההתנגדות, כאשר תצורות הצומח חורש צפוף וחורשה צפופה מאוחדות.

מודל אקספוננציאלי כולל כל גורמי ההתנגדות, כאשר תצורות הצומח שיחיה דלילה ושטח עשבוני פתוח מאוחדות.

~ מודל אקספוננציאלי כולל כל גורמי ההתנגדות למעט היסטורית שריפות ומסלע כגורמי התנגדות, וכאשר תצורות הצומח שיחיה דלילה ושטח עשבוני פתוח מאוחדות.

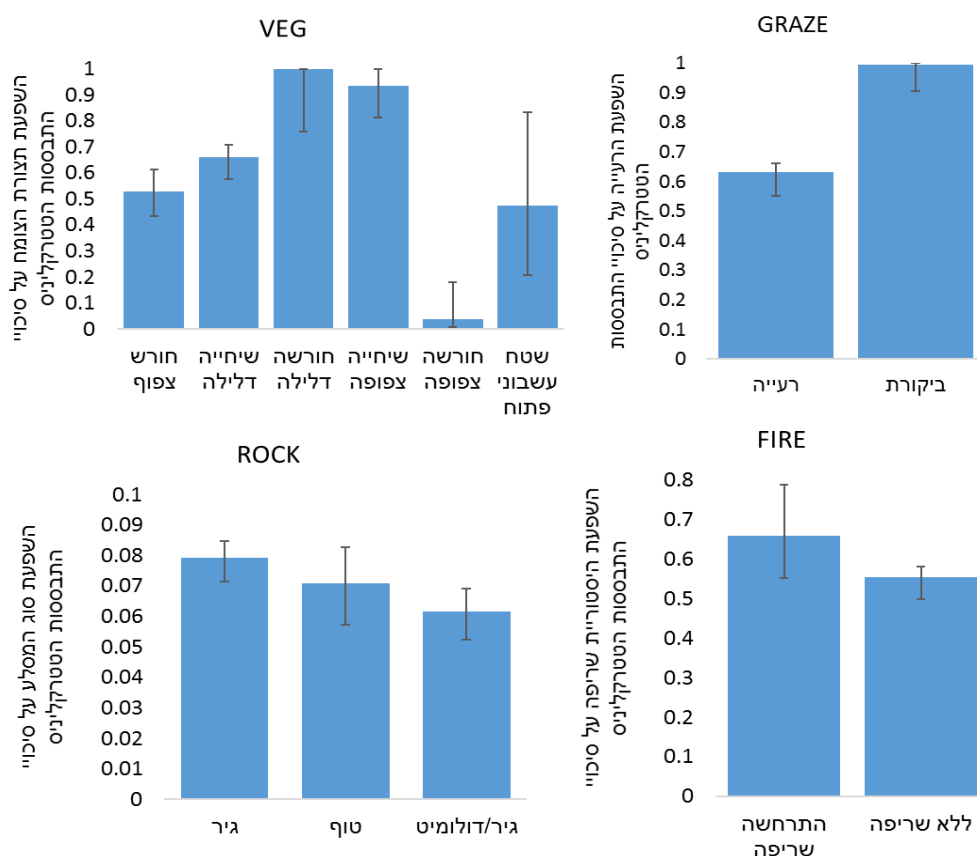
טבלה 3. תוצאות ערכי הפרמטרים המתאימים ביותר שנמצאו במבחן הנראות עבור המודל האקספוננציאלי הפרסימוני ביותר. עבור כל פרמטר במודל מתוארת תוצאת מבחן הנראות (MLE) בצירוף רווח בר סמך מוערך (lower S.I., upper S.I.) והמשמעות הביולוגית של הפרמטר במודל.

פרמטר	משמעות	MLE	Lower S.I.	Upper S.I.
α	שיפוע הפונקציה האקספוננציאלית	6.44E-152	3.22E-153	3.80E-150
β	טווח מקסימלי לאיפוס הפונקציה	99.98304	99.98304	100
a_0	ייצוג שטף קבוע של זרעים ללא תלות מרחק מעצי אם	160.5374	139.6675	170.6109
<i>seeds</i>	פוטנציאל התבססות זרעים כתלות במרחק מעצי אם	145.5789	128.2295	160.4818
רעייה	התנגדות רעייה	0.63297	0.5506839	0.6623324
ללא רעייה		0.995114	0.9055538	1
חורש צפוף	התנגדות תצורות צומח	0.529624	0.4342916	0.6142916
שיחיה דלילה		0.6615594	0.5755567	0.7089411
חורשה דלילה		0.9998441	0.7598815	1
שיחיה צפופה		0.9357346	0.8140891	1
חורשה צפופה		0.03984044	0.00717128	0.1819441
שטח עשבוני פתוח		0.4751769	0.2090778	0.8320566
גיר		התנגדות מסלע	0.07937642	0.07143878
טוף	0.0708135		0.05735893	0.08267187
גיר/דולומיט	0.06179007		0.05252156	0.06929575
התרחה שריפה	התנגדות היסטוריית שריפה	0.6577388	0.5525006	0.7875302
ללא שריפה		0.5543694	0.4989325	0.5811072
ρz	הסתברות לתאי שטח ללא זרעים	0.7078739	0.6937164	0.7786613

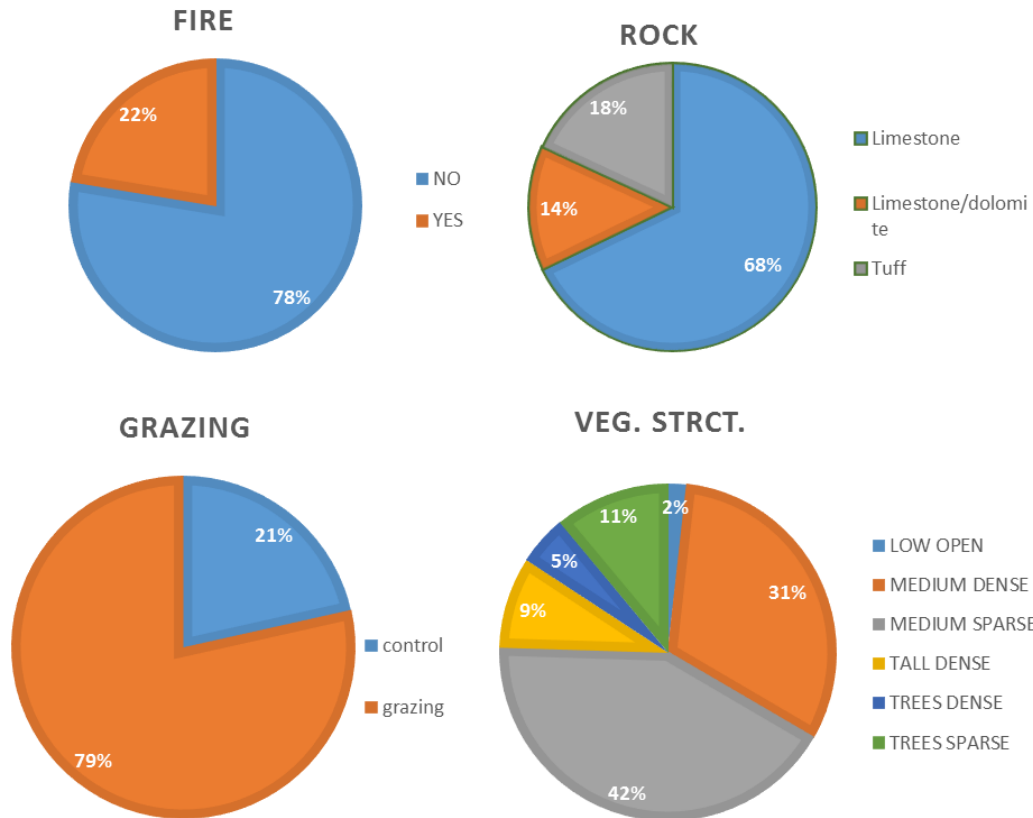
גורמי ההתנגדות

מניתוח השפעת גורמי ההתנגדות על התפשטות הטטרקליניס ברחבי הפארק (איור 14) עולה כי לרעיית בקר הייתה השפעה שלילית על התנחלות הטטרקליניס בהשוואה לאזורים ללא רעיית בקר. בבחינת ההשפעה של תצורות הצומח בפארק על התפשטות הטטרקליניס, עולה כי אין הבדלים מובהקים בין הסבירות להתנחלות זריעי טטרקליניס בשיחיה דלילה לבין חורש צפוף, אולם בשתי תצורות צומח אלו קיים פוטנציאל התנחלות נמוך יותר בצורה מובהקת ביחס לחורשה דלילה

ושיחיה צפופה. סיכוי ההתבססות בשתי תצורות הצומח האחרונות אינו שונה בצורה מובהקת. ההתנגדות הגבוהה ביותר להתנחלות טטרקליניס נמצאה בתצורת צומח של חורשה צפופה בה הסבירות להימצאות עצי טטרקליניס הייתה הנמוכה ביותר בהשוואה לכל שאר תצורות הצומח. לתצורת צומח מסוג עשבוני פתוח לא הייתה השפעה מובהקת על הסיכוי להתבססות הטטרקליניס בהשוואה לשאר תצורות הצומח. בבחינת השפעת סוג המסלע עולה כי על גבי מסלע מסוג גיר/דולומיט (תצורת זכרון, שילוב של דולומיט עם שוניית מחסום המורכבת בעיקר מגיר; בר וקפלן, 2005) הסבירות להתנחלות הטטרקליניס נמוכה בצורה מובהקת בהשוואה לסיכוי ההתבססות על גבי מסלע גיר (תצורת שונה; בר וקפלן, 2005). באשר להשפעת היסטורית שריפות על צפיפות הטטרקליניס בפארק, לא נמצאה כלל השפעה (איור 14), אך למרות זאת מודל ללא גורם השריפה היה פחות פרסימוני. התפלגות השטחים המאופיינים בכל אחת מקטגוריות גורמי ההתנגדות בניתוח במרחב שעליו התבצעו הניתוחים מתואר באיור 15.



איור 14. סיכויי התנחלות כתלות בגורמי התנגדות להתנחלות עצי טטרקליניס בשטח פארק הטבע רמת הנדיב. הגורמים אשר נבחנו בשיטת MLE, הם רעייה, היסטורית שריפות, מסלע ותצורת צומח (, veg, fire, graze, rock, בהתאמה). פוטנציאל ההתבססות (נע בין 0-1) הוא האפקט היחסי של כל גורם על לחץ ההתנחלות הצפוי של זרעי טטרקליניס. ככל שהערך המתקבל בכל גורם יותר גבוה כך סיכוי ההתנחלות גבוה יותר ולהיפך. קווים אנכיים בכל עמודה מתארים שני רווחי סמך של כל גורם התנגדות.



איור 15. התפלגות גורמי ההתנגדות בשטח פארק. האחוזים מבטאים את החלק היחסי מהשטח בפארק המכוסה על-ידי כל קטגוריה מתוך סך תאי השטח עליהם בוצע ניתוח הנתונים. גורמי ההתנגדות המתוארים הם היסטורית שריפות, מסלע, רעיית בקר ותצורת צומח (fire, rock, grazing, veg. strct., בהתאמה).

השפעת כמויות משקעים שנתיות על דינאמיקת ההתנחלות של עצי טטרקליניס

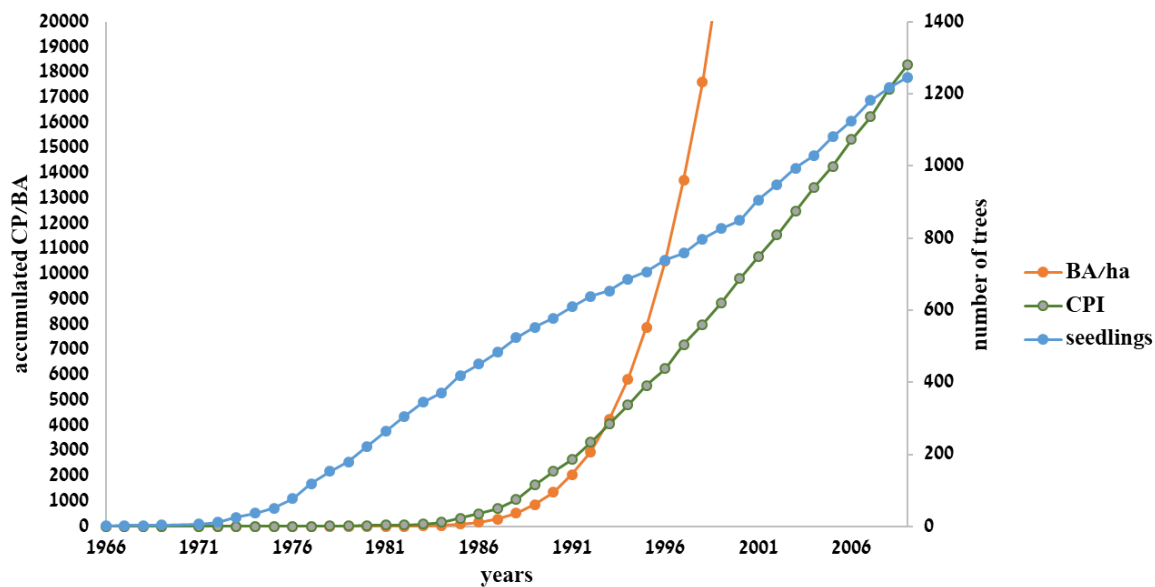
ניתוחים שבחנו את הקשר בין היסטוריית המשקעים השנתיים ולחץ הפלישה לבין דינאמיקת ההתנחלות בפארק, התבצעו החל מהשנה ההידרולוגית 1977 (כלומר ספטמבר 1977 עד מאי 1978), השנה בה, על פי האלומטריות שנמצאו, העץ הראשון בפארק הפך לרפרודוקטיבי. נבחרו שתי גישות שונות לניתוח השפעת המשקעים, המפורטות בפרק השיטות. כאשר נבחן טווח השנים המלא (החל בשנה בה העץ הראשון בפארק הפך לרפרודוקטיבי וכלה בשנת 2008, כולל) נמצא כי אין קשר מובהק בין לחץ ההתנחלות ו/או המשקעים השנתיים לבין מספר העצים שהתווספו בכל שנה ($p=0.12$, $R^2=0.08$).

השפעת המשקעים על דינאמיקת ההתנחלות של הטטרקליניס נבחנה באמצעות ניתוח רגרסיה רבת משתנים בשיטת stepwise. מניתוח הנתונים בשיטה זו עברו שתי הגישות המוצעות (זו המתוארת באמצעות שלושה משתנים מסבירים וזו שבאמצעות חמישה משתנים) עולה כי אין השפעה מובהקת של המשקעים, בשילוב לחץ ההתנחלות, על מספר העצים המתווספים בשנה ($p=0.12$, $R^2=0.08$, $AICc=244.12$ ו- $p=0.13$, $R^2=0.13$, $AICc=244.91$, בהתאמה).

ניתוח אשר התבצע על השנים ההידרולוגיות 1977-2007 הראה כי קיים קשר חיובי בין לחץ ההתנחלות לבין מספר העצים שהתווספו בכל שנה, אם כי מובהקות הקשר הייתה גבולית ($p=0.06$,

בבדיקת ההשפעה של המשקעים בנוסף ללחץ ההתנחלות על התבססות הטורקליניס השנתית בפארק מתברר כי המודלים המתקבלים בניתוח רגרסיה רבת משתנים מסוג stepwise אינם מובהקים עבור שתי גישות הניתוח ($p=0.084$, $R^2=0.22$ ו- $p=0.077$, $R^2=0.22$), עבור שלושה וחמישה פרמטרים בהתאמה).

העובדה כי הקשר שבין לחץ ההתנחלות לבין תוספת הפרטים השנתית בפארק אינו מובהק העלתה את החשש כי באותן שנים עדיין היו נטיעות של פרטים חדשים, והתנחלות הטורקליניס עדיין אינה מונעת מהפצה טבעית בלבד. על כן, קיימת האפשרות כי באותן שנים בהן ניטעו פרטים חדשים של טורקליניס הייתה פחות השפעה למשקעים. מעבר לכך, צפיפות עצי הטורקליניס בפארק עלתה מעל סכום גילאי העצים המפיצים (המוגדר כאן כאינדקס לחץ הפלישה, CPI) רק בתחילת שנות ה-90, עובדה המרמזת על כך שהעלייה בלחץ הפלישה עד לשנים אלו הושפעה בעיקר מעלייה במספר הפרטים שהגיעו לבגרות ופחות מעלייה בסכום הגילאים – וכנגזרת מכך בממדים, של אותם הפרטים ובפיזור הזרעים שלהם (איור 16).

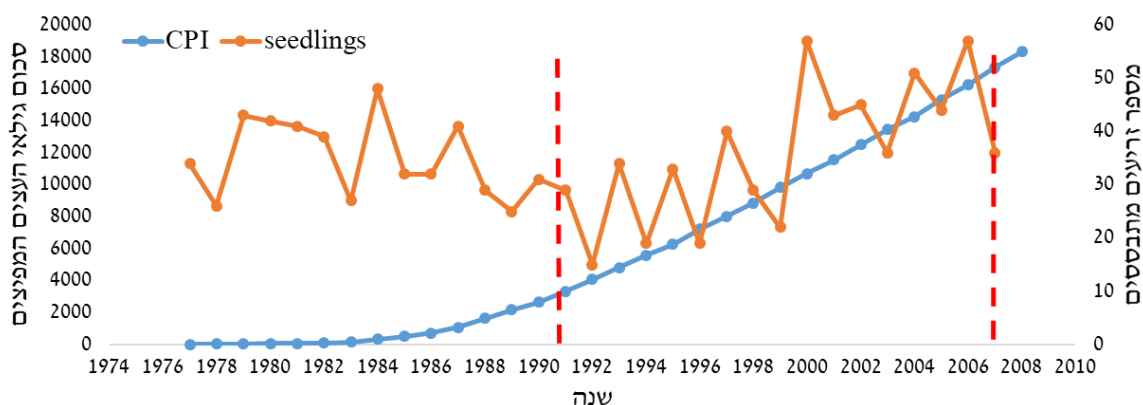


איור 16. השתנות בצפיפות הטורקליניס). צפיפות העצים המפיצים (BA/ha) חצתה את סכום גילאיהם (CPI) בתחילת שנות ה-90 (קו מקווקו אדום). צפיפות העצים התקבלה באמצעות חישוב סכום קטרי העצים אשר התקבלו מתוך משוואת האלומטריה בין קוטר הגזע לגיל העץ. קטרי העצים שימשו לחישוב שטח בסיסי העצים. השטח הכללי של הפארק לפיו חושבה הצפיפות הוא 450 ha.

לכן, על מנת לבחון את השפעת המשקעים על התנחלות הטורקליניס, צמצמתי את הניתוח לטווח השנים בהן התווספות של פרטים חדשים בשטח הפארק מוערכת כהתבססות זריעים מהפצה טבעית ולא בעקבות נטיעות נוספות. באיור 17 ניתן לראות כי החל מראשית שנות ה-90 התנודות במספר העצים המתווספים בכל שנה הופכות לקבועות יחסית – התנהגות המרמזת על כך שהופסקו הנטיעות. לפיכך, טווח השנים הסופי שנבחר עבור הניתוח כולל את השנים ההידרולוגיות 1991-2007 (איור 17).

מתוצאות הניתוח, על טווח השנים המצומצם, עולה כי תחת הגישה שמתארת את השונות

באמצעות שלושה משתנים, המודל הטוב ביותר כלל רק את אינדקס לחץ הפלישה CPI, ללא גורמי המשקעים. ($p=0.004$, $R^2=0.44$, $AICc=132.04$). תחת הגישה שמתארת את השונות באמצעות חמישה משתנים, המודל הטוב ביותר הוא זה שהכיל את המשקעים משתי השנים הקודמות להתבססות ומשתי השנים העוקבות להתבססות, ואת לחץ ההתנחלות ($AICc=131.44$, טבלה 4). יש לציין כי על אף ההשפעה המובהקת של המשקעים על מידת ההתבססות של הזרעים- בין אם חיובית או שלילית,, לחץ הפלישה הסביר את מרבית השונות בהתבססות הזרעים לאורך טווח השנים הנבחן (44%), ואחריו המשקעים בשנה שאחרי הנביטה (31%, טבלה 4).



איור 17. מספר הפרטים החדשים בפארק בכל שנה (trees, קו כתום) וסכום גילאי הפרטים המפיצים המתואר כאינדקס לחץ הפלישה (CPI, קו כחול). מהגרף עולה כי עד לתחילת שנות ה-90 לא הייתה התאמה בין מספר העצים המפיצים לבין מספר הפרטים החדשים בכל שנה. על כן, הניתוח של השפעת המשקעים על לחץ ההתנחלות בשטח הפארק התבצע רק על שנים בהן ישנה התאמה בין לחץ הפלישה למספר הזרעים המתבססים השנתי (בין קווי הגבול האדום מקווקו).

לסיכום, ניתוח השפעת המשקעים על דינאמיקת ההתנחלות של הטטרקליניס בתחומי פארק רמת הנדיב מציג תמונה מורכבת. כמות המשקעים משפיעה על התנחלות הטטרקליניס באופן שונה בהתאם לשלב הפנולוגי של העץ. בשנה שלאחר התבססות הזריע, כמות המשקעים הייתה קשורה באופן חיובי למספר העצים המתנחלים. למשקעים בשנת ההתבססות ובשנה שקודמת לה לא היה כלל קשר מובהק לדינאמיקת ההתנחלות. לכמות המשקעים שירדה שנתיים לפני התבססות הזריע הייתה השפעה שלילית על רמת ההתבססות השנתית. אולם, חשוב לציין כי על כל השפעת המשקעים המצוינת לעיל, מאפיל לחץ הפלישה, לו הייתה את ההשפעה החזקה ביותר על התנחלות הטטרקליניס.

טבלה 4. ניתוח שונות רב גורמי לבחינת השפעת כמות משקעים שנתיים על התבססות זרעים בשטח פארק הטבע רמת הנדיב, בשנים 1992-2008.

	N	R ²	P	Factor	Time from establishment	Fraction of explained variance	P	Factor effect
ESTABLISHMENT OF SEEDLINGS	17	0.75	0.0012	CPI		0.44	0.0018	+
				PRECIP_POST	T+1	0.31	0.0058	+
				PRECIP_2_PRE	T-2	0.16	0.0331	-
				PRECIP_2_POST	T+2	0.08	0.1165	-

לאינדקס לחץ הפלישה (CPI) הייתה השפעה חיובית המשמעותית ביותר על התבססות הזרעים. כמות המשקעים בשנה שלאחר ההתבססות (precip_post) השפיעה באופן חיובי על התבססות הזרעים. כמות המשקעים בשנתיים שלפני ההתבססות (precip_2_pre) השפיעה באופן שלילי על התבססות הזרעים. הניתוח נעשה בשיטת Stepwise (Prob to enter and prob to leave 0.25. Direction: mixed). השונות המוסברת על ידי כל גורם נקבעה על פי יחסי Residuals sum of squares (RSS).

השפעת מאפייני מיקרו-אתר על פוטנציאל ההתבססות של טטרקליניס

מניתוח χ^2 chi square שבחן האם מיקרו-אתרים בקרבת שיח או סלע משפיעים על סיכויי ההתנחלות, נמצא כי יש מתאם גבוה בין כמות הזרעים שהתבססו בקרבת סלע או שיח לבין התדירות של אותם אלמנטים בשטח הפארק (Fisher's Exact Test: $n=213$, $df=10$, $p<0.0001$). במילים אחרות, לא נמצא מיקרו-אתר מועדף שבו סיכויי ההתבססות של הטטרקליניס גבוהים בהשוואה למיקרו-אתרים אחרים.

דיון ומסקנות

בשנים האחרונות, תצפיות בפארק הטבע רמת הנדיב הראו נתונים מדאיגים אודות ריבוי התנחלות של טטרקליניס מפריק. העץ המחטני ממשפחת הברושיים ניטע בפארק החל משנות השבעים של המאה הקודמת, אך רק בשנים האחרונות עלתה המודעות לכך שברחבי הפארק מתרחשת התנחלות רבה של זרעים. מתמונה זו עלה החשש כי טטרקליניס מפריק הינו מין פולש בישראל. על פי

Richardson *et al.* (2004) הטטרקליניס כבר הוכר כמין פולש בדרום אפריקה ולכן, לא מן הנמנע כי המין יוכר ככזה גם באזורים אחרים בעולם, בייחוד באזורים בעלי אקלים ים-תיכוני. כאמור, ההגדרה של מין פולש היא: מין מאוקלם, או מאזורח (מין גר אשר, בעזרת האדם, התגבר על מכשול או חיץ פיסיים שמנעו ממנו להגיע לאזור הפלישה) בעל יכולת להעמיד כמות גדולה של צאצאים פוריים, אשר חלקם התנחלו במרחק של מעל 100 מטרים מצמח האם, תוך פחות מ-50 שנים. כל זאת עבור מיני צמחים המתרבים באמצעות זרעים (Richardson *et al.*, 2000; דופור-דרור, 2010). בעוד שהגדרה זו תורמת לסיווג מינים כפולשים, לא מבוטאים בה באופן ישיר הקשרים האפשריים בין תכונות צמחים לבין פוטנציאל פולשנות. תכונות ומאפיינים שונים יכולים להיות מזוהים יותר או פחות עם פולשנות, ועל כן מינים שונים יכולים להיות בעלי פוטנציאל פולשנות מסיבות שונות (Catford *et al.*, 2016). מעבר לכך, תופעות של פלישת מינים עשויות להתגבר כתוצאה מההשפעות של שינויי סביבה כדוגמת שינויי אקלים (Parmesan and Hanley, 2015). בעבודה זו, בחנתי את דינאמיקת ההתנחלות של הטטרקליניס והגורמים המשפיעים עליה, בשטח פארק הטבע רמת הנדיב, על מנת להעריך האם מין זה בעל פוטנציאל פולשנות גבוה בתחומי הפארק בפרט, ובחורש הים תיכוני בישראל בכלל. לצורך כך, ומאחר וקיים יחסית מעט ידע ביולוגי-אקולוגי על המין, בעיקר בישראל, היה הכרחי ללמוד ולהכיר את מאפייניו הביולוגיים של העץ הקשורים לייצור זרעים והפצתם, ולבחון גורמי סביבה המשפיעים על התבססות העץ. חשוב לציין כי המחקר התמקד בתמונת המצב הקיימת בשטח נכון להיום (2016-17). ניתוח הנתונים מתבסס על ההנחה כי המצב בהווה משקף את התהליכים שהתרחשו לאורך השנים מאז האינטרודוקציה של הטטרקליניס בשטח הפארק. יתר על כן, מדובר על מחקר בעל אופי תצפיתי, אשר מתייחס לגורמים משפיעים רלוונטיים הקיימים כיום בשטח, ולא מחקר ניסויי, בו הגורמים המשפיעים מופעלים ומבוקרים באופן מלאכותי.

ממצאי המחקר אפשרו לי להעריך את כרונולוגיית ההתפשטות של הטטרקליניס ברחבי הפארק. הפרט הבוגר ביותר שזוהה – בגיל של 51 שנים, נמצא בתוך האזור התחום של גני הזיכרון. בנוסף לפרט זה, קיימים מספר עצים בודדים אשר על פי ההערכות ניטעו בפארק בסוף שנות ה-60 תחילת שנות ה-70 של המאה הקודמת. כלומר, נוכחותו של המין בשטח הפארק נמשכת כבר כ-50 שנים. מרבית העצים בשטח הפארק מרוכזים בשני מוקדים – בקרבת גן הזיכרון ובאזור הדרומי בקרבה למחצבות. בנוסף לשני המקבצים הברורים הללו, ניתן לראות עוד מקבצים קטנים יותר הפזורים ברחבי הפארק בין שני המקבצים הגדולים. ככל הנראה, מקורות הזרעים של אותם מוקדים קטנים הם גם עצים נטועים, שכן בקרבת כל מקבץ קטן של עצים ניתן למצוא מספר עצים שגילם עולה על 40 שנה אשר הוגדרו על ידנו כעצי אם (עצים שהתבססו בשטח הפארק לפני שהיו בו מקורות זרעים ועל כן נחשבים כנטועים). אם כך, המסקנה היא שנטיעות הטטרקליניס התבצעו, ככל הנראה, במספר מוקדים ברחבי הפארק אשר מהם התפשטו ועדיין מתפשטים זרעים.

פוטנציאל פולשנות ביולוגי

מעט מאוד ידוע על מאפייניו הביולוגיים של הטטרקליניס בישראל. מעבר לכך, בעולם, המידע אודות המורפולוגיה והפנולוגיה של העץ רחוק מלהיות עקבי ומלא (Jagel and Stützel, 2003).

פנולוגיה

חקר הפנולוגיה הינו תחום באקולוגיה העוזר לענות על שאלות גלובליות כמו השפעות של שינויי

האקלים על יערות העולם (Schwartz, 1999) וגם על שאלות הקשורות לממשק היער ולדינאמיקה של יערות. במחקר זה היה חשוב לי ללמוד כמה שיותר על המועדים החשובים במחזור הפנולוגי של הטטרקליניס, קרי, מועדי הופעת האצטרובלים, האבקה והבשלת הזרעים. על פי הספרות המחזור הפנולוגי של הטטרקליניס מהופעת האצטרובלים לראשונה ועד להבשלת הזרעים אורך 12 חודשים (Saxton, 1913; Casha, 2015). במחקר הנוכחי תיעדתי את השלבים הפנולוגיים של הטטרקליניס במהלך שנה שלמה ואכן התברר כי ניתן לראות את כל השלבים לאורך השנה, החל מהופעת האצטרובלים הזכריים בתחילת הסתיו וכלה בהבשלת האצטרובלים ופיזור הזרעים בסתיו שבשנה העוקבת. אין בכך כדי להסיק חד משמעית שאורך המחזור הפנולוגי המלא הוא אכן 12 חודשים, היות שישנם גם שלבים בלתי נראים (בעין בלתי מזוינת) הכוללים את ההאבקה וההפריה שאחריהם לא עקבנו במחקר זה.

המשמעות העיקרית שמתקבלת מתיעוד השלבים הפנולוגיים של הטטרקליניס ברמת הנדיב היא שמועד הפצת הזרעים מתרחש בסוף הקיץ – תחילת הסתיו. מעבר לכך, על פי התצפיות בשטח התברר כי כלל הזרעים מפוזרים בעונת ההפצה ורובם המכריע של האצטרובלים נופלים על הקרקע לאחר ההפצה – עדות לכך שתופעת הסרוטיניות אינה קיימת במין זה. באורן ירושלים (*P. halepensis*), למשל, מין החולק עם הטטרקליניס את בית הגידול ברמת הנדיב ואף מתחרה עמו על מרחב המחיה, קיימת תופעת הסרוטיניות (Battisti *et al.*, 2003; Osem *et al.*, 2011). הסרוטיניות מסייעת למין זה, התלוי בהתחדשות מזרעים בלבד (*obligate seeder*), להתחדש לאחר שריפה.

מחזור פנולוגי בעצים מחטניים יכול לנוע משנה ועד לשלוש שנים, בין האבקה להבשלת זרעים (Williams, 2009). בערער מצוי, למשל, נמצאו עדויות למחזור חיים של בין שנתיים לשלוש שנים (Ward, 2010). באורן ירושלים, משך הזמן בין ההפריה להבשלת הזרעים אורך כשלוש שנים (Nathan *et al.*, 1999), כך גם בברוש מצוי (*C. sempervirens*), כאשר בברוש, אשר מבחינה פילוגנטית מקורב לטטרקליניס, המחזור הרפרודוקטיבי עשוי לארוך אף למעלה משלוש שנים (Battisti *et al.*, 2003).

על פי התצפיות שערכתי במהלך הסקר בפארק, ברמת העץ הבודד הייתה אחידות כמעט מלאה במועדי הבשלת האצטרובלים (אחידות שהתבטאה בממדי האצטרובלים, צבעם ומועד פתיחתם), אך ברמת האוכלוסייה ההבדלים במועדי הבשלת האצטרובלים בין העצים השונים היו גדולים במקרים מסוימים. שונות זו יכולה לנבוע מהבדלים גנטיים בין פרטים באוכלוסייה בשטח הפארק, שכן נמצאו עדויות לשונות גנטית בינונית עד גבוהה בין אוכלוסיות קרובות גאוגרפית של טטרקליניס באזור מוצאו (Sanchez-Gómez *et al.*, 2013). מעבר לכך, הבדלים בתנאי מיקרו אקלים או בגילאי הפרטים יכולים להוות גורמים לשונות הפנולוגית המתוארת.

יש לציין כי מאחר ומהלך הסקר לא היה בתדירות יומית או שבועית, ייתכן שהופעת האצטרובלים התרחשה לראשונה בשלב מעט יותר מוקדם מאשר תועד בתצפיות המחקר, קרי סוף הקיץ, כשהאבקה התרחשה בסתיו וההפריה כשלושה חודשים לאחר מכן (Jagel and Stützel, 2003; Casha, 2015). באותו הקשר, במחקר זה לא ניתן היה להעריך את מועד ההפריה, אך ניתן לשער כי זו התרחשה החל מסוף הסתיו ועד לחורף, שכן במהלך החורף ואף באביב האצטרובלים הנקביים החלו לתפוח. בספרות מתואר כי תהליך זה אורך כשלושה חודשים (Saxton, 1913).

פוטנציאל ייצור זרעים

מאפיין חשוב נוסף אשר עוזר להעריך את פוטנציאל הפולשנות, הינו מספר הזרעים המיוצרים

בשנה, אשר למעשה משקף את לחץ ההתנחלות. הממצאים מספירת אצטרובלים במהלך המחקר הראו כי פוטנציאל ייצור הזרעים בפארק הינו גבוה (מעל 530 אלף זרעים לדונם בממוצע עבור האזורים בפארק בהם נמצאים פרטים של טטרקליניס), וכי פוטנציאל זה צפוי לעלות עם הזמן כלומר, עם העלייה במספר העצים בשטח הפארק ובגילם.

ניתן להעריך שמספר הזרעים שיוצרו בממוצע לעץ בשנת 2017 הוא $35,000 \pm 120,000$ זרעים (ממוצע \pm שגיאת תקן, החישוב בוצע על בסיס מדגם העצים שאצטרובליהם נספרו), כאשר הערכים נעים בין 1,512 לבין 346,000 זרעים לעץ, עבור עצים בגילאים 13 עד 45 שנים, בהתאמה. על פי מקור אחד בספרות, הטטרקליניס מייצר את הזרעים במחזוריים של שנתיים עד שלוש (Aoul *et al.*, 2009). היות שבמחקר שלי הערכת ייצור הזרעים ברמת הנדיב נערכה במהלך שנה אחת בלבד, לא ברור עדיין באיזו מידה משקפים ממצאי המחקר את ייצור הזרעים של עצי הטטרקליניס ברמה הרב שנתיית. עם זאת, גם בתצפיות אקראיות נוספות שנערכו בשנה עוקבת לשנת המחקר נראה ייצור זרעים משמעותי. לשם השוואה, Nathan *et al.* (1999) העריכו כי אורן ירושלים (*P. halepensis*) מייצר כ- 17,400 זרעים לעץ בשנה, בישראל, בטווח גילאים רחב החל מגילאי ה-20 ועד לגילאי ה-90. אורן ירושלים – מין האורן הנפוץ ביותר בישראל – נחשב כאחד ממניי המחטניים בעלי פוטנציאל הפולשנות הגבוה בעולם (Richardson and Rejmánek, 2004; Lavi *et al.*, 2005; Osem *et al.*, 2011), וכאחד המינים אשר עשויים להתחרות עם הטטרקליניס בבתי גידול ים תיכוניים (רביצקי, 1971). למרות שעל פי נתוני המחקר שלי נראה כי בהיבט של יכולת רפרודוקטיבית, לטטרקליניס יתרון גדול על פני אורן ירושלים, חשוב להדגיש כי בהערכת פוטנציאל ייצור הזרעים של אורן ירושלים, נבחן לחץ פיזור הזרעים באמצעות מלכודות זרעים ולא נספרו האצטרובלים על גבי העצים.

בעבודה זו בוצעה הערכה של מספר הזרעים המיוצרים על העץ ולא מדידה ישירה של פיזור הזרעים מהעצים באמצעות מלכודות זרעים. כתוצאה מכך, אין התייחסות בעבודה זו לחיוניות הזרעים או לגורמי התנגדות המשפיעים על פיזור הזרעים או גורלם עד להגעתם לקרקע. ידוע, למשל, כי טריפה של זרעים היא גורם התנגדות מאוד משמעותי להתנחלות צמחים (Ziffer-Berger *et al.*, 2017). אמנם במהלך מחקר זה לא נבחן מידע אודות טריפת זרעי טטרקליניס, אך בשטח הפארק יש פעילות רבה של הרביבורים ושל טורפי זרעים (פרבולוצקי, 2000; גלזר, 2013) ויש לשער כי גם זרעי הטטרקליניס נטרפים בשיעורים גבוהים. בהנחה ואכן שיעורי הטריפה של זרעי הטטרקליניס גבוהים, ההשלכות על בית הגידול אינן מתבטאות רק בהשפעה על סיכויי ההתבססות של הטטרקליניס כי אם גם באופן ישיר על בית הגידול עצמו. כתוצאה מפיזור זרעי הטטרקליניס בעונה שאינה שופעת מקורות מזון עבור גראניבורים, צפויה השפעה של העץ, כמייצר מקורות מזון, על האוכלוסיות המקומיות. בהקשר לכך, לא ידועים מנגנונים למניעת טריפה אולם הטטרקליניס ובפרט זרעיו ידועים כמכילים חומרים משניים מסוימים אשר עשויה להיות להם השפעה כנוגדי טריפה (Buhagiar *et al.*, 2000; Chikhoun *et al.*, 2013). על כן, בהתאם לאמור מעלה, יש לשער שטריפת זרעים מהווה גורם מווסת חשוב להתפשטות הטטרקליניס ומומלץ להרחיב את המחקר בנושא זה.

שיעור שרידות הזרעים

למרות שאין אנו יודעים את שיעורי הטריפה, או כל מידע אחר אודות שרידות הזרעים של הטטרקליניס, בהתאם לממצאי לחץ הפלישה הפוטנציאלי (מתוך הערכת ייצור הזרעים) יכולתי לחשב את שיעור השרידות הממוצע של זרעי הטטרקליניס בפארק. באמצעות חישוב זה התקבל

לחץ הפלישה הממשי כיום בשטח הפארק. שיעור השרידות של הזרעים לא נבדק באופן אמפירי, כי אם בהשוואת סך הזרעים הנמצאים כיום בפארק אל מול הערכת ייצור הזרעים הרב שנתי מאז האינטרוזקציה של הטטרקליניס בפארק ועד היום. כלומר, זוהי הערכת שרידות ממשית בהתאם למצב כיום, אך היא מייצגת ראייה רב שנתית. מכאן מצאנו כי רק 350,000:1 זרעים שרדו והגיעו לכדי זריע בגובה של מעל 1 מטר. עם זאת, תיתכן שונות בין-שנתית, לעיתים דראסטית, בזמן ובמרחב בשיעורי השרידות כתלות בכלל גורמי התנגדות המשפיעים על התבססות המין. הערכה זו תואמת תוצאות ממחקר אודות התחדשות זרעים ביערות אורן ירושלים שנערך במספר יערות בישראל (Osem *et al.*, 2013). באותו מחקר התברר כי על אף שלא התבססו נבטים חדשים במהלך כל שנות המחקר, כן נראו נבטים צעירים רבים. כלומר, ייתכנו שנים בהן לא יתבססו זרעים חדשים לעומת שנים בהן תתבסס כמות גדולה של זרעים ("שנות התחדשות").

מאפייני צימוח

קשר גובה-קוטר

כצפוי, תוצאות המחקר מראות כי לגיל ולממדי העץ יש השפעה על לחץ ההתנחלות. מציאת אותם קשרים בין מאפייני הצימוח וממדי העץ לבין לחץ ההתנחלות מאפשרים ללמוד על תמונת המצב של המין בשטח ובהתאם לכך, לתכנן דרכי פעולה לוויסות התהליך. מלבד זאת, היחס שבין גובה העץ לקוטר חשוב מאוד להבנת מאפיינים פיסיולוגיים של העץ הבודד, כמו רגישות או סבילות העץ לגורמים סביבתיים, ואופי הצימוח בתנאים ובשלים שונים. יתרה מכך, יחס זה הינו פרמטר חשוב והכרחי להבנת ההתמרות שמתרחשות בתוך העץ וכיצד הן משפיעות על היחס שבין שרידות לצימוח. אותן ההתמרות גם משפיעות על היחסים בין עצים, ובכך גם על חברת הצומח המקומית, ועל האקוסיסטמה כולה (Ducey, 2012; Hulshof *et al.*, 2015). למרות שהטטרקליניס מתואר כעץ בעל גזע אחד ישר (Baumer, 1983; Morte and Honrubia, 1996; מדמוני ואח', 2011) נצפו ברחבי הפארק פרטים רבים בעלי גזע מפוצל. תופעה זו של ריבוי גזעים אינה ייחודית רק לפארק רמת הנדיב, וככל הנראה מתרחשת בעקבות פגיעות כדוגמת שריפה או רעייה (מדמוני ואח', 2011). בעבודה זו מצאתי קשר לינארי חזק בין קוטר הגזע לגובה הטטרקליניס. זאת בניגוד למחקר קודם שהתבצע באתרים אחרים בישראל, בהם לא נמצא קשר מובהק בין גובה הטטרקליניס לקוטר הגזע (מדמוני ואח', 2011). ככל הנראה, הסיבה לאי ההתאמה בין התוצאות נובעת מכך שבמחקרה של מדמוני ניתחו את המתאם על מדגם שמקורו במספר אתרים שונים עם תנאים שונים. אחד הגורמים אשר לא היה אחיד בכל האתרים ומשפיע במיוחד על יחסי גובה-קוטר הוא צפיפות העצים (Trouvé *et al.*, 2015). בנוסף לכך, צמחים ידועים ביכולתם הפלסטית לשנות את חלוקת המשאבים – צימוח ראשוני המאופיין בהתארכות לגובה לעומת צימוח משני המאופיין בהתעבות הגזע – בהתאם לתנאי הסביבה (Mehtatalo *et al.*, 2015; Trouvé *et al.*, 2015). אם כך, על אף שמדובר באותו המין, וכי עבור רוב מיני העצים ניתן למצוא קשר מובהק חזק בין גובה העץ לקוטר הגזע (Zhang, 1997; Avsar, 2004; Temesgen and v. Gadov, 2004; Hulshof *et al.*, 2015) אינו קבוע בכל בתי הגידול והמערכות האקולוגיות ותלוי במגוון גורמים סביבתיים, כמו הצללה מעצים שכנים או תנאי אקלים (Niklas, 1995; Ducey, 2012). חשוב לציין כי טווח הגילאים של כלל הפרטים בפארק רמת הנדיב הוא מצומצם יחסית (50-7 שנה) עובדה שיכולה להשפיע על האלומטריה שהתקבלה (Zhang, 1997).

האלומטריה שנתקבלה ממחקר זה בין הקוטר לגובה עצי הטטרקליניס תאפשר בסקרים

עתידיים להעריך את גיל העץ גם במקרים של גזעים מפוצלים וזאת על פי גובה העץ. עם זאת, יש לזכור כי הקשרים אשר ישמשו להערכת גילאי העצים ברמת הנדיב לא בהכרח יהיו מתאימים גם עבור אתרים אחרים בהם שוררים תנאי סביבה שונים מאלו שברמת הנדיב.

קשר קוטר-גיל

המשמעות של מציאת מודל לחיזוי גיל העץ באמצעות קוטרו היא חשובה במיוחד בשל הקלות במדידת הקוטר לעומת הקושי וההרסנות הכרוכים בספירת טבעות שנתיות על ידי הוצאת קדחים או כריתה של העץ. אחת הבעיות בחיזוי גיל העץ היא במיקום המדידה על גזע העץ. לרוב ביערנות, מדידת קוטר הגזע נעשית בגובה חזה ועל כן גם ספירת הטבעות. ספירת הטבעות מאפשרת את קביעת גיל העץ באזור הנבדק ולא מיום הנביטה. במינים בעלי קצב צימוח איטי ההבדלים בין גיל העץ בגובה הנבדק לבין הגיל האמיתי יכולים להגיע אף לכמה עשרות שנים (Villalba and Veblen, 1997). למשל, במיני אורן וברוש שנכרתו בבית הכרם נמצא כי ההבדל בין גיל העץ המוערך על פי ספירת הטבעות השנתיות בגדם בפני הקרקע לעומת חתך או קדח בגובה החזה עמד על כשלוש עד ארבע שנים עבור מרבית העצים (מעל 80%, וייץ, 1970). במחקר שלי, מדידת הקוטר וספירת הטבעות בוצעו כולן בגובה קרוב ככל הניתן לגובה הקרקע ולא בגובה חזה. באופן זה מנעתי טעות אפשרית כתוצאה ממיקום המדידה. במחקר זה הראיתי כי עצי טטרקליניס בגובה מטר הם כבני שמונה שנים בממוצע. יש לקחת נתון זה בחשבון במחקרים עתידיים בהם תתבצע הערכה של גיל העץ על בסיס מדידות קוטר או הוצאת קדחים שאינם בגובה פני הקרקע.

הקשר החזק שנמצא בעבודה זו בין גיל הטטרקליניס לקוטר הגזע הוא קשר בעל אופי של עקומת גידול לוגריתמי. המשמעות מכך היא שהעלייה בגיל כתלות בקוטר מתמתנת לאורך הזמן. כלומר במהלך התבגרות העץ עובי הטבעות השנתיות גדל. קשר זה מלמד כי עצי הטטרקליניס הבוגרים ברמת הנדיב נמצאים עדיין בשלב של התגברות הצמיחה, מה שמעיד על חיוניות גבוהה, ועלייה בצפיפות העצים בפארק עם העלייה בגיל הממוצע בפארק. תופעה זו של צמיחה גוברת עשויה להשתנות כאשר העצים יגיעו לשלב ההזדקנות והעלייה השנתית בקוטר תפחת, אולם אין בידנו מידע לגבי הגיל בו צפויה להתרחש האטה בהתפתחות העצים.

בספרות ניתן למצוא עדויות רבות לקשר חזק בין קוטר הגזע של העץ לגילו במינים שונים – בין אם לינארי או לא (Beschta and Ripple, 2007). אולם, חשוב לזכור כי אלומטריות מסוג אלו, המובאות במחקר, אינן מושפעות רק ממין העץ ומאפייניו הפיסיולוגיים אלא גם מהשפעות סביבתיות ואקלימיות ברמת בית הגידול ואף ברמת המיקרו-אתר (Roig et al., 1992; Villalba and Veblen, 1997). קוטר הגזע או שטח בסיס העץ, הינם נגזרות של עובי הטבעות השנתיות. עובי הטבעות השנתיות מושפע מתנאי אקלים – באזור אקלים ים-תיכוני בעיקר בדגש על משקעים – באופן שככל שתנאי האקלים משרים עקה גבוהה יותר כך הטבעות צרות יותר (Mazza and Manetti, 2013; Dorman et al., 2015). באיטליה, למשל, נמצא כי במהלך המאה האחרונה ואף זו שקדמה לה, נצפתה ירידה בקצב התעבות הגזע של אורן הצנובר בעקבות עלייה בטמפרטורות וירידה בכמות המשקעים (Mazza and Manetti, 2013).

על פי הממצאים שנידונו ניתן לסכם כי על אף רצף הבצורות שפקדו את ישראל בשנים האחרונות, לא נראית מגמה של ירידה בקצב התעבות הגזע של עצי הטטרקליניס. יתרה מכך, ממצאי המחקר מראים כי העובי של הגזעים עולה עם גיל העץ. ממצא זה נותן חיזוק משמעותי להשערה כי הטטרקליניס הינו מין עמיד ליובש המתמודד היטב אם תנאי בצורת. עם זאת, חשוב לציין כי במחקר זה עובי הטבעות לא נמדד באופן ישיר ויש מקום למחקר נוסף אשר יבחן את

השינויים הבין-שנתיים בעובי הטבעות אל מול שינויים בתנאי הסביבה, בדגש על שנות בצורת, כפי שבוצע כבר בעבר (Dorman *et al.*, 2015).

קצב התארכות העץ

קצב ההתארכות של עצים הינו פרט מידע חשוב בהערכת מידת הפולשנות של אותו מין. אחת הסיבות העיקריות לכך היא שקצב צימוח מהיר מביא ליתרון בתחרות על משאבים (Lamarque *et al.*, 2011). במקרה של הטטרקליניס בבתה של רמת הנדיב, יתרון זה יכול להתבטא בהצלחה כתחרות על אור (קצב צימוח הצמרות), וכן בריחה מהשפעות שריפה ורעייה. מעבר לכך, עבור מינים מופצי רוח, גובה הצמח הינו גורם מפתח הנמצא ביחס ישר למרחק הפצת הזרעים (Thomson *et al.*, 2011). ככל שקצב הצימוח לגובה גדול יותר כך טווח הפצת הזרעים יגדל מהר יותר (Nathan *et al.*, 2001; Thomson *et al.*, 2011).

קצב ההתארכות הממוצע של עצי טטרקליניס שמצאתי הוא 5.39 ± 15.79 ס"מ בשנה (ממוצע \pm סטיית תקן) עבור טווח הגילאים 51-8 שנים. סטיית התקן הגדולה יכולה להעיד על הבדלים משמעותיים בקצב הגידול בין הפרטים באוכלוסייה שניתן ליחסם לגורמים סביבתיים (Sheffer *et al.*, 2014b) ולשונות גנטיות. על פי הספרות קצב הצימוח של הטטרקליניס נחשב לקצב צימוח איטי (Sghaier *et al.*, 2013, 2016a). יתרה מכך, Osem *et al.* (2011) מצאו כי קצב ההתארכות הממוצע של עצי אורן ירושלים בגובה של שלושה מ' (כלומר, מעל לנוף ה"שיחייה") ברמת הנדיב עומד על כ-21 ס"מ בשנה. עם זאת, מעניין לציין את תובנותיו של רביצקי (1971) אשר סקר את מצב הטטרקליניס בתחנת המחקר באילנות, כעשרים שנים לאחר נטיעתם. בסקירתו הוא מתאר כי צמרותיהם של עצי טטרקליניס שניטעו לצד אורנים וברושים מתבלטות היטב מבין עצי האורן. כלומר, קצב הצימוח של שתילי הטטרקליניס התעלה על זה של האורנים. שילוב של עדויות אלו מחזק את ההשערה כי קצב הצימוח מושפע גם מתנאי בית הגידול וגם מצפיפות העצים שעשויה להאיץ את הצימוח כלפי מעלה כתוצאה מתחרות על אור.

בבחינת הקשר בין קצב התארכות העצים לבין גובהם נמצא כי ישנו מתאם חיובי בין השניים. ייתכן וקשר חיובי זה קשור למידת הסבילות של הטטרקליניס לצל. ישנם מיני עצים, הגדלים בבתי גידול ים-תיכוניים, בתת היער, אשר תחת הצללה קצב הצימוח שלהם איטי ואילו עם התארכות העץ, והיציאה מעל לקו הצמרות, קצב הצימוח מתגבר (Cooper *et al.*, 2011; Prévosto *et al.*, 2014). מנגד, אורן ירושלים תועד כמין אשר דינאמיקת התארכותו הפוכה. קצב ההתארכות של האורן גבוה בשלבי ההתבססות הראשוניים, תחת תנאי הצללה. כאשר קדקודי הצימוח של האורנים יוצאים מעל לחופת היער קצב הצימוח מאט (Sheffer *et al.*, 2014b). ייתכן ואסטרטגיית הצימוח השונות הללו מגדילות את התחרות בין עצי הטטרקליניס והאורן בעיקר בשנות ההתבססות הראשונות.

על בסיס הממצאים אודות קצב הצימוח מתברר כי אוכלוסיית עצי הטטרקליניס בשטח הפארק נמצאת בשלבי צימוח מתגברים וכי עדיין לא נצפו בפארק פרטים בגובה אשר מעליו קצב ההתארכות של הטטרקליניס מתמתן או יורד. המשמעות היא שמעבר לצפיפות העצים שהולכת ועולה בפארק, גם הפוטנציאל הרפרודוקטיבי קרי, לחץ ההתנחלות, נמצא בעלייה, מאחר שנמצא כי לחץ הפלישה עולה בצורה מעריכית עם העלייה בגיל העץ.

ככלל, קצב צימוח של עצים הינו גורם מפתח בחיזוי פוטנציאל הפולשנות שלהם והשפעתם העתידית על מבנה הצומח בבית הגידול אליו פלשו. אמנם, למינים בעלי אסטרטגיית צימוח מהירה פוטנציאל פולשנות גבוה יותר מאשר למינים בעלי צימוח איטי (Lamarque *et al.*, 2011), אך קצב

הצימוח הוזכר בספרות גם בהקשר של עמידות לתנאי יובש, כאשר עצים בעלי קצב צימוח איטי יותר הינם בעלי עמידות גבוהה יותר ליובש (Lopez-Iglesias *et al.*, 2014).

לסיכום נושא זה, קצב הצימוח יכול להשפיע על פוטנציאל הפולשנות של הטטרקליניס. קצב הצימוח הממוצע של הטטרקליניס מראה על כך שכלל העצים בשטח הפארק נמצאים בשלב של צימוח נמרץ. אולם, החשיבות בקצב הצימוח של הטטרקליניס לשם הערכתו כמין פולש ברמת הנדיב טמונה גם בקצב התארכותו ביחס למינים אחרים בבית הגידול ולא רק לקצב הצימוח המוחלט שלו. בהקשר זה, ניתן לבחון את קצב הצימוח של המינים המעוצים השכנים ביחס לצימוח של הטטרקליניס, אך תצפיות בשטח מוכיחות כי פרטי הטטרקליניס מתנשאים באופן כללי מעל לנוף הגריגה, כך שברור כי קצב ההתארכות של הטטרקליניס הינו מספיק להתמודדות מול מינים מעוצים שכנים בשטח הפארק. כמו כן מומלץ לבצע סקר מוכוון המתייחס לעצי טטרקליניס צעירים (בגילאים צעירים משמונה שנים) כדי לאפיין את קצב ההתבססות והצימוח הראשוני של הזרעים, ולבחון האם קצב הצימוח אכן תלוי בהשפעת הצללה.

אינטגרציה של כלל מאפייני הצימוח של הטטרקליניס בשילוב עם פוטנציאל הרבייה מאפשרים ליצור תמונה רחבה אודות כרונולוגיה ההתפשטות של הטטרקליניס בפארק, וחשוב מכך, תחזית להתנחלות והתפשטות המין בעתיד, כפי שיוצג בהמשך.

לחץ ההתנחלות כיום

שילוב הממצאים מניתוח לחץ הפלישה הביולוגי של הטטרקליניס מעלה כי פוטנציאל ייצור הזרעים עולה בכל שנה כתלות במספר העצים המפצים וממדיהם. הגיל הרפרודוקטיבי המינימלי שמצאתי עבור הטטרקליניס הוא 12 שנים. בהשוואה לאורן ירושלים, זהו גיל מאוחר יחסית שכן, האורנים נכנסים לשלב הרפרודוקטיבי בגילאים 5-7 שנים, אולם, האורנים מתחילים בייצור מאסיבי של זרעים רק בסביבות גיל 15 (Lavi *et al.*, 2005). בהתבסס על נתון זה, קיימים נכון למועד סיום הסקר למעלה מאלף פרטים רפרודוקטיביים (בגילאים שונים) בפארק. חישוב המשלב את שיעור שרידות הזרעים הממוצע עם פוטנציאל ייצור הזרעים המוערך של כלל העצים הרפרודוקטיביים בפארק, מראה כי רק בשנת 2017 היו אמורים להתבסס עוד כ-200 פרטים חדשים של טטרקליניס ברחבי הפארק. כאמור, כלל אוכלוסיית הטטרקליניס נמצאת בשלבי צימוח והתפתחות אקספוננציאלים כך שלחץ ההתנחלות צפוי להמשיך ולעלות בשנים הבאות.

הערכת פוטנציאל הפולשנות של טטרקליניס כתלות במאפיינים ביולוגיים

המטרה העיקרית של מחקר זה הייתה הערכת פוטנציאל הפולשנות של הטטרקליניס. כאמור, ישנן מספר דרכים לאפיין מין גר כפולש. אחת מהדרכים שהוצעו מתבססת על תכונות ביולוגיות בלבד של המין הגר. על פי (Rejmánek and Richardson, 1996) שלוש תכונות ביולוגיות המזוהות עם פולשנות של עצים מחטניים ממשפחת האורנים: (1) משקל זרעים קטן, (2) תקופה יובינילית קצרה, ו- (3) מרווח קטן בין תנובות זרעים גדולות (Large seed crops). שתיים מתכונות אלו, תקופה יובינילית קצרה ומרווח זמן קצר בין תנובות זרעים גדולות, מתורגמות למנגנון התרבות מוקדם ומתמשך בקביעות. את המשקל הממוצע הנמוך של הזרע ניתן לשייך למספר תופעות חשובות בתחום הפלישה כמו ייצור מספר גדול של זרעים, יכולת הפצה לטווח רחוק, אחוזי נביטה גבוהים, בריחה מטריפה ובמינים מסוימים גם פחות מנות קור הנחוצות ליציאה מתרדמה (Rejmánek and Richardson, 2003; Richardson and Rejmánek, 2004; Nuñez *et al.*, 2008).

על מנת לחזות רמת פולשנות של מינים ערכו החוקרים ניתוח ראשוני אשר במסגרתו השוו בין שתי קבוצות של עצים – מינים המוכרים כפולשים אל מול מינים שאינם פולשים. כל אחד מהמינים הנבחנו אופיין באמצעות עשר תכונות ביולוגיות, אשר מטרתן לבצע הפרדה (דיסקרימינציה) ולנבא את השתייכותו של אותו מין לאחת משתי הקבוצות. לבסוף, התכונות אשר נמצאו כתורמות באופן מובהק לפונקציה הדיסקרמיננטית, ובאופן עקבי הגדילו את ההבדלים בין שתי הקבוצות, היו שלוש התכונות המתוארות מעלה. אותן שלוש תכונות שולבו לתוך משוואה אשר קובעת את פוטנציאל הפולשנות של המין הנבחן. המשוואה שהתקבלה מגדירה פולשנות של מין באופן שבו אם תוצאת המשוואה הינה חיובית, למין הנבדק סיכויים גבוהים להיות מין פולש, ואילו אם תוצאת המשוואה היא שלילית – למין סיכויים נמוכים להיות מין פולש (Rejmánek and Richardson, 1996, 2003).

בתחילה בוצע ניתוח זה על מיני אורנים בלבד, אולם לאחר מכן המשוואה יושמה בהצלחה גם על מינים מחטניים שאינם אורנים ואף על מינים של מכוסי זרע (Rejmánek and Richardson, 2005; Rejmánek *et al.*, 2005; Richardson and Rejmánek, 2004; 1996). מספר שנים לאחר מכן עודכנה המשוואה לאחר שמין אורן מסוים אשר בעבר נחשב ללא פולשני, התגלה כפולשני (Richardson and Rejmánek, 2004). ההבדל בין שתי הגרסאות של המשוואות משתקף בשינוי קל של מקדמי התכונות הביולוגיות המרכיבות את המשוואה, אולם לא ניכר בהן שינוי רב (Rejmánek and Richardson, 1996; Richardson and Rejmánek, 2004).

בהתאם לניתוח המתואר והמשוואות שהתקבלו בשני המאמרים, ביצעתי ניתוח דומה של פוטנציאל הפולשנות של טטרקליניס מפריק בפארק רמת הנדיב. באשר לפרמטר השלישי של משך התקופה שבין תנובות זרעים גדולות, אין מספיק מידע אודות רמת הסירוגיות של המין. עם זאת, התבססתי על אותו מחקר שהתבצע באלג'יר, ממנו עולה כי הטטרקליניס מייצר זרעים בכמות גדולה אחת לשנתיים עד שלוש (Aoul *et al.*, 2009). מהצבת הפרמטרים שהתקבלו – תחת ההנחה שייצור מאסיבי של זרעים מתרחש אחת לשלוש שנים, במשוואה הראשונה מתקבל ערך $Z=3.94$. כלומר, על פי המשוואה הנתונה, ובהתחשב בממצאים הביולוגיים מתוך סקר זה, סביר כי טטרקליניס מפריק בפארק הטבע רמת הנדיב בעל פוטנציאל פולשנות גבוה. על פי אותה משוואה גם ריצ'רדסון ואח' מצאו כי הטטרקליניס בעל פוטנציאל פולשנות גבוה. מהצבת ערכי המאפיינים הביולוגיים של הטטרקליניס, במשוואה החדשה יותר, מתקבל ערך Z אפילו גבוה יותר (5.05). כלומר, פוטנציאל הפולשנות של הטטרקליניס עולה במשוואה המעודכנת יותר (Richardson and Rejmánek, 2004). מעבר לכך, הכותבים מצאו בדרום אפריקה עדויות לכך שהטטרקליניס הפך למין פולש. מעניין לציין כי ערך הפולשנות (Z) של אורן ירושלים בדרום אפריקה היה גבוה מאוד בהשוואה לטטרקליניס (8.21), הבדל של 5.91 נקודות מהערך שיצא לטטרקליניס על פי המחברים, (Rejmánek and Richardson, 2003). יתרה מכך, הכותבים מתארים על פי הסקר שערכו, כי אורן ירושלים נחשב כאחד מחמשת מיני האורנים הפולשניים ביותר (Richardson and Rejmánek, 2004). בשונה מדרום אפריקה, בישראל אורן ירושלים לא נכלל ברשימת המינים הפולשים היות שהוא נחשב למין מקומי (גלזר, 2013).

חשוב לציין כי תועדו מספר מקרים של מיני עצים אשר על פי המודל שתואר סווגו כפולשים ואילו במציאות הם לא נתגלו ככאלה. ייתכן ומאפיינים ביולוגיים – כמו שרידות זרעים נמוכה כושר התבססות מוגבל או קצב צימוח איטי של הזרעים – שלא נכללו במודל, הם שמונעים מאותם מינים להפוך לפולשים (Rejmánek and Richardson, 1996). המודל מעניק נקודת מבט נוספת לדיון

אודות פוטנציאל הפולשנות של מין זר, בייחוד כאשר הפרמטרים, בהם נעשה שימוש במשוואה, הינם תוצאה של מדידות אשר נערכו בשטח הנבדק.

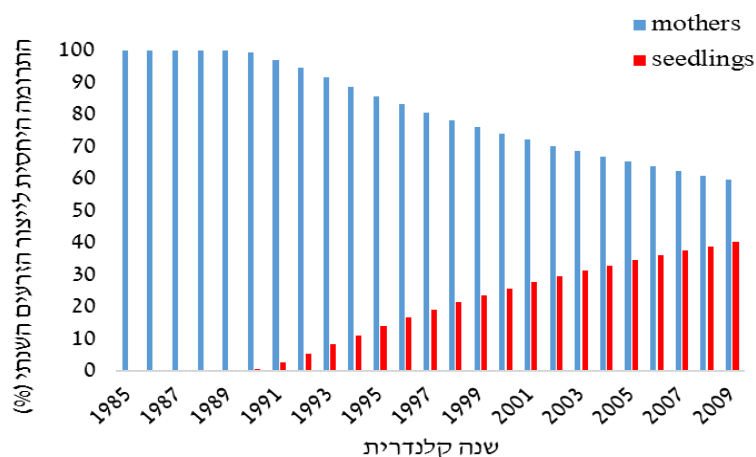
גורמים אקולוגיים המשפיעים על דינאמיקת התנחלות הטורקליניס

הקשר שבין סיכויי ההתנחלות לבין קרבה למקורות זרעים בשטח הפארק

בכדי לבחון את ההשפעה המרחבית של הפצת הזרעים על תהליך ההתנחלות של טורקליניס בשטח הפארק חולקה אוכלוסיית העצים בפארק לשתי קבוצות, כאשר הראשונה היא עצים מפיצים, מעל גיל 40 אשר הנחנו כי הם נטועים, ואילו השנייה היא הקבוצה של עצי הטורקליניס אשר, על פי אותה הנחה, רובה המוחלט הוא תוצאה של הפצת זרעים והתבססות זרעים.

על מנת לתקף את ההנחה, על בסיסה אותה קבוצה ראשונה של 119 פרטים ששימשו כקבוצת עצי האם הנטועים, בחנתי את התרומה הממוצעת של שתי הקבוצות לייצור הזרעים בפארק לאורך השנים. ממצאי המחקר אפשרו לבחון הנחה זו בדיעבד, באמצעות הקשרים שמצאנו בין גילאי העצים לייצור זרעים. מכך עולה כי התרומה הממוצעת – בראייה רב שנתית – של עצי האם לייצור הזרעים בתקופה בה זוהתה פאזת ההתנחלות בפארק קרי, 1990-2009, עומדת על כ-80% (איור 18). עד שנת 1990 תרומתם היחסית של עצי האם לייצור הזרעים הייתה קרובה ל-100%, כאשר עד שנת 2009 היא פחתה בהדרגה לכ-60%. יש לזכור כי מעבר לאותם 119 עצי אם, בשנת 2009 נמצאו בפארק עוד כ-640 עצים (שאנו מניחים כי הם זרעים) בגיל רפרודוקטיבי. כלומר התרומה היחסית של כל פרט מעצי האם היא עדיין גדולה מאשר העצים המתנחלים, אולם ככל שהשנים עוברות תרומתם היחסית של עצים שהתנחלו בפארק באופן עצמאי (זרעים) גדלה.

יתרה מכך, לא ניתן להתעלם מהעובדה כי חלק מן הזרעים אשר התבססו בטווח של עד 35 מ' מעצי האם הם, למעשה, צאצאים ישירים של זרעים של אותם עצים נטועים. כלומר גם אם כל הזרעים אשר זוהו כיום בפארק הם לא בהכרח צאצאים ישירים של עצי האם, פיזורם במרחב עדיין תלוי בקרבה לעצי האם הנטועים. עם זאת, גם אם במציאות מספר העצים הנטועים כיום בפארק שונה מ-119 אין ספק כי לאור המידע הקיים בידינו כיום הנחה זו מספקת לטובת הניתוח. בהמשך ניתן יהיה לפתח מודל דינאמי אשר יביא בחשבון מקורות זרעים מתווספים בשילוב עם התבגרות העצים אשר עשוי להשיג חיזוי מדויק יותר של פיזור הזרעים ברחבי הפארק.



איור 18. התרומה היחסית של עצי האם אל מול זרעים מפיצים בין השנים 1985-1990. מתחילת שנות

ה-90, הגיעו גם הזרעים לגיל הרפרודוקטיבי והחלו לייצר זרעים. בתקופה זו נכנס הטטרקליניס לפאזה ההתנחלות האקספוננציאלית.

את ההשפעה של מאפייני בית הגידול בחננו על קבוצת העצים שהתפשטה באופן ספונטני על ידי הפצת זרעים בלבד (זרעים) תוך התחשבות בקרבה למקורות הזרעים (עצים נטועים). המודל המתאר את הקשר בין מקורות זרעים לעצים מתנחלים, יוצר שלושה תחומים בעלי אופי שונה: בתחום הראשון, עד 35 מ' ממקורות הזרעים, הסיכוי להגעת זרעים הוא גבוה ואחיד. בתחום שבין 35 - 250 מ', דועך הסיכוי להגעת זרעים בצורה אקספוננציאלית חדה. מעבר לטווח זה, פיזור הזרעים בכל תא שטח אינו קשור יותר באופן ברור לקרבה אל עצי אם, אלא מציג דגם סטוכסטי (LDD). כלומר, החוליה העיקרית אשר מקשרת בין פיזור הזרעים בשטח לבין עצי האם היא מקור הזרעים, אולם גם לשרידות הזרעים חשיבות. בטווח הקרוב לעצים המפיצים (עד 35 מ') – עם התרחקות ממקור הזרעים, חלה דעיכה בכמות הזרעים, אולם יתכן שגם לחץ הטריפה הולך ופוחת, כמו גם התחרות שנגרמת מצפיפות הזרעים (Nathan *et al.*, 2000; גלזר, 2013).

לכן, יש לשער כי תחת הטווח של 35 מ' ממקורות הזרעים הסיכויים שווים להגעת זרעים. בטווח הרחוק יותר הסיכויים להגעת זרעים הולכים ודועכים עקב מרחק גובר ממקורות הזרעים. לעיתים פיזור זרעים בטווחים אלו מיוחס להפצה משנית על ידי וקטורים שונים או לאירועי רוח קיצוניים (כגון רוחות בעת שרב, Nathan and Ne'eman, 2004; Nathan *et al.*, 2000; Hämäläinen *et al.*, 2017). בתחום פיזור הזרעים הרחוק ביותר ההפצה היא כבר ספורדית, כאשר מדובר באירועים בודדים ובאחוז קטן מאד של הזרעים (Sheffer *et al.*, 2014a; Lavi *et al.*, 2005). דגם הפצה דומה נמצא באורן ירושלים אולם תחום פיזור הזרעים הראשון (הקרוב ביותר לעצי האם) היה בטווח מעט גדול יותר (כ-50 מ', Sheffer *et al.*, 2014a). מעבר לכך, בבחינת צפיפות זרעי אורן ירושלים, ברמת הנדיב התברר כי הטווח המקסימלי בו צפיפות הזרעים תלויה במרחק מעצי אם מפיצים עולה אף מעל ל-300 מ' (Osem *et al.*, 2011).

דגם הפיזור של דעיכה אקספוננציאלית הוא טיפוסי לצמחים מפיצי רוח בהם יש ירידה חדה ככל שמתרחקים מצמח האם (Nathan *et al.*, 2000; Osem *et al.*, 2011). כאמור, הטטרקליניס הינו מין המופץ באמצעות הרוח (Esteve-Selma *et al.*, 2010). מעבר לעובדה כי מבנה הזרעים מתאים להפצת רוח (זרעים מכונפים, קלי משקל, Hughes *et al.*, 1994), במהלך הסקר צפיתי במספר מקרים של הפצת הזרעים מגובה באמצעות הרוח. בהפצת רוח גובה הצמח מהווה גורם חזק יותר מאשר מסת הזרעים לחיזוי מרחקי ההפצה של מינים שונים, כאשר מרחק ההפצה של זרעים רחוק יותר ככל שהם מופצים מגובה רב יותר (Thomson *et al.*, 2011). מאחר וברמת הנדיב, עצי הטטרקליניס המפיצים לא עלו על גובה של 10 מ', וחלקם אף היו מחצית מכך, ניתן לשער כי גובה ההפצה הנמוך הקטין משמעותית את טווח ההפצה של עצי האם, כפי שהתקבל ממודל ההפצה. מנגד, מכיוון שהמסה של הזרעים המכונפים של הטטרקליניס קטנה מאוד, קיים סיכוי גדול יותר להפצת הזרעים למרחק רב בהשוואה למינים אחרים בעלי זרעים גדולים יותר – כדוגמת אורן ירושלים (Nathan *et al.*, 2000).

באשר להערכת כמויות הזרעים המפוזרים לטווחים המתוארים מעלה, התקבל מהמודל שעד למרחק של 35 מטרים מעץ אם, קיים פוטנציאל להגעת 305 זרעים בכל תא שטח (122 פרטים לדונם), כאשר מעבר לטווח זה ועד לטווח המקסימלי של 250 מ' קיים הפוטנציאל להגעה של 165 זרעים (66 פרטים לדונם). כאמור, המודל אשר מחשב את הצפי להגעת זרעים מתבסס על הימצאות

זרעים בפארק כיום, ולא מתחשב כלל בפוטנציאל ייצור הזרעים המשתנה עם הזמן.

הפצה ארוכת טווח שאינה תלויה במרחק ממקורות הזרעים

הפצה לטווח רחוק (Long distance dispersal, LDD), היא תוצאה של אירועים נדירים יחסית. בהקשר של פלישת מינים זרים לבתי גידול חדשים, אירועי LDD חד פעמיים נחשבים כגורמים מניעים משמעותיים יותר מאשר צורת ההפצה המקומית, על אף שכיחותם הנמוכה (Nathan, 2006). לאחרונה עלתה הסברה כי לטטרקליניס יכולת הפצת זרעים מרחבית מוגבלת בדרום ספרד (Esteve-Selma *et al.*, 2010, 2012). ברמת הנדיב, לעומת זאת, סביר להניח שתופעת ה-LDD קיימת במקרה של הטטרקליניס. אולם, מכיוון שתופעה זו מתרחשת בסבירות נמוכה, בטווחים גדולים מאוד ומונעת מתהליכים סטוכסטיים מורכבים (Levin *et al.*, 2003; Nathan, 2006), קשה מאוד לאמוד את רמת השפעתה. במקרה של הטטרקליניס ברמת הנדיב מצאתי כי לתחום הרחוק (מעל 250 מ') מגיעים כ-3% בלבד מכלל הזרעים המופצים. אמנם זהו אחוז נמוך, אך משמעותו שעל כל 100 זרעים מתנחלים, צפויים להתבסס כשלושה זרעים אשר לאחר 12 שנים יפתחו חזית התנחלות נוספת. כל זאת במקביל להערכה כי כיום בכל שנה מתבססים למעלה מ-100 זרעים ברחבי הפארק.

ממד נוסף אשר יש להתייחס אליו בכל הנוגע לקרנל ההפצה של הטטרקליניס ברמת הנדיב הוא ההשפעה האנתרופוגנית. כשם שהיסטוריית הנטיעה של טטרקליניס ברמת הנדיב אינה ברורה לחלוטין, כך גם מידת מעורבות האדם בפיזור המין ברחבי הפארק מעורפלת.

גורמי ההתנגדות הסביבתיים

מבין המודלים שהושו, המודל הפרסימוני ביותר הכיל את כלל גורמי ההתנגדות שנבחנו במחקר קרי, רעיית בקר, תצורת צומח, היסטוריית שריפה ותצורת מסלע. המשמעות היא שכל גורמי ההתנגדות הללו מהווים נדבך חשוב בקביעת רמת ההתנגדות של בית הגידול להתבססות של זריעי טטרקליניס בשטח הפארק.

רעיית בקר

הרעייה נמצאה כגורם התנגדות חזק להתבססות של זריעי טטרקליניס. הסיכוי להתבססות זרעים ירד משמעותית תחת משטר של רעיית בקר בהשוואה לאזורים שאינם ברעייה. תוצאות אלו מפריכות את ההשערה כי רעיית הבקר תעודד את התבססות הטטרקליניס באמצעות סילוק צמחייה מתחרה כפי שנמצא למשל עבור התנחלות אורן ירושלים בפארק (Osem *et al.*, 2011). ניתן לייחס את ההשפעה השלילית של הרעייה על התבססות הטטרקליניס למספר גורמים שונים, החל בהגדלת סיכויי הטריפה של זרעים עקב הפחתת כיסוי הצמחייה (Osem *et al.*, 2011; גלזר, 2013), עבור להשפעות על נביטה והתבססות ראשונית עקב השפעות על הקרקע כגון הידוק קרקע (Capó *et al.*, 2016), וכלה בפגיעה ישירה בזריעי טטרקליניס על ידי אכילה או רמיסה שלהם (Zamora *et al.*, 2016; Capó *et al.*, 2016; *al.*, 2001). עצים בעלי קצב צימוח איטי כמו הטטרקליניס ברמת הנדיב עשויים להיות רגישים יותר לרעייה מכיוון שהם נשארים למשך תקופה ארוכה יותר בטווח הגבהים המאפשר פגיעה על ידי רעייה (Zamora *et al.*, 2001).

רעיית הבקר בפארק הטבע רמת הנדיב הופסקה בשנות ה-50 של המאה הקודמת וחודשה בתחילת שנות ה-90. כלומר, השפעת הרעייה החלה כאשר חלק גדול מעצי הטטרקליניס שניטעו בפארק כבר היו רפרודוקטיביים, והחלו להפיץ זרעים. רעייה נחשבת לאחד הגורמים העיקריים להיעלמות יערות הטטרקליניס במדינות המקור שלו (Calama *et al.*, 2012; Sghaier *et al.*, 2016a).

אם כי לא ברור אם במדינות אלו מדובר על רעיית בקר או עיזים. בנוסף לכך, מחקרים אחדים תעדו השפעה שלילית של רעייה על זריעים צעירים, בין אם על ידי אכילת הזריעים או רמיסתם (Dufour- Osem *et al.*, 2015; dror, 2007). באחת הדוגמאות Osem *et al.* (2015) הראו כי רעיית בקר הגדילה את סיכויי התמותה של זריעים צעירים של אורן ברוטיה. באותה עבודה הציעו הכותבים כי מניעת הרעייה לתקופה של כ-10 שנים, תסייע להתבססות הזריעים.

בכל הנוגע לפגיעה בעצים בוגרים, יכולת ההתחדשות הווגטיבית (התחדשות מ"סורים") של הטטרקליניס היא טובה מאוד (רביצקי, 1971), לכן צפויה פגיעה פחותה של הרעייה בעצים בוגרים בהשוואה לזריעים צעירים.

מחקר שנערך לבחינת ההשפעה של רעיית בקר על מינים פולשים מכוסי זרע, הראה כי ההשפעה השלילית של הרעייה על המינים הפולשים הייתה גדולה מאשר על המינים המקומיים (Capó *et al.*, 2016). ככל הנראה הסיבה שהמינים הזרים הושפעו יותר מאשר המינים המקומיים קשורה לאדפטציות של המינים המקומיים לרעייה. מעבר לתמותת זריעים צעירים, רעיית הבקר תועדה גם כמנגנון ביולוגי התורם להאטת קצב הצימוח של העץ (Zamora *et al.*, 2001; Capó *et al.*, 2016). הפגיעה בהתפתחות עצים על ידי רעייה נעשית במקרים רבים על ידי אכילה של קדקוד הצמיחה המרכזי מה שמביא להאטה ניכרת בהתפתחות העץ לגובה ומשבש את מבנה העץ (Zamora *et al.*, 2001). יתכן שקצב הצימוח האיטי שהתקבל במחקר זה עבור הטטרקליניס הוא, בין השאר, תוצאה של הרעייה בפארק. דבר זה מקבל חיזוק מריבוי הגזעים המפוצלים המצויים בשטח הפארק. בהקשר זה יש לציין כי כ-60% מהעצים מפוצלי הגזעים (שלא כתוצאה מכריתה) נמצאו בשטח שתחת רעיית בקר.

תצורות צומח

ההשפעה של תצורות הצומח השונות על סיכויי ההתבססות של זריעי טטרקליניס בתחומי פארק הטבע הייתה מורכבת. נמצא כי בתצורת הצומח "שיחייה צפופה", הנשלטת על ידי צמחייה מעוצה בגבהים 0.5-2.5 מ' עם כיסוי צומח של למעלה מ-33% (Bar Massada *et al.*, 2012; Levin *et al.*, 2013) – הסיכוי להתבססות זריעי טטרקליניס היה גבוה בהרבה מאשר בתצורות הצומח "חורש צפוף" או "חורשה צפופה" (צמחייה טבעית מעוצה בגבהים 2.5-5 מ' ועצים נטועים בגובה מעל 5 מ', בהתאמה). ממצאים אלו דומים מאוד לאופי ההשפעה שנמצאה לתצורות הצומח בפארק על התנחלות אורן ירושלים (Osem *et al.*, 2011). מנגד, בהשוואה בין תצורת צומח מסוג "שיחייה דלילה" לבין "חורשה דלילה" (כיסוי של עד 30% מהשטח) התוצאות הראו מגמה הפוכה קרי, בחורשה דלילה סיכויי ההתבססות של זריעי טטרקליניס היו גבוהים מאוד (אין התנגדות להתבססות) לעומת שיחייה דלילה, בה סיכויי ההתבססות היו נמוכים משמעותית.

אם כך, בתצורות צומח שונות, הנשלטות על ידי טיפוסים שונים של צומח ההשפעה של כיסוי הצומח היא שונה. עם זאת, ניתן להבחין במגמה מסוימת לפיה ככל שהצומח המעוצה השולט הוא גבוה יותר, כך הצפיפות שלו מהווה גורם התנגדות חזק יותר וסיכויי ההתבססות פוחתים. מנגד, ככל שהצמחייה המעוצה נמוכה יותר, סיכויי ההתבססות של זריעים דווקא עולים עם העלייה בצפיפות. כלומר השפעת תצורת הצומח על סיכויי ההתבססות של הטטרקליניס משקפת אינטראקציה בין הגובה לבין רמת הכיסוי של הצמחייה ומשתנה במרחב ובזמן.

תחת "שיחייה צפופה" סיכויי ההתבססות של הטטרקליניס גבוהים יותר. תופעה זאת, ניתן לשער, מוסברת בכך שבשלב ההתפתחות הראשוניים, כאשר העצים צעירים וקטנים הם נהנים מכיסוי צמחייה צפוף אשר מגן עליהם מטריפת זרעים ומרעייה, ואף יוצר עבורם תנאים מיטיבים

לשלבי ההתבססות הראשוניים (Gómez-Aparicio *et al.*, 2005; Sheffer *et al.*, 2014b; Ziffer- Berger *et al.*, 2017). במחקר שנערך באלג'יריה, התברר כי מרבית זריעי הטטרקליניס, שאינם נמצאים תחת עצי טטרקליניס בוגרים, נמצאו בעיקר תחת צמחייה נמוכה, עובדה התומכת בממצאי המחקר שלי (Aoul *et al.*, 2009).

בשלבים מתקדמים יותר בהתבססות הזריעים, הצל של הצמחייה הגבוהה מדכא את התפתחותם של העצים וגורם להם להיות יותר פגיעים לתנאי הסביבה ולרעייה (Osem *et al.*, 2011), (Osem *et al.*, 2011; Trouvé *et al.*, 2015; Waitz *et al.*, 2015). זאת, ככל הנראה הסיבה לכך שתחת "חורשה צפופה" פוחתים סיכויי ההתבססות של זריעי הטטרקליניס, ואילו תחת "חורש צפוף" סיכויי ההתבססות נמוכים ביותר. ניתן לקשר ממצאים אלו למסקנות שהתקבלו מקצב הצימוח של הטטרקליניס אשר עולה עם היציאה מהצללה של צומח מעוצה שכן. עדות להשפעה השלילית שיש להצללה על התפתחות והתבססות של זריעי טטרקליניס נמצאה בעבר במספר אתרים שונים בישראל (מדמוני ואח', 2011). חשוב לציין כי מרבית החורשות הגבוהות ברמת הנדיב הן חורשות אורנים. במקרה של חורשות אורנים ישנה השפעה נוספת אשר קשורה לנשר המחטים. נשר של אורנים נמצא כמעטב התחדשות של טטרקליניס, כתלות בעובי הנשר ובצפיפותו (Aoul *et al.*, 2009).

באשר לסיכויי ההתבססות הטטרקליניס בתצורת צומח "עשבוני פתוח" המסקנה אינה חד משמעית. תצורת צומח זו אמנם מראה מגמה של סיכויי ההתבססות נמוכים אך רווח הסמך סביב הערכה זו גדול מאוד. דבר זה נובע כנראה משונות רבה בין השטחים שהוגדרו כתצורת צומח "עשבוני פתוח" בפארק.

היסטוריית שריפה

לא נמצא הבדל מובהק בסיכויי ההתבססות של זריעי טטרקליניס בין אזורים שנשרפו (בשנת 1980) לאלו שלא נשרפו. השריפה הגדולה בפארק רמת הנדיב התרחשה לפני שהחלה פאזת ההתנחלות של הטטרקליניס בפארק, כאשר בנוסף לכך, אנו משערים שבוצעו נטיעות של טטרקליניס גם לאחר השריפה.

לא ניתן לדעת בוודאות כיצד השפיעה השריפה על צפיפות זריעי הטטרקליניס, אשר מלכתחילה הייתה כנראה נמוכה מאוד באותה תקופה. זאת מכיוון שהשריפה התרחשה כעשר שנים לפני המועד שבו אנו מעריכים שהתחיל תהליך משמעותי של התנחלות טטרקליניס בפארק (פאזת התנחלות). בנוסף, התקופה הארוכה (כמעט 40 שנים) יחסית שחלפה מאז השריפה, ככל הנראה, הספיקה לצורך החזרת כיסוי הצומח המעוצה למצב דומה לזה שלפני השריפה. מעבודה שנערכה ברמת הנדיב עולה כי כ-20 שנה לאחר השריפה חזר הצומח לכיסוי זהה לזה שהיה לפני השריפה (ברוידא ואח', 1996). לפיכך, פרק הזמן המוערך שבו שררו בעת ובעונה אחת כיסוי צמחייה מופחת, עקב השריפה, עם התנחלות משמעותית של טטרקליניס היה קצר - כחמש שנים בערך. גם במחקר ארוך טווח שנערך בדרום פורטוגל באזור ים-תיכוני נמצא כי טווח הזמן שלקח לכיסוי הצומח המעוצה לחזור לקדמותו טרם השריפה נע בין 15-50 שנה (Santana *et al.*, 2011).

שריפות ידועות כגורם המעודד פלישה של מינים גרים, לרוב באמצעות יצירת מרחב מחיה מופר והקטנת התחרות עבור המין הפולש (D'Antonio, 2000; Keeley *et al.*, 2003). אירועים יחידניים של שריפה יכולים לעודד התפתחות של צומח עשבוני, אשר במקרים רבים מהווה תחרות גדולה לעצים מתחדשים כאורנים (Osem *et al.*, 2011). אחת הסיבות לכך שבמקרה של הטטרקליניס, מצאתי השפעה נמוכה של השריפה קשורה, ככל הנראה, גם לכך שההתנגדות של

תצורת הצומח "עשבונני" להתבססות הטטרקליניס אינה חד משמעית.

כפי שצוין בהקשר של רעיה, הטטרקליניס הוא מין בעל יכולת גבוהה להתחדשות וגטטיבית לאחר פגיעה. כלומר ייתכן שהשריפה הביאה לתמותה בקרב זריעים צעירים אך עצים בוגרים נפגעו פחות בשל יכולתם להתחדש לאחר שריפה, ואף יתכן שעצים אלו יישבו מהר יחסית לשלב רפרודוקטיבי לאחר השריפה.

גאולוגיה

ברמת הנדיב מופו שלוש תצורות גאולוגיות מרכזיות: (1) "תצורת זכרון" הכוללת מסלע מסוג דולומיט קשה ולא משוכב, עם מעט מופעים של גיר. בתקופה היווצרות תצורה זו היה אזור הכרמל קצה מדף היבשת ונוצרה בו שונת חזיתית. על כן תצורה זו מאופיינת בריף מחסום דולומיטי. (2) "תצורת שפיה" - תצורה וולקנית הכוללת מסלע טוף חרסית וחואר. תצורה זו הינה תוצאה של התפרצויות געשיות שהתרחשו באזור. (3) "תצורת שונה" הכוללת סלעי גיר רכים המכילים שברי שלדים, סלעי גיר קשה ומעט דולומיט. על גבי המסלע מתצורת זכרון התקבלו סיכויי ההתבססות של זריעי הטטרקליניס שהיו נמוכים בצורה מובהקת בהשוואה לסיכויי ההתבססות על המסלע מתצורת שונה (בר, 1988; בר וקפלן, 2005).

על אף שמדובר בשתי תצורות של מסלע קשה שהינן די דומות, סיכויי התבססות הטטרקליניס על תצורת שונה היו גבוהים יותר מאשר על תצורת זכרון. הצומח המאפיין שתי תצורות מסלע אלו הוא דומה, אולם ייתכנו הבדלים ברמות הכיסוי ובגובה הצומח, אשר תלויים, בין השאר, בכיסים קארסטיים, הגורמים לאובדן מהיר של מי משקעים (פרבולוצקי, 2000; בר וקפלן, 2005).

על גבי תצורת שונה התפתחו שני מופעי סלע עיקריים אשר אחד מהם כולל את מסלע הגיר הקשה הקרבונטי מלא הסדקים ואילו המופע השני הוא של סלע שוניתי מאסיבי, עם שיעור נקבוביות גבוה המאפשר חדירת מים אל תוך הסלע ומניעת חלחול. המעבר בין טיפוסי הקרקע שנוצרים על מופעי מסלע זה הוא הדרגתי ומטושטש, שכן הם מצויים בסמיכות זה לזה. לא מן הנמנע שאף יתקבל ערבוב של שני מופעים אלו (בר, 1988; בר וקפלן, 2005). מתוך כך, ניתן להסיק כי על גבי המסלע הגירי מתצורת שונה ייתכן ויתפתחו תנאים טובים יותר להתבססות זריעים, בדגש על הטטרקליניס אשר לו רשת צפופה של שורשים בעלי יכולת לחדור לסדקים ורווחים בין סלעים (רביצקי, 1971). עם זאת, אין לנו כיום מספיק מידע אשר יכול להציע הסבר חד משמעני להבדל ברמת ההתנגדות בין תצורות המסלע זכרון ושונה.

מסלע הטוף אשר מאפיין את תצורת שפיה מהווה מצע גידול מיטבי לצמחייה בהשוואה לתצורות המסלע האחרות אשר נידונות בפרק זה, בעקבות זמינות מים גבוהה יותר (בר, 1988; בר וקפלן, 2005). ככל הנראה, הסיבה לכך שסיכויי ההתבססות של הטטרקליניס על גבי מסלע זה לא גבוהים – על אף התנאים הטובים להתבססות המצופים ממסלע זה – היא התפתחות של חורש צפוף וגבוה (בר וקפלן, 2005) המאפיין מסלע זה בפארק. כפי שהתברר במחקר שלי, תצורות צומח גבוהות וצפופות מגבילות את התבססות הטטרקליניס.

מיקרו אתר

במחקר זה לא נמצאה השפעה של תנאי מיקרו-אתר על התבססות טטרקליניס בפארק. זאת למרות שמיקרו-אתר ידוע בתור אחד הגורמים המשפיעים על התבססות ושרידות של עצים. התנאים הנוצרים במיקרו-אתר יכולים לעודד התבססות עצים ושיחים באמצעות הצללה (בעיקר עבור עצים

הדורשים צל) או הגנה מפני רעייה; קירבה לסלע יכולה לעודד התבססות באמצעות הגדלת זמינות המים לזריע (Waitz *et al.*, 2015). עם זאת, במחקר שלי לא נמצאה השפעה ברורה לתנאי המיקרו-אתר אשר התייחסו לקרבה לסלע או לשיח.

יש לציין כי הזריעים אשר נבדקו במחקר שלי הינם זריעים בוגרים יחסית (לרוב, מעל 8 שנים). סביר כי למיקרו-אתר השפעה גדולה בעיקר על הזריעים בשנותיהם הראשונות. לצורך השוואה, בבחינת ההתבססות של אורן ירושלים בשני אתרים בישראל המתארים אקלים ים-תיכוני יבש, נמצא כי התבססות האורנים מעודדת מאוד מהימצאות של סלעים ושיחים במיקרו-אתר בהם התבססו הזריעים (Waitz *et al.*, 2015). מנגד, כאשר נבחנה השפעה של מיקרו-אתר על התארכות אורנים תחת אקלים ים-תיכוני בישראל – לא נמצאה השפעה (Sheffer *et al.*, 2014b).

היובשנות כגורם להתפרצות

מאפייניו הביולוגיים, כמו גם גורמי ההתנגדות בבתי הגידול השונים שבשטח הפארק מציירים תמונה ברורה אודות דפוס ההתפשטות של הטטרקליניס ולחץ הפלישה המתגבר. עם זאת, נותר עוד נעלם אחד הנוגע למניעים להתפרצות המין בשטח הפארק בשנים האחרונות. אחת ההיפותזות שעלתה במחקר זה היא ששינויי האקלים, בדגש על עלייה ביובשנות ובתדירות בצורות בשנים האחרונות, הם שהביאו להתפרצות הטטרקליניס בשטח הפארק.

את השפעת כמות המשקעים השנתית על התבססות הטטרקליניס בחנתי באמצעות ניתוח של הקשר בין השונות הבין-שנתית בכמות הגשם לבין השונות במספר הפרטים שהתנחלו בפארק בכל שנה. המודל הפרסימוני ביותר שהתקבל בניתוח רגרסיה מרובת משתנים הראה כי ישנם הבדלים בין השפעת המשקעים טרם התבססות הזריעים לבין השפעתם בשנים שלאחר ההתבססות על מספר הזריעים החדשים המתבססים בפארק מדי שנה.

לא נמצא קשר בין כמות המשקעים השנתית בשנת התבססות הזריעים, כמו גם בשנה שקדמה להתבססות, לבין מספר הפרטים המתנחלים השנתי. לעומת זאת, נמצא קשר חיובי מובהק בין כמות המשקעים בשנה שלאחר שנת הנביטה לבין מספר הפרטים המתנחלים. תוצאה זו הגיונית מבחינה ביולוגית, שכן המשקעים בשנה שאחרי הנביטה משפיעים על הישרדותו של הנבט ויכולתו לצלוח את הקיץ היבש ולהתבסס. מים הינם גורם הכרחי וחשוב להתפתחות ושרידות צמחים (Lopez-Iglesias *et al.*, 2014), כאשר במערכות מוגבלות מים, השנים הראשונות לאחר הנביטה ידועות כצוואר בקבוק להישרדות מיני צמחים בכלל ועצים בפרט (Sánchez-Gómez *et al.*, 2006). ממצא זה אינו תומך בהשערת המחקר לפיה יובש גובר הוא הסיבה להתפרצות הנצפית של טטרקליניס בשנים האחרונות בפארק רמת הנדיב.

בניגוד לקשר החיובי שתואר, נמצא גם כי לכמות המשקעים בשנתיים שלפני שנת הנביטה היה קשר שלילי למספר הזריעים המתנחלים בפארק, אם כי קשר זה היה פחות חזק והסביר חלק קטן יותר מהשונות. אחד ההסברים האפשריים לקשר שלילי זה הוא הקצאת משאבים רבה יותר של עצי הטטרקליניס לטובת מאמץ רפרודוקטיבי בשנים מעוטות משקעים. מחקרים רבים הראו כי מצבי עקה זמניים כדוגמת חום עז ויובש הביאו להתמיינות מוגברת של ניצנים לפריחה ולייצור מוגבר של זרעים במיני צמחים שונים (Kozłowski and Pallardy, 2002).

על פי תוצאות המחקר נראה כי הגורם העיקרי שהכתיב את העלייה בקצב ההתנחלות הוא העלייה העקבית בלחץ ההתנחלות, אשר זו נובעת מהדינאמיקה הטבעית של האוכלוסייה. כלומר, קצב ההתנחלות עולה עם השנים מכיוון שעם הזמן יש יותר ויותר עצים בוגרים, רפרודוקטיביים, אשר מפיצים יותר ויותר זרעים.

מחקר על השפעות של שינויי אקלים על תפוצת הטטרקליניס בספרד הראה כי למשקעים יש השפעה על דינאמיקת ההתנחלות של הטטרקליניס (Esteve-Selma *et al.*, 2010, 2012). אולם, על פי כותבי המאמר, גורלו של הטטרקליניס בספרד תחת שני תרחישים של שינויי אקלים, לא יהיה כרוך בשינוי בדפוסי ההתבססות של המין כי אם במעבר בין בתי הגידול. על כל הנאמר לעיל חשוב להוסיף כי הניתוח שנעשה במחקר זה בנוגע לקשר בין כמות המשקעים לבין קצב ההתבססות של זריעי טטרקליניס אינו מכסה את 8 השנים האחרונות טרם המחקר. שנים אלה התאפיינו ברצף של בצורות. עם זאת, גם בעשורים הקודמים היו שנות בצורת רבות. בעתיד ניתן יהיה לבחון אם לרצף שנות הבצורת שאפיין את העשור האחרון הייתה השפעה על הדינאמיקה של התפתחות אוכלוסיית הטטרקליניס בפארק.

צפי התנחלות עתידי

מהמחקר עולה כי הגורם העיקרי לכרונוולוגית ההתנחלות של הטטרקליניס והתפרצות המין בשטח הפארק הוא, למעשה, הדינאמיקה הטבעית של האוכלוסייה המתנחלת בבית גידול חדש. דינאמיקה זו מאופיינת בדפוס אקספוננציאלי אשר בתחילתו שלב איטי בו המין מבסס בהדרגה עוד ועוד מקורות זרעים ובהמשכו קצב גובר של התנחלות שעשוי להצטייר כהתפרצות (Richardson and Pyšek, 2006; דופור-דרור, 2010). בשנים האחרונות אנו חוזים בתופעה של גידול מהיר של האוכלוסייה ועלייה בצפיפות הפרטים בפארק, ולא נראית, לעת עתה, כל מגמה של התמתנות בקצב ההתנחלות.

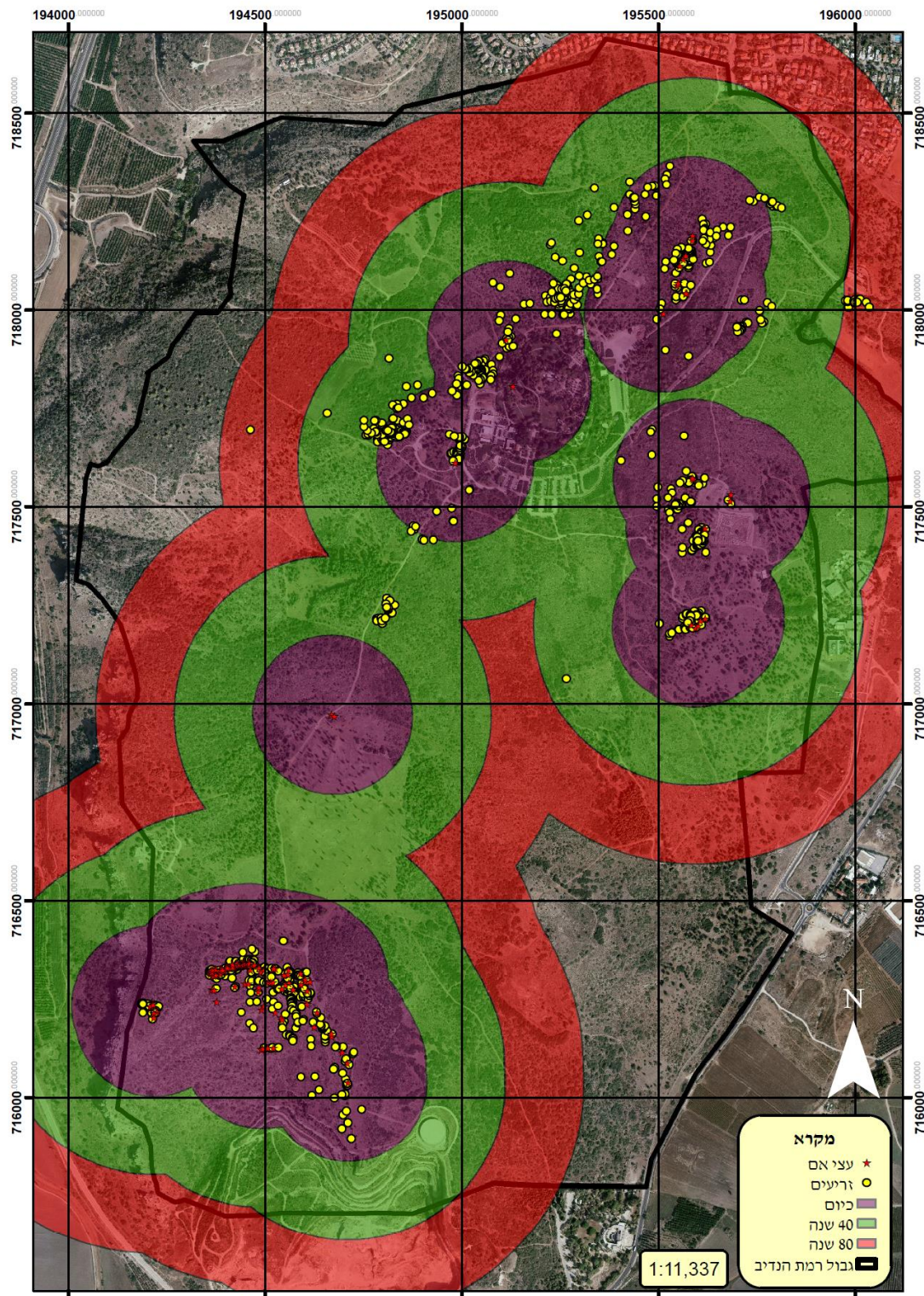
ממד כמותי

ניתן להשתמש בתוצאות המחקר על מנת לחזות את עצמת הפלישה המשוערת של זריעי טטרקליניס באמצעות משתנים אשר ידועים בשלב זה. הממצאים שהתקבלו מפרוטנציאל ייצור הזרעים, כתלות בגילאי העצים המפיצים בפארק, בשילוב עם שיעור שרידות הזרעים והתבססות זריעים מראים כי בשנת 2029 צפויים להתבסס, בקירוב, פי שישה יותר זריעים מאשר הכמות שחושבה לשנת 2017. על פי נתוני המחקר, אנו חוזים כי ב-12 השנים הקרובות יתנחלו ברחבי הפארק עוד כ-5,000 פרטים חדשים. כל זאת בהנחה שמגמות ההתנחלות מ-30 השנים האחרונות יימשכו ולא יהיו בהם שינויים. כתוצאה מגורמי סביבה (למשל, באקלים) או גורמים אנושיים (למשל, ממשק הפארק) שונים. כלומר, כל עוד מגמת ההתנחלות נמשכת כפי שהיא אז במהלך השנים הבאות אנו צופים המשך עלייה אקספוננציאלית בקצב ההתנחלות.

ממד מרחבי

על פי פיזור העצים בפארק כיום, עבור כל עץ אם, מעל גיל 40 שנים, ישנו בממוצע פרט מבוסס אחד לערך (מעל גיל שמונה שנים), שנמצא במרחק של 200 מ' מאותו עץ אם. כמובן, שישנם עוד הרבה פרטים שהתבססו במרחקים קטנים מטווח זה אולם, המסקנה המתקבלת מכך היא שעבור כל זריע שנמצא במרחק של 200 מ', בעוד 40 שנה יהיה עוד עץ אחד שיימצא במרחק של 400 מ', מעצי האם. כלומר, חזית ההתנחלות של הטטרקליניס בשטח הפארק עומדת על קצב התקדמות ממוצע של כ-100 מ' בתקופה של 20 שנה. על פי הגדרה מקובלת, צמח פולש מעמיד זריעים במרחק של 100 מ' מצמח האם בתוך תקופה של עד 50 שנה (Richardson *et al.*, 2000). כל זאת, ללא התחשבות בהפצה ארוכת טווח (LDD) שקשה יותר לחזות את התבנית שלה. על פי תחזיות אלה, תוך 40 שנים אוכלוסיית הטטרקליניס תתפשט על פני כשני שלישים משטח הפארק, ואילו תוך 80 שנים חזית

ההתקדמות של הטטרקליניס עשויה לכסות כמעט את כל שטח הפארק (כ-86% מכלל השטח), ואף באזורים מסוימים תפרוץ את גבולות הפארק (איור 19).



איור 19. חזית ההתקדמות של טטרקליניס מפריק בשטח פארק הטבע רמת הנדיב, כיום, וההתקדמות הצפויה בעוד 40 שנה ובעוד 80 שנה.

סיכום

המשמעות העיקרית והמידית המתקבלת ממחקר זה הינה שהטרקליניס הוא מין פולש ברמת הנדיב. במובן הכמותי, מדובר במין המסוגל להעמיד כמויות גדולות של זרעים תוך טווח זמן מצומצם. במובן המרחבי רמת הפולשנות של הטרקליניס אינה אגרסיבית, כאשר במהלך 30 השנים האחרונות, תקופה המשקפת את פאזת ההתנחלות של המין בפארק, לא נצפתה התפשטות רחבה בכל מרחב הפארק וכי מרבית הזרעים מרוכזים עדיין סביב מקורות הזרעים. עם זאת, חשוב להבהיר כי הטרקליניס, כמין פולש, הוא בעל יכולת גבוהה במיוחד להתנחל בתוך צמחיית החורש הסבוכה ולהתמודד היטב מול גורמי ההתנגדות של בתי גידול טבעיים ולא מופרים. זאת, בשונה ממינים פולשים אחרים, כמו שיטה כחלחלה *Acacia saligna* או אמברוסיה מכונפת *Ambrosia confertiflora*, אשר מתנחלים בעיקר בשטחים מופרים כגון צידי דרכים, שולי שדות ולאורך גדות נחלים (ריוב וכהן, 2015).

לא הצלחתי לקשור בין מה שנראה כהתפרצות של הטרקליניס בפארק לבין שינוי שחל בתנאי האקלים, או בממשק הפארק. אולם, כן מצאתי השפעה של משקעים על התבססות הזרעים. יתרה מכך, לא מן הנמנע כי ההשפעה של מיעוט המשקעים קיימת כיום ואף תגבר בשנים הקרובות. למעשה, תהליך ההתנחלות של הטרקליניס בפארק הטבע של רמת הנדיב משקף תהליך טיפוסי של התנחלות מין זר בבית גידול חדש (דופור-דרור, 2010), אשר מאופיינת בשלב התנחלות איטי (שלב השהייה) ושלב התפשטות מתגבר (שלב אקספוננציאלי). על פי כל המדדים (לחץ הפלישה וקצב הגידול של העצים) והממצאים שעולים מהמחקר, אוכלוסיית הטרקליניס נמצאת כיום בשלב של קצב גידול אקספוננציאלי, המתגבר משנה לשנה ואין אנו יודעים כרגע מתי, אם בכלל, הוא צפוי להיעצר או להתמתן.

רעיית בקר, צומח מעוצה גבוה וצפוף ושיחיה דלילה מהווים גורמי התנגדות חזקים להתבססות הטרקליניס בשטח הפארק. כנגזרת מכך, ייתכנו אף אפקטים שליליים חזקים יותר על סיכויי ההתבססות של הטרקליניס תחת שילוב של שניים או יותר מגורמי ההתנגדות הללו כפי שדווח בעבר (Osem et al., 2015).

ללא התערבות ממשקית הטרקליניס צפוי להתנחל במרבית שטח הפארק עד לסוף המאה הקרובה.

המלצות להמשך

המלצות ממשקיות

1. מבחינה ממשקית, ניתן לשלוט בתהליך ההתנחלות באמצעות כריתה של העצים. אולם, פעולה גורפת של כריתה כל העצים בפארק עשויה להיות קשה ויקרה. באופן ממוקד יותר ניתן להוריד כ-90% מלחץ הפלישה בפארק באמצעות טיפול במקורות הזרעים העיקריים שמשמעותו כריתה של 300-400 עצים (טבלה 5). במידת הצורך, ניתן גם לרכז את המאמץ לבלימת ההתפשטות באזורים יותר מועדים לפולשנות, למשל בתצורות צומח מסוימות כמו "חורשה דלילה" או "שיחיה צפופה". מעבר לכך, חשוב לזכור כי רעיית בקר הינה גורם המווסת את התנחלות הטרקליניס ועל כן ניתן להיעזר בכלי זה.
2. מומלץ לתזמן כריתות בסוף האביב או תחילת הקיץ בטרם הבשלת הזרעים.

3. יש צורך לבחון טיפולי המשך לאחר כריתות על מנת למנוע התחדשות בלתי רצויה מסורים (ראה נספח מס' 3). במהלך המחקר, ניסינו שיטות הדברה שונות לאחר טיפולי הכריתה שביצענו (נספח 3). על מנת להגות שיטות הדברה יעילות לטיפול יש לנטר את אותם גדמים ולהעריך את מידת התחדשותם.

טבלה 5. התרומה להקטנת לחץ הפלישה המתקבלת מכריתת עצים בטווחי גילאים שונים.

ages	# trees	% invasion pressure
30-40	406	57
30-51	483	96
32-51	419	93
33-51	371	89
34-51	344	87
40-51	119	51

המלצות להמשך מחקר

1. מומלץ לבצע ניטור ממוקד של פרטים נבחרים בשטח הפארק על מנת להשלים מידע חסר בנוגע לשונות בין שנתית בייצור הזרעים.
2. מומלץ לבחון השפעת רעייה של עיזים על זריעי טטרקליניס גורם אשר לא נבחן במחקר זה.
3. לצורך לימוד ההשפעות האפשריות של הטטרקליניס על בתי הגידול בהם הוא מתנחל דרוש מחקר נוסף שכולל ניטור ארוך טווח.
4. מומלץ ללמוד על החשיבות של מיקוריזה כגורם המשפיע על כושר ההתבססות של עצי טטרקליניס בבתי גידול בישראל

רשימת ספרות

- בר, י. (1988) *הגיאולוגיה של רמת הנדיב*.
- בר, י. וקפלן, מ. (2005) *הגיאולוגיה והקרקעות של רמת הנדיב*.
- ברוידא, ח., קפלן מ. ופרבולוצקי א. (1996) *שינויים בכיסוי הצומח המעוצה ברמת הנדיב והשפעת שריפה – סקר היסטורי מתצלומי אוויר, אקולוגיה וסביבה : רבעון לאקולוגיה, לאיכות הסביבה ולשמירת הטבע והנוף, 3, ע"מ 127-132*.
- גלזר, ד. (2013) *טריפת זרעים כגורם המווסת התנחלות של אורן ירושלים בבתי גידול ים-תיכוניים*.
- גרינצוויג, ז., נבון י., כהנס ד., דירס א. ודומבור ר. (2010) *יתהליכים מרכזיים במחזוריים ביוגאוכימיים בגריגת בר-זית ברמת הנדיב*.
- דופור-דרור, ז. מ. (2010) *הצמחים הפולשים בישראל. העמותה לעידוד וקידום שמירת הטבע במזה"ת, המשדד לאיכות הסביבה, רשות הטבע והגנים*.
- דופור-דרור, ז. מ. (2015) *הגדרת צמחים פולשים והתייחסות למעמדו של אקליפטוס המקור כפולש אפשרי בישראל, כלנית 2*.
- ספריאל א. (2010) *התכנית הלאומית למגוון ביולוגי בישראל*.
- הר, נ. (2017) *אורן קפריסאי, האם מין פולש, האם אכן מין זר או מין מקומי שכמעט ואינו מופץ מחוץ לעומדי היער*.
- וייץ, י. (1970) *מקדמים במידות עצי מחטי, ליערן, (4)20, ע"מ 111-113*.
- מדמוני, ע., ריוב י. ואיזנבנד א. (2011), *התפתחות טטראקליניס מפריק באזורים שונים בארץ, יער, 12, ע"מ 37-45*.
- פרבולוצקי, א. (2000) *פארק רמת-הנדיב - "כרטיס ביקור" אקולוגי, אקולוגיה וסביבה : רבעון לאקולוגיה, לאיכות הסביבה ולשמירת הטבע והנוף. תל אביב : החברה להגנת הטבע, 6, ע"מ 141-142*.
- רביצקי, ב. (1971) *טטראקליניס ואיקלומו כעץ יער בארץ, ליערן, (3-4)21, ע"מ 63-67*.
- ריוב, י., כהן ע. (2015) *קריטריונים להגדרת צמחים פולשים בישראל ולהערכת הסיכון, כלנית 2*.
- שילר, ג. (2000) *תולדות יער נטע-אדם ברמת הנדיב, אקולוגיה וסביבה : רבעון לאקולוגיה, לאיכות הסביבה ולשמירת הטבע והנוף. תל אביב : החברה להגנת הטבע, 6, ע"מ 216-217*.
- Abbas, Y., Ducouso, M., Abourouh, M., Azcón, R. and Duponnois, R. (2006)
'Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters

- woodlands in Morocco', *Annals of Forest Science*. 63(3), pp. 285–291.
- Abbas, Y., Eddine, S., Yakhlef, B., Prin, Y., Arahou, M., Abourouh, M. and Duponnois, R. (2013) 'Growth and nutrition of *Tetraclinis articulata* (Vahl) Mast . cultivated in different rhizosphere soils collected from *Tetraclinis* stand', *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 17(1), pp. 3–11.
- Aoul, S. H., Chouieb, M. and Loisel, R. (2009) 'Effect of environmental factors on - natural regeneration of *Tetraclinis articulata* (Vahl, Master) in Oran region (Algeria)', *Ecologia Mediterranea*, 35, pp. 19–30.
- Avsar, M. D. (2004) 'The Relationships between Diameter at Breast Height, Tree Height and Crown Diameter in Calabrian Pines (*Pinus brutia* Ten.) of Baskonus Mountain, Kahramanmaras, Turkey', *Journal of Biological Science*, pp. 437–440.
- Bar, P. (2017) 'Visitor trampling impacts on soil and vegetation: the case study of Ramat Hanadiv Park, Israel', *Israel Journal of Plant Sciences*, pp. 1–17.
- Battisti, A., Cantini, R., Rouault, G. and Roques, A. (2003) 'Serotinous cones of *Cupressus sempervirens* provide viable seeds in spite of high seed predation', *Annals of Forest Science*. EDP Sciences, 60(8), pp. 781–787.
- Baumer, M. (1983) '*Notes on Trees and Shrubs in Arid and Semi-arid Regions*'.
- Beschta, R. L. and Ripple, W. J. (2007) 'Wolves, elk, and aspen in the winter range of Jasper National Park, Canada', *Canadian Journal of Forest Research*, 37(10), pp. 1873–1885.
- Buhagiar, J., Podesta, M. T. C., Cioni, P. L., Flamini, G. and Morelli, I. (2000) 'Essential oil composition of different parts of *Tetraclinis articulata*', *Journal of Essential Oil Research*, 12(1), pp. 29–32.
- Calama, R., Sánchez-González, M., Garchi, S., Ammari, Y., Cañellas, I. and Tahar, S. (2012) 'Towards the sustainable management of thuya (*Tetraclinis articulata* (Vahl.) Mast.) forests in Tunisia: models for main tree attributes', *Forest Systems*, 21(2), pp. 210–217.
- Canham, C. D. and Uriarte, M. (2006) 'Analysis of neighborhood dynamics of forest ecosystems using likelihood methods and modeling', *Ecological Applications*. Wiley Online Library, 16(1), pp. 62–73.

- Capó, E. A., Aguilar, R. and Renison, D. (2016) ‘Livestock reduces juvenile tree growth of alien invasive species with a minimal effect on natives: a field experiment using exclosures’, *Biological Invasions*, 18(10), pp. 2943–2950.
- Casha, A. (2015) *Flora of the Maltese Islands*. LULU Press.
- Catford, J. A., Baumgartner, J. B., Vesk, P. A., White, M., Buckley, Y. M. and Mccarthy, M. A. (2016) ‘Disentangling the four demographic dimensions of species invasiveness’, *Journal of Ecology*, pp. 1745–1758.
- Cattau, C. E., Fletcher, R. J., Kimball, R. T., Miller, C. W. and Kitchens, W. M. (2017) ‘Rapid morphological change of a top predator with the invasion of a novel prey’, *Nature Ecology and Evolution*. Springer US, 2(January), pp. 1–8.
- Chikhouné, A., Hazzit, M., Kerbouche, L., Baaliouamer, A. and Aissat, K. (2013) ‘Tetraclinis articulata (Vahl) Masters essential oils: Chemical composition and biological activities’, *Journal of Essential Oil Research*, 25(4), pp. 300–307.
- Cooper, A., Shapira, O., Zaidan, S., Moshe, Y., Zangy, E. and Osem, Y. (2014) ‘Oak restoration in water-limited pine plantations: Interactive effects of overstory light interception and water availability on understory oak performance’, *European Journal of Forest Research*, 133(4), pp. 661–670.
- D’Antonio, C. M. (2000) ‘Fire, plant invasions, and global changes’, *Invasive species in a changing world*. Island Press Washington, DC, pp. 65–93.
- Derak, M., Cortina, J., Taiqui, L. and Aledo, A. (2018) ‘A proposed framework for participatory forest restoration in semiarid areas of North Africa’, *Restoration Ecology*, 26(April), pp. S18–S25.
- Djouahri, A., Boudarene, L. and Meklati, B. Y. (2013) ‘Effect of extraction method on chemical composition, antioxidant and anti-inflammatory activities of essential oil from the leaves of Algerian *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters’, *Industrial Crops and Products*. Elsevier B.V., 44, pp. 32–36.
- Dorman, M., Perevolotsky, A., Sarris, D. and Svoray, T. (2015) ‘The effect of rainfall and competition intensity on forest response to drought : lessons learned from a dry extreme’, *Oecologia*, 177(4), pp. 1025–1038.

- Ducey, M. J. (2012) 'Evergreenness and wood density predict height-diameter scaling in trees of the northeastern United States', *Forest Ecology and Management*. Elsevier B.V., 279, pp. 21–26.
- Dufour-dror, J. (2007) 'Influence of cattle grazing on the density of oak seedlings and saplings in a Tabor oak forest in Israel', *Acta Oecologica*, 31, pp. 223–228.
- Esteve-Selma, M. A., Martínez-Fernández, J., Hernández-García, I., Montávez, J. P., López-Hernández, J. J. and Calvo, J. F. (2012) 'Potential effects of climatic change on the distribution of *Tetraclinis articulata*, an endemic tree from arid Mediterranean ecosystems', *Climatic Change*, 113(3–4), pp. 663–678.
- Esteve-Selma, M. A., Martínez-Fernández, J., Hernández, I., Montávez, J. P., Lopez, J. J., Calvo, J. F. and Robledano, F. (2010) 'Effects of climatic change on the distribution and conservation of Mediterranean forests: The case of *Tetraclinis articulata* in the Iberian Peninsula', *Biodiversity and Conservation*, 19(13), pp. 3809–3825.
- García-Iruela, A., De Palacios, P., Esteban, L. G., Conde, M., Fernández, S. D., Fernández, F. G. and Román-Jordán, E. (2015) 'Wood anatomy of *Tetraclinis articulata* from its natural distribution area in southeast Spain', *IAWA Journal*, 36(1), pp. 22–35.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J. M., Zamora, R. and Boettinger, J. L. (2005) 'Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems', *Journal of Vegetation Science*, 16(2), pp. 191–198.
- Hämäläinen, A., Broadley, K., Droghini, A., Haines, J. A., Lamb, C. T., Boutin, S. and Gilbert, S. (2017) 'The ecological significance of secondary seed dispersal by carnivores', *Ecosphere*, 8(2).
- Higgins, S. I. and Richardson, D. M. (1996) 'A review of models of alien plant spread', *Ecological modelling*, 87(1–3), pp. 249–265.
- Hughes, L., Dunlop, M., French, K., Leishman, M. R., Rice, B., Rodgerson, L., Westoby, M., Hughes, L., Dunlop, M., French, K., Leishman, M. R., Rice, B. and Rodgerson, L. (1994) 'Predicting Dispersal Spectra : A Minimal Set of Hypotheses

- Based on Plant Attributes', 82(4), pp. 933–950.
- Hulshof, C. M., Swenson, N. G. and Weiser, M. D. (2015) 'Tree height-diameter allometry across the United States', *Ecology and Evolution*, 5(6), pp. 1193–1204.
- Jagel, a. and Stützel, T. (2003) 'On the occurrence of non-axillary ovules in *Tetraclinis articulata* (Vahl) Mast. (Cupressaceae s.str.)', *Feddes Repertorium*, 114(78), pp. 497–507.
- Keeley, J. E., Lubin, D. and Fotheringham, A. C. J. (2003) 'Fire and Grazing Impacts on Plant Diversity and Alien Plant Invasions in the Southern Sierra Nevada', *Ecological Applications*, 13(5), pp. 1355–1374.
- Kozlowski, T. T. and Pallardy, S. G. (2002) 'Acclimation and Adaptive Responses of Woody Plants to Environmental Stresses', *the botanical review*, 68(2), pp. 270–334.
- Lamarque, L. J., Delzon, S. and Lortie, C. J. (2011) 'Tree invasions: A comparative test of the dominant hypotheses and functional traits', *Biological Invasions*, 13(9), pp. 1969–1989.
- Lavi, A., Perevolotsky, A., Kigel, J. and Noy-Meir, I. (2005) 'Invasion of *Pinus halepensis* from plantations into adjacent natural habitats', *Applied Vegetation Science*, 8(1), p. 85.
- Levin, N., Watson, J. E. M., Joseph, L. N., Grantham, H. S., Hadar, L., Apel, N., Perevolotsky, A., DeMalach, N., Possingham, H. P. and Kark, S. (2013) 'A framework for systematic conservation planning and management of Mediterranean landscapes', *Biological Conservation*, 158, pp. 371–383.
- Levin, S. A., Muller-Landau, H. C., Nathan, R. and Chave, J. (2003) 'The Ecology and Evolution of Seed Dispersal: A Theoretical Perspective', *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), pp. 575–604.
- Lopez-Iglesias, B., Villar, R. and Poorter, L. (2014) 'Functional traits predict drought performance and distribution of mediterranean woody species', *Acta Oecologica*. Elsevier Masson SAS, 56, pp. 10–18.
- Massada, A. B., Kent, R., Blank, L., Perevolotsky, Hadar, L. and Carmel, Y. (2012) 'Automated segmentation of vegetation structure units in a Mediterranean landscape', *International Journal of Remote Sensing*, 33(2), pp. 37–41.

- Mazza, G. and Manetti, M. C. (2013) 'Growth rate and climate responses of *Pinus pinea* L. in Italian coastal stands over the last century', *Climatic Change*, 121(4), pp. 713–725.
- Mehtätalo, L., de-Miguel, S. and Gregoire, T. G. (2015) 'Modeling height-diameter curves for prediction', *Canadian Journal of Forest Research*, 45(7), pp. 826–837.
- Moreira, F., Arianoutsou, M., Vallejo, V. R., Heras, J. De, Corona, P., Xanthopoulos, G., Fernandes, P. and Papageorgiou, K. (2012) 'Post-Fire Management and Restoration of Southern European Forests', 24, pp. 1–19.
- Morte, A. and Honrubia, M. (2004) 'Ultrastructure of the mycorrhiza formed by *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters (Cupressaceae)', *Anales de Biología*, 26, pp. 179–190.
- Morte, M. and Honrubia, M. (1996) '*Tetraclinis articulata* (Cartagena Cypress).', *Biotechnology in Agriculture and Forestry*, II.5(35), pp. 163–177.
- Murphy, L. (2015) 'likelihood: Methods for Maximum Likelihood Estimation'.
- Nathan, R. (2006) 'Long-distance dispersal of plants', *Science*, 313(5788), pp. 786–788.
- Nathan, R. and Ne'eman, G. (2004) 'Spatiotemporal dynamics of recruitment in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Miller)', *Plant Ecology*, 171(1–2), pp. 123–137.
- Nathan, R., Safriel, U. N. and Noy-Meir, I. (2001) 'Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind', *Ecology*, 82(2), pp. 374–388.
- Nathan, R., Safriel, U. N., Noy-meir, I. and Schiller, G. (1999) 'Seed release without fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous wind-dispersed tree', *Journal of Ecology*, 87(4), pp. 659–669.
- Nathan, R., Safriel, U. N., Noy-Meir, I. and Schiller, G. (2000) 'Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees', *Ecology*, 81(8), pp. 2156–2169.
- Niklas, K. J. (1995) 'Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper', *Annals of Botany*, pp. 217–227.
- Nuñez, M. A., Simberloff, D. and Relva, M. A. (2008) 'Seed predation as a barrier to alien conifer invasions', *Biological Invasions*, 10(8), pp. 1389–1398.

- Osem, Y., Fogel, T., Moshe, Y., Ashkenazi, M. and Brant, S. (2017) 'Understorey structure and function following release from cattle grazing and overstorey thinning in Mediterranean conifer plantations', *Annals of Forest Science*. *Annals of Forest Science*, 74(1).
- Osem, Y., Fogel, T., Moshe, Y. and Brant, S. (2015) 'Managing cattle grazing and overstorey cover for the conversion of pine monocultures into mixed Mediterranean woodlands', *Applied Vegetation Science*, 18(2), pp. 261–271.
- Osem, Y., Lavi, A. and Rosenfeld, A. (2011) 'Colonization of *Pinus halepensis* in Mediterranean habitats: Consequences of afforestation, grazing and fire', *Biological Invasions*, 13(2), pp. 485–498.
- Osem, Y., Yavlovich, H., Zecharia, N., Atzmon, N., Moshe, Y. and Schiller, G. (2013) 'Fire-free natural regeneration in water limited *Pinus halepensis* forests : a silvicultural approach', *European Journal of Forest Research*, 132(5–6), pp. 679–690.
- Parmesan, C. and Hanley, M. E. (2015) 'Plants and climate change : complexities and surprises', *Annals of Botany*, 116(June), pp. 849–864.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. and R Core Team (2017) '{nlme} : Linear and Nonlinear Mixed Effects Models'.
- Prévosto, B., Monnier, Y., Ripert, C. and Fernandez, C. (2011) 'Can we use shelterwoods in Mediterranean pine forests to promote oak seedling development?', *Forest Ecology and Management*, 262(8), pp. 1426–1433.
- Pyšek, P. and Richardson, D. M. (2010) 'Invasive Species , Environmental Change and Management , and Health', *The Annual Review of Environment and Resources*, 35, pp. 25–55.
- Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., Webster, G. L., Williamson, M. and Kirschner, J. (2004) 'Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists', *Taxon*, 53(1), pp. 131–143.
- R Core Team (2017) 'R: A Language and Environment for Statistical Computing'. Vienna, Austria.

- Rejmánek, M. and Richardson, D. M. (1996) 'What Attributes Make Some Plant Species More Invasive?', *Source: Ecology Ecology*, 77(776), pp. 1655–1661.
- Rejmánek, M. and Richardson, D. M. (2003) 'Invasiveness of conifers: Extent and possible mechanisms', in *Acta Horticulturae*, pp. 375–380.
- Rejmánek, M., Richardson, D. M., Higgins, S. I., Pitcairn, M. J. and Grotkopp, E. (2005) 'Ecology of invasive plants: state of the art', in *Invasive alien species: a new synthesis*, pp. 104–161.
- Ricciardi, A., Blackburn, T. M., Carlton, T., Dick, J. T. A., Hulme, P. E., Iacarella, C., Jeschke, J. M., Liebhold, M., Lockwood, J. L., Macisaac, H. J., Py, P., Richardson, D. M., Ruiz, G. M., Simberloff, D. and Sutherland, W. J. (2017) 'Invasion Science : A Horizon Scan of Emerging Challenges and Opportunities', *Trends in Ecology and Evolution*, 32(6), pp. 464–474.
- Richardson, D. M. and Pyšek, P. (2006) 'Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility', *Progress in Physical Geography*, 30(3), pp. 409–431.
- Richardson, D. M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D. and West, C. J. (2000) 'Naturalization and invasion of alien plants : concepts and definitions', *Diversity and Distributions*, 6, pp. 93–107.
- Richardson, D. M. and Rejmánek, M. (2004) 'Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework', *Diversity and Distributions*, 10, pp. 321–331.
- Richardson, D. M. and Rejmánek, M. (2011) 'Trees and shrubs as invasive alien species - a global review', *Diversity and Distributions*, 17(5), pp. 788–809.
- Roig, F. A., Boninsegna, J. A. and Holmes, R. L. (1992) 'Relationship Between Growth Index and Germination', *trees - structure and function*, 6(4), pp. 199–203.
- Rourke, J. P. (1991) 'Tetraclinis Articulata, a hitherto unrecorded naturalised alien conifer in South Africa', *Bothalia*, 21(1), pp. 62–64.
- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F. and Zavala, M. A. (2006) 'Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: Trade-offs and evidence for niche differentiation', *New*

Phytologist, 170(4), pp. 795–806.

- Sánchez-Gómez, P., Jiménez, J. F., Vera, J. B., Sánchez-Saorín, F. J., Martínez, J. F. and Buhagiar, J. (2013) ‘Genetic structure of *Tetraclinis articulata*, an endangered conifer of the western Mediterranean basin’, *Silva Fennica*, 47(5).
- Sánchez-Gómez, P., Stevens, D., Fennane, M., Gardner, M. and Thomas, P. (2012) *Threat profile for Tetraclinis articulata, IUCN web species profiles*.
- Santana, J., Porto, M., Reino, L. and Beja, P. (2011) ‘Long-term understory recovery after mechanical fuel reduction in Mediterranean cork oak forests’, *Forest Ecology and Management*. Elsevier B.V., 261(3), pp. 447–459.
- Saxton, W. T. (1913) ‘Contributions to the Life-history of *Tetraclinis articulata*, Masters, with some Notes on the Phylogeny of the Cupressoideae and Callitroideae.’, *Annals of Botany*, XXVII(Cviii).
- Schwartz, M. D. (1999) ‘Advancing to full bloom: Planning phenological research for the 21st century’, *International Journal of Biometeorology*, 42(3), pp. 113–118.
- Sghaier, T., Cañellas, I., Calama, R. and Sánchez-González, M. (2016) ‘Modelling diameter distribution of *Tetraclinis articulata* in Tunisia using normal and weibull distributions with parameters depending on stand variables’, *IForest*, 9(5), pp. 702–709.
- Sghaier, T., Sánchez-González, M., Garchi, S., Ammari, Y., Cañellas, I. and Calama, R. (2016) ‘Developing a stand-based growth and yield model for thuya (*Tetraclinis articulata* (vahl) mast) in Tunisia’, *IForest*, 9(Feb 2016), pp. 79–88.
- Sghaier, T., Tome, M., Tome, J., Sanchez-Gonzalez, M., Cañellas, I. and Calama, R. (2013) ‘Distance-independent individual tree diameter-increment model for Thuya [*Tetraclinis articulata* (VAHL.) MAST.] stands in Tunisia’, *Forest Systems*, 22(3), pp. 433–441.
- Sheffer, E., Canham, C. D., Kigel, J. and Perevolotsky, A. (2014) ‘An Integrative Analysis of the Dynamics of Landscape- and Local-Scale Colonization of Mediterranean Woodlands by *Pinus halepensis*.’, *PloS one*, 9(2), p. e90178.
- Sheffer, E., Kigel, J., Canham, C. D. and Perevolotsky, A. (2014) ‘Predicting the formation of a new upper canopy strata after colonization of native shrublands by

- pinus', *Forest Science*, 60(5), pp. 841–850.
- Sliti, S., Ayadi, S., Dumarçay, S., Khouja, M. A., Gérardin, P., André, E., Perrin, D. and Abderrabba, M. (2016) 'Evaluation of essential oil composition and antioxidant capacity of hydromethanolic extracts of *Tetraclinis articulata*, depending on location and seasonal variations', *Journal of Materials and Environmental Science*, 7(3), pp. 968–980.
- Strayer, D. L., D'Antonio, C. M., Essl, F., Fowler, M. S., Geist, J., Hilt, S., Jarić, I., Jöhnk, K., Jones, C. G., Lambin, X., Latzka, A. W., Pergl, J., Pyšek, P., Robertson, P., von Schmalensee, M., Stefansson, R. A., Wright, J. and Jeschke, J. M. (2017) 'Boom-bust dynamics in biological invasions: towards an improved application of the concept', *Ecology Letters*, pp. 1337–1350.
- Temesgen, H. and v. Gadow, K. (2004) 'Generalized height–diameter models—an application for major tree species in complex stands of interior British Columbia', *European Journal of Forest Research*, 123(1), pp. 45–51.
- Thomson, F. J., Moles, A. T., Auld, T. D. and Kingsford, R. T. (2011) 'Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass', *Journal of Ecology*, 99(6), pp. 1299–1307.
- Trouvé, R., Bontemps, J. D., Seynave, I., Collet, C. and Lebourgeois, F. (2015) 'Stand density, tree social status and water stress influence allocation in height and diameter growth of *Quercus petraea* (Liebl.)', *Tree Physiology*, 35(10), pp. 1035–1046.
- Villalba, R. and Veblen, T. T. (1997) 'Improving estimates of total tree ages based on increment core samples', *Ecoscience*, 4(4), pp. 534–542.
- Waitz, Y., Cohen, Y., Dorman, M. and Perevolotsky, A. (2015) 'From microsite selection to population spatial distribution: *Pinus halepensis* colonization in mediterranean-type ecosystems', *Plant Ecology*. Springer Netherlands, 216(9), pp. 1311–1324.
- Ward, L. K. (2010) 'Variation in ripening years of seed cones of *Juniperus communis* L.', *Watsonia*, 28, pp. 11–19.

- Williams, C. G. (2009) *Conifer reproductive biology*. Springer Science & Business Media, pp. 101-103.
- Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J. and García, D. (2001) 'Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a mediterranean environment: Consequences for forest regeneration', *Forest Ecology and Management*, 144(1-3), pp. 33-42.
- Zhang, L. (1997) 'Cross-validation of non-linear growth functions for modelling tree height-diameter relationships', *Annals of Botany*, 79(3), pp. 251-257.
- Ziffer-Berger, J., Weisberg, P. J., Cablk, M. E., Moshe, Y. and Osem, Y. (2017) 'Shrubs facilitate pine colonization by controlling seed predation in dry Mediterranean dwarf shrublands', *Journal of Arid Environments*. Elsevier Ltd, 147, pp. 34-39.

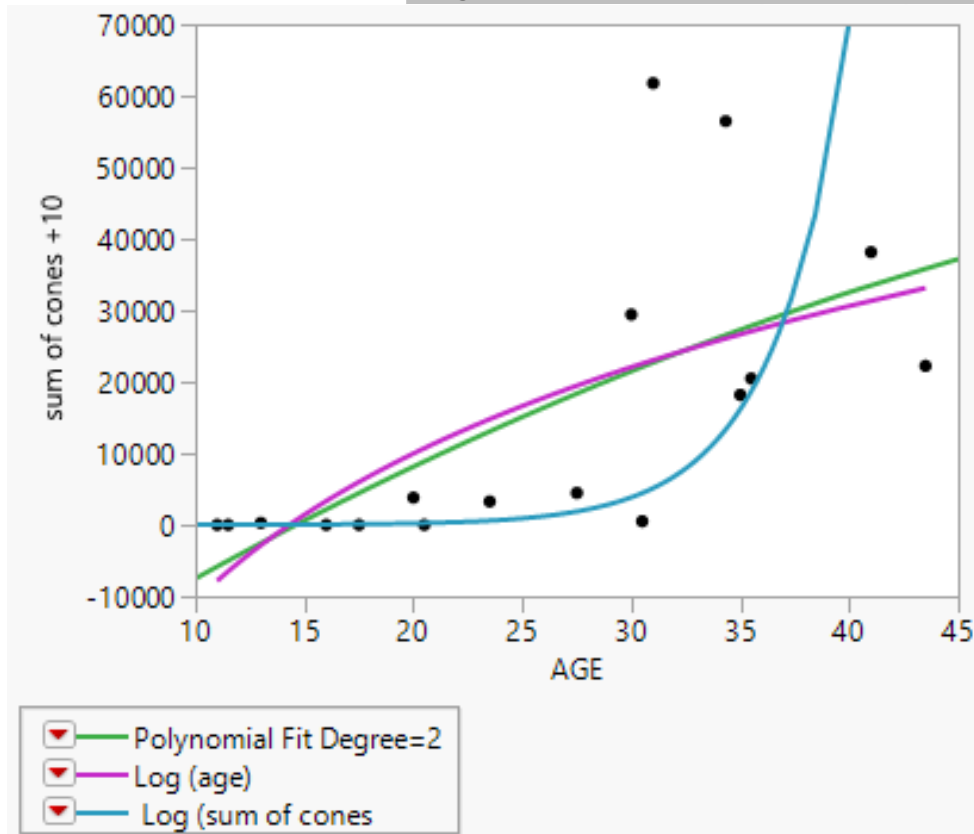
נספח 1. נתוני משקעים בתחנות מטאורולוגיות בסביבת רמת הנדיב. הנתונים לקוחים מהאתר של השירות המטאורולוגי הישראלי. כל תא מתאר כמות מ"מ שנתית נמדדה בתחנה מטאורולוגית, על פי שנים הידרולוגיות.

year / station	121601	121630	121700	121702	121703	121710	130011	130020	average (mm)
1977	0	364.1	359.1	0	0	0	416.2	399.1	384.625
1978	0	275.8	312.5	0	0	0	246.4	242.3	269.25
1979	0	190.2	186.9	0	0	0	213.4	215.8	201.575
1980	0	341.4	308.3	0	0	0	356.6	367.8	343.525
1981	437.9	400.6	199.8	0	0	0	474.6	465.4	395.66
1982	192.9	189.1	208.5	0	0	0	179.5	193.7	192.74
1983	442.3	375.7	396	0	0	0	381.1	357.2	390.46
1984	275.1	238.9	0	0	0	0	308	328.4	287.6
1985	215	220.4	0	0	0	0	219	205.1	214.875
1986	0	281.1	294	0	0	0	311.7	328.8	303.9
1987	210.4	234.9	225.2	0	0	0	210.5	210	218.2
1988	454	399.1	0	0	0	0	322.7	432.6	402.1
1989	0	190.6	0	0	0	0	173.2	211.3	191.7
1990	0	347.9	344.4	0	0	0	319.5	348.3	340.025
1991	0	418.5	410.3	0	0	0	373	369.9	392.925
1992	0	498.4	498.3	0	0	0	505.8	475.4	494.475
1993	0	276	265	0	0	0	288.5	291	280.125
1994	0	364.7	376.3	0	0	0	389.8	364.6	373.85
1995	0	298.2	264.1	0	0	0	268.8	275.2	276.575
1996	0	342.4	355.2	0	0	0	346.6	347.1	347.825
1997	247	380.8	407.7	0	0	0	397.3	398.1	366.18
1998	0	369.5	402.2	0	0	0	324.1	340.3	359.025
1999	0	235.1	243.6	0	0	0	190.7	209.9	219.825
2000	0	509	488.8	0	0	0	465.1	478.3	485.3
2001	0	160	181.3	0	0	0	141.7	147.2	157.55
2002	0	332.5	339.6	0	0	0	291.3	327.3	322.675
2003	0	449.7	497.2	460.9	0	0	521.7	564.9	498.88
2004	0	360.3	374.8	340.5	0	0	318.1	327.3	344.2
2005	0	291.9	360.2	341.8	0	0	395.2	371.6	352.14
2006	0	246.1	280.8	200.5	0	0	249	248.2	244.92
2007	0	228.3	244.5	229.2	231.9	0	276	278.8	248.1166667
2008	0	192.8	213.4	215.6	218	0	192.3	198.2	205.05
2009	0	273.3	0	278.9	282.8	354.8	260.8	298.5	291.5166667
2010	0	154.4	0	175.1	174.5	169.9	186.5	177.7	173.0166667

נספח 2. השוואה בין מודלים שונים למציאת קשר בין גיל העץ לייצור אצטרובלים.

מבין כל המודלים שנבחנו, המודל המתאר קשר אקספוננציאלי נמצא כטוב ביותר. מדגם העצים שנבחר היה בגילאים 11-43. גודל המדגם היה 17.

Model	R ²	P
Exp	0.7129	<0.0001
Polynomial, degree=2	0.4342	0.019
Log (age)	0.4129	0.005
Log (sum of cones)	0.6988	<.0001



נספח 3. טיפולי המשך לאחר כריתה. על מדגם העצים שנבחרו לבחינת טיפולי ההמשך בוצעו שלושה טיפולים: (1) גרלון על בסיס שמן (בריכוז של 16.6%), (2) גרלון על בסיס מים (בריכוז של 10%) ו- (3) טיפול ביקורת, ללא שימוש בחומר הדברה (garlon+oil, garlon+water, no treat). בהתאמה).

Tree_ID	TAG #	Treatment
2	524	no treat
3	525	no treat
6	544	garlon+water
25	522	garlon+water
36	514	garlo+oil
40	513	garlo+oil
43	526	no treat
54	527	no treat
55	528	no treat
61	529	garlon+water
62	523	garlon+water
71	516	garlo+oil
72	515	garlo+oil
73	530	garlon+water
91	531	no treat
94	532	no treat
95	533	no treat
104	511	garlo+oil
111	512	garlo+oil
114	535	garlon+water
121	534	garlon+water
126	536	garlon+water
129	517	garlon+water
144	521	garlon+water
148	518	garlon+water
154	519	garlon+water
162	520	garlon+water
231	545	no treat
245	537	garlon+water
246	538	garlon+water
264	547	no treat
268	549	no treat
306	548	no treat
336	546	no treat
807	539	no treat
809	540	no treat
1283	541	garlon+water
1284	542	no treat
1337	543	garlon+water

Abstract

Tetraclinis articulata (Vahl) Masters is a Mediterranean coniferous species. The tree, which reaches an average height of 10-15 meters, has a straight pyramid shape and usually grows on a single trunk. The natural distribution of the tree is restricted to the south west Mediterranean basin – mostly in the region of the Atlas Mountains, but small fragmented populations of the species can be found in South Europe. Of all the conifers brought to Israel for afforestation efforts, *T. articulata* was selected as one of the most promising species, mainly because of its high drought resistance. The propagation and spread of the tree outside plantation sites have been observed recently in various locations in Israel, such as the Ramat Hanadiv Nature Park. Despite these observations, the extent of the spread of this alien species has not been examined yet in these places and is now not declared invasive.

This study focused on the extensive spread of *T. articulata* in Ramat Hanadiv Nature Park. The data regarding specific date and location of *Tetraclinis* plantations is not available, however, most of the planting was probably carried out in the late 1970s and 1980s. *Tetraclinis articulata* trees were, presumably, mainly planted in two central locations, but the widespread expansion of trees throughout the park in recent years has raised concerns about the potential of this species' invasiveness in the Mediterranean woodland.

This research examined the chronology and ecology of *T. articulata* colonization in Ramat Hanadiv while trying to identify the biological characteristics of the tree and the environmental factors that contribute to this phenomenon. The main objective of this study was to characterize the invasiveness of *T. articulata* and to predict future trends of this colonization within Ramat Hanadiv Nature Park. The outcome of this study will allow an informed choice of management tools to deal with the phenomenon in Ramat Hanadiv, and can be used as a case study of the colonization and proliferation of *T. articulata* in other areas in Israel.

The basic hypotheses for this study were: (1) The biological properties of *T. articulata* increase its invasion potential; (2) the invasion intensity is influenced by proximity to seed sources; (3) environmental factors affect the invasion intensity; and (4) the increase in frequency and severity of drought events accelerate the invasion process.

The study was based on a preliminary field survey of invasive species, conducted by Ramat Hanadiv workers and volunteers in the years 2010-2015. During my research I surveyed and mapped all individual trees taller than 100 cm in the park. For each individual tree I measured: (1) maximum height; (2) trunk diameter at ground level; (3) canopy diameter; and (4) presence of shrub or rock in the tree's micro-site. In addition, a reproductive survey was conducted to evaluate annual seed production by the species. The survey lasted more than a year (2016-2017) and included phenological observations.

To evaluate the age of the trees, several trees of different heights and diameters, were felled and annual rings at the base of the trunk were counted.

The surveyed population of *T. articulata* was divided into two groups. The first is assumed to be parent trees - seed dispersers, above 40 years of age. The second includes all the rest of the population, under the age of 40, which, by the same assumption, includes all the saplings that colonized the park as a result of seed distribution from parent trees. I investigated the influence of environmental factors and proximity to seed sources on the colonization of *T. articulata*, using the Maximum Likelihood Estimation.

I found 1248 trees > 100 cm height in the park, with the minimum age of trees at that height being 8 years. An analysis of the age of *T. articulata* trees in the park showed that since the beginning of the 2000's the number of colonizers in the park has increased strongly each year. Examination of the three growth characteristics of the trees (height, age, and trunk diameter), showed that the average annual growth rate had a significant positive association with changes in tree size.

Results from this study have shown that *T. articulata* is, in fact, an invasive species in Ramat Hanadiv Nature Park. Seed production potential in 2017 reached almost 75 million seeds throughout the park, while the survival rate of seeds was approximately 1: 350,000. Nevertheless, the level of inter-annual variation in seed production is not yet known. I also found that the seed production rate is increasing with the number and age of colonizing trees, which means that invasion pressure will rise over time. The minimal reproductive age found for *T. articulata* is 12 years. The phenological survey showed that maturation and dispersal of seeds begin in late summer and continue in autumn. Based on all the biological parameters examined in this study, I concluded that the trees in the park are still in positive growth phase, i.e., an exponential rise in tree density with an increase in the average age of the population. Consequently, there is also an increase in colonization pressure, which is expressed by seed production. This conclusion also applies to the oldest trees in the park, as I found no moderation or decrease in their current growth rate.

The colonization process of *T. articulata* in the Nature Park reflects a typical colonization process of an alien species in a new habitat. Until the early 1990's *T. articulata* colonization lagged and was affected by plantation of new individuals. Since the early 1990s there has been an exponential increase in the rate of spread of the species. The main factor that dictated this colonization increment is the constant increase in the colonization pressure, i.e. seed dispersal intensity, derived from the natural dynamics of the population. Cattle grazing was identified as a strong resistance factor to *T. articulata* recruitment. In addition, dense and high, as well as low and sparse vegetation structures strongly reduce the chances of recruitment from seeds in the park area. These findings might indicate that under shading conditions *T. articulata* exhibit a slower growth rate

and as a result, was more susceptible to disturbances compared to sapling in low and dense vegetation structure, which facilitates seedlings recruitment, as neighboring shrubs might provide shelter against predation or grazing.

According to our estimations, in the coming years thousands of trees will colonize throughout the park, and within 80 years the advancement of *T. articulata* could cover almost the entire park ground, and even spread outside of the park area. In order to restrain this phenomenon, we have shown that thinning only a few hundred individual trees will result in a reduction of the invasion pressure by about 90%.

**Proliferation and spread of an alien species – *Tetraclinis articulata*
(Vahl) Mast., in Mediterranean woodland in Israel**

M. Sc. Thesis

**Submitted to the Robert H. Smith Faculty of
Agriculture, Food & Environment
The Hebrew University of Jerusalem**

**For the Degree
'Master of Sciences'**

**By
Ken Karu**