



# ממרוקו לישראל – טטרקליניס מפריק משנה מקום משנה מזל

עודד כהן<sup>1\*</sup> | אפרת שפר<sup>2</sup> | אביב גיא<sup>1</sup> | גיל ובר<sup>1</sup> | ניצן בר-שמואל<sup>1</sup>  
תמיר אביעוז<sup>1</sup> | יגיל אסם<sup>3</sup>

- 1 המעבדה לצמחים פולשים, המכון לחקר הגולן, אוניברסיטת חיפה
  - 2 המכון למדעי הצמח וגנטיקה בחקלאות, הפקולטה לחקלאות, מזון וסביבה, האוניברסיטה העברית בירושלים
  - 3 המחלקה למשאבי טבע, מנהל המחקר החקלאי – מכון וולקני
- \* odedic@gri.org.il

## תקציר

צמחים מעוצים פולשים, שמתנחלים בבית הגידול בשלבי סוקצסיה מתקדמים (כמו יער) בעקת צל, מכונים פולשי-על. בשנים האחרונות גוברת ההתעניינות בפולשי-על, אך מרבית המידע מגיע מאזורים טרופיים וממוזגים, שנדרשת בהם התאמה לצל אך לא ליובש. ככל הידוע לנו, הפנוטיפ של פולשי-על במינים מעוצים לא היה מוכר עד כה באזורים יובשניים, שמדד הצחיחות בהם קטן מ-0.65.

טטרקליניס מפריק, שבאזור תפוצתו הטבעי במערב הים התיכון מוכר כמין בסכנת הכחדה, מתרבה ומשגשג בתחום תפוצתו החדש במזרח הים התיכון. תובנות והמלצות לממשק מוצעות בפרק הדיון.

טטרקליניס מפריק הוא עץ מחטני ממשפחת הברושיים, שניטע בהיקפים גדולים בישראל. מטרת המחקר הייתה להעמיק את הידע על מאפייני ההתפשטות של מין זה בישראל, ולבחון איך קורה שהמין, שנמצא בסכנת הכחדה בתחום תפוצתו הטבעי במערב הים התיכון, משגשג ומהווה מין פולש בתחום תפוצתו החדש במזרח הים התיכון. לצורך כך ביצענו סקר צפיפות זריעים ב-46 עומדי יער, שגילם מעל 30 שנה. הממצאים הראו שהתנחלות זריעים מחוץ לגבולות הנטיעה היא תופעה נפוצה יותר באזור האקלים הים תיכוני וכחות באזור האקלים הצחיח למחצה. צפיפות זריעים גבוהה התפתחה בצד הצפוני של העומדים, במפנה מדרון צפוני, על גבי מסלע רך, במדרונות מתונים עם רמת סלעיות או אבניות גבוהה ובהיעדר רעייה. שיעור הזריעים הגדולים ביחס לזריעים הקטנים בתצורות הנוף של יער, שיחייה ועשבונים היה 0.66, 0.74 ו-0.05 בהתאמה, עובדה המצביעה על סיכויי הישרדות גבוהים יותר בתצורות צומח גבוהות. התכונה המשותפת לכל אותן הנישות שהטטרקליניס נובט ומתפתח בהן, היא שהן מספקות "מקלט" מפני האקלים בקיץ הארוך והיבש. כלומר, לא זו בלבד שהטטרקליניס ידוע כעץ מותאם ליובש, ממצאי מחקר זה מראים שהוא אף מתחמק מיובש.

### מילות מפתח

גיוס צאצאים, התנחלות, מעוצים, עקת צל, פולשי-על, צמחים פולשים

## מבוא

עוצמת היובש כגורם מגביל נחלשת. לעומת זאת, התחרות עם הצמחייה המקומית, בעיקר על משאב האור, הופכת לגורם המהווה חסם לפלישות. עקות היובש והצל באזור האקלים הים תיכוני הן שני גורמים ידועים שמקשים על מינים פולשים לחדור לחברות צמחים מקומיות (Vilà et al., 2008; Yang et al., 2021). לכן, צמחים פולשים טיפוסיים, כמו אילנתה בלוטית (*Ailanthus altissima*), שיטה כחלחלה (*Acacia saligna*), צחר כחלחל (*Leuceana leucocephala*), קיקיון מצוי (*Ricinus communis*) וטבק השיח (*Nicotiana glauca*) ידועים כצמחים המנצלים הפרעות בבתי גידול כדי להתנחל בבתי הגידול היובשניים בשלבי סוקצסיה מוקדמים, כאשר התחרות על משאבי אור ומים נמוכה יחסית (Catford et al., 2012; Erskine-Ogden et al., 2016).

**נתוני פוטנציאל הפלישה של הטטרקליניס אינם מרשימים**  
טטרקליניס מפריק (*Tetraclinis articulata*) הוא עץ המשתייך למשפחת הברושיים (Cupressaceae). הוא יחיד בסוגו, ומוצאו בדרום-מערב הים התיכון, בארצות צפון אפריקה ובחצי האי האיברי. כיוון שטטרקליניס הוא עץ מותאם ליובש, שמתפתח היטב גם בכמות משקעים ממוצעת של 300 מ"מ, הוא ניטע בכמות רבה באקלים הצחיח למחצה של ישראל – בעמק הירדן, במורדות הגליל המזרחי, בבקעת באר שבע ובנגב המערבי (מדמוני ושות', 2011). עומדי טטרקליניס ניטעו בכמות קטנה יחסית גם באזורים שונים באקלים הים תיכוני של הארץ, לדוגמה ברמת הנדיב, ביער ציפורי וביער קנדה. בתחום תפוצתו הטבעי המין נכלל ברשימת המינים האדומים, וישנם דיווחים שאוכלוסיות גדולות שלו הולכות ומצטמצמות עד כדי סכנת הכחדה בעקבות הפעילות האנושית, ובכלל זה רעייה, כריתה, שרפות והצחחה (Esteve Selman et al., 2017). הידע על פלישה של טטרקליניס בעולם מועט ביותר (רובו מדרום אפריקה), והערכת הפולשנות שלו נמוכה מאוד (Richardson and Rejmanek, 2011).

טטרקליניס הוא עץ שגדל ומתבגר לאט. בעוד ששיטה כחלחלה, לדוגמה, מגיעה לשיא גודלה בשנה הרביעית לאחר הנביטה (4–8 מטר), הטטרקליניס מגיע לגובה מטר אחד רק כעבור שמונה שנים. צחר כחלחל, מין פולש, טיפוסי, מתבגר ומייצר פירות במהלך השנה הראשונה ממועד הנביטה, ואילו הטטרקליניס מתבגר ומייצר פירות רק לאחר 12 שנים (קרוא, 2018). מבין התכונות הרלוונטיות לפוטנציאל הפלישה של צמחים פולשים בעולם, ובייחוד במחטניים, התכונות של קצב גידול מהיר והתבגרות מהירה בולטות במיוחד של קצב גידול מהיר והתבגרות מהירה בולטות במיוחד (Richardson and Rejmanek, 2011). לעומת זאת, העץ מייצר כמויות גדולות של זרעים קלי-משקל (משקל זרע כ-6 מ"ג, כמות של 240,000 זרעים לעץ בן 40) (קרוא, 2018), שמופצים בעזרת הרוח, תכונה משותפת למחטניים פולשים

## חיזוי פלישות ביולוגיות הוא עניין מורכב

הפתגם "מניעה עדיפה על ריפוי" מתאים כשמדובר במינים פולשים (ראו מילון מונחים לצמחים פולשים בטבלה 1). ככל שהפלישה מצויה בשלב מתקדם יותר, עלות הנזקים גדלה, ההוצאות הכרוכות בצמצום הנזקים גדלות, ומנגד כדאיות הטיפוליים ויעילותם פוחתות. לעיתים כל שנותר הוא להכיל את המצב החדש ו"לשלם את המחיר". לכאורה, הנוסחה לצמצום הפלישה הבאה ידועה, אולם בפועל, פלישות ביולוגיות ממשיכות להתרחש. צמחים מיובאים ממלאים תפקיד חשוב לאדם, ומשמשים בחקלאות, בניו וביער. רוב הצמחים הזרים אינם פולשים, והקריאה לסגירת הגבולות הביוגאוגרפיים ליבוא אינה ריאליית לנוכח הכלכלה העולמית והגלובליזציה ובהתחשב בשינוי האקלים. שימוש בהערכות סיכון לפלישה (invasive risk assessment) כשלב מקדים ליבוא ולאקלום עשוי לצמצם את הסיכון הכרוך בפלישות ביולוגיות. הפרוטוקולים המשמשים להערכות סיכון מבוססים על מצרף של שאלות, שעל בסיס המענה להן ניתן להעריך את הסיכון לפלישה של הצמחים הזרים ואת ההשפעות שלהם על הסביבה החדשה (Pheloung et al., 1999). השאלות מבוססות, לרוב, על היכרותנו עם מינים פולשים "טיפוסיים", כגון: האם הצמח ידוע כפולש במדינות אחרות בעולם בעלות אקלים דומה? האם הוא מהיר צימוח? כיצד הוא מופרה ומתרבה? האם הוא מייצר כמויות גדולות של זרעים חיוניים? לנוכח המורכבות ביחסי הגומלין בין תכונות המינים הפולשים לתכונות בתי הגידול, פלישות ביולוגיות שונות זו מזו, וחרף הפרוטוקולים הקיימים, החיזוי נותר אתגר מורכב. זיהוי ואפיון של דפוסי הפלישה של צמחים זרים בסביבתם החדשה נחוץ כדי לשפר את הפרוטוקולים להערכת סיכון ולהפוך אותם למדויקים יותר, לשם היערכות לשמירה על משאבי הטבע והנוף בעולם משתנה.

## מינים שאינם מקומיים מתקשים להתאקלם בחברות הצומח באזור היובשני של ישראל

האקלים בארץ ישראל על פי מיון קפן (Köppen) מתאפיין באקלים צחיח, באקלים צחיח למחצה ובאקלים ים תיכוני (פוצ'טר וסהרוני, 1998). מרבית שטחה של הארץ, על שלושת סוגי האקלים שבה, מסווג כאזור יובשני (dryland), כלומר אזור שמשטר המים בו גירעוני, ומדד הצחיחות המבטא את תרומת המשקעים השנתית ביחס לגירעון אידי-דיות (P/PET) נע בין 0.05 ל-0.65 (Middelton, 1992). העונה היבשה בישראל נמשכת כשמונה חודשים, ומהווה מכשול להתנחלות בבתי הגידול הטבעיים באזורים היובשניים. צמחי התרבות, רובם ככולם, אינם מצליחים לגייס צאצאים באקלים זה ללא השקיה. עם העלייה במפל המשקעים

כמות רבה של פרטים צעירים. כמו כן, דווח שההתחדשות היא על פי רוב בקרבת עצי האם, ושלא נמצאו עצים בוגרים בכמות רבה במרחק מהם. ממצאי הסקר עלה שהמין התאזרח בסביבתו החדשה.

הפלישה של טטרקליניס מפריק באזורנו דווחה לראשונה בשנת 2018 (קרוא, 2018). בעבודה זו מופו מספר רב של זריעים בוגרים הגדלים במרחק מעצי האם בתוך שיחיה וחורש ים תיכוני מפותח ברמת הנדיב. מטרת המחקר הנוכחי הייתה להעמיק את הידע על מאפייני ההתפשטות של מין זה בישראל, לאכפין את התפשטות הטטרקליניס באקלים הצחיח למחצה ובאקלים הים תיכוני, ולהבין את הגורמים המכתיבים אותה.

## שיטות

### איסוף נתונים וארגון

המחקר התבסס על סקר שדה, שנערך בשנים 2017–2019 והתמקד בעומדים נטועים של טטרקליניס, שגילם מעל 30 שנה. הסקר כלל 46 אתרים באקלים ים תיכוני ובאקלים צחיח למחצה של ישראל (איור 1). אזור האקלים נקבע לפי שיטת קפן ולאחר עדכון והתאמה של פוצ'טר וסהרוני (1998). בסיס הנתונים האקלימיים לקוח מנתוני השירות המטאורולוגי הישראלי (2021). העומדים סווגו לעומדים צעירים או ותיקים ביחס לערך החציוני (35 שנים) של כלל העומדים על בסיס נתוני קק"ל. צפיפות העצים נמדדה בשטח על ידי ספירת העצים הבוגרים (כולל עצים יבשים,

Richardson and Rejmanek, 2004). הצלחת הפלישה הביולוגית תלויה ביכולות של המינים הזרים להתגבר על סדרת מכשולים, ובהם שרידות, התפתחות, יכולת הפריה, ריבוי, הפצה ויכולת גיוס נבטים סמוך לצמחי האם ובמרחק מהם. לנוכח אתגרי הפלישה שהסביבה החדשה מציבה בפני צמחים זרים, תכונה אחת, כמו ייצור זרעים רב, לרוב אינה מספיקה כדי לקיים פלישה, ויש צורך במערכת של תכונות המהוות יחד את הפנוטיפ הפולש. מערכת התכונות האופיינית לפנוטיפ פולש של מחטניים כוללת קצב גידול מהיר, התבגרות מהירה וייצור רב של זרעים, כמו למשל במינים *Larix decidua*, *Cryptomeria japonica*, *Pinus strobus*, *Pinus contorta*, *Picea sitchensis* (Richardson and Rejmanek, 2011). המידע על טטרקליניס מפריק כמין פולש באזורים נוספים בעולם מועט ביותר. דווח שהמין התאזרח בדרום אפריקה (Rourke, 1991). Rejmanek ו-Richardson (2011) העריכו את סיכון הפלישה (risk assessment) של עצי מחט, ודיווחו על 36 מיני עצים פולשים. הם העניקו ציון נמוך ( $\leq 3.5$ ) לטטרקליניס מפריק. לפי המדד שלהם, רק ארבעה מינים מחטניים שציון הפלישה שלהם קטן מ-1.5 ידועים כפולשים, ומלבדם רק תשעה מינים של עצי מחט, שציון הפלישה שלהם נמוך מ-5, ידועים כפולשים.

### דיווחים ראשונים על התאזרחות ופלישה של טטרקליניס מפריק בישראל

בשנת 2011 פורסם סקר עומדים של טטרקליניס בישראל (מדמוני ושות', 2011). החוקרים דיווחו על התחדשות זרעים ב-14 מתוך 16 עומדים שנבדקו בסקר. בחלק מהם נמצאה

זר	מין הנמצא מחוץ לגבולות תפוצתו הטבעית, ושככל הידוע הגיע לאזור לאחר המהפכה החקלאית
מאזרח	מין זר המתרבה באופן עצמאי, ומצליח לגייס צאצאים בדרך כלל בקרבת עצי האם, ולעיתים רחוקות גם במרחק מהם
פולש	מין שהתאזרח, ומצליח לגייס צאצאים בכמות רבה ובמרחק מצמחי האם
פולש טיפוסי	מין פולש שאוהב תאורה מלאה, גדל ומתבגר מהר, מייצר כמויות גדולות של זרעים ומתנחל בשלבי סוקצסיה מוקדמים לאחר הפרעה
פולש-על	מין פולש הגדל בתאורה מלאה טוב יותר ממינים מקומיים, מותאם לצל, גדל ומתבגר לאט, מייצר כמויות גדולות של זרעים, מתנחל בבתי גידול בשלבי סוקצסיה מתקדמים
גיוס צאצאים	השלב המתייחס ליכולת של זרעים לנבוט, להתפתח דרך השלב היובנלי (הצעיר) ולהגיע לבגרות מינית
התבססות	גיוס צאצאים בתוך גבולות העומד
התנחלות	גיוס צאצאים בבתי גידול חדשים מחוץ לגבולות העומד

## טבלה 1

מילון מונחים לצמחים פולשים בדגש על מינים מעוצים



איור 1

**מאפייני שטח המחקר**

(א) עומדי היער שנכללו בסקר על פי אזורי האקלים; (ב) זרעים של טטרקליניס מפריק ביער אורנים בפארק קנדה; (ג) התנחלות זרעים של טטרקליניס בעמק הירדן (אזור אקלים צחיח למחצה); (ד) התנחלות זרעים של טטרקליניס מפריק בצמחייה מפותחת ברמת הנדיב (אזור אקלים ים תיכוני). צילום: עודד כהן, 2018.

העומד (צפון, דרום, מזרח ומערב) נסקרו שתיים עד ארבע חלקות כתלות באורך הפאה בכל אחד מארבעת טווחי המרחק וברוחב של 25 מטר. בסך הכול נכללו בסקר 1,588 חלקות, מתוכן 395 בתוך גבולות העומדים ו-1,193 מחוצה להם. הזרעים בכל חלקה סווגו לשתי קבוצות: קטנים (גובה נמוך מ-50 ס"מ) וגדולים (גובה מעל 50 ס"מ). נציין שכמות הזרעים מעל גובה 150 ס"מ הייתה נמוכה מכדי שניתן יהיה להסיק לגביה מסקנות סטטיסטיות.

עבור כל חלקה נאספו גם נתונים סביבתיים: מפנה החלקה ביחס לעומד (צדדים של העומד: צפון, מזרח, דרום ומערב); מפנה המדרון – צפון, מזרח, דרום ומערב; שיפוע המדרון – נקבע בחלוקה אורדינלית למדרונות מתונים ותלולים;

שורפים או כרותים) בתוך מעגל ברדיוס 8 מטר (0.2 דונם) בכל אחת מארבע הפאות של העומד (צפון, דרום, מזרח ומערב). גובה העצים הנטועים נמדד בעזרת מד טווח לייזר (Vertex Laser Geo®, Hagolf®) עבור כל שלושה עצים המייצגים את גובה הנוף במעגל העצים. צפיפות העצים נקבעה לשתי רמות: צפיפות רבה או דלילה, על בסיס הערך החיצוני של כלל הנתונים (74.6 עצים לדונם). גובה העצים סווגו אף הוא לשתי רמות: עצים גבוהים או נמוכים, על בסיס הערך החיצוני (10 מטר).

בכל אתר התבצע סקר זרעים בארבעה טווחי מרחק מגבולות העומד: 0-10 מטר בתוך העומד (מסומן כ: (-10), 0-10, 10-30 ו-30-60 מטר מחוץ לעומד. בכל אחת מפאות

מודלים נפרדים. המודל נעשה במבחן רב-גורמי (ANOVA) ברגרסיה לוגיסטית אורדינלית (OLR) כדי לנתח את הגורמים המסבירים לצפיפות הזריעים בחלקות. צפיפות הזריעים סווגה במדרג אורדינלי לקבוצות גודל (ללא זריעים, אחדות, עשרות, מאות ואלפי זריעים לדונם). סלקציית משתנים נעשתה בכלי AIC (Akaike Information Criterion) כדי לקבל מודל מיטבי. השוואת ממוצעים נעשתה בעזרת מבחנים א-פרמטריים Steel-Dwass או Wilcoxon ברמות מובהקות של 5%. ממוצעים ושגיאות תקן מוצגים בטקסט ובאיורים.

## תוצאות

### אפיון העומדים באקלים הים תיכוני ובאקלים הצחיח למחצה

העומדים הנטועים באזור הים תיכוני היו צעירים בשלוש שנים בממוצע מאלה שבאזור הצחיח למחצה, צפיפותם הייתה גבוהה במקצת, ואף על פי כן, הם היו גבוהים יותר, בלמעלה משלושה מטר. ההבדלים היו מובהקים (טבלה 2).

### התבססות בתוך גבולות הנטיעה

התחדשויות זריעים בתוך גבולות הנטיעה נמצאו ב-33 מתוך 46 אתרים בסקר זה (72%). הגורמים היעריניים והסביבתיים שהשפיעו על צפיפות הזריעים מסוכמים בטבלה 3. צפיפות הזריעים באזור אקלים הים תיכוני הייתה  $218.7 \pm 35.2$ , גבוהה פי חמישה בקירוב בהשוואה לאקלים הצחיח למחצה ( $39.4 \pm 7.9$  לדונם). אזור האקלים נמצא כגורם המובהק ביותר שהשפיע על צפיפות הזריעים. כצפוי נמצאו יותר זריעים קטנים מאשר זריעים גדולים. קבוצת גודל הזריעים קיימה אינטראקציה עם גורמים שונים, אך המגמה הזו נשמרה בכל המקרים. מעניין לציין שצפיפות הזריעים בחורשות צעירות הייתה גבוהה במובהק מאשר בחורשות ותיקות, אך נציין

המדרג האורדינלי – נקבע ביחס לערך החציוני של כלל הנתונים עבור כלל המדרגות (8°); סוג המסלע – נקבע בחלוקה גסה למסלע קשה ולמסלע רך על פי נתוני קק"ל (שימוש דומה בנתונים נעשה גם במחקרים קודמים, לדוגמה Helman et al., 2017); רמות סלעיות ואבניות – נקבעו אף הן לרמות נמוכות (פחות מ-33% כיסוי) וגבוהות (מעל 33% כיסוי). נציין שרמות כיסוי מעל 66% היו נדירות ביותר. המונח סלעיות במחקר זה מתייחס לכיסוי סלע היסוד שנחשף על פני השטח, ואילו במינוח אבניות השתמשנו לתאר את כיסוי הסלעים הקטנים והאבנים המכסים את פני השטח. איסוף הנתונים לגבי תצורות הצומח נעשה על פי העקרונות של שמש ושות' (2021). לטובת הניתוח הרב-גורמי וכדי שנוכל לייצג כל תצורה במספר רב של חלקות, איחדנו את תצורות הצומח המקובלות לשלוש רמות בלבד: עשבוניים, שיחייה ויער. המונח עשבוניים במחקר זה מתייחס לכל תצורות הנוף העשבוניות ובצירוף תת-תצורה של בתה בכיסוי נמוך (10% עד 30% מעוצים). במונח שיחייה כללנו את כל תצורות הבתה מעל 30% כיסוי מעוצים, ואת כל תצורות השיחייה והחורש עד גובה נוף של 8 מטר. המונח יער במחקר זה מתייחס לשתי התצורות – יער ויער גבוה (גובה מעל 6 מטר), לרוב אורנים, עם כיסוי של 50% חופה. נוכחות רעייה או היעדרה נקבעו על פי סימני שדה אופייניים – מתקנים, גללים, סימני כרסום על זריעים של טטרקליניס ועל הצומח הנלווה בחלקות.

## ניתוח נתונים

### אפיון העומדים באזור אקלים ים תיכוני ובאזור אקלים צחיח למחצה

ניתוח סטטיסטי נעשה בתוכנת JMP PRO 15. היה חשוב להבדיל בין התבססות זריעים בתוך החלקות להתנחלות זריעים מחוץ לחלקות, ולכן ניתחנו את שתי התופעות בשני

p-value	כללי		אקלים צחיח למחצה		אקלים ים תיכוני		תכונות
	ממוצע	חציון	ממוצע	חציון	ממוצע	חציון	
<0.0001	37.3±0.2	35	38±0.1	37	35.1±0.3	34	גיל העומד (שנים)
0.0207	77.6±1.4	74.6	76.2±1.7	69.7	82.1±2.5	79.6	מספר עצים לדונם
<0.0001	698±24.0	693	617±19.5	586	948.8±9.9	993	גובה עצים (ס"מ)

### טבלה 2

השוואת מדדים יעריניים בין עומדי יער טטרקליניס באקלים הים תיכוני לאקלים הצחיח למחצה. הערכים מבטאים ממוצע לאזור האקלימי ושגיאות תקן. מובהקות סטטיסטית (p-value) נקבעה לפי מבחן t ברמת מובהקות של 5%.

משתנה	LogWorth	p-value	מדרג	טבלה 3
אקלים	50.164	<0.00001	M <sup>a</sup> S <sup>b</sup>	<p><b>הגורמים המסבירים את צפיפות הזרעים בתוך עומדי הנטיעות</b></p> <p>הניתוח מבוסס על מבחן רב-גורמי ANOVA במתכונת רגרסיה אורדינלית לוגיסטית (Ordinal Logistic Regression). המודל בחן את הגורמים המסבירים התבססות זרעים בתוך גבולות הנטיעה. המשתנים הם: אקלים (M) ים תיכוני, S צחיח למחצה, גודל זרעים (S) קטנים, L גדולים, סוג המסלע (S) רך, H קשה, צפיפות נטיעות (S) דליל, D צפוף, גיל (Y) צעיר, M בוגרים, שיפוע המדרון (M מתון, S תלול), רמת אבניות (L נמוך, H גבוה). LogWorth מציין ערך מוחלט עבור לוג המובהקות (p-value). ממוצעים ללא אות משותפת שונים במובהק. ns לא מובהק. במקרים שישנה אינטראקציה בין משתנים (*), ערך המובהקות בין הרמות השונות נקבע במבחן Steel-Dwass 0.05.</p>
גודל זרעים	32.514	<0.00001	S <sup>a</sup> L <sup>b</sup>	
סוג המסלע*צפיפות נטיעות	3.701	0.0002	S:S <sup>a</sup> D <sup>b</sup> ; H:S <sup>a</sup> D <sup>b</sup>	
גיל*גודל זרעים	2.485	0.00328	M:S <sup>a</sup> L <sup>b</sup> ; Y:S <sup>a</sup> L <sup>b</sup>	
צפיפות נטיעות*גודל זרעים	2.386	0.00411	D:S <sup>a</sup> L <sup>b</sup> ; S:S <sup>a</sup> L <sup>b</sup>	
גיל	2.329	0.00469	Y <sup>a</sup> M <sup>b</sup>	
שיפוע המדרון	1.933	0.01168	M <sup>a</sup> S <sup>b</sup>	
רמת אבניות*גודל זרעים	1.55	0.02816	S:S <sup>a</sup> L <sup>b</sup> ; H:S <sup>a</sup> L <sup>b</sup>	
צפיפות נטיעות	1.149	0.0709	S>D ns	
רמת אבניות	0.679	0.20923	H>L ns	
סוג המסלע	0.105	0.78538	S>H ns	

בהשוואה למדרונות תלולים (מתונים 139.5±21.9, תלולים 34.7±5.8). לסיכום, טטרקליניס מכריק מתחדש בין העצים בתוך עומדים נטועים. רמת ההתחדשות הייתה גבוהה יותר באקלים הים תיכוני מאשר באקלים צחיח למחצה, כמו גם על גבי מדרונות מתונים, בצפיפות נטיעה דלילה יחסית וברמת סלעיות גבוהה.

### התנחלות מחוץ לגבולות הנטיעה

התנחלות זרעים מחוץ לגבולות הנטיעה נצפתה ב-27 מתוך 46 אתרים בסקר. צפיפות הזרעים הקטנים הייתה 16.8±3.9, גבוהה במובהק מצפיפות הזרעים הגדולים (7.1±2.1). בדומה להתחדשות בתוך גבולות הנטיעה, הגורם האקלימי נמצא כגורם המרכזי שהשפיע על התנחלות הזרעים גם מחוץ לחלקות (טבלה 4). צפיפות הזרעים באקלים הים תיכוני הייתה 32.27±7.4 זרעים לדונם, ואילו באקלים הצחיח למחצה 3.5±1 זרעים לדונם. צפיפות הזרעים פחתה באופן מובהק בהשפעת המרחק מגבולות הנטיעה. בעוד שבטווח מרחק של 30 מטר מגבולות הנטיעה נצפו מקרים של מאות זרעים לדונם, הצפיפות פחתה לעשרות ולכרטים בודדים מעבר לטווח זה (איור 2).

מספר גורמים השפיעו על צפיפות הזרעים עם המרחק מגבולות הנטיעה, והם המפנה של החלקה ביחס לעומד, המפנה של המדרון, האקלים, רמת הסלעיות, תצורת הנוף של הצומח וסוג המסלע. צפיפות זרעים גבוהה נמצאה בזיקה לאקלים ים תיכוני (איור 2), בחלקות הצמודות לפאה הצפופית של החורשה (איור 3א), על גבי מדרונות צפוניים (איור 3ב) ובתצורת נוף של יער (איור 3ג). הממצאים הראו

שעומדי הנטיעות באקלים הים תיכוני צעירים במובהק מאשר באקלים הצחיח למחצה (הנתונים אינם מוצגים). צפיפות הזרעים הייתה גבוהה תמיד במסלע רך בהשוואה למסלע קשה, אבל נמצאה אינטראקציה בין סוג המסלע לצפיפות הנטיעות. בעוד שעל גבי מסלע רך, לא נמצא הבדל מובהק בין שתי רמות הצפיפות של הנטיעות, על גבי מסלע קשה הצפיפות הייתה גבוהה במובהק בעומדי נטיעות דלילים בהשוואה לעומדי נטיעות צפופים. לבסוף נציין שצפיפות הזרעים הייתה גבוהה יותר במדרונות מתונים מאשר במדרונות תלולים, וכל שאר המשתנים לא השפיעו במובהק על צפיפות הזרעים בתוך החורשות.

גיל העומד הנטוע השפיע במובהק על צפיפות הזרעים, ונמצאה אינטראקציה בין הגיל לבין גודל הזרעים. צפיפות הזרעים הקטנים הייתה גבוהה בחלקות של עומדים צעירים בהשוואה לחלקות בעומדים ותיקים (עומדים צעירים 216.3±33.1 זרעים לדונם, עומדים ותיקים 138.8±48.1 זרעים לדונם). לעומת זאת, צפיפות הזרעים הגדולים בחורשות ותיקות הייתה גבוהה בהשוואה לחורשות צעירות, אם כי ההבדלים לא היו מובהקים (חורשות ותיקות 43.6±13.2 זרעים לדונם וחורשות צעירות 26.3±4.4 זרעים לדונם). צפיפות הנטיעה כשלעצמה לא השפיעה במובהק על צפיפות הזרעים אלא באינטראקציה עם סוג המסלע וגודל הזרעים. צפיפות הזרעים הייתה גבוהה יותר במסלע רך מאשר במסלע קשה, אך ההבדל היה מובהק בצפיפות נטיעה גבוהה (מסלע רך 34.1±5.3 זרעים לדונם, מסלע קשה 24.2±4 זרעים) ובקבוצת הזרעים הקטנים בלבד. צפיפות הזרעים הייתה גבוהה פי ארבעה במדרונות מתונים

משתנה	LogWorth	p-value	מדורג על פי רמת מובהקות
מרחק	32.322	<0.0001	0-10 <sup>a</sup> 10-30 <sup>b</sup> 30-60 <sup>c</sup>
אקלים	15.394	<0.0001	M <sup>a</sup> S <sup>b</sup>
גודל זריעים	7.206	<0.0001	S <sup>a</sup> L <sup>b</sup>
כיוון	7.106	<0.0001	N <sup>a</sup> E <sup>b</sup> S <sup>b</sup> W <sup>b</sup>
גובה עצים	6.405	<0.0001	T <sup>a</sup> S <sup>b</sup>
רמת אבניות	4.305	0.00005	H <sup>a</sup> L <sup>b</sup>
מרחק*כיוון	3.747	0.00018	0-10:N <sup>a</sup> S <sup>b</sup> E <sup>b</sup> W <sup>b</sup> ; 10-30:N <sup>a</sup> S <sup>b</sup> E <sup>b</sup> W <sup>b</sup> ; 30-60:N <sup>a</sup> E <sup>ab</sup> S <sup>b</sup> W <sup>b</sup>
מרחק*מפנה	3.546	0.00028	0-10:N <sup>a</sup> W <sup>b</sup> S <sup>b</sup> P <sup>c</sup> E <sup>c</sup> ;10-30:P <sup>a</sup> N <sup>a</sup> W <sup>a</sup> E <sup>a</sup> S <sup>a</sup> ;3 0-60:W <sup>a</sup> E <sup>a</sup> P <sup>a</sup> S <sup>b</sup> N <sup>ab</sup>
מרחק*אקלים	3.463	0.00034	0-10:M <sup>a</sup> S <sup>b</sup> ; 10-30:M <sup>a</sup> S <sup>b</sup> ; 30-60:M <sup>a</sup> S <sup>b</sup>
גיל*סלעיות	3.295	0.00051	Y:L <sup>a</sup> H <sup>b</sup> ; M:H <sup>a</sup> L <sup>b</sup>
גודל זריעים	3.267	0.00054	S:F <sup>a</sup> G <sup>b</sup> W <sup>b</sup> ; L:F <sup>a</sup> W <sup>b</sup> G <sup>b</sup>
גיל*גודל	2.327	0.00471	Y:S <sup>a</sup> L <sup>b</sup> ; M:S <sup>a</sup> L <sup>a</sup>
מרחק*סלעיות	2.291	0.00512	0-10:L <sup>a</sup> H <sup>b</sup> ; 10-30:H <sup>a</sup> L <sup>b</sup> ; 30-60:L <sup>a</sup> H <sup>a</sup>
סלעיות*אבניות	1.99	0.01022	L:H <sup>a</sup> L <sup>b</sup> ; H:L <sup>a</sup> H <sup>a</sup>
מרחק*תצורת צומח	1.939	0.01151	0-10:F <sup>a</sup> G <sup>b</sup> W <sup>b</sup> ; 10-30:F <sup>a</sup> G <sup>b</sup> W <sup>b</sup> ; 30-60:F <sup>a</sup> G <sup>b</sup> W <sup>b</sup>
סלעיות*רעייה	1.737	0.01831	L:N <sup>a</sup> Y <sup>a</sup> ; H:N <sup>a</sup> Y <sup>a</sup>
שיפוע*מסלע	1.703	0.0198	M:H <sup>a</sup> L <sup>b</sup> ; S:L <sup>a</sup> H <sup>b</sup>
תלילות*סימני רעייה	1.483	0.03286	N <sup>a</sup> Y <sup>b</sup>
גיל	1.432	0.03694	M <sup>a</sup> Y <sup>b</sup>
גיל*מסלע	1.383	0.04142	M:S <sup>a</sup> H <sup>b</sup> ;Y:H <sup>a</sup> S <sup>b</sup>
מפנה	1.365	0.04314	N <sup>a</sup> W <sup>b</sup> P <sup>c</sup> S <sup>d</sup> E <sup>d</sup>
מרחק*סוג מסלע	1.314	0.04854	0-10:S <sup>a</sup> H <sup>b</sup> ; 10-30:H <sup>a</sup> S <sup>b</sup> ; 30-60:H <sup>a</sup> S <sup>b</sup>
תלילות	1.135	0.07335	M>S ns
גובה*סלעיות	1.111	0.07752	S:L>S; T: L>H ns
תצורת צומח	0.755	0.17594	F>W>G ns
סוג מסלע	0.751	0.17743	S>H ns
אבניות	0.456	0.34982	H>L ns

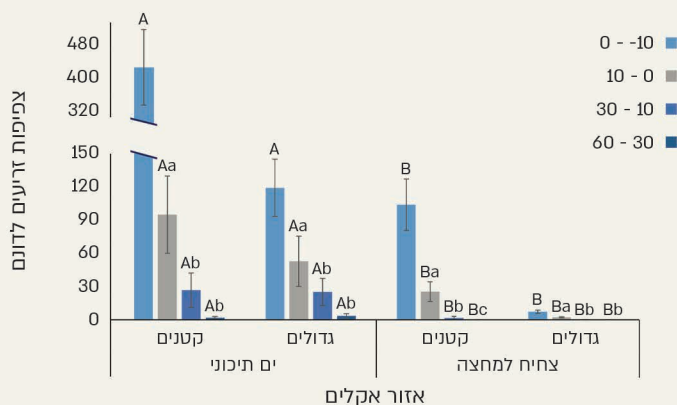
טבלה 4

**הגורמים המסבירים התחדשות זריעים מחוץ לעומדי הנטיעות**

הניתוח מבוסס על מבחן רב-גורמי ANOVA במתכונת רגרסיה אורדינלית לוגיסטית (Ordinal Logistic Regression). המודל בחן את התנחלות זריעים מחוץ לגבולות הנטיעה. מרחק לפי שלושה טווחים מגבולות החורשה (0-10, 10-30 ו-30-60 מטר), גובה עצים (S נמוך, T גבוה), סימני רעייה (N אין סימנים, Y יש סימנים), תצורת צומח (G עשבוניים, W שיחים, F יערות), משתנים נוספים מכורטים בטבלה 3. LogWorth מצייין ערך מוחלט עבור לוג המובהקות (p-value). ממוצעים ללא אות משותפת שונים במובהק. ns לא מובהק. במקרים שישנה אינטראקציה בין משתנים (\*), ערך המובהקות בין הרמות השונות נקבע במבחן Steel-Dwass 0.05.

**איור 2**

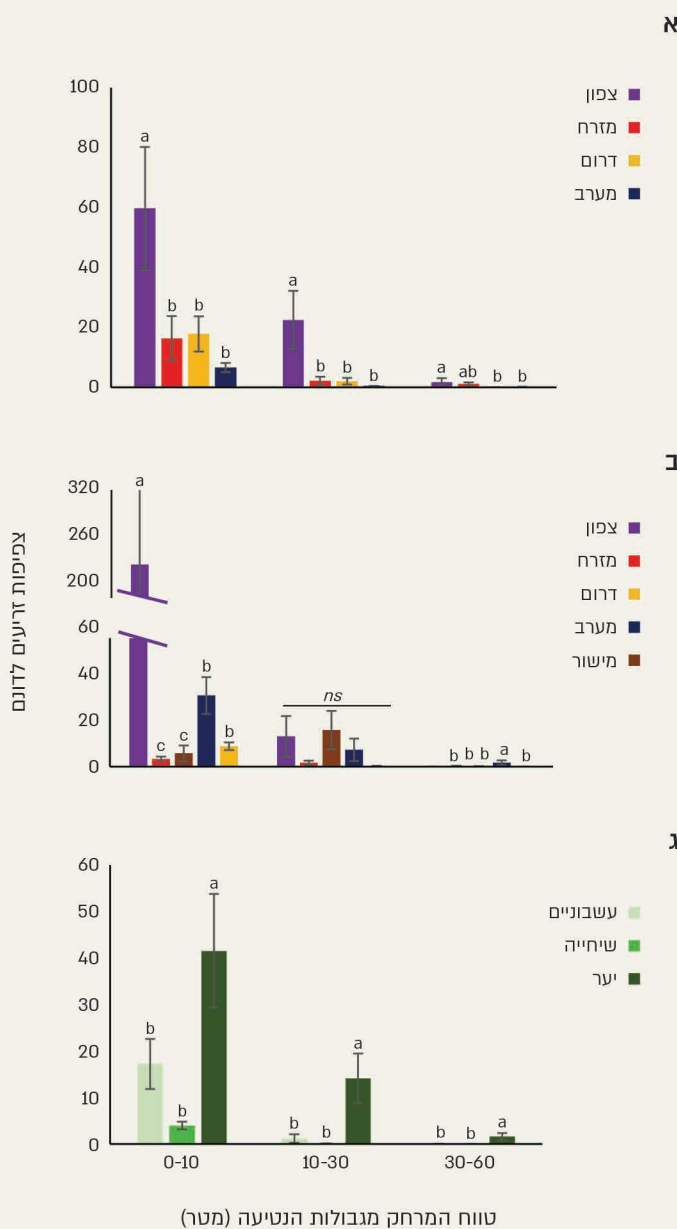
צפיפות זריעים בחלוקה לשתי קבוצות גודל (קטנים וגדולים) באקלים הים תיכוני ובאקלים הצחיח למחצה ובארבעה טווחי מרחק מגבולות הנטיעה (0-10) מטר בתוך גבולות הנטיעה, 10-0, 30-10 ו-60-30 מטר מחוץ לגבולות הנטיעה). ממוצעים ללא אות משותפת שונים במובהק (Steel-Dwass 0.05).



**איור 3**

**צפיפות הזריעים בטווחי מרחק שונים מגבולות העומד ובהשפעת שנות**

המדידות נערכו בטווחים של 0-10, 10-30 ו-60-30 מטר. (א) כיוון הפאה של החלקה ביחס לעומד; (ב) המפנה של המדרון; (ג) תצורת הנף של הצומח. ממוצעים ללא אות משותפת שונים במובהק (Steel-Dwass 0.05).





מסלע רך ורמת סלעיות גבוהה. התרומה של גיוון השטח לפוטנציאל גיוס הצאצאים עולה גם מתוך האינטראקציה שנמצאה בין רמת סלעיות גבוהה לרעייה. בהיעדר סימני רעייה, צפיפות הזרעים הייתה  $15.5 \pm 3.4$  לדונם, גבוהה במובהק מזו שבחלקות שנמצאו בהן סימני רעייה בשטח  $(3.9 \pm 0.7)$  זרעים לדונם), אולם השפעת הרעייה פחתה ברמת סלעיות גבוהה (נוכחות רעייה\*רמת סלעיות גבוהה  $5.4 \pm 1.3$  זרעים לדונם, נוכחות רעייה\*רמת סלעיות נמוכה  $3.4 \pm 0.8$  זרעים לדונם). גיל מבוגר של העומד השפיע באופן חיובי ובמובהק על צפיפות הזרעים הגדולים, אבל לא על צפיפות הזרעים הקטנים. צפיפות הזרעים הגדולים בחורשות ותיקות הייתה גבוהה פי שישה מאשר בחורשות צעירות (איור 6). לסיכום, פוטנציאל גיוס צאצאים גבוה (הישרדות הנבטים והגעתם לבגרות) נמצא בתנאים של הצללת המכנה הצפוני של החורשות, במכנים צפוניים של המדרון, על גבי מדרונות מתונים, תחת צמחייה מפותחת, ובמקום פני שטח מגוון (סלעיות ואבניות). כצפוי, עומד מבוגר השפיע על ביסוס זרעים גדולים, בייחוד על גבי מסלע רך וברמת סלעיות גבוהה.

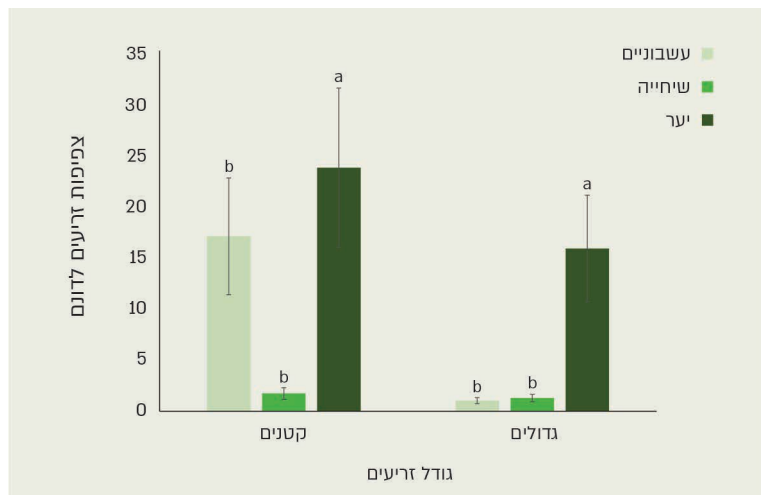
אינטראקציה של תצורת הנוף של הצומח וגודל הזרעים: צפיפות הזרעים הגדולים הייתה גבוהה יותר ביערות בהשוואה לתצורות הצומח הנמוכות יותר, ואילו צפיפות הזרעים הקטנים הייתה גבוהה יותר בתצורת הצומח של מרעה עשבוני (איור 4). שיעור הזרעים הגדולים ביחס לזרעים הקטנים בתצורת הנוף של יער, שיחיה ועשבוניים היה  $0.66$  ו- $0.05$  בהתאמה, עובדה המצביעה על סיכויי הישרדות גבוהים יותר בתצורת צומח גבוהות.

צפיפויות זרעים גבוהות נמצאו בתנאי רב-גוניות של פני השטח (איור 5). הרב-גוניות באה לידי ביטוי באינטראקציה שבין רמת הסלעיות בהינתן רמות שונות של שיפוע ואבניות. צפיפות רבה יותר של זרעים נמצאה בתנאים של רמת סלעיות גבוהה בהינתן שיפוע מדרון מתון ורמת אבניות נמוכה.

סוג המסלע ורמת הסלעיות נמצאו באינטראקציה עם גיל העומד (סוג המסלע\*גיל, איור 6; רמת סלעיות\*גיל, איור 6). נמצא, שצפיפויות זרעים גדולות אפיינו חורשות ותיקות,

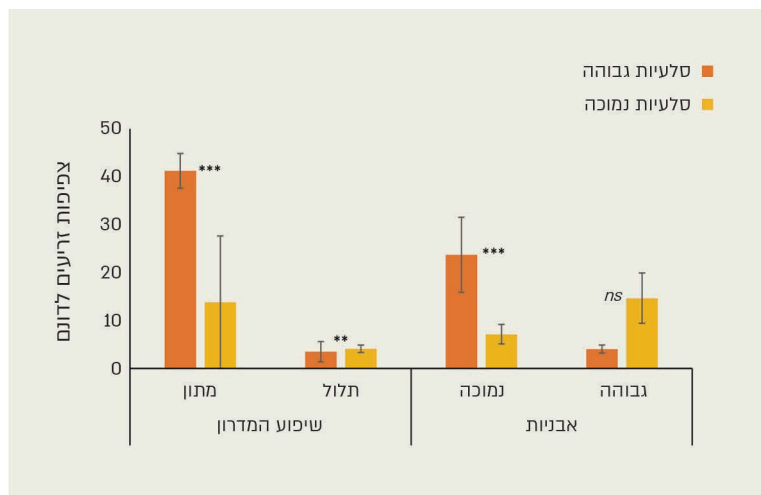
איור 4

**צפיפות הזרעים בחלוקה לגודל ולתצורת נוף**  
נבדקו שתי קבוצות גודל (קטנים וגדולים) ושלוש תצורות הנוף של הצומח (עשבוניים, שיחיה ויער). ממוצעים ללא אות משותפת שונים במובהק (Steel-Dwass 0.05).



איור 5

**השוואת צפיפות הזרעים בין רמת סלעיות גבוהה לנמוכה בהינתן רמות שיפוע ואבניות משתנים**  
נבדקו שתי רמות סלעיות (גבוהה ונמוכה) בשתי רמות של שיפועים (תלול ומתון) ובשתי רמות של אבניות (גבוהה ונמוכה).  
 $p < 0.01 = **$ ,  $p < 0.0001 = ***$ ,  $ns$  לא מובהק לפי מבחן Steel-Dwass 0.05.



## דין

### טטרקליניס מפריק – פולש-על באזורים יובשניים

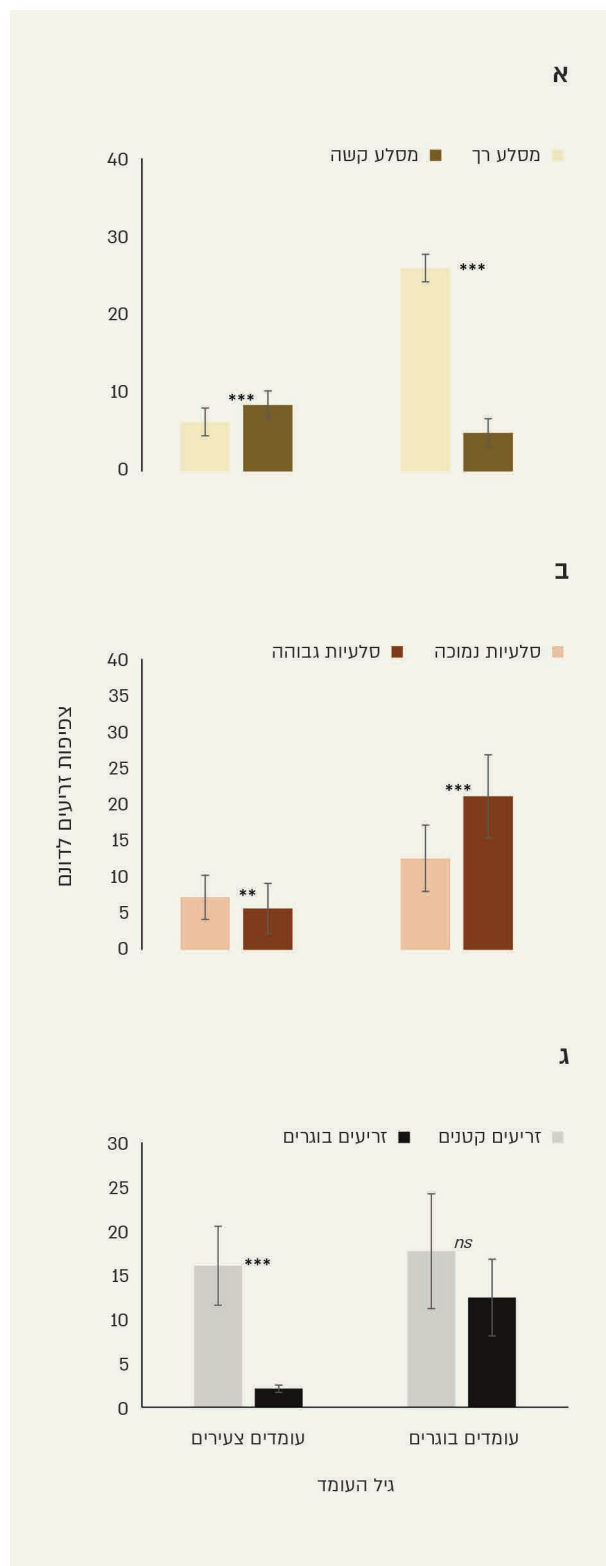
שיחים ועצים פולשים טיפוסיים ידועים כמהירי צימוח ואוהבי אור, והם מנצלים את ההפרעות בבתי הגידול כדי לחמוק מתחרות ולהתנחל בהם (Catford et al., 2012). שלא כמו המעוצים המקומיים, הפולשים מתקשים לגייס צאצאים בעקות יובש וצל. המחקר שלנו מציע שטטרקליניס מפריק, שמוצאו ממערב הים התיכון, חולק תכונות מתכנסות עם המעוצים המקומיים במזרח הים התיכון. כמו מעוצים ים תיכוניים המותאמים ליובש וגדלים לאט (Capitanio and Carcaillet, 2008; Lopez-Iglesias et al., 2014), טטרקליניס מפריק מצליח להתנחל בבתי גידול המצויים בשלבי סוקצסיה מתקדמים בעקת צל של צמחייה מפותחת. הממצאים שלנו תואמים דיווחים קודמים על התאמה של טטרקליניס מפריק לצל (Padilla et al., 2009).

מהי התכונה שמאפשרת למעוצים מסוימים התאמה לצל ומקילה על ההתנחלות בתנאי סוקצסיה מתקדמים? לאחרונה הוצע, שמינים אלה, הגדלים לאט, נהנים ממשק פחמן חסכוני יותר מזה של מעוצים פולשים טיפוסיים ושל מעוצים מקומיים. המונח פולשי-על (superinvaders) הוצע כדי להבדיל בין צמחים מעוצים פולשים המתנחלים בשלבי סוקצסיה מתקדמים, לצמחים מעוצים פולשים טיפוסיים המתנחלים בתנאי הפרעה. פולשי-על גדלים מהר יותר בהשוואה למינים מקומיים בתנאי אור, אבל עדיין מסוגלים לגדול במגוון תנאים של בתי גידול ובעקת צל (Friedley et al., 2023). בשנים האחרונות גוברת ההתעניינות בפולשי-על, אך מרבית המידע מגיע מאזורים טרופיים וממוזגים, שנדרשת בהם התאמה לצל אך לא ליובש. ככל הידוע לנו, הפנוטיפ של פולשי-על במינים מעוצים לא היה מוכר עד כה באזורים היובשניים.

מאפיין משותף בולט לפנוטיפ של פולשי-על הוא שמלבד ההתאמה לצל, המינים האלה מייצרים כמויות גדולות של זרעים ביחס למינים המקומיים. לדוגמה, אורן ירושלים מייצר בממוצע 17,000 זרעים לעץ בוגר (Nathan and Muller-Landau, 2000). הגידול בייצור הזרעים של טטרקליניס מפריק גדל עם גיל העץ באופן מעריכי, ועץ בן 35 (הגיל הממוצע של העצים במחקר זה) מייצר 120,000 זרעים לשנה (קרוא, 2018). לחץ ההפצה ידוע כגורם מרכזי בהצלחת פלישות ביולוגיות (Simberloff, 2009).

### חכם בשמש

שיחים ועצים מקומיים באזורים היובשניים מתפתחים טוב יותר בנישות נביטה, שמספקות לצמחים הצעירים מחסה מפני היובש, ולעיתים גם הגנה מפני שרפות ורעייה. מפנים



איור 6

### צפיפות הזרעים בחלוקה לעומדים צעירים ובוגרים ובהשפעות שונות

(א) סוג המסלע; (ב) רמת סלעיות; (ג) גודל הזרעים.  $p < 0.0001 = ***$ ,  $p < 0.01 = **$ ,  $ns$  לא מובהק לפי מבחן Steel-Dwass 0.05.

ההתנחלות, משום שעצים מפותחים של טטרקליניס פוריים יותר (קרוא, 2018), ופוטנציאל ההפצה של זרעים מופצי רוח גדל עם גובה העצים (Nathan et al., 2002). אחת השאלות שנתרו פתוחות בעקבות המחקר הנוכחי היא אם ניתן להסיק מסקנות באשר למעמד הדמוגרפי של המין טטרקליניס מפריק בתחום התפוצה הטבעי שלו במערב הים התיכון, בהתבסס על התפשטותו המהירה בתחום התפוצה החדש במזרח הים התיכון. כיצד ייתכן שמין הנחשב בסכנת הכחדה בבית גידולו המקורי, מצליח להשתלט ולשגשג בסביבה חדשה? היכולת הגבוהה של טטרקליניס מפריק לנבוט באקלים ים תיכוני, בניגוד למצב באקלים צחיח למחצה, כפי שהתגלה במחקר הנוכחי, מחזקת את החשש שהתחממות האקלים וההצטננות במערב הים התיכון יובילו לצמצום בשפע ובתפוצה של המין הזה באזור (Zamrani et al., 2023).

#### המלצות ליבוא ולאקלום של שיחים ועצים לנטיעות

נראה שהיכולת לחזות את הפלישה של הטטרקליניס בישראל היא בגדר הערכת בדיעבד. בהערכת פלישה קודמת של טטרקליניס מפריק בדרום אפריקה הוא סווג כפולש חלש (Richardson and Rejmanek, 2011); אוכלוסיות גדולות בתחום תפוצתו הטבעי נתונות לסכנת הכחדה בעקבות הפעילות האנושית; אין עליו מידע מבוסס כצמח פולש במקומות אחרים בעולם; הוא גדל לאט, ומתבגר לאט. אי לכך, המלצת המחקר הנוכחי ביבוא ובאקלום של שיחים ועצי נטיעות היא להביא בחשבון את הסיכון הקיים ביבוא מינים המתאפיינים בפנוטיפ פולשי-על, ובעיקר זה הכולל את מערכת התכונות הבאה: מתאימים ליובש, מתפתחים בטווח תאורה רחב (מותאמים לצל ובייחוד להצללה תחרותית), מייצרים כמויות גדולות של זרעים, מוצאם מאזור אקלימי דומה. להבדיל מפולשים טיפוסיים, פולשי-על מתנחלים ומתבססים בחברות צומח מפותחות (שיחיה, חורש, יער) ללא תלות בהפרעה, ולכן האיום שלהם על משאבי הטבע והנוף האופייניים גדול יותר. יתרה מכך, איתור הזרעים בצמחייה מפותחת מוגבל, והטיפול עלול להיות יקר בגלל תנאי הנגישות הקשים.

#### המלצות לממשק

טטרקליניס מפריק, שעד לא זמן היה מוכר כמין בסכנת הכחדה בתחום תפוצתו הטבעי במערב הים התיכון, מתרבה ומשגשג בתחום תפוצתו החדש במזרח הים התיכון. ממציא המחקר מראה שעוצמת ההתפשטות נמוכה באקלים הצחיח למחצה, שם המין התאזרח; לעומת זאת, באקלים הים תיכוני המין מתנחל ומעמיד צאצאים פוריים בכמות רבה ובמרחק מעצי האם, ועל כן יכול להיחשב למין פולש. מיגור זרעיים החורגים מגבולות הנטיעה חיוני לשמירה על בריאות היערות הנטועים ועל תצורות הצומח הטבעיות של

צפוניים (Osem et al., 2015; Osem and Moshe, 2021), מדרונות מתונים (Gómez-Aparicio et al., 2005), רמה גבוהה של סלעיות או אבניות (Janzen, 1971; Fowler, 1988; Smit et al., 2006; Henkin et al., 2011; Preisler et al., 2019), מסלע רך (Osem and Moshe, 2021) ומחסה תחת צמחייה מפותחת (Ziffer-Berger et al., 2017) ידועים כ"מקלטים אקלימיים" לגיוס צאצאים בחורש הים תיכוני. אף על פי שהטטרקליניס ידוע כעץ מותאם ליובש, ממציא מחקר זה מראה שהוא גם מתחמק מיובש ומגייס צאצאים בנישות נביטה שמספקות לו מחסה והגנה. צפיפויות גבוהות של זרעיים גדולים אכן נמצאו בזיקה למרכיבי הנוף הבאים: מפנה צפוני של העומדים, מפנים צפוניים של המדרונות, מדרונות מתונים, רמת סלעיות או אבניות גבוהה, היעדר סימנים לרעייה ותצורת נוף צומח של יער. נוסף על כך, הממצאים הראו שהיחס הגבוה ביותר בין הפרטים הבוגרים לפרטים הצעירים נמצא ביערות, גבוה במעט מאשר בשיחיה מפותחת, אך בסדר גודל יותר מאשר בתצורת נוף של עשבונים. המשמעות היא, שעל אף שיעור הנביטה הגבוה בתצורת נוף של עשבונים, שיעור הישרדות הנבטים נמוך יחסית לתצורות הצומח המפותחות. שיעור הנביטה הגבוה קשור כפי הנראה להיעדר חספוס של פני השטח, ולכן פוטנציאל ההפצה על ידי הרוח חזק יותר.

#### הגיל קובע

הזמן שעובר ממועד ההגעה של מינים זרים או לחלופין ממועד הנטיעה (residence time), ידוע כגורם מרכזי בהצלחת פלישות ביולוגיות (Pyšek et al., 2009). גיל העומד נמצא כגורם מובהק שמשפיע על התנחלות זרעיים מחוץ לגבולות הנטיעה. יחסי הגומלין שבין המשתנה של גיל העומד, סוג המסלע, רמת הכיסוי של הסלעים וגודל הזרעיים, מלמדים שתופעת הפלישה מתעצמת עם הזמן, ובייחוד על גבי מסלע רך וברמת סלעיות גבוהה.

#### דומה מושך דומה

מינים זרים מצליחים לפלוש טוב יותר באזורי אקלים הדומים לאלה שבתחום התפוצה הטבעי שלהם (תאוריית שימור הנישה), אבל מגמה זו חלשה יותר במקרים של נטיעות, ובייחוד אצל עומדים צעירים (Liu et al., 2020). הממצאים שלנו אכן מתאימים לתאוריית שימור הנישה. בתחום התפוצה הטבעי של הטטרקליניס משך העונה הלחה וכמות המשקעים הם הגורמים הראשונים המשפיעים על התפתחות העומדים (Zemrani et al., 2023). ממציא המחקר הנוכחי מראה שעומדי היער הנטוע של טטרקליניס באקלים הים תיכוני היו מפותחים יותר מאשר באקלים הצחיח למחצה, והיקף ההתנחלות מחוץ לגבולות הנטיעה היה גבוה יותר בהיקף, בגודל ובכמות של הזרעיים. ביצועי הגידול של העומד משפיעים באופן ישיר על פוטנציאל

והאקולוגית) של הטיפולים, ולא מן הנמנע, שבחלק מהמקרים יימצא שמשתלם יותר לטפל במקור הזרעים מאשר בזרעים עצמם, קרי לדלל עומדים ואף להחליפם במיני יער אחרים. רעייה נמצאה כגורם מובהק שמצמצם את צפיפות הזרעים, והיא משמשת כלי ניהולי לדילול ביומסה ביערות. אף על פי שלא נמצאה אינטראקציה מובהקת של הרעייה עם האקלים, נציין שממדי ההתנחלות מחוץ לגבולות הנטיעה באקלים צחיח למחצה היו מעטים ביותר ובייחוד בתנאי רעייה. מומלץ לבחון את הרעייה ככלי ממשקי לדילול זרעים של טטרקליניס, בייחוד באקלים הצחיח למחצה.

הארץ. מיגור הזרעים צריך להיעשות קודם כול באקלים הים תיכוני, ולאחר מכן גם באקלים הצחיח למחצה. דגש מיוחד לטיפול בזרעים צריך להינתן בשטחים הסמוכים לצמחייה מקומית מפותחת ובקרבה לשטחים בנגישות קשה, כמו מצוקים, ערוצים ושדות מוקשים.

טטרקליניס מפריק גדל לאט ומתבגר לאט, ונראה שטיפול תדיר, אחת לעשר שנים עשוי לספק את ההגנה הנחוצה להגנת הצומח והיער מפני פלישה. מיגור זרעים כרוך בעלויות כספיות, ולא זו בלבד, אלא שריבוי הזרעים צפוי לגדול עם התבררות העומדים. לנוכח היקף הנטיעות הרחב של טטרקליניס מפריק באקלים הצחיח למחצה של ישראל, קק"ל תצטרך לבחון את היעילות והעלות (הכספית

## מקורות

- Fridley JD, Bellingham PJ, Closset-Kopp D, Daehler CC, Dechoum MS, Martin PH, et al. 2023. A general hypothesis of forest invasions by woody plants based on whole-plant carbon economics. *Journal of Ecology*, 111(1), 4–22.
- Gómez-Aparicio L, Gómez JM, Zamora R, and Boettinger JL. 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 16(2), 191–198.
- Helman D, Lensky IM, Yakir D, and Osem Y. 2017. Forests growing under dry conditions have higher hydrological resilience to drought than do more humid forests. *Global Change Biology*, 23(7), 2801–2817.
- Henkin Z, Ungar ED, and Dolev A. 2012. Foraging behaviour of beef cattle in the hilly terrain of a Mediterranean grassland. *The Rangeland Journal*, 34(2), 163–172.
- Janzen DH. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2(1), 465–492.
- Liu C, Wolter C, Xian W, and Jeschke JM. 2020. Most invasive species largely conserve their climatic niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(38), 23643–23651.
- Lopez-Iglesias B, Villar R, and Poorter L. 2014. Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species. *Acta Oecologica*, 56, 10–18.
- Middleton NJ and Thomas DS (Eds). 1992. *World Atlas of Desertification*. Luxembourg: Publication Office of the European Union.
- Nathan R and Muller-Landau HC. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(7), 278–285.
- Nathan R, Horn HS, Chave J, and Levin SA. 2002. Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. Third International Symposium–Workshop on Frugivores and Seed Dispersal, São Pedro (Brazil), August 2000 (pp. 69–82).
- <https://ims.gov.il/he/>. **אטלס האקלים**. 2021. השרות המטאורולוגי הישראלי. [ClimateAtlas](https://ims.gov.il/he/)
- מדמוני ע, איזנבנד א וריוב י. 2011. התפתחות טטרקליניס מפריק באזורים שונים בארץ. **יער**, 12, 37–45.
- פוצ'טר ע וסערני ה. 1998. בחינת מפת אזורי האקלים של ארץ-ישראל על פי מיון קפן. **מחקרים בביאוגרפיה של ארץ-ישראל**, ט"ו, 179–194.
- קרוז ח. 2018. התנחלות מין עץ גר – טטרקליניס מפריק, בחורש ים תיכוני בישראל (עבודת גמר לתואר שני). רחובות: האוניברסיטה העברית בירושלים.
- שמשי ב, רון מ, בן-נתן ד ופרלברג א. 2021. **מדריך למיפוי צומח בישראל: מהדורה מעודכנת ומאוחדת לצומח הים-תיכוני ולצומח המדבר**. מוזיאון הטבע ע"ש שטיינהרדט ומכון דש"א.
- Capitanio R and Carcaillet C. 2008. Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity: A discussion of succession models. *Forest Ecology and Management*, 255(3–4), 431–439.
- Catford JA, Daehler CC, Murphy HT, Sheppard AW, Hardesty BD, Westcott DA, et al. 2012. The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(3), 231–241.
- Erskine-Ogden J, Grotkopp E, and Rejmánek M. 2016. Mediterranean, invasive, woody species grow larger than their less-invasive counterparts under potential global environmental change. *American Journal of Botany*, 103(4), 613–624.
- Esteve Selma MA, Montoya P, Moya JM, Miñano J, Hernández I, Carrión JS, et al. 2017. *Tetraclinis articulata*: Biogeography, ecology, threat and conservation. Directorate General of Natural Environment. Project Life 13 NAT/ES/000436 (in Spanish, abstract in English) pp. 1–248.
- Fowler N. 1988. What is a safe site?: Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*, 69(4), 947–961.

- Richardson DM and Rejmánek M. 2011. Trees and shrubs as invasive alien species – A global review. *Diversity and Distributions*, 17(5), 788–809.
- Rourke JP. 1991. *Tetraclinis articulata*, a hitherto unrecorded naturalized alien conifer in South Africa. *Bothalia*, 31, 62–64.
- Simberloff D. 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 81–102.
- Smit C, Gusberti M, and Müller-Schärer H. 2006. Safe for saplings; safe for seeds? *Forest Ecology and Management*, 237(1–3), 471–477.
- Vilà M, Siamantziouras ASD, Brundu G, Camarda I, Lambdon P, Médail F, et al. 2008. Widespread resistance of Mediterranean island ecosystems to the establishment of three alien species. *Diversity and Distributions*, 14(5), 839–851.
- Yang X, Li L, Lv X, Luo W, Li D, Liang C, et al. 2021. Closed-canopy tropical forests of Hainan, (China) are resilient against invasive herbs and shrubs. *Forests*, 12(11), 1596.
- Zemrani M, Camarero JJ, Valeriano C, Rubio-Cuadrado A, Fulé PZ, Diaz-Delgado R, et al. 2023. Site-contingent responses to drought of core and relict *Tetraclinis articulata* populations from Morocco and Spain. *Dendrochronologia*, 80, 126103.
- Ziffer-Berger J, Weisberg PJ, Cablk ME, Moshe Y, and Osem Y. 2017. Shrubs facilitate pine colonization by controlling seed predation in dry Mediterranean dwarf shrublands. *Journal of Arid Environments*, 147, 34–39.
- 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), 261–271.
- Osem Y and Moshe Y. 2021. From first generation of pine monocultures to mixed-forest ecosystems: Biotic and abiotic determinants of pine forests' dynamics in Mediterranean Israel. In: Ne'eman G, Osem Y (Eds). *Pines and Their Mixed Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Springer (Cham). pp. 679–699.
- Padilla FM, Miranda JDD, Ortega R, Hervás M, Sánchez J, and Pugnaire FI. 2011. Does shelter enhance early seedling survival in dry environments? A test with eight Mediterranean species. *Applied Vegetation Science*, 14(1), 31–39.
- Pheloung PC, Williams PA, and Halloy SR. 1999. A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management*, 57(4), 239–251.
- Preisler Y, Tatarinov F, Grünzweig JM, Bert D, Ogée J, Wingate L, et al. 2019. Mortality versus survival in drought-affected Aleppo pine forest depends on the extent of rock cover and soil stoniness. *Functional Ecology*, 33(5), 901–912.
- Pyšek P, Křivánek M, and Jarošík V. 2009. Planting intensity, residence time, and species traits determine invasion success of alien woody species. *Ecology*, 90(10), 2734–2744.
- Richardson DM and Rejmánek M. 2004. Conifers as invasive aliens: A global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions*, 10(5–6), 321–331.



טטרקליניס מפריק ביער נווה אילן, וסביבו זרעים בוגרים פוריים, 2024  
צילום: עודד כהן



בתרונות בארי, זיכרון עוטף  
רותם ברקוביץ