

УДК 58.02:004.942

## ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ ЕЛИ СИЗОЙ (*PICEA GLAUCA* (MOENCH) VOSS, PINACEAE) И ВОЗМОЖНОСТЬ ЕЕ ИНТРОДУКЦИИ В СЕВЕРНУЮ ЕВРАЗИЮ

© 2017 г. А. А. Егоров<sup>1,2</sup>, А. Н. Афонин<sup>1</sup>

<sup>1</sup> С.-Петербургский государственный университет  
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7–9

<sup>2</sup> С.-Петербургский государственный лесотехнический университет  
194044 С.-Петербург, Институтский пер., 5  
e-mail: a.a.egorov@spbu.ru

Поступила в редакцию 16.05.2016 г.

Выявлены факторы, лимитирующие распространение ели сизой (*Picea glauca*) в Северной Америке, определены экологические амплитуды вида по отношению к этим факторам и на их основе построена эколого-географическая модель распространения вида. Показано, что распространение ели сизой на север Северной Америки лимитируется теплообеспеченностью. Ареал вида на юго-западной границе (от центральной части до Скалистых гор) определяется недостатком увлажнения, на юго-восточном участке – предположительно, конкурентными отношениями с лиственными эдификаторами. Северный лимит по теплообеспеченности для *P. glauca* составляет около 1200°С. Ель на южной границе своего ареала становится неконкурентной с листопадными породами примерно с суммы активных температур около 3000°С. Предел распространения вида в засушливой зоне определяется значениями гидротермического коэффициента, не превышающими 1.2. Валидация модели распространения *P. glauca* показала, что расхождение фактического и модельного ареала составляет ±50–100 км. При этом в зоне различия между установленным ареалом и потенциальным могут находиться еще не выявленные популяции *P. glauca*, как это подтвердили новые сведения о ее нахождении в Национальном парке Ноатак.

Проведено сравнение экологических границ распространения *P. glauca* с границами произрастания видов рода *Picea* на территории Евразии. Показано, что эколого-географическая модель, построенная для *P. glauca*, с достаточно высокой точностью описывает также и распространение евроазиатских видов елей. Это свидетельствует о том, что североамериканские и евроазиатские ели не сильно экологически дивергировали. Расхождение модели ели сизой и фактического распространения евроазиатских елей наблюдалось в некоторых районах вечной мерзлоты и некоторых других районах. Это свидетельствует о необходимости учета дополнительных экологических факторов среди в эколого-географической модели вида при переносе ее на новый континент.

Майер (Mayr, 1925) еще в начале XX века высказал теоретическое предположение о том, что растения могут быть интродуцированы из своего естественного ареала в районы с аналогичным климатом. В развитие его теории Кайандер (Cajander, 1923, 1926) и Ильвессало (Ilwessalo, 1926) предложили сочетать индуктивный метод Майера с традиционным экспериментальным подходом, в основе которого лежали бы не только данные о стихийной интродукции растений, но и анализ естественноисторических (главным образом климатических) условий естественного ареала и района интродукции (Малеев, 1933). Для предварительной оценки успешности интродук-

ции растений В. П. Малеев (1933) предлагает использовать климатические и фитогеографические (т.е. основанные на сходстве типов растительности и составляющих их жизненных форм) методы.

К настоящему времени накоплен достаточный материал по ареалам распространения ряда видов и по пространственному распределению климатических факторов среды, который может служить основой для эколого-географического анализа и моделирования их распространения.

В этой статье мы рассмотрели методические аспекты выявления эколого-географического потенциала ели сизой (*Picea glauca* (Moench) Voss),

произрастающей на севере Северной Америки, и использования модифицированного метода климатических аналогов для определения ее потенциального ареала в Северной Евразии.

Основными экологическими факторами, ограничивающими распространение древесных растений, являются (Афонин, Ли, 2011; Егоров и др., 2014, и др.):

- 1) неблагоприятные условия зимнего периода, среди которых, прежде всего, следует выделить низкие температуры, приводящие к вымерзанию растений;
- 2) невысокая теплообеспеченность и короткий вегетационный период, не позволяющие растениям пройти полный сезонный цикл развития, сформировать потомство и подготовиться к зиме;
- 3) дефицит влаги.

Региональным фактором, влияющим на распространение древесных пород, могут являться эдафические особенности, в частности, наличие мерзлотного горизонта в почвах.

В северных хвойных лесах Северной Америки основными темнохвойными эдификаторами являются *Picea glauca* и *P. mariana* (Mill.) Britton, Sterns et Poggenb., которые географически близки. Для методического анализа мы выбрали *Picea glauca* (= *P. canadensis* (Mill.) Britton, Sterns et Poggengburg), называемую елью сизой, белой (англ. White spruce), или канадской. Она имеет достаточно длительную историю интродукции в Северной Европе и широко культивируется здесь в настоящее время, в том числе в виде разнообразных культиваров и форм, однако сведений о ее распространении и успешном культивировании восточнее Урала недостаточно. Нами была поставлена цель – выявить эколого-географический потенциал *P. glauca* и определить возможность ее интродукции в Северную Евразию. В рамках поставленной цели решались следующие задачи:

- 1) выявить основные экологические факторы, лимитирующие распространение *P. glauca* в Северной Америке и определить экологические амплитуды вида по отношению к выявленным факторам;
- 2) создать эколого-географическую модель и с ее помощью построить карту потенциального распространения *P. glauca*;
- 3) провести валидацию модели для северо-американской территории;
- 4) сравнить смоделированные экологические границы потенциального распространения ели

сизой в Северной Евразии с ареалами евразийских видов елей.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### *Методика и материалы для построения эколого-географической модели *Picea glauca**

Эколого-географический анализ и моделирование распространения *P. glauca* был проведен с использованием геоинформационных технологий по общей методологии, предложенной Никсом (Nix, 1986).

Для эколого-географического анализа *P. glauca* были использованы растровые компьютерные карты экологических факторов среды. Карта среднемноголетних сумм температур выше 0°C для территории Земного шара составлена нами по данным зондирования температуры поверхности Земли радиометром Modis/Terra (продукт MOD11C3, [https://lpdaac.usgs.gov/products/modis\\_products\\_table/mod11c3](https://lpdaac.usgs.gov/products/modis_products_table/mod11c3)). Период осреднения 15 лет (2000–2014). Пересчет среднемесячных температурных данных в суммы активных температур проводился по методике Л. С. Кельчевской (1971). Пространственное разрешение карты 0.05° земной дуги, что соответствует примерно 5.6 км по экватору.

Гидротермические характеристики территории были оценены с использованием карты гидротермического коэффициента (ГТК) за период вегетации. Для построения карты ГТК были использованы мировые слои температур и осадков (Hijmans et al., 2005).

Граница многолетней мерзлоты взята из карты распространения температур многолетнемерзлых пород, размещенной на сайте Института географии РАН “Электронная Земля” (<http://www.webgeo.ru/index.php?r=46&id=492>).

Подготовка карт и эколого-географический анализ проведены с использованием программного ГИС обеспечения ArcGIS10.0 (ESRI 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute) и Idrisi 32 (Eastman, 2001).

Как показал анализ источников, наиболее подробно распространение *P. glauca* в Северной Америке отражает атлас, подготовленный Литтлом (Little, 1971: *Atlas of United States trees. Conifers and important hardwoods*).

Карты распространения деревьев по Литтлу (Little, 1971) представляют собой аналитический продукт, основанный на различных сведениях о распространении видов и пределов распространения лесов, растительности, высотной пояс-

ности, и на сегодняшний момент представляют собой наиболее полные и точные сведения о естественном распространении *P. glauca*. Прямыми подтверждением актуальности и точности карт Литтла (Little, 1971) является их открытая база данных, размещенная на сайте Geosciences and Environmental Change Science Center (<http://esp.cr.usgs.gov/data/little/>), и предназначенная для моделирования климата.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Эколого-географический анализ Picea glauca*

Вегетация у растений высоких северных широт начинается при температурах выше 0°C (Шульц, 1981), поэтому этот порог мы использовали для расчета сумм накопленных активных температур, определяющих северный предел распространения ели.

На южной границе распространение *P. glauca* в пределах естественного ареала сдерживается недостаточным увлажнением или нарастающей конкуренцией со стороны широколиственных пород деревьев. Совпадение границы ее распространения на юге с изотермой сумм температур выше 0°C равной 2800–3000°C отнюдь не свидетельствует, что именно непосредственное повышение сумм активных температур ведет к элиминации ели. Климат, несомненно, остается первичным фактором, влияющим на распространение растений. Высокая теплообеспеченность, однако, опосредованно лимитирует распространение ели, создавая благоприятные условия для широколиственных сообществ, препятствующих развитию темнохвойных, в том числе еловых лесов. Ограничение распространения *P. glauca* на юг связано со слабыми конкурентными возможностями ели в более теплых условиях и на более богатых почвах. Так, для широколиственно-темнохвойных лесов Южного Урала была выявлена интересная закономерность по возобновлению *Picea obovata* Ledeb.: "...ели, при наличии значительного количества семян, поселяется исключительно на участках с зеленомошным покрытием и микроповышениях из гниющей древесины" (Горячев и др., 2012, с. 137). Исследователи отмечают, что в широколиственных лесах возобновление ели не было обнаружено, а в широколиственно-темнохвойных – незначительно. Только в темнохвойных лесах возобновление ели было достаточным и жизнеспособным. При этом исследователи указывают, что широколиственные сообщества относятся к теплым климатопам, широколиственно-темнохвойные – к прохладным, а хвойные – к холодным, и таким образом подчер-

кивают связь распространения широколиственных и темнохвойных лесов с климатическим фактором.

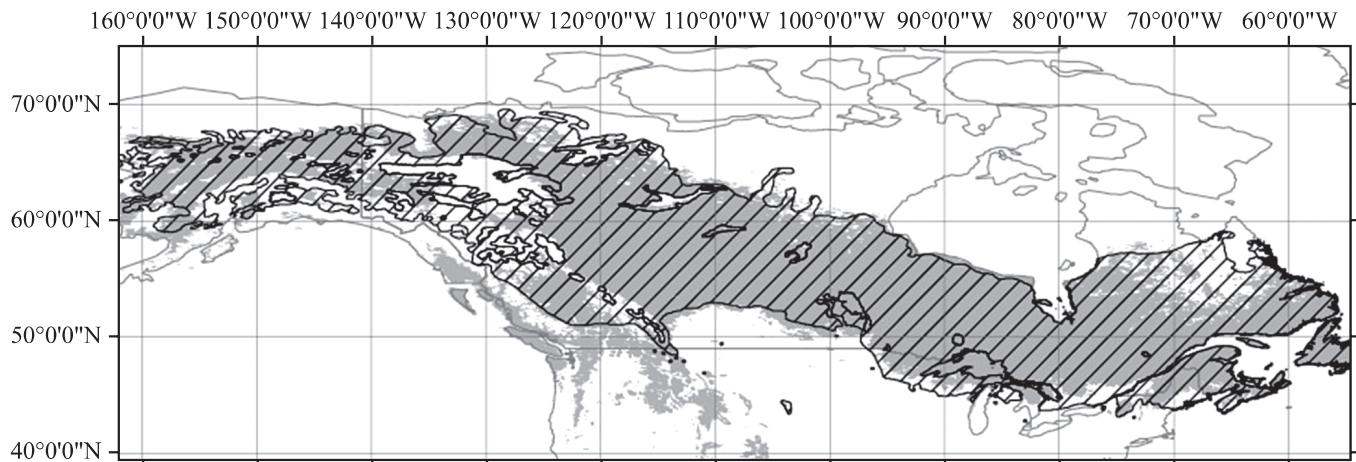
На юго-востоке Северной Америки северные хвойные леса на нормально дренированных почвах замешаются смешанными, лиственными и широколиственными лесами сначала с участием *Acer saccharum* Marsh, *Fagus grandifolia* Ehrh., *Betula alleghaniensis* Britton, а южнее – *Tilia americana* L., *Quercus rubra* L., *Fraxinus americana* L. и некоторыми другими.

Западнее продвижение *Picea glauca* на юг на североамериканском континенте сдерживается нарастающей аридностью климата. Здесь тайга резко сменяется прериями. Оценка экологического лимита *P. glauca* по отношению к недостатку увлажнения проведена на том фрагменте, где южная граница *P. glauca* соприкасается с зоной прерий. Знание этого лимита необходимо для уточнения возможности распространения *P. glauca* в Северной Евразии, где тайга граничит непосредственно со степями на огромном пространстве Сибири.

Анализ, проведенный при наложении карты ареала *P. glauca* на карту аридности, показателем которой в нашем варианте анализа послужил гидротермический коэффициент (ГТК), показывает, что лимитирующие значения ГТК для этого вида на южном пределе распространения составляют около 1.2.

Как мы установили, в Северной Америке *P. glauca* конкурентоспособна с лиственными на южной границе ареала, на территориях с суммами активных температур до 2800–3000°C. Можно предположить, что в Евразии, где темнохвойные леса в районах с достаточным увлажнением (Европейская часть, Дальний Восток) сменяются широколиственными другого видового состава, чем на американском континенте, экологическая граница распространения *P. glauca*, выраженная в суммах активных температур, будет несколько иной.

Параллельное простиранье по градиенту с юга на север изолиний сумм температур и январских температур является характерной особенностью североамериканского континента. Поэтому влияние низких температур на распространение ели на северном пределе североамериканского континента не может быть оценено в полной мере, так как ее распространение на север раньше начинает лимитироваться суммами активных температур за вегетационный период. В Евразии картина другая – градиент сумм активных температур за вегетацию также направлен с юга на север, но градиент январских температур имеет северо-восточное



**Рис. 1.** Эколого-географическая модель распространения *Picea glauca* (серая заливка), составленная по сумме накопленных активных температур выше 0°C (1250–2800) и ГТК (>1.2) в сравнении с картой ареала (черная штриховка) (карта ареала приведена по: Литтлу (Little, 1971) – с сайта <http://esp.cr.usgs.gov/data/little/>).

направление. Этим обусловлено то, что восточная граница распространения ели определяется в северной Евразии фактором, не работающим в Северной Америке – низкой зимней температурой. Причем, как мы это отметили выше и далее увидим, действие этого фактора может быть опровергнутым.

Таким образом, основным фактором, лимитирующим распространение этого вида на север в Северной Америке, служат суммы активных температур за период вегетации. Северный лимит по суммам активных температур выше 0 °C для *P. glauca* составляет около 1200 °C. По северной границе ареала местами возможно негативное влияние низких зимних температур. Некоторые участки южной границы ареала определяются недостатком увлажнения (например, граничащий с прериями западный участок до Скалистых гор). На восточном участке границы ареала ели сизой предположительно определяется конкурентными отношениями с доминирующими лиственными породами. Ель сизая становится неконкурентной с листвопадными породами на южной границе своего ареала, начиная примерно от суммы активных температур около 3000°C и выше. Этот показатель, однако, может отличаться в Евразии при другом видовом окружении. Лимитом в засушливой зоне может служить показатель ГТК менее 1.2.

#### **Эколого-географическая модель распространения *Picea glauca* и родственных ей видов бореальной зоны Северной Америки**

В соответствии с выявленными лимитирующими факторами и экологическими амплитудами ели по отношению к ним, нами была построена

эколого-географическая модель распространения *P. glauca*. Для этого по картам каждого экологического фактора среды, лимитирующего распространение ели, в соответствии с экологическими амплитудами вида были выделены экологически пригодные территории. На основе обобщения карт была выделена территория, пригодная для произрастания ели одновременно по всей совокупности лимитирующих факторов среды. Именно она представляет собой потенциальную экологически пригодную территорию для распространения вида или смоделированный потенциальный экологический ареал вида (Афонин, Ли, 2011). Сравнение смоделированного экологического ареала с фактическим (по: Little, 1971) показывает их хорошее совпадение (рис. 1). При этом в юго-западной части выявляется часть потенциального ареала, который в настоящее время занимают другие родственные виды елей, среди которых *P. engelmannii* (Parry) Engelm., *P. sitchensis* (Bong.) Carriere, *P. pungens* Engelm. (рис. 2). Особенности этих видов рассмотрим ниже.

*P. engelmannii* была описана как самостоятельный вид в 1863 г., хотя в середине XX века Тейлор (Taylor, 1959) приводит её как разновидность ели сизой – *P. glauca* (Moench) Voss subsp. *engelmannii* (Parry ex Engelm.) T.M.C. Taylor. Вероятно, для этого есть свои основания. На протяжении своего ареала *P. engelmannii* существенно меняется в широком диапазоне, однако изменчивость эта постепенна и непрерывна, что мешает выделить ряд разновидностей (Taylor, Patterson, 1980, цит. по: Thieret, 1993). На северной границе ареала *P. engelmannii* легко гибридизирует с *P. glauca* (Thieret, 1993). Молекулярно-генетические исследования также пока-

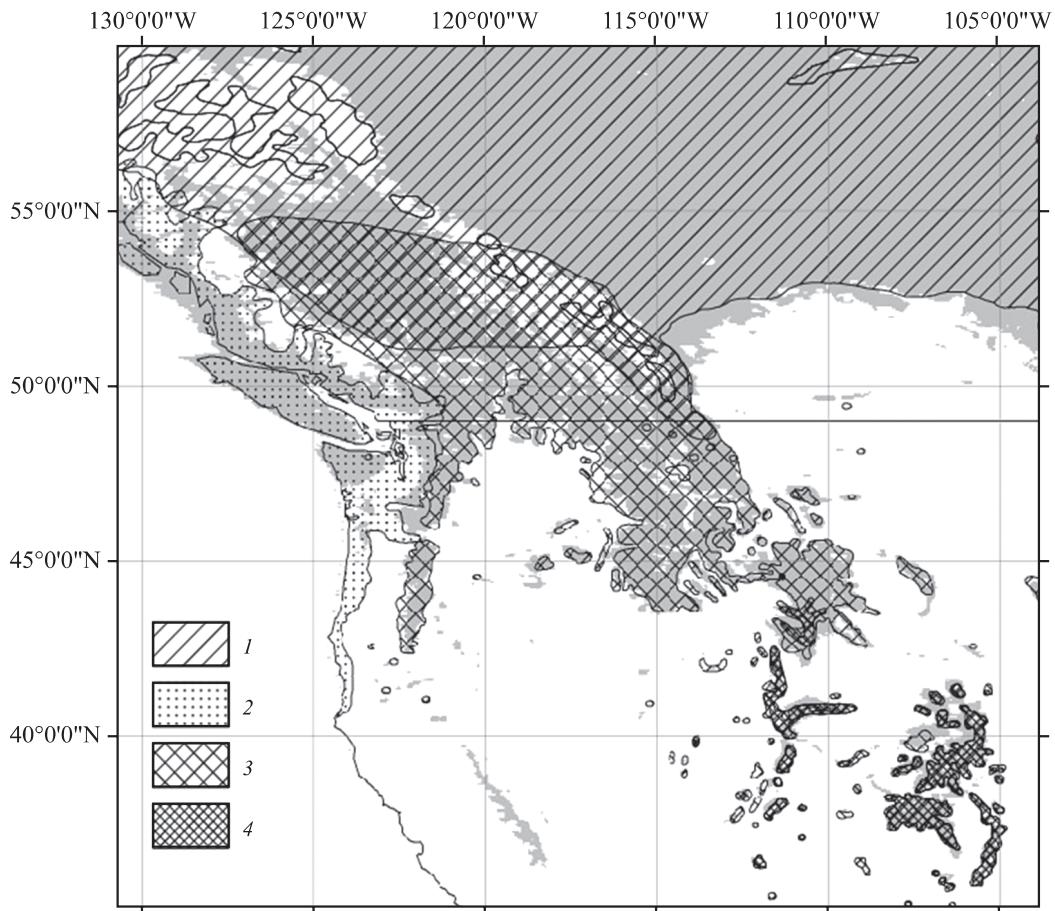


Рис. 2. Ареалы видов елей (*Picea glauca* – 1, *P. sitchensis* – 2, *P. engelmannii* – 3, *P. pungens* – 4), произрастающих на западе Северной Америки, и экологический ареал *P. glauca* (серая заливка).

зывают, что эти виды филогенетически тесно связаны (Ran et al., 2006; Lockwood et al., 2013). Таким образом, широкая полоса контакта (рис. 2) и образование гибридов позволяют сделать вывод, что *P. engelmannii* и *P. glauca* являются близкими видами и один замещает другой в горных или в равнинных сообществах, имея определенную специализацию.

Недавние молекулярно-генетические исследования показали, что к филогенетически близким видам *P. engelmannii* и *P. glauca* примыкают *P. sitchensis* и *P. pungens*, у которых с большой долей вероятности в первой половине неогена был общий предковый вид (Lockwood et al., 2013). Ограничение гибридизации между *P. engelmannii* и *P. pungens* (Thieret, 1993) связано, возможно, с отрицательным влиянием неблагоприятных горных условий в период пыления. 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 (рис. 2). Барьером же, разделяющим ареал *P. sitchensis* от ареалов *P. glauca* и *P. engelmannii*, выступают Береговой хребет и Каскадные горы, которые в прошлом в периоды похолодания препятствовали обмену засатками и пыльцой, и позволили обособиться этим близким видам. В 1950 г. Лутц в полосе контакта *P. sitchensis* и *P. glauca* открыл интрагрессивный гибрид, названный в его честь *P. × lutzii* Little (Little, 1953). Таким образом, эколого-географический анализ четырех видов елей – *P. glauca*, *P. engelmannii*, *P. sitchensis*, *P. pungens* показывает, что их видообразование шло по аллопатическому (географическому) типу.

Еще два вида, близкие к выше приведенным – *Picea rubens* Sargent и *P. mariana* – обособились в конце палеогена или первой половине неогена (Lockwood et al., 2013). Ареал *P. rubens* перекрывается с ареалом *P. glauca* на северных отрогах Аппалачей и отрывается от него, уходя по Аппалачам на юг прерывистой цепью анклавов (рис. 3). В южной части ареала *P. rubens* суммы активных температур выше, чем на пределе произрастания

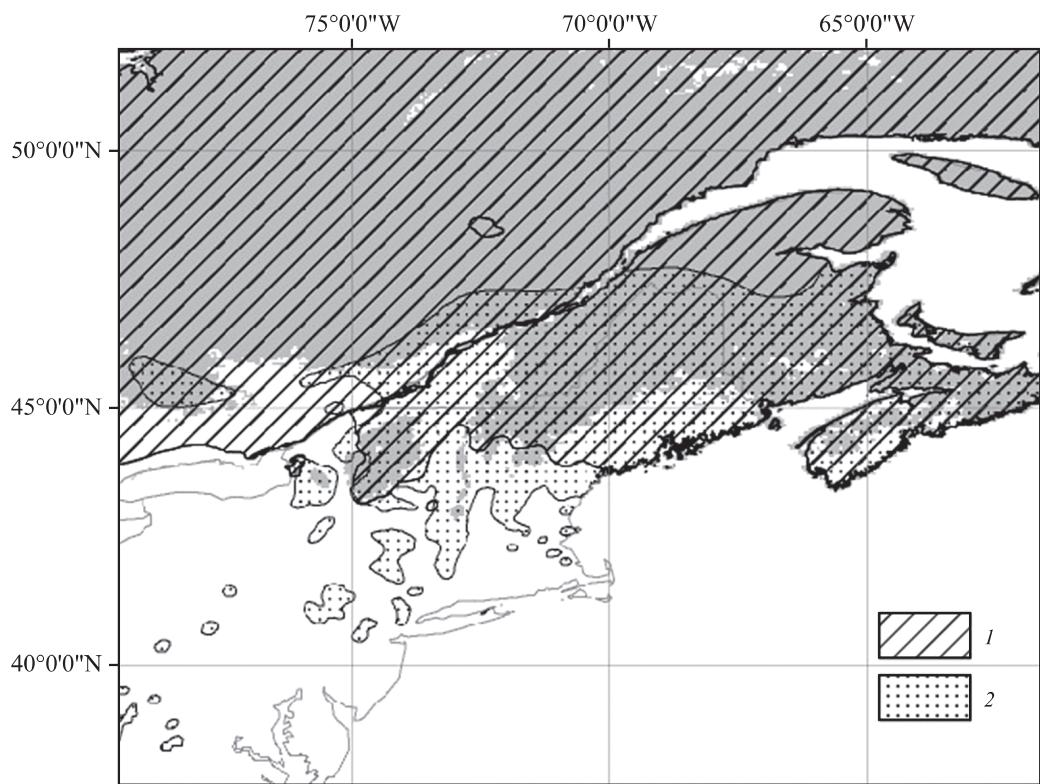


Рис. 3. Ареал *Picea rubens* (2) у атлантического побережья Северной Америки и ареалы *P. glauca* фактический (1) и экологический (серая заливка).

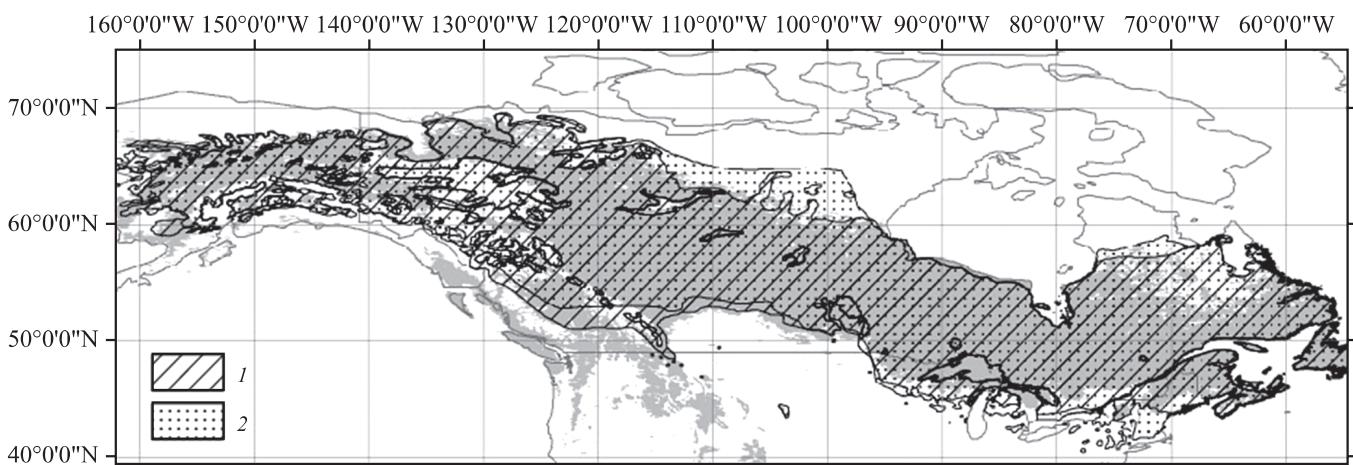


Рис. 4. Ареалы *Picea glauca* (1) и *P. mariana* (2) на фоне экологического ареала *P. glauca* (серая заливка).

*P. glauca* (до 3500–4000°C), и можно предположить, что адаптивный потенциал в условиях более высоких летних температур у *P. rubens* выше, чем у *P. glauca*, что, вероятно, позволяет первой эффективнее конкурировать с распространенными южнее лиственными видами.

Сравнение ареалов *P. glauca* и *P. mariana* (рис. 4) показывает их большое сходство. *P. mariana* про-

двигается несколько дальше к северу, что свидетельствует о ее большей толерантности к недостатку тепла и/или к низким зимним температурам, а возможно и связано с более широким распространением сфагновых сообществ, к которым она приурочена. По данным эколого-географического анализа ее северный лимит примерно соответствует 1000°C, и этот вид если может заходить в Евразии дальше на север, чем ель сизая.

### Валидация модели распространения *Picea glauca*

Критерием валидации является совпадение построенной эколого-географической модели с картой фактического произрастания. В целом, совпадение смоделированной экологически пригодной территории *P. glauca* с ее фактическим ареалом и ареалами близких к ней видов хорошее (рис. 1). В краевых частях ареала выходы модели за пределы ареала, представленного на карте Литтла (Little, 1971), могут быть как оправданными, так и неоправданными. Например, в случае с анклавом в Национальном парке Ноатак (рис. 5) оказалось, что на этом пределе действительно встречается *P. glauca*: “In the Noatak National Preserve in Alaska, white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) forests reach their northern limit, occurring primarily on well-drained sites and as gallery forests along streams” (Suarez et al., 1999: 465–470).

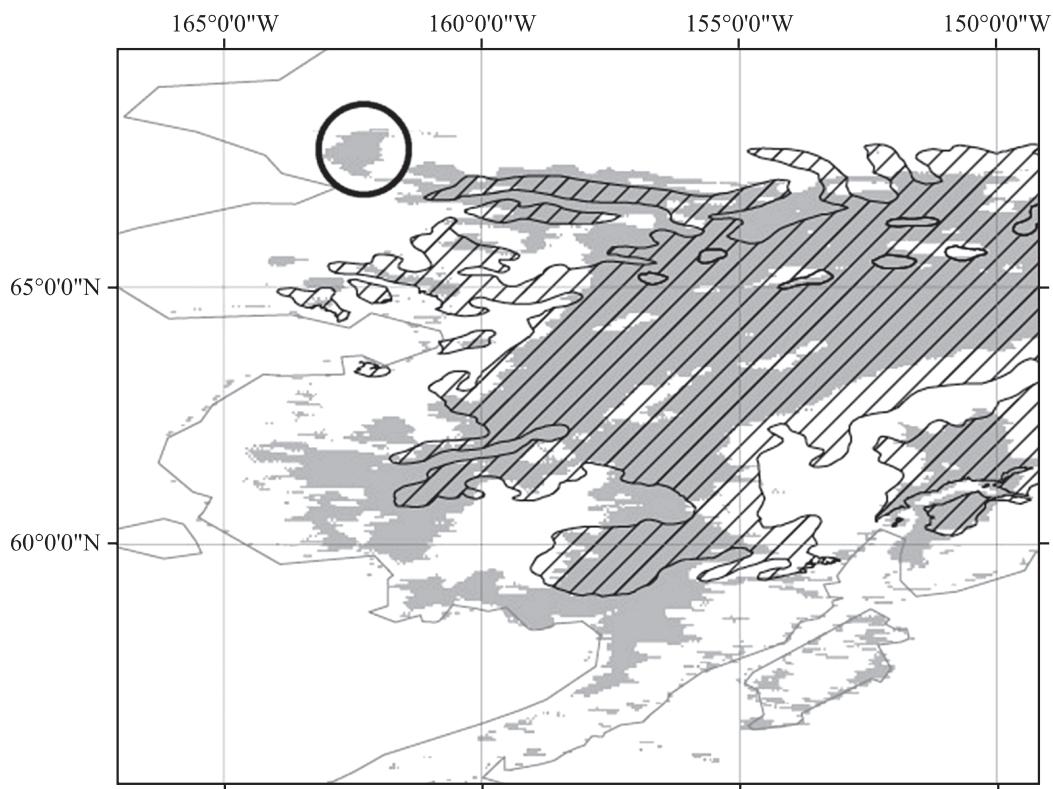
В нашей модели, построенной по ситуации, характерной для Америки, не учтены экологические факторы, которые могут существенно влиять на распространение елей, но не широко или не отчетливо проявляются в условиях Североамериканского континента. В первую очередь это касается низких зимних температур, влияние которых в Северной Америке закамуфлировано симметричным

градиентом распределения сумм температур за вегетационный период, о чем было сказано выше. Не могли быть также учтены некоторые региональные эдафические факторы, такие как глубина промерзания, дренированность и др. Ряд этих факторов (например, многолетняя мерзлота) значительно более распространен на Евроазиатском континенте. Влияние зимних температур в Евразии становится отчетливым из-за относительного взаимного смещения градиентов распространения сумм температур за вегетацию, и низких зимних температур. Следовательно, при проекции модели на территорию Евразии следует учитывать, что ее предиктивность может варьировать.

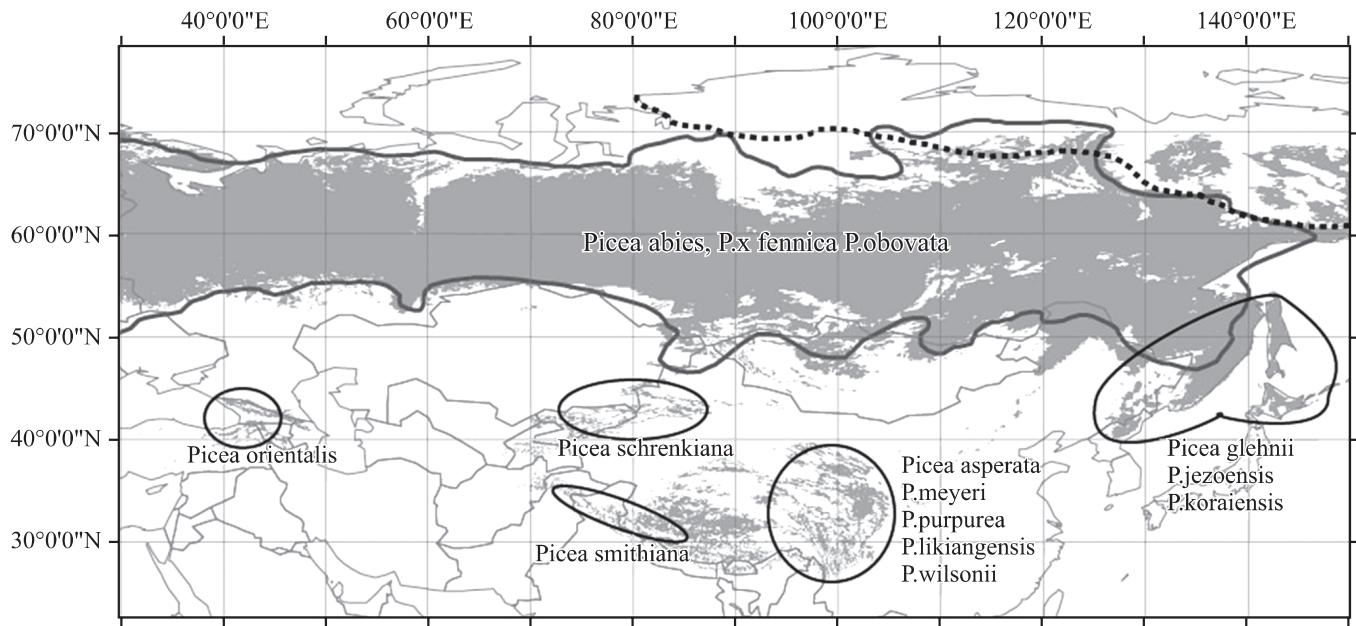
Анализ карты (рис. 5) показывает, что расхождение фактического и модельного ареала в пределах Североамериканского континента в среднем варьирует в пределах ±50–100 км.

### Потенциал распространения *Picea glauca* в Евразии

На карте (серая заливка на рис. 6) показан интродукционный потенциал *P. glauca* для Евразии, определенный по показателю сумм активных температур выше 0 °C от 1250 до 2800 °C и по ГТК выше 1.2.



**Рис. 5.** Сравнение потенциального экологического ареала *Picea glauca* (серая заливка) с картой ареала по: по Литтлу (Little, 1971) (штриховка), и сведения о ее распространении в Национальном парке Ноатак (Noatak National Preserve) на Аляске (по: Suarez et al., 1999) (черная обводка).



**Рис. 6.** Интродукционный потенциал *Picea glauca* (серая заливка) для Евразии, определенный по показателю сумм активных температур выше 0°C от 1250 до 2800°C, по ГТК выше 1.2 в сравнении с картами ареала *P. abies* и *P. obovata* (по: Соколов и др., 1977; Hulten, Fries, 1986; Farjon, 1990) и ареалами других видов (по: Farjon, 1990) (черная обводка); пунктиром приведена изотерма многолетнемерзлых пород ниже -7 °C.

Сравнение построенной нами эколого-географической модели распространения *P. glauca* с ареалами елей Евразии позволяет, с одной стороны, уточнить эколого-географическую модель ели сизой, добавив в нее учет лимитирующих факторов, не действующих на Североамериканском континенте, с другой – оценить степень экологической дивергенции между североамериканскими и евразийскими видами елей.

Основной европейско-сибирский потенциальный ареал *P. glauca* перекрывается такими видами, как *P. abies*, *P. obovata* и их интроверсивным гибридом *P. fennica* (Regel) Kom., ареал которых обобщенно (по Соколов и др., 1977; Hulten, Fries, 1986; Farjon, 1990) приведен на рис. 6. Почти полное совпадение ареалов наблюдаются в европейской и западносибирской частях, в восточной же Сибири и на Дальнем Востоке проявляются существенные различия: потенциальный ареал *P. glauca* выходит за пределы фактического распространения обобщенного ареала *P. abies*, *P. fennica*, *P. obovata* в районы северо-востока и юго-востока, при этом частично перекрываясь фактическими ареалами других видов елей.

Южнее рассмотренного европейско-сибирского участка наблюдаются отдельные анклавы потенциального ареала *P. glauca*, связанные с горными условиями и в основном совпадающие с естественными ареалами елей, произрастающими на этой

территории. На рис. 6 эти совпадающие участки обозначены овалами с перечислением таксонов елей. На Кавказе – *P. orientalis* (L.) Peterm. (Farjon, 1990), в горах Тянь-Шаня – *P. schrenkiana* Fisch. et C.A. Mey. (Farjon, 1990), в Гималаях и горах Средней Азии – *P. smithiana* (Wall.) Boiss. (Farjon, 1990). Наибольшее разнообразие отмечается в анклаве в горах Восточной Азии, где распространены *P. asperata* Mast. (Farjon, 1990), *P. meyeri* Rehder et E.H. Wilson (Farjon, 1990), *P. likiangensis* (Franch.) Pritzel (Farjon, 1990), *P. wilsonii* Mast. (Farjon, 1990), *P. purpurea* Mast. (Farjon, 1990) и др. На Дальнем Востоке встречаются 3 таксона: *P. jezoensis* (Siebold et Zucc.) Carrière (Farjon, 1990), *P. koraiensis* Nakai (Сихотэ-Алинь, горы северо-востока Китая) (Васильев, 1949) и *P. glehnii* (F. Schmidt) Mast. (южный Сахалин, о. Хоккайдо) (Farjon, 1990).

При сравнении потенциального ареала *P. glauca* с ареалами евразийских елей были выявлены территории, на которых род *Picea* не представлен (рис. 6). Это может быть связано как с особенностями распространения факторов среды на другом континенте, среди которых могут появиться новые факторы (например, мерзлота), с экологической дивергенцией сравниемых видов, а также антропогенным воздействием.

Граница распространения *P. obovata* на северо-востоке Евразии лимитируется распространением мерзлотных почв на территории. Известно,

что распространение древесных ограничивается мерзлотными почвами (Поздняков, 1986) и низкими температурами (Афонин, Ли, 2011). Сравнение ареала распространения *P. obovata* с картой распространения температур многолетнемерзлых пород, взятых с сайта Института географии РАН “Электронная Земля” (<http://www.webgeo.ru/index.php?r=46&id=492>), показало, что его северо-восточная граница срезается изотермой многолетнемерзлых пород ниже  $-7^{\circ}\text{C}$  (пунктир на рис. 6). Можно предположить, что планировать интродукцию *P. glauca* северо-восточнее этой границы не целесообразно. В целом можно отметить хорошее совпадение потенциального ареала *P. glauca* на территории Евразии с естественными ареалами произрастающих здесь елей.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования были выявлены лимитирующие факторы распространения *Picea glauca* в Северной Америке – суммы активных температур выше  $0^{\circ}\text{C}$  от 1250 до 2800–3000°С и ГТК выше 1.2. Границы экологического ареала, построенные с учетом приведенных факторов, в целом согласуются с естественными границами: на севере они проходят, в основном, по северной границе редколесий, иногда с заходом в зону тундр; на юге в восточной половине континента – по границе смешанных, лиственных и широколиственных лесов; на юге в центральной части – с прериями; на юго-западе – Береговым хребтом.

Анализ потенциального распространения *P. glauca* и родственных ей видов (*P. engelmannii*, *P. sitchensis*, *P. pungens*) в Северной Америке показывает их аллопатрическую (географическую) природу видообразования.

Валидация модели распространения *P. glauca* показала, что расхождение фактического и модельного ареала в среднем варьирует в пределах  $\pm 50$ –100 км. При этом в зоне различия между выявленным ареалом и потенциальным могут находиться еще не выявленные популяции *P. glauca*, как это подтвердили сведения о ее нахождении в Национальном парке Ноатак.

Модель потенциального распространения *P. glauca* в Евразии была уточнена специфичными для этой территории лимитирующими и согласованными друг с другом факторами – низкими температурами и температурой многолетнемерзлых пород. Модель, построенная для *P. glauca*, с достаточно высокой точностью описывает также и распространение евроазиатских видов елей. Это свидетельствует о том, что экологическая дивергенция североамериканских

и евроазиатских елей выражена не очень сильно. Наблюдаемые расхождения потенциального ареала *P. glauca* и ареалов других елей могут стать основой для комплексного исследования экологической дивергенции рода и истории расселения видов, уточнения региональных факторов (включая биотические), лимитирующих распространение елей, для создания и уточнения экологических карт и пр.

Работа частично выполнена при поддержке Минобрнауки РФ по проекту № 2014/181-2220, Департамента по науке и инновациям Ямало-Ненецкого автономного округа по госконтракту от 25 июля 2012 года № 01-15/4.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афонин А.Н., Ли Ю.С., 2011. Эколого-географический подход на базе географических информационных технологий в изучении экологии и распространения биологических объектов // BioGIS Journal. № 1. <http://www.agroatlas.ru/ru/biogis/>.
- Васильев Я.Я., Уханов В.В., 1949. Род 5. *Picea* Dietr. – Ель // Деревья и кустарники СССР. Т. 1. Голосеменные / Под ред. Соколова С.Я., Шишкова Б.К. М.-Л.: АН СССР. С. 122–151.
- Горячев Ю.П., Давыдовичев А.Н., Алибаев Ф.Х., Кулагин А.Ю., 2012. Широколиственно-темнохвойные леса Южного Урала: пространственная дифференциация, фитоценотические особенности, естественное возобновление. Уфа: Гилем. 176 с.
- Егоров А.А., Уткин Л.В., Жук Ю.А., Васильев Н.П., 2014. Анализ зимостойкости хвойных на основе многолетних рядов наблюдений // Изв. С.-Петербургской лесотехн. академии. Вып. 209. С. 41–51.
- Кельчевская Л.С., 1971. Методы обработки наблюдений в агроклиматологии. Л.: Гидрометеоиздат. 216 с.
- Малеев В.П., 1933. Теоретические основы акклиматизации. Л.: Гос. изд-во колхозной и совхозной лит-ры. 160 с.
- Поздняков Л.К., 1986. Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука. 192 с.
- Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А., 1977. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. Л.: Наука. 164 с., 91 карта.
- Шульц Г.Э., 1981. Общая фенология. Л.: Наука. 188 с.
- Cajander A.K., 1923. Der Anbau ausländischer Holzarten als forstliches und pflanzen geographisches Problem // Acta Forestalia Fennica. V. 24. № 1. P. 1–15.
- Cajander A.K., 1926. Zur Frage der allgemeinen Bedingungen der Kultur ausländischer Gewächse mit spezieller Rücksicht auf die Kultur der ausländischen Holzarten in Finnland // Mitteilungen der Deutschen dendrologischen Gesellschaft. № 36. P. 78–86.
- Eastman J.R., 2001. IDRISI32: IDRISI for Workstations, Release 2. Worcester MA: Clark Univ.
- Farjon A., 1990. Pinaceae. Konigstein. 330 p.

- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A.*, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International J. Climatology. V. 25. P. 1965–1978.
- Hulten E., Fries M.*, 1986. Atlas of North European Vascular Plants: North of the Tropic of Cancer. V. 1–3. Konigstein. 1172 p.
- Ilwessalo Y.*, 1926. Über die Anbaumöglichkeit ausländischer Holzarten // Mitteilungen der Deutschen dendrologischen Gesellschaft. № 36. P. 96–132.
- Little E.L., Jr.*, 1953. A natural hybrid spruce in Alaska // J. Forestry. V. 51. P. 745–747.
- Little E.L., Jr.*, 1971. Atlas of United States trees. V. 1. Conifers and important hardwoods. U.S. Department of Agriculture: Miscellaneous Publication 1146. 9 p., 200 maps.
- Lockwood J.D., Aleksic J.M., Zou J.B., Wang J., Liu J.Q., Renner S.S.*, 2013. A new phylogeny for the genus *Picea* from plastid, mitochondrial, and nuclear sequences // Molec. Phyl. Evol. V. 69. P. 717–727.
- Mayr H.*, 1925. Waldbau auf naturgeschichtlicher Grundlage. B.: Verlagsbuchhandlung Paul Parey. 279 p.
- Nix H.A.*, 1986. A biogeographic analysis of Australian Elapid Snakes // Atlas of Elapid Snakes of Australia / Ed. Longmore R. Canberra: Australian Government Publishing Service. P. 4–16.
- Ran J.H., Wei X.X., Wang X.Q.*, 2006. Molecular phylogeny and biogeography of *Picea* (Pinaceae): Implications for phylogeographical studies using cytoplasmic haplotypes // Molec. Phyl. Evol. V. 41. P. 405–419.
- Suarez F., Binkley D., Kaye M.W., Stottlemeyer R.*, 1999. Eco-science Expansion of forest stands into tundra in the Noatak National Preserve, northwest Alaska. V. 6. Issue 3. P. 465–470. <http://pubs.er.usgs.gov/publication/70021000>.
- Taylor T.M.C.*, 1959. The taxonomic relationship between *Picea glauca* (Moench) Voss and *P. engelmannii* Parry // Madrono. V. 15. P. 111–115.
- Taylor R.J., Patterson T.F.*, 1980. Biosystematics of Mexican spruce species and populations // Taxon. V. 29. № 4. P. 421–469.
- Thieret J.W.*, 1993. Pinaceae // Flora North America North Mexico / <http://floranorthamerica.org>. N.Y.; Oxford. V. 2.

## Eco-geographical potential of the white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss, Pinaceae), and the possibility of its introduction into northern Eurasia

A. A. Egorov<sup>1,2</sup>, A. N. Afonin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>St.-Petersburg State University

199034 St.-Petersburg, Universitetskaya Nab., 7-9

<sup>2</sup>St.-Petersburg State Forest Technical University

194044 St.-Petersburg, Institutsky Lane, 5

e-mail: a.a.egorov@spbu.ru

The factors are revealed that limit the spread of white spruce (*Picea glauca*) over North America, and ecological amplitudes of the species with relation to those factors are determined. Based on these data, the eco-geographical model of the spruce dispersion is designed. It is shown that the northbound dispersion of white spruce over North America is limited by heat supply. The species range at the south-western border (from the central part to the Rocky Mountains) is shaped by lack of humidification, at the south-eastern one, presumably by competitive relations with foliar edificators. For *P. glauca*, the northern limit of heat supply turns out to be about 1200°C. At the southern border of the range, white spruce become uncompetitive with deciduous trees starting from the growing degree days of 3000°C approximately. The limits of the species dispersion over arid zones are determined by the hydro-thermal coefficient, the value of which should not exceed 1.2. Validation of the dispersion model for *P. glauca* demonstrates discrepancy between actual and model range as of ±50–100 km. At that, within the discrepancy zone between potential range and that ascertained by Little (1971), the not yet detected populations of *P. glauca* may turn up, as is affirmed by a new finding of white spruce in the Noatak National Park.

The comparison is conducted of ecological boundaries of *P. glauca* spread with those ones of the *Picea* order in Eurasia. It is found out that the eco-geographical model designed for *P. glauca* describes the dispersion of Eurasian spruce species with high accuracy. This testifies not so strong ecological divergence between North American and Eurasian spruce species. Deviation of the modeling results for white spruce from actual range of Eurasian spruces is observed in the regions with permafrost and some others. Therefore, additional environmental factors are required for the eco-geographical model when reallocating it to another continent.