תהליכי התפשטות של אורן ירושלים מיערות נטועים לתוך צומח טבעי

אילה לביא, עמנואל נוי-מאיר, חיים קיגל, המכון למדעי הצמח והגנטיקה בחקלאות, הפקולטה למדעי החקלאות, המזון ואיכות הסביבה, האוניברסיטה העברית, רחובות; lavital@agri.huji.ac.il

אבי פרבולוצקי, המחלקה למשאבי טבע, המכון לגידולי שדה, מרכז וולקני, משרד החקלאות ופיתוח הכפר, בית דגן

תקציר

פלישה והתפשטות של עצים משטחים נטועים לבתי גידול טבעיים וטבעיים-למחצה היא תופעה גוברת והולכת בעולם. לעצים הפולשים השפעה משמעותית על המבנה והתפקוד של אקוסיסטמות רבות. אורן ירושלים הוא מין ים-תיכוני, הגדל בר בארץ במספר עומדים קטני היקף, וניטע, החל מתקופת המנדט, באזורים שונים בארץ בעומדים רבי היקף. באתרים רבים היער הנטוע גובל בשטחים טבעיים, כמו שטחי מרעה או שמורות טבע, שבהם לא ידוע על נוכחות אורן בתקופות היסטוריות. בשנים האחרונות נצפתה התבססות של זריעי אורן באופן ספונטני בחלק משטחים טבעיים אלו.

בעבודה זו בדקנו את אוכלוסיית זריעי האורן כדי לקבוע את דגם הפלישה וההתפשטות של אורן ירושלים מיערות נטועים לתוך שטחים טבעיים הגובלים עם היער. המחקר נערך בשני אתרים: גבעות גד (השפלה הדרומית) ויער הסוללים (הגליל התחתון). נמדדה צפיפות אוכלוסיות הזריעים בשטח הטבעי כתלות במרחק מן היער. הזריעים אופיינו מבחינת גובה, היקף, גיל ומצב התפתחותי.

נמצא כי תהליך ההתפשטות החל כאשר היער הנטוע הגיע לגיל 25-30 שנה. מרבית הזריעים עדיין נמצאים בטווח של כ-20 מטר מגבול היער, אך פרטים מעטים הגיעו למרחקים של עד כ-100 מטר והתחילו לבנות אוכלוסיה חדשה במרחק ניכר מן היער. צפיפות זריעים גבוהה במיוחד נמצאה בשני האתרים ממערב ליער לעומת שאר הכיוונים, כנראה כתוצאה מהפצת זרעים ברוחות השרב המזרחיות החזקות. צפיפות הזריעים היתה גבוהה יותר באתר הגשום יותר (הסוללים) לעומת השחון (גבעות גד), בגבעות גד רוב הזריעים מעל גיל 9 כבר היו בשלב הרבייתי, בעוד שבסוללים המעבר לשלב הרבייתי היה איטי יותר.

מילות מפתח (נוספות על מילות הכותרת): התבססות, דגם בזמן ובמרחב, פלישה, זריעים.

מבוא

פלישה והתפשטות של עצים מתורבתים משטחים נטועים לבתי גידול טבעיים וטבעיים-למחצה היא תופעה המתרחבת והולכת ברחבי העולם. לעצים הפולשים יש השפעה רחבה על מגוון המינים, המבנה והתפקוד של אקוסיסטמות רבות. למיני העצים והשיחים המיובאים הניטעים ביערות יש, לעיתים, תרומה כלכלית חשובה במדינות רבות. אך בשנים האחרונות החלו להבין את המחיר הקשור לשימוש הנרחב בהם ביערנות. המינים הגורמים לבעיות הקשות ביותר הם העצים שניטעו בשטחים נרחבים ולאורך זמן ממושך ביותר(Richardson 1998). כתוצאה מהפלישה של העצים לשטחים שכנים חלים שינויים בסביבה הטבעית, אשר מתבטאים במישור האביוטי והביוטי כאחד. לדוגמא: שינויים בזמינות משאבים פיזיקאליים כמו: שטח מחיה, מים, אור (Crooks 2002); בתכונות הקרקע (החמצת הקרקע; שינויים באוכלוסיית המיקרואורגניזמים בקרקע) (Scholes & Nowicki 1998); בזמינותם, באיכותם ובזרימת הנוטריינטים ברמת המערכת (Crooks 2002); עליה ברמת הדליקות של הצמחיה (D'Antonio & Vitousek 1992); ושינויים הידרולוגיים (דלדול משק המים) (Richardson 1998). שינויים אלה מביאים כולם יחד וכל אחד לחוד לירידה במגוון המינים הטבעי ולירידה במגוון ובמורכבות האקוסיסטמות (Prieur-Richard & Lavorel 2000; Briggs et al. 2002).

אורן ירושלים שימש עץ נטיעה עיקרי בישראל במשך עשרות שנים, וניטע בטווח אקולוגי רחב. מרבית העצים שניטעו מקורם מאוכלוסיות של מערב אגן הים-התיכון ולא מאוכלוסיות טבעיות בארץ. בתקופת המנדט היתה בשער הגיא חלקת אקלום לאורנים שהובאו לארץ על-ידי הבריטים מיערות ברחבי אגן הים התיכון (קפריסין, יוון, צפון אפריקה) (לב ידון 2000). מלבד זאת, קיימים חילוקי דעות לגבי אופי התפוצה הטבעית של אורן ירושלים בשטחי ארץ-ישראל בתקופה ההיסטורית. בעבר היה מקובל לחשוב כי אורן ירושלים היה מרכיב חשוב בנופי הארץ: "לא תהיה הפלגה להניח, כי רובם הגדול של הקרקעות הלבנים אפורים אשר בחבל הים תיכוני, ובכללם גם אותם הגושים של קרקע זה, שאין בהם כיום אפילו סימן לאורנים, כגון הרי צפת, הרי מעונה, צוריאל וכן גם חלקים גדולים של הרי שומרון והרי יהודה, היו מקיימים לפנים יערות של אורנים, שבמקומות מסוימים היוו את צומח השיא" (זהרי 1959). לדעתו של זהרי בתקופות ההתיישבות הצפופות נכרתו יערות אלו, ולכן נותרו חורשות טבעיות קטנות בלבד. לפי Liphschitz & Biger (2001), בהתבסס על נתונים פלינולוגיים, דנדרוארכאולוגיים וכתבים היסטוריים, גדל אורן

ירושלים בישראל אך היה עץ נדיר יחסית בנוף העצי הטבעי של ישראל במהלך 10,000 השנים האחרונות. לכן, הנוף המיוער של ישראל היום הוא תופעה חדשה שאיננה קשורה לנוף הצמחי בעבר (ליפשיץ וחוב' 1990).

הנטיעה המסיבית של האורן בארץ, גם באזורים שבאופן טבעי לא גדל בהם בעבר, הביאה לתופעה מוגברת של התפשטות המין באופן ספונטני (שילר 1979). באזורים שבהם, לפי המידע הקיים, האורן גדל באופן טבעי, מתייחסים להתפשטותו כאל תהליך טבעי, והאורן מוגדר כצמח מתנחל (מין המופיע בשלבים ראשונים של הסוקצסיה). לעומת זאת, כאשר מתרחשת תופעת ההתפשטות באזורים שבהם האורן הוא צמח גר (מין אשר הגיע לאזור כתוצאה מפעילות האדם), מתייחסים אליו כאל צמח פולש (מין המתפשט בתוך שטח שבו הוא אינו טבעי Rejmánek 1995). מכיוון שאורן ירושלים מתחדש רק מזרעים (ויזל וחוב' 1978), ומכיוון שהפצת הזרע היא השלב הנייד היחידי במהלך חייו של הצמח, נחקר תהליך ההפצה להבנת יכולת ההתנחלות וההתפשטות הגבוהה של אורן ירושלים (Nathan et al. 1999; Richardson 2000). נמצא כי בעצי אורן בארץ כ-60% מן הזרעים נפוצים באביב ובסתיו כאשר מתקיימים תנאי שרב, וכי קיים יחס הפוך בין קצב שחרור הזרעים לבין הלחות היחסית ויחס ישר עם הטמפרטורה. במחקר מקיף של הפצת אורן ירושלים בישראל נמצא כי הרוח היא הגורם העיקרי הקובע את מרחק ההפצה. הגורם הביוטי העיקרי שמשפיע על תהליך ההפצה הוא מועד שחרור הזרע (פתיחת האצטרובל), שצריך להיות מתואם היטב עם רוח יעילה כדי לאפשר הפצה ארוכת טווח (Nathan et al. 1999). מנגנון פיזור הזרעים בתנאי יובש, שאינו קשור בהכרח לשריפות, מקנה יתרון אדפטיבי בהגדלת יעילות ההפצה ארוכת הטווח. הידע לגבי דינמיקת ההתפשטות של המין אורן ירושלים מיערות נטועים לשטחים טבעיים בישראל הוא מוגבל. עבודה זו באה לנתח את תופעת ההתפשטות, לאפיין את האוכלוסיה הפולשת לתוך סביבה חדשה ולקבוע מהו דגם התפוצה וההתפשטות של עצי האורן בשטחים טבעיים השכנים ליער נטוע ומהם הגורמים העיקריים המשפיעים על התהליך.

שיטות

אתרי סקר השדה

בסקר מקדים בחנו יותר מ-15 אתרים שבהם חלה התפשטות של אורנים, ולאחריו נבחרו שני אתרים: שמורת הטבע **גבעות גד** ושמורת הטבע **יער הסוללים.** באתרים אלו מצוי יער אורנים שניטע בשנות ה-60, מוקף בשטח טבעי גדול יחסית עם הפרעה בינונית עד חלשה.

1. **שמורת גבעות גד**, ליד מושב אמציה: המסלע באזור הוא קירטון רך מתקופת האיאוקן (חבורת עבדת) שעליו מתפתחות שכבות של נארי קשה (Hirsch 1983). על שכבת הקירטון עם הנארי מתפתחת קרקע רנדזינה חומה (קרקע יער חומה), ובאזורים שבהם אין שכבת נארי, הקרקע היא רנדזינה בהירה (רביקוביץ 1981). הצומח הטבעי באזור הוא גריגה של אשחר ארץ-ישראלי וסירה קוצנית, עם השיחים ובני השיח המלווים: אלת מסטיק, עוזרר קוצני, נואית קוצנית ועוד. כיסוי השיחים מגיע ל-40% (שיפמן 2001).
2. **שמורת יער הסוללים**, ליד מושב ציפורי: אופי המסלע הוא קירטון רך מתקופת האיאוקן (תצורת תמרת) ועליו כתמי סלע של נארי קשה (Hirsch 1983 ; הר 1998). הקרקע השכיחה היא רנדזינה כהה (לפי הר, רנדזינת נארי חומה); באזורים שבהם לא מופיעה שכבת הנארי, הקרקע היא רנדזינה בהירה (רביקוביץ 1981; הר 1998). הצומח הטבעי באזור הוא יער פארק של אלון תבור ועשבוניים רב- וחד-שנתיים. השיח השולט תחת האלונים וביניהם הוא סירה קוצנית, שבאזורים מסוימים יוצרת כיסוי רציף.

בכל אתר נבחרו 3-4 צדדים של היער שגובלים בשטח טבעי. בכל צד של היער נערכו 4 חתכים באורך של 100 מטר וברוחב 5 מטר כל אחד. החתכים התחילו מקו היער (הגזעים של שורת העצים הקיצוניים) ונמשכו 100 מטר לתוך השטח הטבעי. מיקום החתכים בכל צד של היער נבחר באופן אקראי וכיוונם היה ניצב לקו היער.

מאפייני הזריעים של אורן ירושלים

צמחי אורן שהתחדשו באופן טבעי מזרעים מכונים זריעים, להבדיל משתילים נטועים. לשם אפיון אוכלוסיית הזריעים שהתפתחה כתוצאה מהתחדשות טבעית מזרעים שמקורם ביערות הנטועים בשני האתרים, נמדדו מספר מדדים:

מרחק הזריע מקו היער: נמדד המרחק מקו הגזעים בשורת העצים הקיצונית ביער הנטוע.

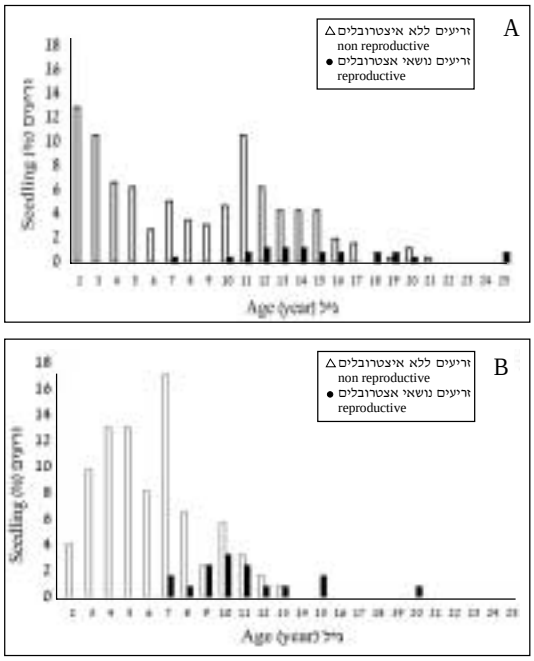
גיל הזריע: נספרו הטבעות השנתיות. לסוג אורן טבעות שנתיות ברורות (Lev-Yadun et al. 1981; Lev-Yadun 2000). הגזעים נוסרו בגובה 5-10 ס"מ מעל הקרקע, לפני הסתעפות הענפים הראשונה. נפרסו 1-2 פרוסות מכל גזע, כל פרוסה שויפה בנייר זכוכית, הטבעות השנתיות נספרו בעזרת בינוקולר בשלושה רדיוסים שונים, כדי למנוע טעות הנובעת מטבעת כפולה.

שלב ההתפתחות: תועדו נוכחות פסיגים, מחטים יובנילים, שלב מעבר (עלים מחטים יובנילים וגם מחטים בוגרות), מחטים בוגרות בלבד, אצטרובלים.

מצב בריאות: בריא, יבש חלקית, יבש, פגיעה ממצוקוקוס. מצב הרבייה של הצמח - וגטטיבי לעומת רפרודוקטיבי - נקבע לפי הופעת אצטרובלים זכריים או נקביים.

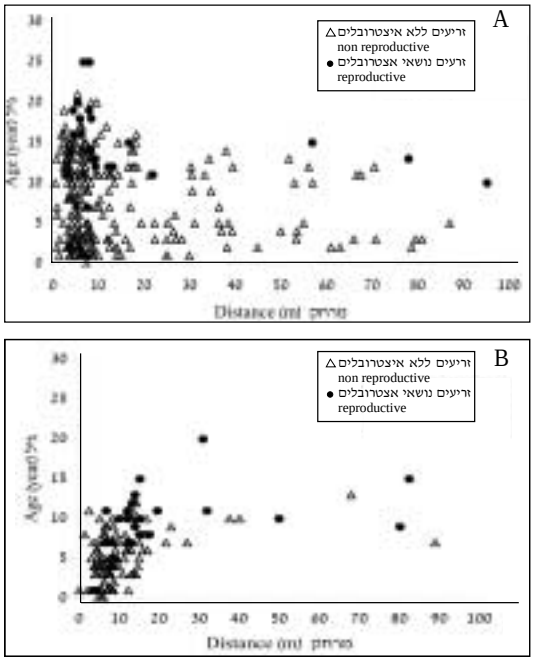
צפיפות הזריעים כתלות במרחק מקו היער

כדי לקבל אומדן למרחק ההתפשטות של זריעי אורנים מהיער הנטוע לתוך הצמחיה הטבעית, נבדקה התלות בין צפיפות הזריעים למרחק מקו היער. צפיפות הזריעים ל-100 מ"ר חושבה לפי המספר הממוצע של עצים בריבועים של 5x5 מטר בכל מרחק, עד 100 מטר מקו היער. הנתונים הותאמו לשלושה מודלים המתארים את צפיפות הזריעים כתלות במרחק מהיער: מודל ליניארי, Negative exponential, Inverse power law



איור 1. התפלגות גילאי הזריעים (אחוז מכלל הזריעים) ומצבם הרבייתי (הימצאות אצטרובלים זיכריים ו/או נקביים). A – יער הסוללים (256 זריעים); B – גבעות גד (123 זריעים).

Fig 1. Age distribution (% calculated from total number of plants) in Ya'ar-Hasolelim (YH; 284 plants) and Gvaot-Gad (GG; 155 plants). in Reproductive (cone present) (full mark) and non-reproductive plants (blank mark).



איור 2: גיל הזריעים כתלות במרחק מקו היער, ביער הסוללים (A) ובגבעות גד (B).

Fig 2. Pine age in relation to distance from plantation edge in Ya'ar-Hasolelim (A) and in Gvaot Gad (B).

(Nathan et al. 1999). מבחני רגרסיה עם טרנספורמציות מתאימות נערכו כדי לבדוק את מידת השונות המוסברת על-ידי כל מודל.

תוצאות ודיון

התפלגות גיל הזריעים והמעבר לשלב הרבייתי

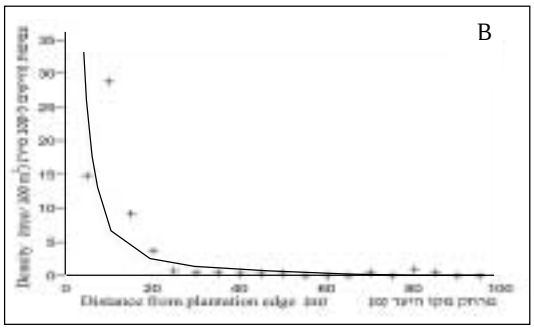
התפלגות גיל הזריעים שונה בשני האתרים (איור 1). ביער הסוללים גיל הזריעים השכיח ביותר הוא שנתיים, ויש ירידה הדרגתית בשכיחות הזריעים בין גיל 2 לגיל 10. בגיל 11 יש עליה בשכיחות הזריעים, ושוב ירידה הדרגתית עד גיל 20. בגבעות גד שיא השכיחות הוא בגילים 4 עד 7 שנים, ויש זריעים מעטים בלבד מעל גיל 13. בשני האתרים יש מעבר הדרגתי עם הגיל למצב רבייתי. בגבעות גד המעבר הוא בין 7 ל-13 שנים, ואילו ביער הסוללים המעבר לשלב הרפרודוקטיבי מתחיל מאוחר יותר, בין 10 ל-20 שנה.

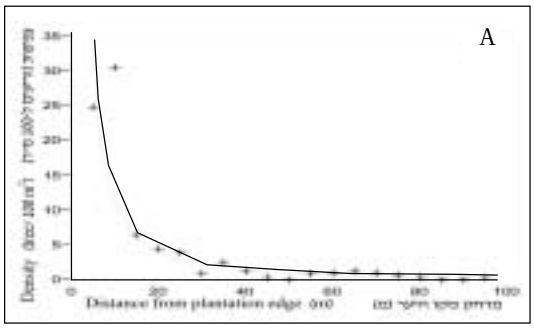
התפלגות גיל הזריעים ומצבם הרבייתי ביחס למרחקם מקו היער

בשני האתרים, ברצועה הצמודה לקו היער (תחת חופת עצי היער, מרחק של 0-5 מ' מקו הגזעים) מספר הזריעים נמוך. לעומת זאת, ברצועה הקרובה ליער מעבר לקו צמרות נוף העצים (ממרחק של 5 מטר ועד לטווח של כ-20 מטר ממנו), נמצאו זריעים מכל טווח הגילים (איור 2). ביער הסוללים ניתן להבחין בשתי קבוצות גיל שבהם יש זריעים המרוחקים מקו היער, ממרחק של 20 מ' ועד כ-90 מ': זריעים בגילאי 1-5 וקבוצה שנייה בגילאי 10-13. מרבית העצים הבוגרים המייצרים זרעים מופיעים בטווח של 5 מ' ועד 20 מטר מקו היער, ורק שלושה עצים בודדים נמצאו במרחק בין 50 ל-100 מ'. בגבעות גד התמונה שונה: ראשית, האוכלוסיה של זריעי האורן קטנה יותר. יש רק זריעים מעטים הנמצאים במרחק גדול מ-20 מ' מקו היער, רובם בגיל 10 בקירוב. מרבית העצים המייצרים זרעים לא מצויים בצמידות לעצי היער (0-10 מ' מקו היער), אלא מופיעים ממרחק של 10 מ' ועד מרחק של 80 מ' בקירוב מקו היער.

צפיפות הזריעים כתלות במרחק מקו היער

באופן כללי, נצפתה ירידה בצפיפות זריעי האורן ככל שמתרחקים מגבול היער (איור 3), אך צפיפות הזריעים בטווח מקו הגזעים ועד מרחק של 5 מ' היתה נמוכה יחסית לצפיפות במרחק של 5-10 מ' בשני האתרים (יער הסוללים - 25 לעומת 30.5 עצים ל-100 מ"ר, ובגבעות גד 15 לעומת 29 עצים ל-100 מ"ר). כאשר בוחנים את הצפיפות מקו הנוף, הירידה בצפיפות זריעי האורן קרובה ללינארית בפונקציה לוג-לוג עד למרחק של כ-40 מ' בשני האתרים (איור 4). מעבר למרחק הזה צפיפות הזריעים





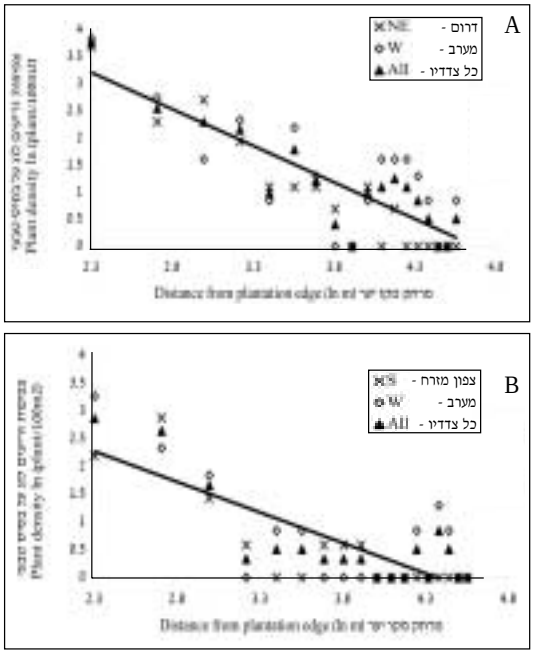
איור 3: צפיפות זריעי אורן (מספר עצים ל־100 מ"ר) כתלות במרחק מקו היער. קו רגרסיה לפי לוג על בסיס טבעי (Inverse power law). A- יער הסוללים; B - גבעות גד.

Fig 3. Plant recruitment curves based on plants density rates (plants/100m^2) as a function of the distance from the plantation edge. Lines are the fitted inverse power low models. A- YH; B-GG.

נמוכה מאד. ואולם, בצד המערבי בכל אתר יש מקבץ נוסף של זריעים במרחק של 60-90 מ' מקו היער (3-4 עצים \ 100 מ"ר). צפיפות הזריעים הממוצעת בטווח שבין 5 ל-10 מ' מן היער היתה דומה בשני האתרים (30 זריעים ל-100 מ"ר), ורק בצד הצפוני-מזרחי בגבעות גד היתה צפיפות גבוהה יותר במרחק 15 מ' מקו היער מאשר סמוך לקו היער עצמו. הירידה בצפיפות עם ההתרחקות מקו היער נראית לכאורה מתונה יותר ביער הסוללים, ובמיוחד בצד המערבי של היער, מאשר בגבעות גד. מודל Inverse power law (IPL) הסביר שיעור גדול יותר מהשונות בצפיפות ביחס למרחק מן היער מאשר

איור 4: צפיפות זריעי אורן ירושלים (זריעים 100 מ"ר, טרנספורמציית לוג על בסיס טבעי (ln)) כתלות במרחק מקו גבול היער (ln) מטר. בצידי היער השונים: All - כל הצדדים; W - מערב; NE צפון מזרח; S - דרום. A - יער הסוללים, B - גבעות גד. מספר הזריעים עבר טרנספורמציה (ועוד 1), למניעת ערכי אפס.

Fig 4. Plant density (plants /100m^2) as a function of the distance from the plantation edge (ln) in the different plantation sides (All - all sides; W - western side; NE- north eastern side; S - southern side. A- YH; B-GG). The number of plants is (n +1) transformed, to avoid zero counts.



מודל Negative exponential בשני האתרים, ובכל הצדדים של היער (r^2 - 85% לעומת 65% ביער הסוללים, ו-77% לעומת 53% בגבעות גד טבלה 1). כאשר הנתונים הותאמו לפי מודל ליניארי (תוצאות לא מוצגות) מקדמי ההסבר היו נמוכים יותר. במודל IPL מקדם החיתוך b, המשקף את לוג הצפיפות התיאורטית בקו היער, היה גבוה במקצת ביער הסוללים (5.2) לעומת מקדם החיתוך בגבעות גד (4.8). מקדם השיפוע השלילי m בכל צדי היער היה דומה ביער הסוללים (-1.15) ובגבעות גד (-1.11) מקדם השיפוע נמוך יותר בצדדים המערבים של היער בשני האתרים (-0.93, -1.08) עובדה שמצביעה על ירידה מתונה יותר של הצפיפות עם המרחק בצד זה.

תופעת ההתפשטות הטבעית של אורן ירושלים מיערות נטועים לשטחים טבעיים ידועה היטב בספרות המדעית, הן מדרום אירופה והן מדרום אפריקה (Richardson & Rundel 1998; Barbéro et al. 1998; Richardson 2000). מטרת המחקר העיקרית היתה לקבוע מהו דגם התפוצה וההתפשטות של עצי האורן בשטחים טבעיים השכנים ליער נטוע בסביבה ים תיכונית יובשנית.

צפיפות זריעי האורן תלויה, בראש ובראשונה, בעוצמת ההפצה (מספר זרעים שמגיעים ליחידת שטח), המשתנה ככל שמתרחקים מקו היער. Nathan et al (2000) מצאו כי ככל שמתרחקים מקו היער צפיפות הזרעים המופצים הולכת ויורדת בתלילות, זאת בדומה לעבודות רבות בצמחים המופצים על-ידי רוח (Higgins et al. 1999; McEvoy & Cox 1987). הם מצאו כי מרבית הזרעים לא נפוצו מעבר למרחק של 20 מטר מקצה היער, אך שיפועי עקומות ההפצה מרמזים על הפצה יעילה יחסית גם לטווח ארוך (Nathan et al. 1999; 2000) תוצאות הסקר שבו בחנו את צפיפות הזריעים מראות תמונה דומה: ככל שמתרחקים מקצה היער, צפיפות הזריעים יורדת באופן תלול (איורים 3-4). מעניין לציין כי ערכי השיפוע של ירידת צפיפות הזריעים ככל שמתרחקים מהיער היו דומים מאוד בעבודה זו לערכים שמצאו Nathan et al. (2000) בעבודתם בכרמל. כלומר, אף כי כמות הזריעים קטנה בהרבה מכמות הזרעים המופצת, הרי הירידה היחסית בצפיפות עם המרחק ממקור הזרעים היא זהה לגבי זרעים ולגבי זריעים, והדגם המרחבי של הפיזור הוא זהה. שיפוע הצפיפות המתון ביותר נמצא במדרון המערבי בשני האתרים. כמו כן נמצאו כתמים

של צפיפות זריעים גבוהה יחסית (מעל לקו השיפוע הממוצע) במרחק 60-80 מ' בכיוון מערב. ממצא זה מתאים לממצא של Nathan et al. (1999), המראה שמרבית ההפצה באורן ירושלים בהעדר שריפה מתרחשת ברוחות מזרחיות חזקות באירועי שרב. הם מצאו כי התנאים האקלימיים הנוצרים באירועי שרב מביאים לפתיחה של האצטרובלים, וחלה הפצה של כ-60% מיבול הזרעים. בשל כיוון הרוחות ועוצמתן, באירועי הפצה אלו מסה גדולה יותר של זרעים נפוצה למערב ולמרחק רב יותר.

כאשר מין מתפשט לסביבה חדשה, האוכלוסיה שלו גדלה ותחום תפוצתה מתרחב. הקצב שבו התחום מתרחב מכונה מהירות ההתפשטות של המין (Neubert & Caswell 2000). תהליך ההתפשטות של האורן נחלק לשני תהליכים נפרדים: התקדמות חזיתית של האוכלוסיה, הקשורה להפצה קצרת טווח, והתקדמות של פרטים יחידים, הנובעת מהפצה ארוכת טווח. לפי Nathan et al. (2001), מרבית הזרעים של צמחים מופצי-רוח נופלים קרוב לצמחי האם, ולמרות זאת יש לזרעים שמופצים בהפצה ארוכת טווח חשיבות אקולוגית ואבולוציונית עליונה בסקלה של זמן ומרחב. רק אחוז קטן ביותר (כ-3%) מן הזרעים של אורן ירושלים הנפוצים בכל שנה מגיעים למרחק שמעל 20 מטר מקצה היער (Nathan et al. 2000). לעומת זאת, סיכויי ההישרדות וההתבססות של זרע שהופץ למרחק הם גבוהים יותר, ולכן יש סיכוי שינבוט וייצור דור חדש של זרעים ש"יתקדמו" ויתפתחו בתוך השטח הטבעי, רחוק מהיער הנטוע (היפותזת "הבריחה מההורים"). הפצה ארוכת טווח קובעת את שיעורי ההתפשטות ואת טווח התפוצה של האוכלוסיה (לסקירה ראה Horn et al. 2001). לפי הממצאים משני האתרים שנבחנו במחקר זה, ניתן לומר כי ההתקדמות החזיתית של אוכלוסיית האורנים מהיערות הנטועים היא איטית יחסית. למרות שתהליך ההתפשטות החל, לכאורה, לפני 40 שנה, כאשר היערות הגיעו לגיל רבייה מינית (כ-10 שנים), מרבית אוכלוסיית הזריעים נמצאת כיום במרחק של כ-20 מ' בלבד מגבול היער הנטוע. מכך אפשר להעריך שקצב ההתפשטות של האורן ביערות שנבדקו עומד על פחות ממטר לשנה. לעומת זאת, ההתקדמות של פרטים יחידים לתוך הצמחיה הטבעית מהירה יותר. בשני האתרים שנבחנו נצפתה בשנים מסוימות התבססות גבוהה של זריעים במרחק 60-90 מ' מקצה היער (איור 2). תוך שנים אחדות מתחילים עצים אלו לייצר זרעים שנפוצים גם הם למרחק, וכך האוכלוסיה מתקדמת בקפיצות, ונוצרים "איים" של קבוצות עצי אורן בתוך הצמחיה הטבעית. תמונה זו שכיחה כיום מאוד בשטחי חורש ים תיכוני בשפלת יהודה, בכרמל ובגליל.

ממחקר זה ומתצפיות ביערות אורן ברחבי ישראל עולה כי תהליך ההתפשטות המסיבי של אורן ירושלים מתחיל רק כאשר היערות הנטועים כבר בוגרים. שני היערות שנבחנו במחקר זה הם בגיל 50 בקירוב. לפי התפלגות גילאי הזריעים בשני האתרים החל תהליך ההתפשטות מעצים אלו רק בגיל 25-30. ביער הסוללים חלה הפצה והתבססות של זריעים בכל שנה ב-20 שנה האחרונות. לעומת זאת, בגבעות גד התהליך החל מאוחר יותר ורק ב-13 השנים האחרונות החלה הפצה והתבססות של זריעים בכל שנה. לעובדה שתהליך הפלישה מתחיל רק כאשר היער הנטוע הוא בסביבות גיל 30 ניתן להציע מספר הסברים:

- אמנם עצי אורן נטועים מתחילים לייצר זרעים בגיל מוקדם יחסית של 5-7 שנים (Higgins et al 2001), אך הייצור המסיבי של זרעים מתחיל רק בגיל בוגר (15 שנה), אז הוא מגיע ליבול של מעל 17,000 זרעים לעץ לשנה (Nathan et al. 2000).
- סיכויי ההתבססות של זריעי האורן נמוכים מאוד ˙ 1:50,000 (Nathan et al. 2000).
- כיוון שמרחק ההפצה תלוי בגובה ממנו השתחרר הזרע (Horn et al. 2001), ההפצה מעצים צעירים ונמוכים איננה משמעותית מבחינת הפצה מרחבית.

הזריעים שמצליחים להתבסס מתפתחים בשני האתרים במיקרו-בתי גידול בעלי תנאים אקולוגיים דומים, אשר מאפשרים גידול אופטימלי של הצמח (נוי-מאיר 2003), ולכן לא ניתן לראות הבדל בקצב הצימוח בין אתרים בעלי אקלים שונה. לעומת זאת, נמצא הבדל בצפיפות הזריעים בין האתרים (איור 2), אשר אפשר להסבירו בהבדל אקלימי. באזור הים תיכוני הגלילי (יער הסוללים) יש הזדמנויות לנביטה בכל שנה וסיכויי הישרדות גבוהים יותר, ולכן אוכלוסיית הזריעים

טבלה 1: צפיפות העצים כתלות במרחק מן היער: מודל Negative exponential (לוג) ומודל Inverse power law (לוג לוג).
X= מרחק מקו היער, Y= (צפיפות העצים1+) / 100 m^2 (טרנספורמציה צפיפות+1 להימנעות מלוג של אפס). m= שיפוע הרגרסיה, b = נקודת חיתוך עם ציר ה-Y. r^2 = מקדם ההסבר,
P= רמת מובהקות * P≤ 0.05; ** P≤ 0.01; *** P≤ 0.001.

Table 1. Curve fitting by the negative exponential law (semi-ln) and the inverse power law (ln-ln) models to observed recruitment curves in two different sites Plant density (plants / 100 m^2) (y) is a function of distance from plantation edge (x). The number of plants is n+1 transformed to avoid zero counts; m and b are the regression slope and intercept, respectively. * P≤ 0.05; ** P≤ 0.01; *** P≤ 0.001.

Model	Negative exponential (Ln y=m*x+b)				Inverse power law (Ln y=m*ln x+b)			
אתר	m	b	r^2	P	m	b	r^2	P
יער הסוללים YH								
W מערב	-0.027	2.80	0.50	**	-1.08	5.39	0.82	***
S דרום	-0.039	3.05	0.76	***	-1.48	6.59	0.91	***
כל הצדדים All sides	-0.029	2.44	0.65	***	-1.15	5.24	0.85	***
גבעות גד GG								
W מערב	-0.022	1.86	0.37	*	-0.93	4.16	0.56	**
כל הצדדים All sides	-0.036	2.05	0.55	*	-1.11	4.80	0.77	***

צפופה יותר לעומת האוכלוסיה באזור ים תיכוני יובשני (גבעות גד, ספר הים התיכון), אשר בו בשנות בצורת אין מתקיימים תנאים מתאימים לנביטה ולהתבססות.

בשני האתרים היה קצב הצמיחה היחסי בגובה ובהיקף של הזריעים מהיר ביותר עד גיל 6, ומגיל זה והלאה התמתן הקצב (נוי-מאיר, 2003) יתכן שההאטה בקצב הצמיחה קשורה במעבר של הזריע משלב יובנילי לשלב בוגר ורפרודוקטיבי. זריעי האורנים באתרי המחקר החלו לייצר עלים בוגרים (מחטים על ברכיבלסט) בגיל 4-5, ולמרבית הזריעים בגיל 7-8 היו עלים בוגרים בלבד (נוי-מאיר 2003). במחקר הנוכחי, הגיל המוקדם ביותר בו נמצאו זריעים עם אצטרובלים היה גיל 7 (איור 1). במחקר על עומד של אורן ירושלים לאחר שריפה בכרמל נמצא כי יצירת אצטרובלים נקביים החלה בגיל 4 אך הגיל הממוצע להתחלת ייצור אצטרובלים ברמת האוכלוסיה הוא 6-7 שנים (Arianoutsou & Ne'eman 2000). יתכן, אם כך, כי ההאטה שנצפתה בקצב הצמיחה הווגטטיבית, סביב גיל 6, נובעת מתהליכי הקצאת משאבים לרבייה ("trade off") על חשבון משאבים לצימוח (Obeso et al. 2002; פרבולוצקי ופולק 2001). תחום הגילים שבו אוכלוסיית האורן מתחילה להיות רפרודוקטיבית ולהפיץ זרעים חשוב להבנת תהליכי התפשטותו (Higgins et al. 1996; 2001). נמצא הבדל בזמן התחלת ייצור זרעים בין שתי האוכלוסיות שנבדקו: ביער הסוללים, באקלים ים-תיכוני, רק בגיל 16 מגיעים שליש מן הזריעים לייצור אצטרובלים, ואילו באתר גבעות גד, המאופיין באקלים יובשני, מחצית מן הזריעים מייצרים אצטרובלים כבר בגיל 9. נראה לנו שהבדל בתנאים האקלימים בשני האתרים הוא הגורם האחראי להבדל בגיל הרפרודוקטיבי. כאשר עץ מצוי בעקה סביבתית ישנו מעבר מוקדם לשלב רפרודוקטובי, ומיעוט המשקעים (350 מ"מ גשם ממוצע שנתי) בגבעות גד מעודד את הזריעים להגיע לשלב זה בגיל צעיר יותר. הבדל בגיל התחלת יצירת אצטרובלים בין אתרים נמצא גם במחקר בספרד (Tapias et al. 2001). יתכן גם שבין שתי האוכלוסיות יש הבדלים גנטיים האחראיים להבדל בהתנהגות הרבייה, אם כי יש לזכור שבארץ ניטעו תערובות זרעים ולכן הסיכוי להתפתחות הבדלים גנטיים משמעותיים בין חורשות הוא קטן (עמי זהבי, בע"פ).

סיכום

לפי ממצאי המחקר והתצפיות בשטח, תהליך ההתפשטות של אורן ירושלים מיערות נטועים לתוך שטחים טבעיים מתרחש באזורים רבים בארץ. אפשר לצפות, כי תהליך ההתפשטות שנצפה כעת רק ילך ויגבר. אפשר לראות בתהליך זה, של ההתפשטות המרחבית של אורן ירושלים לשטחים טבעיים, תהליך טבעי של הגדלת האוכלוסיה ותחום התפוצה. לפי גישה זו, האורן מצליח בתנאים הנוכחיים לתפוס את מקומו בנוף הים-תיכוני בארץ אחרי מאות ואלפי שנה שבהן האדם כרת אותו לשימושו, ואולי בכך משתקם והולך לנגד עינינו צומח השיא (קלימקס) הים תיכוני בארץ. גישה הפוכה רואה בתהליך זה פלישה של מין זר למערכת טבעית, כי במקרים רבים מקורו הגנטי של האורן הנטוע הוא זר, ואוכלוסיות חדשות ניטעו בטווח אקולוגי רחב שאינו חופף את התפוצה של אורן ירושלים בעבר. זאת ועוד, הפלישה גם משנה מערכות טבעיות מבחינה נופית ואקולוגית ויכולה לגרום להשפעות שליליות (סכנת שריפה, שינויים במגוון הביולוגי). ממחקרים רבים שנעשו על פלישה של אורנים בעולם, ידוע כי תהליך זה גורם לשינויים והפרעות במערכות הטבעיות. בקרה על תהליך ההתפשטות של מין בעייתי תהיה קלה יותר לביצוע אם השלבים הראשוניים של התבססות המין יזוהו ויאופיינו (Manchester & Bullock 2000). יתכן שפתרון יסודי הוא התאמת מדיניות הייעור ותכנון הנטיעות. כיום קשה לחזות מראש את כל ההשלכות האקולוגיות שתגרום התפשטות מסיבית של מיני אורנים על סביבתם. אם כך המצב לגבי אורן ירושלים, שהיה חלק מהאקוסיסטמה הטבעית באזורים מסוימים בארץ, קל וחומר לגבי פלישה של אורנים זרים כגון אורן ברוטיה, אשר גם בו נצפתה התפשטות מזריעים. לכן, בתכנון המרחבי של הייעור יש לקחת בחשבון את ההשפעות האפשריות של היער אשר נטוע במינים בעלי פוטנציאל פלישה אל השטחים הפתוחים בקרבתם, במיוחד שטחים המיועדים לשמירת הצומח הטבעי. בתכנון ובממשק מתאים אפשר למזער את הנזקים שעלולים להיגרם. חלק מן הפתרונות המוכרים בעולם הם השארת שטח חיץ בין היער הנטוע לשטח הטבעי, או נטיעת מינים בעלי כושר הפצה והתבססות נמוכים באזורים רגישים לפלישה (Richardson 1998).

מקורות

הר נ', 1998. מסלע וקרקע כגורם אקולוגי של תפוצה והתפתחות ביער אלון התבור באזור אלונים שפרעם. עבודת גמר. האוניברסיטה העברית.

ויזל י', פולק ג' וכהן י' 1978. אקולוגיה של הצומח בארץ-ישראל, ספרית הפועלים.

זוהרי מ', 1959. גאובוטניקה, ספרית הפועלים.

לב ידון ש', 2000. ממשק יערות אורן. דו"ח מדעי לרשות שמורות הטבע.

ליפשיץ נ', ביגר ג' ומנדל צ', 1990. האם כיסה אורן ירושלים את הרי ארץ-ישראל בעבר? ישראל עם וארץ, ה-ו: 141-150.

נוי-מאיר א', 2003. תהליכי התפשטות של אורן ירושלים מיערות נטועים לתוך שטחים טבעיים. עבודת גמר, הפקולטה לחקלאות, האוניברסיטה העברית ירושלים.

פרבולוצקי א' ופולק ג', 2001. אקולוגיה, התיאוריה והמציאות הישראלית. כרטא. ירושלים.

רביקוביץ ש', 1981. מפת קרקעות ישראל. מתוך: קרקעות ישראל, התהוותן, טבען ותכונותיהן. הוצאת הקיבוץ המאוחד. ת"א, ישראל.

שילר ג', 1979. השפעת גורמי הסביבה על ההתחדשות הטבעית של אורן ירושלים. עבודת דוקטור, אוניברסיטת תל-אביב.

שיפמן א', 2001. ממשק שמורת הטבע גבעות גד. רשות שמורות הטבע.

Arianoutsou A. & Ne'eman G. 2000. Post-fire regeneration of natural *Pinus halepensis* forests in the East Mediterranean basin. In: (Ne'eman G. & Trabaud L., eds.). Ecology, Biogeography and Management of *Pinus halepensis* and *Pinus brutia*. Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin. pp. 269-289. Backhuys, Leiden, The Netherlands.

Barbéro M., Loisel R., Quézel P., Richardson D.M. & Romane F. 1998. Pines of Mediterranean basin. In: Richardson D.M. (ed.): Ecology and biogeography of *Pinus*. 153-170. Cambridge University Press, Cambridge.

Briggs J.M., Hoch G.A. & Johnson L.C. 2002. Assessing the rate, mechanisms, and consequences of the conversion of tall grass prairie to *Juniperus virginiana*. Forest. Ecosystems, 5: 578-586.

Crooks J.A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. Oikos, 97: 153–166.

D'Antonio C.M. & Vitousek P.M. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. Annual Review of Ecology and Systematics, 23: 63-87.

Higgins S.I., Richardson D.M. & Cowling R M. 1996. Modeling invasion plant spread: The role of plant-environment interaction and model structure. Ecology, 77: 2043-2054.

Higgins S.I., Richardson D.M. & Cowling R.M. 2001. Validation of a spatial simulation model of a spreading alien plant population. Journal of Applied Ecology, 38: 571-584.

Higgins S.I., Richardson D.M., Cowling R.M. & Terinder-Smith T.H. 1999. Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and threat to plant diversity. Conservation Biology, 13: 303-313.

Hirsch F. 1983. Bet Govrin Geological map. Geological survey. Israel.

Horn H.S., Nathan R. & Kaplan S.R. 2001. Long-distance dispersal of tree seed by wind. Ecological Research, 16: 877-885.

Lev-Yadun S. 2000. Wood structure and ecology of annual growth ring formation in *Pinus halepensis* and *P. brutia*. In: (Ne'eman G. & Trabaud L., eds.): Ecology, Biogeography and Management of *Pinus halepensis* and *Pinus brutia.* Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin. pp. 67-78. Backhuys, Leiden, The Netherlands.

Lev-Yadun S., Liphschitz N. & Wisel Y. 1981. Dendrochronological investigation in Israel: *P. halepensis* Mill.– the oldest living pine in Israel. La-Yaaran, 31: 49-52.

Liphschitz N. & Biger G. 2001. Past distribution of Aleppo pine *(Pinus halepensis)* in the mountains of Israel (Palestine). Holocene, 11: 427-437.

Manchester S.J. & Bullock J.M. 2000. The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. Journal of Applied Ecology, 37: 845-864.

McEvoy P.B. & Cox C.S. 1987. Wind dispersal distances in dimorphic achenes of Ragwort, *Senecio jacobaea*. Ecology, 68: 2006-2015.

Nathan R., Safriel U.N. & Noy-Meir I. 2001. Field validation sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. Ecology, 82: 374-388.

Nathan R., Safriel U.N, Noy-Meir I. & Schiller G. 1999. Seed release without fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous wind-dispersed tree. Journal of Ecology, 87: 659-669.

Nathan R., Safriel U.N, Noy-Meir I. & Schiller G. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. Ecology, 81: 2156-2169.

Neubert M.M. & Caswell H. 2000. Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured population. Ecology, 81: 1613-1628.

Obeso J.R. 2002.The costs of reproduction in plants. New Phytologist, 155, 321-348.

Prieur-Richard A.A. & Lavorel S. 2000. Invasions: the perspective of diverse plant communities. Austral. Ecology, 25: 1-7.

Rejmánek M. 1995. What makes a species invasive? In Pysek P., Prach K., Rejmánek M. & Wade M., (eds.): Plant Invasions - General Aspects and Special Problems. pp. 3-13. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Netherlands.

Richardson D.M. 1998. Forestry trees as invasive aliens. Conservation Biology, 12: 18-26.

Richardson D.M. & Rundel P.W. 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction. In: Ecology and biogeography of Pinus. pp. 3-46. Cambridge University Press, Cambridge.

Richardson D.M. 2000. Mediterranean pines as invaders in the Southern Hemisphere. In (Ne'eman G. & Trabaud L, eds.): Ecology, Biogeography and Management of *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin.. pp. 131-142. Backhuys, Leiden, The Netherlands.

Scholes M.C. & Nowicki T.E. 1998. Effects of pines on soil properties and processes. In: Ecology and Biogeography of *Pinus*. pp. 3-46. Cambridge University Press, Cambridge.

Tapias R., Gil L. Fuentes-Utrilla P. & Pardos J.A. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of southeastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. Ecology, 89: 629-638.