Мы благодарны рецензентам за ценные замечания. С большинством из них мы полностью согласны. Мы добавили несколько новых рисунков и изменили некоторые фрагменты текста, чтобы снять противоречия, выявленные рецензентами. Ниже мы приводим наши ответы на замечания и комментируем внесенные в текст изменения.

Рецензент 1

Замечание

1. Рисунки для кажого из морфотипов были бы уместны в дополнение к ссылкам на работы авторов;

Ответ

Мы добавили изображение мидий двух морфотипов, как отдельный рисунок (Fig.1 в новой редакции)

Замечание

1. Размер пластинок в эксперименте: указано 25х25 мм. Наверное см?

Ответ

Исправлено

Замечание

1. Точность оценки биомассы и численности морских звезд с использованием пробоотборника 20 см диаметром? Не маловат ли?

Ответ

В нашу задачу не входило оценить биомассу морских звезд на исследованных участках дна (Site 1 и Site 2). Необходимо было сравнить частоту мидий T-морфотипа в друзах, которые не были атакованы звездами, с таковой в друзах подвергшихся атаке. Биомасса звезд, нами приводится лишь как объективный маркер состояния друзы, позволяющий оценить насколько мы правильно классифицировали друзы, как интактные (Intact patches), друзы, окруженные звездами (Starfish clusters), и остатки друз после нападения звезд (Dead shells). Однотипная оценка биомассы с помощью рамки одного размера позволила увидеть ожидаемое распределение биомассы: минимальное на интактных друзах, максимальное на атакованных и меньшее, по сравнению со вторым, на остатках друзы. В исходном тексте работы приведено указание на это.

We cannot state with certainty that the fields of dead shells are consequences of sea star attacks and that the patches which we denoted as "intact" are the settlements that have not yet been attacked. However, the proportion of dead shells in the settlements expectedly increases in the series “intact patches- starfish clusters - fields of dead shells” (Fig. 3 B). The biomass of starfish in this series, again expectedly, shows a maximum on clusters of starfish (Fig. 3 A). All these facts allow us to consider the mentioned series as a temporal sequence.

Мы решили усилить объяснение нашего подхода, изменив приведенный выше абзац следующим образом.

We cannot state with certainty that the fields of dead shells are consequences of sea star attacks and that the patches which we denoted as “intact” are the settlements that have not yet been attacked. However, the proportion of dead shells in the settlements expectedly increases in the series “intact patches- starfish clusters - fields of dead shells” (Fig. 5 B). Additionally, the uniform assessment of starfish biomass via the use of a standard core allows us to expect a certain pattern of starfish biomass distribution between patch types: minimum in intact patches and maximum in starfish cluster. We have observed this pattern *in situ* as well (Fig. 5 A). All these facts allow us to consider the mentioned series as a temporal sequence.

Кроме того, морские звезды, формировавшие агрегации вокруг мидиевых друз, были достаточно мелкими (мы добавили в работу оценку размеров морских звезд, Fig. 3), что давало гарантию того, что в рамку указанного размера попадало достаточное количество морских звезд.

Замечание

1. Указать год описания при первом упоминании вида.

Ответ

Сделано.

Замечание

5. Комментарии к рис. 3 - на полях рукописи.

Ответ

Мы добавили специальный комментарий, поясняющий структуру боксплотов. Поскольку в новой редакции статьи боксплоты первыми появляются раньше, то дополнение было внесено в подпись другого рисунка.

**Figure 3.** Size of sea stars found on plates in experiments (Exp1 - Exp3) and in samples from two sites in *“Observation”* data set (Site 1, Site 2). **In all boxplots’ charts the horizontal lines denote medians, boxes’ boundaries correspond to the 1-st and 3-d quartiles of the value, whiskers’ size are equal to 1.5 interquartile range, points situated out of the whiskers’ range are outliers (Wickham and Stryjewski, 2011).**

Замечание

1. Вывод о размерном спектре жертв не очевиден без нормировки на размерный спектр морских звезд в выборке.

Ответ

К сожалению, дизайн нашего эксперимента не позволяет связать каждую съеденную мидию с атаковавшей ее звездой. В связи с этим, однозначного ответа о связи вероятности атаки и размера хищника мы дать не можем. В новой редакции статьи мы привели оценки размеров морских звезд, заползших на экспериментальные пластины (Fig. 3 в новой редакции). Кроме того размер морских звезд высоко коррелирует с их индивидуальным весом (см. текст). Поэтому оценка общей биомассы звезд, обнаруженных на пластинах, дает информацию об их размерах. Для пояснения нашего подхода мы внесли следующие дополнения в раздел “Material and methods”

(4)Unfortunately, the design of our experiment didn’t allow us to directly asses the association between the probability to be eaten and starfish size. However, an individual weight of a starfish was highly correlated with its size (Spearman correlation: 0.92, n = 437, p < 0.001). By assessing the total weight of all starfish found in experimental units we can indirectly include predators’ size in the model. We’ve used the sea stars’ biomass (*Baster*, the sum of individual weights) as a predictor describing both starfish abundance and their size.

Рецензент 2

Общая оценка работы

Рецензируемая статья представляет тщательно спланированное и хорошо организованное исследование избирательного потребления хищником (морской звездой) жертв (мидий р Mytilus) в смешанных поселениях, где присутствуют два криптических вида этого рода, а также, предположительно, их гибриды. Работа состоит из нескольких полевых экспериментов, наблюдений и количественных сборов на естественных мидиевых поселениях. Авторы делают вывод о том, что морские звезды предпочитают мидий конкретного генотипа/морфотипа и, вероятно, могут влиять на видовой состав в смешанных поселениях этих моллюсков.

Задача, поставленная авторами, крайне интересна и важна с точки зрения экологии и популяционной биологии. В научной литературе публикаций на эту тему мало. На мой взгляд, методически исследование безупречно – содержит все необходимые контроли и повторности, а также использует удачные природные ситуации – нашествие морских звезд на мелководные мидиевые поселения в 2019 году. Камеральная обработка проб простая и не вызывает сомнений; обсчет данных неоправданно сложный, хотя на результаты это не влияет (см комментарии ниже), статистическая обработка адекватна. Обсуждение результатов полноценное и развернутое. Однако, имеются вопросы, критические замечания и неясности (см ниже), прояснение и исправление которых необходимо для публикации статьи в Трудах ЗИН РАН.

В данной работе изучаются криптические виды мидий – Mytilus trossulus и Mytilus edulis, морфологически почти неотличимые. Тем не менее, авторы нашли и используют один признак, полудиагностический, который позволяет разделить моллюсков на М-морфотип и Е-морфотип, которые, в свою очередь, с высокой вероятностью соответствуют видам - Mytilus trossulus и Mytilus edulis. В одной из предыдущих публикаций (Khaitov et al 2021) авторы убедительно доказывают применимость этого морфологического признака для массовой оценки видовой принадлежности мидий в выборках, и приводят формулы для пересчета вероятности соответствия морфотипов видам. В рецензируемой статье авторы исследуют избирательность морских звезд в отношении мидий разных морфотипов. Затем, посредством ранее (Khaitov et al 2021) полученных формул и моделей, оценивается вероятность моллюсков обоих морфотипов оказаться тем или иным видом, и реакции морских звезд проецируются на виды мидий - Mytilus trossulus и Mytilus edulis. Мне не понятно, зачем нужна громоздкая конструкция расчета вероятности оказаться тем или иным генотипом по полудиагностическому признаку. Почему не остановиться на анализе морфотипов, которые легко и однозначно определяются? Исследовать выбор морскими звездами моллюсков разных морфотипов ничуть не менее интересно и важно, чем выбор морскими звездами того или иного вида, тем более, что первая задача решается однозначно, а последняя – только на вероятностном уровне: накладываются вероятности быть троссюлюсом/эдулисом и быть съеденным. Более того, в изучаемых популяциях есть гибриды этих двух криптических, гибридизирующих видов, причем разного уровня смешения генотипов. В оценке генотипов по морфотипам гибриды не фигурируют. Поэтому, даже вероятностный пересчет морфотипов в генотипы достаточно условен. Авторы уже доказали, что морфотипы с некими допущениями соответствуют видам (Khaitov et al 2021) – этого достаточно, можно желающих адресовать к упомянутой работе. Без большой и, на мой взгляд, неоправданной части расчетов, связанной с транслированием морфотипов в генотипы, статья была бы короче, яснее, выводы однозначнее. Впрочем, эти дополнительные сложности не влияют на результаты работы, которые получены методически корректно и заслуживают публикации в Трудах ЗИН РАН.

Ответ

Мы хотели бы прояснить нашу позицию относительно использования вероятности быть MT (*PMT*) вместо морфотипов. Тому есть две причины.

1. Представим, что мы стали бы рассматривать морфотипы, как самостоятельные сущности. В такой ситуации нам пришлось бы признать, что особи одного морфотипа, вне зависимости от того, из каких поселений они взяты, это всегда что-то одно и то же. Однако это не так. В статье Khaitov et al (2021) мы показали, что в условиях полносоленых холодных арктических водоемов *M.edulis* начинают, почему-то, приобретать T-морфотип (характерный для *M.trossulus*) с большей частотой, чем в более опресненных местообитаниях. Объединяя таких особей в одну группу с мидиями, которые имеют T-морфотип, потому что они *M.trossulus*, мы заведомо создаем искусственную группировку.

В принципе, возможно и другое решение - убрать из анализа мидий имеющих минорные морфотипы (например, T-морфотип в поселении, где абсолютное большинство особей имеет E-морфотип). Это возможный ход, но он приведет заметному сокращению числа особей, вовлеченных в анализ.

Проводя более грамоздкую оценку вероятности отнесения мидии к *M.trossulus*, мы тем самым разделяем всех мидий не на две, а на четыре сущности: надежные T, менее надежные T, надежные E и менее надежные E. То есть, это все те же морфотипы, но более «дробные».

1. Как мы старались показать в работе Khaitov et al (2021), любой видовой маркер по своей природе вероятностный (даже в случае настоящих диагностических признаков вероятность идентификации таксона, основанная на них, лишь стремится к единице, но не обязательно равна ей). В случае работы с генетическими маркерами, которые могут иметь полудиагностическую природу, это может затруднить экологические исследования. Однако, эти затруднения лишь мнимые. Вот характерный пример. В микробиологических исследованиях, основанных на метагеномах, таксоны бактерий, по умолчанию, идентифицируются лишь с некоторой вероятностью (как результат сравнения сиквенсов, которые не могут совпасть на 100 %), и это единственный путь изучения таких систем. Тем не менее экологические исследования в этой области идут полным ходом.

В случае с макрообъектами такая ситуация тоже вполне представима. Так что оценка вероятности отнесения к тому или иному виду может быть более общим решением, чем традиционное определение вида. Мы постарались последовательно применить такой подход. Оказалось (возможно нам повезло), что вероятность атаки звезд имеет линейную монотонную связь с вероятностью отнесения особи к *MT* (Fig. 4 B, в новой редакции). Это говорит о том, что *PMt* не формальная величина, а отражение некоторой биологической сущности.

Конкретные замечания и вопросы.

Материал и методы

Замечание

Стр 8 вверху: "Samples from both populations were placed separately in mesh bags and kept in the sea water by being suspended from the pier" - где именно был расположен этот пирс, на котором висели садки с мидиями из двух популяций? Ниже читаем, что эксперимент был в точке "Experiment", может, и пирс был там же?

Ответ

Мы внесли некоторые изменения в рисунок Fig. 2 (в новой редакции), обозначив точку, где содержались собранные мидии перед использованием их в экспериментах. В текст были внесены следующие изменения.

Samples from both populations were placed separately in mesh bags and kept in the sea water by being suspended from the pier **situated on the Rayazhkov island (about 1 km away from the site of experiment, Fig. 2)**.

**Figure. 2.** The position of points of sampling for experiments (Pop1 and Pop2), the point of experimental set up and the position of sites (Site 1 and Site 2) where samples for an assessment of *A.rubens* influence on taxonomic structure of mussel settlements were taken from. **The position of Ryazhkov island is marked to show the place where the collected mussels were kept before the experiments.**

Замечание

Стр 9 внизу: Были ли какие-то критерии различия участков 2 и 3 типов - где звезды активно кормились и где они уже не кормились/покинули участок? Из рис 3А видно, что звезды еще были на этих местах, хотя и в половину меньшем количестве. И с первыми, нетронутыми участками (тип 1), тоже не совсем ясно - каким образом они визуально отличались от уже покинутых звездами (тип 3)? В самом конце статьи (стр 18 внизу) авторы пишут о некоей неопределенности в разграничении этих участков, но, возможно, следует одной фразой упомянуть это в МиМ.

Ответ

К сожалению, никаких визуальных критериев кроме наличия звезд и обилия мертвых створок у водолаза, собиравшего пробы, не было. Поэтому правильность отнесения площадок к тому или иному типу мы проверяли уже постфактум путем анализа доли мертвых створок и обилия морских звезд. Мы добавили следующую фразу в M&M.

*Ex post facto*, we’ve checked whether the samples correspond to the chosen three types by analyzing the proportion of dead mussel shells and the abundance of starfish (see below).

Замечание

Стр 10 вверху: " taken into account alive mussels, dead shells (we’ve sampled shells with 10 or more mm length) and starfish" – нижний предел 10 мм был для пустых створок. Какой предел был установлен для живых мидий и морских звезд?

Ответ

Мы добавили следующее пояснение

While sorting the samples we’ve taken into account alive mussels, dead shells (**we’ve sampled both alive and dead shells with 10 or more mm length**) and starfish.

Замечание

Все используемые параметры, кроме безразмерных (Nconspec, L, Baster, Ntot) должны иметь единицы измерения, указанные в МиМ. Так, сказано (стр 9), что морские звезды были посчитаны и взвешены. Далее упоминается только биомасса, наверное, в граммах.

Ответ

Мы вставили пояснение в M&M.

All starfish found on each plate were measured. We’ve used the diameter of the circle outlining the starfish body (doubled starfish radius measured with 1 mm accuracy with a calliper) as an estimate of their size. Each starfish was weighted (with 0.1 g accuracy after removing external water from animal’s surface).

Замечание

Хорошо бы знать, начиная с какого размера звезды вообще учитывались на пластинах, и как это соответствует размерам экспонируемых на пластинах мидий и мидий на природных участках. Звезды какого размера могут потреблять мидий 10 мм?

Ответ

Мы учитывали всех звезд, отмеченных в пробах. Мы добавили рисунок (Fig. 3 в новой редакции), отражающий размеры звезд.

Сравнение размерной структуры атакованных мидий с размерной структурой мидий на природных участках было вне фокуса нашего исследования. Аналогично, в данной работе мы не ставили задачу выяснить какова связь между вероятностью мидии быть съеденной и размером морских звезд. Размер последних, несомненно, важный показатель, но дизайн нашего эксперимента не позволяет напрямую проследить такую связь. Мы ее оценивали лишь косвенно, вводя в анализ в качестве ковариаты биомассу звезд (см. ответы Рецензенту 1).

Результаты

Замечание

Зависимой переменной Y в Модели 1 (“Experimental” data set) является вероятность индивидуальной мидии быть съеденной (стр 10, середина), то есть характеристика особи. В дальнейшем описании результатов и на рис 2 (ось Y) в качестве зависимой переменной обсуждается совсем другой показатель - доля съеденных особей на пластине, то есть характеристика не особи, а пластины (популяции). На стр 12 читаем: "A high positive coefficient denotes increased probability to be eaten when the starfish biomass is increased (Fig. 2 A)". Высокая вероятность мидии быть съеденной иллюстрируется графиком доли съеденных мидий на пластине в зависимости от биомассы звезд. Это несоответствие бросается в глаза и требует объяснения. Понятно, что доля съеденных мидий на пластине более наглядно показывает влияние того или иного фактора, чем абстрактная "вероятность быть съеденной", но где и как тогда демонстрируется или используется сама зависимая переменная в Модели 1? То же относится ко всем графикам рис 2.

Ответ

Индивидуальная вероятность превращается в частоту, если задано количество испытаний. По крайней мере формально. Но, мы согласны, что с учетом всех статистических неопределенностей прямой пересчет будет лишь приблизительной оценкой. Поэтому мы специально указали в подписи к рисунку (Fig. 4 в новой редакции), что приводятся сырые данные. Мы добавили в подпись дополнительное пояснение.

**Figure 4.** Proportion of eaten mussels against different values of the predictors included in the regression Model 1. **The figure shows the raw data summarized for three experiments combined.**

Кроме того мы включили в M&M специальный абзац, поясняющий то, как строились графики визуализирующие связь доли съеденных со значениями предикторов.

We’ve constructed a set of dot plots that represent the dependency of the proportion of eaten mussels with the mean value of the predictor calculated for each group. To note, these plots have represented rather raw data but not the model prediction.

Замечание

Были ли пластины БЕЗ звезд? (судя по рис 2А - не было)

Ответ

Нет. На все пластины заползло то или иное количество звезд.

Замечание

Стр 12 внизу, Рис 2С: "the probability to be eaten was lesser in more abundant mussel settlement". Это слишком смелое заявление. Точнее: вероятность быть съеденным оказалась выше в эксперименте 2018 года, чем в 2017 году. Тут может играть роль множество факторов, помимо количества мидий - погодно-гидрологическая специфика года, свойства старых пластин по сравнению с новыми (полагаю, в 2018 использовались те же, что и в 2017), морские звезды в 2018 были обильнее, крупнее или голоднее, и т.п.

Ответ

Мы согласны, что если смотреть на рисунок (Fig. 4 C в новой редакции), то левая группа точек с более высокой долей съеденных соответствует 2018 году, а правая группа точек, с меньшей частотой, 2017 году. Это означает, что есть два одновременно действующих фактора: «Год» и «Обилие мидий». Для формального решения какой из этих факторов действует на переменную отклика необходимо построить модель, в которой оба этих фактора были бы включены одновременно.

В нашем распоряжении был материал трех экспериментов: “Exp1” и “Exp2” были проведены в 2017 г., “Exp3” в 2018. Следовательно, включение фактора «Эксперимент» в регрессионную модель дало бы информацию о влиянии в том числе и межгодовых различий (если рассуждать еще более формально, то условия каждого эксперимента можно рассматривать, как уникальные). Если мы учли в модели влияние фактора «Эксперимент», то статистически значимое влияние предиктора «Обилие мидий» означает влияние обилия как такового. Однако в регрессионной Модели 1, которую мы построили, фактор «Эксперимент» был включен, но в качестве случайного фактора.

The random part of this mixed model described a variation of the model intercept. Two random factors were included in the model: The factor "Experimental unit" was hierarchically nested within the "Experiment" factor.

Обилие мидий на пластине было членом фиксированной части модели. Таким образом, оба предиктора были включены в модель одновременно. Следовательно, если мы обнаружили статистически значимую отрицательную связь вероятности быть съеденной с обилием мидий, то это можно трактовать, как убывание вероятности при увеличении значений этого предиктора (при учете влияния фактора «Эксперимент», включенного в эту модель).

Для того, чтобы подчеркнуть, что факторы, вошедшие в случайную часть модели, не оказывали сильного влияния на ее качество мы добавили еще один элемент статистического анализа - вычисление так называемых marginal R2 и conditional R2 (Nakagawa & Schielzeth, 2013), что позволило оценить роль случайных факторов (в том числе и фактора «Эксперимент»). Мы добавили следующие фразы.

В раздел M&M

To assess a goodness of fit for the Model 1 we calculated marginal and conditional (Nakagawa and Schielzeth, 2013). The marginal represents the variance explained by the fixed effects and the conditional is interpreted as a variance explained by the entire model, including both fixed and random effects. Function r.squaredGLMM() from the package “MuMIn” (Barton, 2020) was used for calculations.

В раздел Results

The marginal and the conditional were rather close each to other (0.2 and 0.24 respectively). It could be interpreted as a weak role of random effects included in the Model 1.

В раздел Discussion

The second advantage of our approach was that we’ve repeated our experiments several times. These replications were implemented into regression model as random effect. The role of random factors was rather low, indicating that conditions of different experiments were rather standard.

Замечание

Рис 2D: Ничего не было указано про размерные классы мидий в М и М; читатель узнает об этом из подписи к рисунку. Как мидии объединялись в размерные классы? Какая дисперсия и сколько мидий в каждом? На рис 2D не видно различий в размере точек - везде одинаково? Весь размерный диапазон мидий был 17-48 мм (МиМ). На графике мы видим 7 размерных классов, при этом, мидии в узком диапазоне 25-30 мм составляют 3 разных размерных класса (3 точки на графике), а 17-25 мм - 1 размерный класс (как и 38-48 мм). Почему?

Ответ

Спасибо за важное замечание, действительно мы плохо объяснили суть этого рисунка. Для пояснения мы внесли специальный абзац в M&M, где поясняем как строилась визуализация, приведенная на рисунке (Fig. 4 в новой редакции). Отметим, что для простоты восприятия мы в новой редакции этого рисунка в части Fig 4 D разделили наш ряд не на 7, а на 10 классов, в каждый из которых попадало приблизительно равное количество мидий (то есть в качестве границ использовались перцентили с шагом 10%). *Приблизительно* равное количество получалось в результате нечетного суммарного количества (в последнюю группу попало на одну мидию меньше).

Вот упомянутый абзац с пояснениями

Since the Model 1 included numerous predictors, its visualization was problematic. The association of the dependent variable with a particular predictor in such model could be presented as a chart only by means of averaging other predictors included, which is uninformative in case of some variables (e.g. *PMt*). To visualize the revealed dependencies, we’ve used the proportion of eaten mussels in some mussels’ groups as a proxy for the probability to be eaten (dependent variable in the Model 1). These groups were constructed in several ways. Firstly, for such predictors as *Ntot*, *PropT* and *Baster* the proportion of eaten mussels was calculated for each experimental unit and plotted as dot chart against the corresponding predictor’s value. Secondly, for *Nconsp* the proportion of eaten was calculated among mussels of T- and E-morphotype separately for each experimental unit and charted against the corresponding number of alive mussels in these two groups within each experimental plate. Thirdly, for *PMt* we’ve calculated the proportion of eaten mussels among four groups of mollusks according to their *PMt* values (see the description of this predictor above). And finally, for *L* we’ve divided the predictor’s range into ten intervals which included approximately equal number of mussels and calculated the proportion of eaten among all mussels in each group.

Замечание

Рис 2Е: на рисунке всего 82 точки, из которых 45 Е-морфотипа, 37 Е-морфотипа. Не очень понятно, как они получились. Всего в трех экспериментах использовано 11+26+30=67 пластин. Предположительно, на всех есть мидии и Т-, и Е- морфотипов, так как даже на "моно" пластине из 100 предположительно одноморфотипных особей должны быть единичные особи другого морфотипа. Таким образом, ожидается 134 точки или около того.

Ответ

Спасибо за справедливое замечание! Здесь нами допущена ошибка в алгоритме генерации этого рисунка. Это получилось из-за того, что часть пластин, на которых было одинаковое количество, например, мидий T-морфотипа, объединились в один класс. Более корректным будет изображать каждую пластину в отдельности. Мы это сделали. На рисунке (Fig 4 E новой редакции) теперь приведено 134 точки, соответствующих каждой пластине.

Замечание

Требуется небольшая корректировка английского языка. Статья написана хорошо и понятно, но есть стилистические огрехи, а также просто грамматические ошибки и опечатки (напр. "Кроме того, мы сборы проб в естественных биотопах", "are morphologically differ", "The last predictor describing abundance of mussels of the same morphotype for a given mussel (Nconsp) was negatively The last predictor which describes the abundance of mussels of the same morphotype for a given mussel (Nconsp) was negatively", “Dead shel patches”, и другие).

Ответ

Спасибо за внимательное прочтение. Мы еще раз прошлись по тексту, в котором после «отлеживания» огрехи стали видны лучше.

Замечание

Нужна проверка курсива - все названия видов и родов, особые символы, принятые в статье, типа Me и Mt.

Ответ

Исправлено.