

## Эколого-географические особенности и родственные связи североамериканских елей

### Ecogeographical features and genetic relations of North American fir trees

Егоров А. А.

Egorov A. A.

Институт лесоведения РАН, Успенское Московской обл., Россия. E-mail: egorovfta@yandex.ru  
Institute of Forest Science RAS, Uspenskoe, Moscow region, Russia

**Реферат.** Эколого-географический анализ и моделирование ареала ели сизой (*Picea glauca*) позволили выявить то, что ее потенциальный смоделированный ареал совпадает с ареалами близких североамериканских видов ели: в юго-западной части потенциального ареала произрастают *P. engelmannii*, *P. sitchensis*, *P. pungens*, в юго-восточной части – *P. rubens*, с ареалом *P. glauca* в целом совпадает ареал *P. mariana*. Эта северная группа елей Северной Америки, связанная с бореальными и горными лесами, имеет предковый вид, существовавший около 18 млн. лет назад, который разделился в последствии на две филогенетически самостоятельные группы. Эти две группы елей в природе не гибридизируют, однако до сих пор сохранили эту способность внутри себя. К первой группе относим *P. glauca*, *P. engelmannii*, *P. sitchensis* и *P. pungens*. Вторая группа елей, *P. mariana* и *P. rubens* географически и экологически отличны, в местах совместного произрастания ограниченно образуют гибриды. При искусственном скрещивании некоторые представители этих двух групп ограниченно гибридизируют друг с другом, но гибриды проявляют низкую всхожесть семян. Прослеживается взаимосвязь между временем появления вида и успешностью скрещивания: чем виды филогенетически ближе, тем легче гибридизируют друг с другом. При всем выявленном генетическом и экологическом различии между рассмотренными видами р. *Picea*, таксоны экологически остаются схожими, т. к. в основном объединены потенциальным ареалом *P. glauca*, который относится к бореальному.

**Ключевые слова.** Гибридизация, потенциальный ареал, североамериканские ели, эколого-географический анализ, филогенетика.

**Summary.** Ecogeographical analysis and modeling of the range of the blue spruce (*Picea glauca*) revealed that its potential modeled range coincides with the ranges of close North American spruce species: *P. engelmannii*, *P. sitchensis*, *P. pungens* grow in the southwestern part of the potential range, *P. rubens* grows in the southeastern part, with the range of *P. glauca* in general, the area of *P. mariana* coincides. This northern group of fir trees of North America, associated with boreal and mountain forests, has an ancestral species that existed for about 18 million years ago, which later split into two phylogenetically independent groups. These two groups of fir trees do not hybridize in nature, but they still retain this ability inside themselves. The first group includes *P. glauca*, *P. engelmannii*, *P. sitchensis* and *P. pungens*. The second group of fir trees, *P. mariana* and *P. rubens*, are geographically and ecologically distinct, limited forming hybrids in places where they grow together. When artificially crossed, some representatives of these two groups hybridize with each other in a limited way, showing low seed germination. The relationship between the time of appearance of a species and the success of crossing is traced: the species are phylogenetically closer, the easier it is to hybridize with each other. Despite all the revealed genetic and ecological differences between the considered species of *Picea*, the taxa remain ecologically similar, since they are mainly united by the potential range of *P. glauca*, which belongs to the boreal.

**Key words.** Hybridization, potential range, North American spruce, ecogeographical analysis, phylogenetics.

Внешняя среда является одним из составляющих факторов, влияющих на формирование вида, что выражается в пространственном размещении вида, очерченном географическими границами, называемыми границами ареала. Одним из методических подходов, позволяющих выявить пределы распространения вида, является эколого-географический анализ биологического объекта (Егоров, Афонин, 2017; Афонин, Соколова, 2018; Егоров, Афонин, 2019; Афонин, 2020). Эколого-географическое моделирование как инструмент одноименного анализа направлено на выявление лимитирующих фак-

торов, ограничивающих распространение биологического объекта в разных направлениях (например, в северном полушарии распространение таежного вида в северном направлении обычно ограничивается теплообеспеченностью, а в южном – недостатком влажности).

Эколого-географический анализ и моделирование ареала *Picea glauca* (Moench) Voss позволили выявить ряд закономерностей, в том числе то, что ее потенциальный смоделированный ареал совпадает с ареалами близких североамериканских видов ели (Егоров, Афонин, 2017; Egorov, Afonin, 2018): в юго-западной части потенциального ареала произрастают *P. engelmannii* (Parry) Engelm., *P. sitchensis* (Bong.) Carriere, *P. pungens* Engelm. (рис. 1), в юго-восточной части – *P. rubens* Sargent., с ареалом *P. glauca* в целом совпадает ареал *P. mariana* (Mill.) Britton. Современные филогенетические исследования (Lockwood et al., 2013) показывают, что эти виды произошли в результате двух проникновений из Азии в Северную Америку, вероятно, через Берингию между 25 и 20 млн. лет назад (рис. 2). Ниже рассмотрим эколого-географические и систематические особенности этих видов.

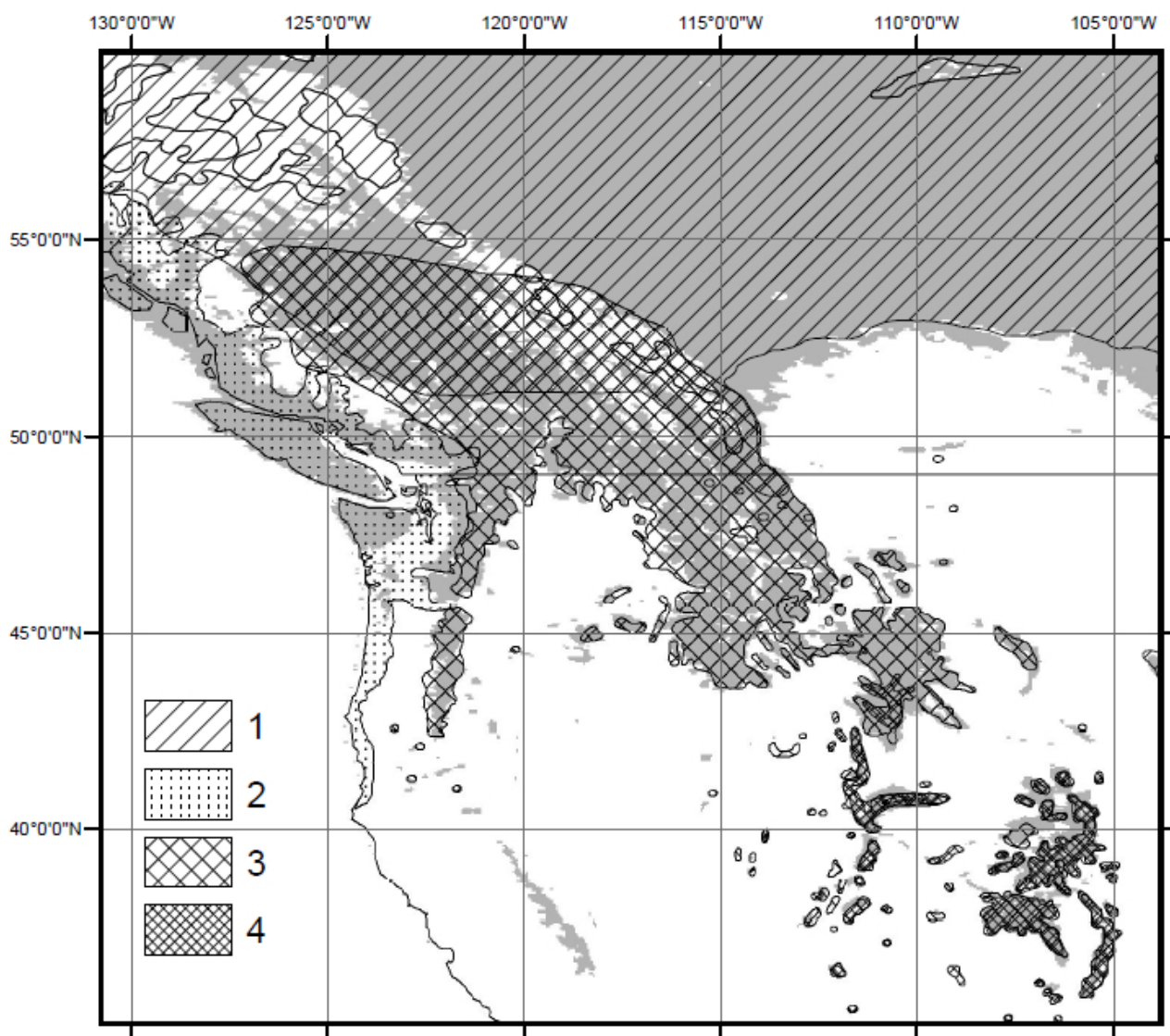


Рис. 1. Ареалы видов елей (*Picea glauca* – 1, *P. sitchensis* – 2, *P. engelmannii* – 3, *P. pungens* – 4), произрастающих на западе Северной Америки, и экологический ареал *P. glauca* (серая заливка) (по Егоров, Афонин, 2017: рис. 2). Ареалы таксонов составлены по Little (1971), оцифрованные были доступны ранее на сайте Geosciences and Environmental Change Science Center (<http://esp.cr.usgs.gov/data/little/>): Atlas of United States trees. Conifers and important hardwoods.

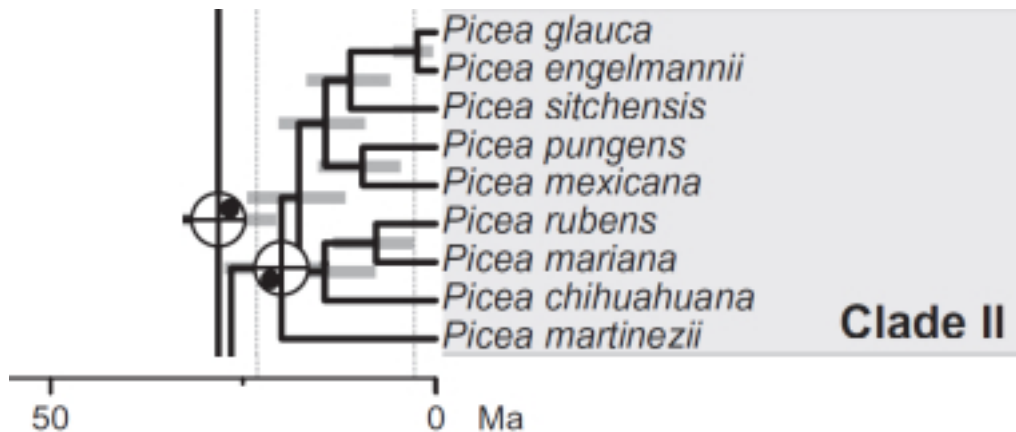


Рис. 2. Фрагмент хронограммы Pinaceae (по Lockwood et al., 2013: fig. 4). Серые полосы в узлах древа указывают на 95%-ю максимальную апостериорную вероятность оценок возраста узлов.

*Picea glauca* – один из основных лесообразователей бореальных лесов Северной Америки (Канады и Аляски). Распространена на высотах 0–1000 м. Гибридизирует с *P. engelmannii*, образуя *P. × albertiana* S. Br., с *P. sitchensis*, образуя *P. × lutzii* Little (Taylor, 1993). И даже есть сведения, что эти три родительских вида образуют тройной гибрид (Sutton et al., 1994). Эколого-географический потенциал *P. glauca* описывается следующими лимитирующими факторами (Егоров, Афонин, 2017): северная граница по теплообеспеченности (сумма активных температур выше 0 °С) выражена через 1250 °С, южная граница с лиственными лесами – суммой активных температур выше 0 °С, равной 2800 °С, а в засушливой зоне – значениями гидротермического коэффициента до 1,2.

*P. engelmannii* распространена в горном лесном и субальпийском поясах в основном в Скалистых горах и на восточных склонах Каскадного хребта. В 1863 г. описан как самостоятельный вид. Однако в середине 20 века Т. М. С. Taylor (1959) рассматривает его как разновидность *P. glauca* (Moench) Voss subsp. *engelmannii* (Parry ex Engel.) T.M.C. Taylor. Вероятным основанием для этого послужил тот факт, что на своей северной границе *P. engelmannii* легко гибридизирует с *P. glauca* (Taylor, 1993), что приводит к формированию целого ряда переходных форм. Однако эта изменчивость постепенна и непрерывна и не позволяет выделить ряд разновидностей (Taylor, Patterson, 1980). Молекулярно-генетические исследования также показывают, что эти виды филогенетически тесно связаны (Ran et al., 2006) и сформировались как самостоятельные из единого предкового вида, по средней оценке около 3 млн. лет назад (Lockwood et al., 2013) (рис. 2). Таким образом, гибридизация этих видов в широкой полосе контакта (рис. 1) и филогеографический анализ позволяют сделать вывод, что *P. engelmannii* и *P. glauca* являются самыми близкими видами.

*P. × albertiana* (*P. glauca* var. *albertiana* (S. Br.) Sarg. 1919) – гибрид между *P. glauca* и *P. engelmannii*. В соответствии с данными Consortium of Pacific Northwest Herbaria на 2020 г. (URL: <https://www.pnwherbaria.org/index.php>; цит. по The Gymnosperm Database. URL: <https://www.conifers.org/index.php>) встречается в основном в Канаде. Здесь широко распространена в Британской Колумбии и реже в юго-западной Альберте, заходит на крайней юг Юкона. В США встречается в западной Монтане, Айдахо и северо-восточном Вашингтоне, заходит на северо-запад Вайоминга и юго-восточную Аляску.

*P. sitchensis* распространена вдоль северо-западного побережья Северной Америки. Вероятнее всего береговой хребет и Каскадные горы в прошлом в периоды похолодания являлись барьером, который отделял ареал *P. sitchensis* от ареалов *P. glauca* и *P. engelmannii*, и который препятствовал обмену зачатками и пыльцой и позволил обособиться этим близким видам. Однако к настоящему времени между ними возникли гибриды. По Lockwood et al. (2013) обособление *P. sitchensis* от предкового вида таксонов *P. glauca* и *P. engelmannii* произошло, по средней оценке, около 11 млн. лет назад.

*P. × lutzii* была обнаружена Н. Lutz в 1950 г. в полосе контакта *P. sitchensis* и *P. glauca* (рис. 1) – в горах (Little, 1953).

*P. glauca* × *P. engelmannii* × *P. sitchensis* – тройной гибрид, образовавшийся в местах контакта родительских таксонов (рис. 1), и отмеченный ранее во внутренней части долины реки Скина в Британской Колумбии (Sutton et al., 1994).

*P. pungens* произрастает в центральной и южной частях Скалистых гор в горнолесном поясе на высотах 1800–3000 м н.у.м. (рис. 1). Ограниченно гибридизирует с *P. engelmannii* (Daubenmire, 1972; Schaefer, Hanover, 1990). Искусственные скрещивания между этими таксонами дали небольшое количество семян с низкой всхожестью (0,3 %) (Fowler, Roche, 1977; Ernst et al., 1990). Эколого-географическим барьером, изолирующим *P. pungens* от остальных видов ели, служит недостаточная влагообеспеченность равнинных территорий, окружающих достаточно увлажненные изолированные горные анклавы, являющиеся рефугиумами для этого вида (Егоров, Афонин, 2017). По Lockwood et al. (2013) обособление *P. pungens* от предкового вида таких таксонов как *P. sitchensis*, *P. glauca* и *P. engelmannii* произошло, по средней оценке, около 14 млн. лет назад.

Таким образом, эколого-географический, систематический и филогеографический анализ 4-х видов елей – *P. glauca*, *P. engelmannii*, *P. sitchensis*, *P. pungens* и их гибридов показывает, что виды сформировались от единого предка, существовавшего более 14 млн. лет назад, в основном способны (отчасти *P. pungens*) к достаточно свободному скрещиванию между собой и формированию интрогрессивных гибридов в зоне их контактов, объединены экологически и географически потенциальным ареалом *P. glauca*.

*P. rubens* и *P. mariana* обособились от группы – *P. glauca*, *P. engelmannii*, *P. sitchensis* и *P. pungens*, по средней оценке, около 18 млн. лет назад (Lockwood et al., 2013).

Северная часть ареала *P. rubens* пересекается с ареалом *P. glauca* на северных отрогах Аппалачей. Именно здесь на юго-восточной границе своего ареала *P. glauca* не выдерживает конкуренции с широколиственными породами (Егоров, Афонин, 2017). А вот *P. rubens* распространяется далее на юг по Аппалачам прерывистой цепью анклавов. В южной части ареала *P. rubens* суммы активных температур выше (до 3500–4000 °С), чем на пределе произрастания *P. glauca* (до 2800–3000 °С).

*P. mariana* образователь бореальных лесов Северной Америки и имеет схожий ареал с ареалом *P. glauca*. *P. mariana* распространена несколько дальше к северу: по данным эколого-географического анализа (Егоров, Афонин, 2017) ее северный лимит примерно соответствует 1000 °С. В ограниченной степени *P. mariana* гибридизует с *P. rubens* в восточной Канаде (Gordon, 1976).

Наблюдается более или менее успешное образование сеянцев из семян при искусственном скрещивании ряда таксонов (Gordon, 1976, 1978, 1980): удовлетворительное между *P. rubens* и *P. mariana*; низкое – *P. rubens* с *P. sitchensis*, с *P. × lutzii*, с *P. glauca*; *P. glauca* с *P. pungens*, с *P. mariana*. Некоторые скрещивания оказались неудачными: *P. rubens* с *P. engelmannii* и с *P. pungens*.

В заключении отметим следующее: северная группа елей Северной Америки, связанная с бореальными и горными лесами, имеет предковый вид, существовавший около 18 млн. лет назад, который разделился в последствии на две филогенетически самостоятельные группы. Эти две группы елей в природе не гибридизируют, однако до сих пор сохранили эту способность внутри себя. К первой группе относим *P. glauca*, *P. engelmannii*, *P. sitchensis* и *P. pungens*. При этом от трех близкородственных видов *P. pungens* раньше всех обособилась, отличается более изолированными географически и экологически горными местами обитания и дает гибрид с *P. engelmannii*, имеющий очень низкую всхожесть семян. Вторая группа елей, *P. mariana* и *P. rubens* географически и экологически отличны, в местах совместного произрастания образуют гибриды. При искусственном скрещивании некоторые представители этих двух групп ограниченно гибридизируют друг с другом, но их гибриды проявляют низкую всхожесть семян. Прослеживается взаимосвязь между временем появления вида и успешностью скрещивания: чем виды филогенетически ближе, тем легче гибридизируют друг с другом. При всем выявленном филогенетическом и экологическом различии между рассмотренными видами р. *Picea* таксоны экологически остаются схожими, так как в основном объединены потенциальным ареалом *P. glauca*, который относится к бореальному.

#### ЛИТЕРАТУРА

Афонин А. Н. Эколого-географический анализ и моделирование экологической ниши вида: концепция // Информационные технологии в исследовании биоразнообразия: Матер. III Национальной науч. конф. с международ. участием, посвящ. 100-летию со дня рожд. акад. РАН П. Л. Горчаковского (5–10 октября 2020 г., Екатеринбург). – Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2020. – С. 67–69.

Афонин А. Н., Соколова Ю. В. Эколого-географический анализ и моделирование распространения биологических объектов с использованием ГИС. – СПб: ВВМ, 2018. – 114 с.

Егоров А. А., Афонин А. Н. Эколого-географический потенциал ели сизой (*Picea glauca* (Moench) Voss, Pinaceae) и возможность ее интродукции в Северную Европу // Журнал общей биологии, 2017. – Т. 78, № 1. – С. 67–76.

**Егоров А. А., Афонин А. Н.** Применение в биогеографии современных технологий эколого-географического анализа распространения биообъектов // Современные направления развития физической географии: научные и образовательные аспекты в целях устойчивого развития: Матер. междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию фак. географии и геоинформатики Белорус. гос. ун-та и 65-летию Белорус. геогр. о-ва (Минск, 13–15 ноября 2019 г.). – Минск: БГУ, 2019. – С. 361–364.

**Daubenmire R.** On the relation between *Picea pungens* and *Picea engelmannii* in the Rocky Mountains // Canadian Journal of Botany, 1972. – Vol. 50, № 4. – P. 733–742.

**Егоров А. А., Афонин А. Н.** Ecogeographical potential of the white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss, Pinaceae), and the possibility of its introduction into Northern Eurasia // Biology Bulletin Reviews, 2018. – Vol. 8 (3). – P. 203–211. DOI: 10.1134/S2079086418030039

**Ernst S. G., Hanover J. W., Keathley D. E.** Assessment of natural interspecific hybridization of blue and Engelmann spruce in southwestern Colorado // Canadian Journal of Botany, 1990. – Vol. 68, № 7. – P. 1489–1496.

**Fowler D. P., Roche L.** Genetics of Engelmann spruce. – Washington: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 1977. – 13 p.

**Gordon A. G.** The taxonomy and genetics of *Picea rubens* and its relationship to *Picea mariana* // Canadian Journal of Botany, 1976. – Vol. 54, № 9. – P. 781–813.

**Gordon A. G.** Genecology and the contribution of genetic variation to productivity systems in spruce forest ecosystems // Proceedings Sixteenth Meeting, Canadian Tree Improvement Association (Winnipeg, Manitoba, June 27–30, 1977), Pt. 1. – Winnipeg, Manitoba: University of Manitoba, 1978. – P. 89–91.

**Gordon A. G.** Spruce genetics, Sault Ste. Marie in 1977 and 1978 // Proceedings, Seventeenth Meeting Canadian Tree Improvement Association (Gander, Newfoundland, August 27–30, 1979), Pt. 1. – Ottawa: Canadian Forestry Service, Environment Canada, 1980. – P. 117–21.

**Little E. L.** A natural hybrid spruce in Alaska // J. Forestry, 1953. – Vol. 51. – P. 745–747.

**Little E. L.** Atlas of United States trees. Vol. 1. Conifers and important hardwoods. – U.S. Department of Agriculture: Miscellaneous Publication 1146, 1971. – 9 p., 200 maps.

**Lockwood J. D., Aleksic J. M., Zou J. B., Wang J., Liu J. Q., Renner S. S.** A new phylogeny for the genus *Picea* from plastid, mitochondrial, and nuclear sequences // Molec. Phylog. Evol., 2013. – Vol. 69. – P. 717–727.

**Ran J. H., Wei X. X., Wang X. Q.** Molecular phylogeny and biogeography of *Picea* (Pinaceae): implications for phylogeographical studies using cytoplasmic haplotypes // Mol. Phylogenet. Evol., 2006. – Vol. 41 – P. 405–419.

**Schaefer P. R., Hanover J. W.** An investigation of sympatric populations of blue and Engelmann spruces in the Scotch Creek drainage, Colorado // Silvae Genetica, 1990. – Vol. 39 (2). – P. 72–81.

**Sutton B. C. S., Pritchard S. C., Gawley J. R., Newton C. H., Kiss G. K.** Analysis of Sitka spruce – interior spruce introgression in British Columbia using cytoplasmic and nuclear DNA probes // Canadian Journal of Forest Research, 1994. – Vol. 24, № 2. – P. 278–285.

**Taylor R. J.** *Picea*. Flora of North America North of Mexico // Flora of North America. – Vol. 2. – Oxford University Press, 1993. URL: [http://efloras.org/florataxon.aspx?flora\\_id=1&taxon\\_id=125375](http://efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=125375).

**Taylor R. J., Patterson T. F.** Biosystematics of Mexican spruce species and populations // Taxon, 1980. – Vol. 29, № 4. – P. 421–469.

**Taylor T. M. C.** The taxonomic relationship between *Picea glauca* (Moench) Voss and *P. engelmannii* Parry. // Madrono, 1959. – Vol. 15. – P. 111–115.