Моллюски рода Mytilus, будучи мощными экосистемными инженерами (Günther, 1996; Commito & Rusignuolo, 2000; Arribas et al., 2014; Khalaman et al 2021) играют важную роль в формировании облика прибрежных сообществ морей Северного полушария (Buschbaum et al. 2009). Плотные скопления этих моллюсков создают среду обитания для большого количества животных, растений и микроорганизмов, поселяющихся в биогеной среде, создаваемой мидиями (Tsuchia & Nishihira, 1985, 1986; Dittman 1990; Khaitov 2013; Khalaman et al 2021 +++). С другой стороны сами мидии выступают в качестве важнейшего пищевого компонента для потребителей высоких порядков таких как dog-whelks (Hunt, Sheibling 1998), крабы (Chakravarti, Cotton, 2013; Lowen et al., 2013; Wójcik et al. 2015 ), морские звезды (Nauen, 1978; Dare 1982; Kautsky et al., 1990; Seed, Suchanek, 1992; Gaymer et al., 2001; Saier 2001 ), рыбы (Lappalainen et al., 2005), птицы ( Norton-Griffiths, 1967; Beukema et al., 2010; Ens, Goss-Custardt, 1984) и люди как древние (Colonese et al., 2011) так и современные (Dias et al., 2011).

Одной из существенных проблем в изучении экологической роли мидий, которая начала осознаваться в последние десятилетия, является таксономическая неоднородность самого экосистемного инженера. Так, в морях Северной Атлантики представлены три близких, криптических, вида *M. edulis* (МЕ), *M. trossulus* (MT) и *M. galloprovincialis* (MG) (Varvio et al., 1988; Hilbish et al., 2000; Mathiesen et al. ++++; Brooks, Farmen, 2013; Riginos, Cunningham, 2005; Katolikova et al. 2016; Vainola, Strelkov 2011; Wenne et al. 2020), которые в зонах контакта могут формировать смешанные поселения. Генетические эффекты, возникающие в гибридных зонах хорошо описаны (Bierne et al., 2002; Bierne et al., 2003; Simon et al., 2019). Они сводятся к тому, что такие криптические виды вступают в ограниченную интрогрессивную гибридизацию (Michalek et al 2016; Simon et al., 2019 and references therein). Гибридизацаия может приводит не только к срытому перераспределению аллелей между генофорндами (+++), но и к некоторым смещениям морфологических признаков, существенных с экологической точки зрения (Michalek et al., 2021).

В то же время, вопрос о том, различается ли экологическая роль криптических видов мидий, формирующих симпатрические поселения, остается открытым. В ряде случаев авторы закрывают глаза на присутствие нескольких видов мидий, по прежнему считая, что в их регионе представлен один единственный вид (Khalaman et al. 2021). Другой подход заключается в обозначении комплекса криптических видов, как “Mytilus spp.” (Leopold et al 2019). Оба подхода могут потенциально приводить к огрублению результатов и потери из внимания некоторых экологических закономерностей, важных с экологической точки зрения (Beyer et al., 2017). Разные виды мидий по-разному взаимодействуют как с естественными абиотическими факторами (см. Ниже), так и с поллютантами (Lobel et al., 1990; Beyer et al., 2017). Существует разница и во взаимодействиях разных видов мидий, поселяющихся совместно, с биотическими компонентами экосистем. Так, например, показано, что хищники различают криптические виды мидий, представленные в смешанных поселениях, отдавая предпочтение одному из них (Khaitov et al. 2018). Разные виды мидий, в свою очередь, демонстрируют различный арсенал защитных средств против хищников (Lowen et al., 2013). Несомненно самым ярким различием экологической связи криптических видов с потребителями высокого уровня является их разная коммерческой ценность как объекта аквакультуры (Mallet et al., 1995; Penney et al. 2002; Beaumont et al., 2008; Dias et al., 2011).

В свете сказанного видится важным развитие подходов к анализу экологической роли криптических видов мидий с учетом их таксономической неоднородности. Если исследователь осознал, что в регионе, в котором он проводит свои экологические исследования представлено несколько криптических видов мидий, то первостепенной задачей становится понять какие факторы регулируют распределение видов, где следует ожидать скопление одного вида, а где другого. В данной работе мы рассмотрим только случай, когда в контакт вступают два вида (ME и MT). В настоящее время в Северной Атлантике известно как минимум семь таких зон контакта: Западная Гренландия, Побережье Северной Америки от the Gulf of Maine to Hudson Bay, northeastern Scotland, western Baltic Sea, western Norway (Vainola, Strolkov, 2011; Wenne et al al. 2016; Wenne et al 2020), the coasts of the Kola Peninsula in the Barents Sea (Vainola, Strolkov, 2011; Khaitov et al. 2021) и побережье Кандалакшского залива Белого моря (Katolikova et al. 2016; Khaitov et al., 2021).

Общей чертой всех указанных зон контакта является пространственная сегрегация МЕ и МТ. Частоты МЕ и МТ в зонах контакта могут изменяться клинально вдоль некоторых ключевых градиентов параметров среды (Väinölä,Hvilsom 1991; Riginos, Cunningham, 2005; Väinölä and Strelkov 2011). При этом пространственная струкутра клина может меняться во времени (Strelkov et al., 2017). Однако описаны и случаи мозаичного распространения ME и MT, когда в пределах одного региона присутствуют отдельные пятна с более высокой концентрацией одного или другого вида (Moreau et al., 2006; Katolikova et al., 2016; Wenne et al. 2020). Пространственный масштаб этой пятнистости может варьировать от километров (Moreau et al., 2005; Moreau et al., 2006 report) до единиц метров (Katolikova et al., 2016).

Считается, что в биогеографическом масштабе распределение видов рода Mytilus регулируется региональной температурой и коррелирующими с ней параметрами (Popovic & Riginos, 2019; Wenne et al., 2020). Полагают, что MT более северный вид, более толерантный к холодным водам, он заселяет территории, некогда существовавшие в зонах оледенения. ME может обитать в холодных водах, но тяготеет к более умеренным широтам (Wenne et al., 2020). Однако явно выраженного широтного градиента в распределении этих двух видов не просматривается: в более южных регионах, Балтика, наблюдаются поселения с доминированием MT (Vainoal, Strelkov, 2011; Kiewsky et al. 2019), a в высокой Арктике, Свалбард, наблюдаются поселения ME (Wenne et al., 2020).

. ~~На побережье Северной Америки MT более толерантны к низкой температуре (Hayhurst, Rawson, 2009), что позволяет им заселять более северные регионы, оставляя за ME боле прогреваемые южные области (Wenne et al., 2020). Хотя в идиллическую картину широтного градиента соотношения MT:ME, регулируемого климатическими факторами явно не укладывается присутствие огромных территорий занятых преимущественно MT, как, например, Балтика (+++).~~

Earlier literature suggests that salinity and temperature drive the patterns of hard bottom intertidal

species including Mytilus spp. [50]. Although the Mytilus species-complex possesses a high degree of

phenotypic plasticity, dierent species show dierences in physiological responses to environmental

conditions. In general, M. trossulus is the northernmost species, tolerant to cold waters, but also

brackish waters, and is often found in areas which have been ice-covered in previous ice ages. M. edulis inhabits the cold, but temperate waters, but can also occur in brackish waters. The European southern range of M. edulis on the Atlantic coast overlaps with M. galloprovincialis, which is a temperate marine warm water species inhabiting more exposed locations in the south European/Mediterranean Seas, e.g., [47,98].

В локальных зонах контакта МЕ и МТ в качестве ключевого фактора, определяющего пространственную сегрегацию видов, часто рассматривают соленость. Считается что MT тяготеет к местам с пониженной соленостью, а ME к неопресненным участкам (Riginos, Cunningham, 2005; Ridgway, Naewdal, 2004; Kijewski et al., 2019; Ridgway & Naevdal, 2004). Так, например, MT формируют практически одновидовые поселения в сильно оперсненном Балтийском море (Gosling, 1992; Vainola Strelkov, 2011) , хотя MT в этом регионе сильно интрогрессированы генами ME (Vainola Strelkov, 2011), при переходе через Датские проливы происходит смена доминирующего вида (Kijewski et al., 2019). В других зонах контакта (залив Сятого Лаврентия, Mareau et al. 2005, районе Бергена, Ridgway & Naevdal, 2004) отмечается сходный паттерн: поселения MT представлены в наиболее опресненных участках .

Иногда, в качестве ведущего фактора, разделяющего виды в пространстве, рассматривается волновое воздействие. Было показано, что МТ тяготеет к более прибойным местообитаниям, а ME к более затишным участками (Tam, Scrosati, 2014; Comesaña et al., 1999; Bates, Innes, 1995;Innes and Bates, 1999 Проверить Иннеса, в какой статье про это говорится ). С воздействием прибоя пытались связать и паттерн расхождения видов по субстратам (Katolikova et al, 2016): MT тяготеют к зарослям фукоидов, а ME к поверхности каменистых субстратов. Авторы (Katolikova et al, 2016) предположили, что фукоиды выполняют роль амортизаторов, смягчая воздействие прибоя губительное для MT, обладающих более тонкостенными раковинами (Beaumont et al., 2008; Michalek et al, 2021). То есть в этом случае предполагается обратная зависимость: MT избегают подверженных прибою участков. В некоторых исследованиях, когда дизайн сбора материала был специально адаптирован для изучение воздействия прибойности, роль этого фактора в регуляции соотношения MT:ME доказана не была (Moreau et al., 2005).

Еще одно объяснение пространственной сегрегации MT и ME может быть связано с историей формирования контактной зоны. Так например, считается, что в Баренцевом и Белом морях, где изначально были представлены только ME, поселения MT возникли в результате заноса этого вида c побережья Северной Америки за счет судов, осуществлявших трансатлантические рейсы во время второй мировой войны (Vainola, Strlkov, 2011). Соответственно, по мнению авторов, повышенная концентрация MT наблюдается в районах портов (Vainola, Strlkov, 2011; Katolikova et al. 2016), куда этот вид был изначально интродуцирован.

Таким образом, довольно большой спектр факторов (соленость, уровень волнового воздействия, близость к портам и характер субстрата) рассматривался в качестве возможных агентов, регулирующих пространственную сегрегацию ME и MT в зонах контакта. Однако единой концепции, объясняющей причины формирования пространственных паттернов в распределении ME и MT в зонах их симпатрии нет. Более того некоторые корреляции, которые кажутся явными, могут иметь и другую трактовку. Например, связь высокого обилия MT с пониженной соленостью может трактоваться и иначе: наиболее опресненные участки (устья рек) часто являются и наиболее затишными участками. Портовые структуры, аналогично, нередко представлены в наиболее затишных и опресненных участках. Таким образом, строгих доказательств роли того или иного фактора в регуляции распределения видов нет.

Единственный путь для решения поставленной задачи - это включение в единую регрессионную модель всех предикторов, потенциально влияющих на состав смешанных поселений. Такие исследования уже предпринимались ранее (Kijewski et al., 2019; Wenne et al., 2020) и позволили показать явную связь соотношения MT:ME в первую очередь с соленостью и температурой. Однако в упомянутых работах поселения, вовлеченные в анализ, были разбросаны в очень широких географических пределах, расстояния между ними достигали сотен и тысяч километров. Градиенты же ключевых факторов могут сильно варьировать в значительно меньших пространственных масштабах. Например соленость, как главный кандидат на роль ведущего фактора, определяющего соотношение MT:ME, может существенно изменяться в масштабах сотен метров или единиц километров в эстуариях небольших рек (+++). Означает ли это, что соотношение MT:ME будет демонстрировать связь с соленстью и в таких масштабах? Важно, что другие факторы-кандидаты (связь с портами, уровень прибоя, характер субстрата) могут варьировать в еще более малых пространственных масштабах.

Зона контакта ME и MT, обнаруженная в Кандалакшском заливе Белого моря (Katolikova et al., 2016), исключительно удобна для выяснения роли тех или иных факторов в регуляции соотношения MT:ME.

Во-первых, здесь представлены хорошо выраженные градиенты солености, определяющиеся впадением в море нескольких крупных рек (+++++ Katolikova et al., 2016). Во-вторых, на побережье залива чередуются затишные участки (многочисленные заливы и шхеры), и участки открытые для воздействия прибоя. В-третьих, на побережье залива представлено несколько активных и несколько заброшенных портов (Fig. +). В-четвертых, на литорали залива, практически повсеместно, выражен пояс фукоидов и мидии на всей акватории залива поселяются как на водорослях, так и на поверхности грунта (Katolikova et al., 2016), что позволяет оценить роль субстрата в регуляции микромасштабной сегрегации видов. При этом, пояс фукоидов в разных местах представлен в одинаковых условиях осушки (++++), что позволяет формировать выборки из стандартных условий, избегая дополнительных ковариат (например уровень литорали), которые были включены в модели распределения видов, построенные в предыдущих исследованиях (Moreau et al., 2005).

В-пятых, небольшие размеры Кандалакшского залива (Fig. 1) обеспечивают отсутствие явных градиентов температуры как в теплые, так и холодные сезоны, ++++. Поэтому из обсуждения можно исключить влияние температуры, которая, вероятно, регулирует распространение видов рода Mytilus в более широких географических масштабах (Wenne et al. 2020) или в тех областях где присутствуют явные градиенты температуры воды (Hayhurst & Rawson, 2009).

И, наконец, было показано, что в Кандалакшском заливе Белого моря сложные гентические манипуляции, напрвленные на идентификацию видов, могут быть заменены простым “morphtype test”, основанном на изучении легкого для наблюдения конхологического признака (Khaitov et al. 2021). Результаты этого теста позволяют с высокой точностью идентифицировать виды мидий (Katolikova et al., 2016; Khaitov et al. 2021). Это позволяет обработать большой материал (сотни проб и тысячи мидий ), необходимый для решения поставленной задачи и который невозможно было бы обработать с использованием генетических технологий идентификации видов, сборы для которых ограничены единицами сайтов, на каждом из которых собирается лишь несколько десятков особей (Moreau et al., 2005).

В данной работе мы, основываясь на большом материале, собранном в Кандалакшском заливе Белого моря, проведем регрессионый анализ, включающий в одну модель все указанные выше факторы-кандидаты и оценим силу их влияния на соотношение численностей двух видов мидий.

Отдельной задачей мы поставили сопоставление у MT и МЕ двух ключевых признаков, имеющих, вероятно, наиболее сильное влияние на проявление различий экологической роли MT и МЕ. Мы сравним силу прикрепления биссуса, которая определяет то, насколько моллюск способен образовывать агрегации и выдерживать отрывающую силу прибоя. Второй признак, толщина створок, определяет то, насколько будут хрупкими раковины моллюсков. Это может быть важным аспектом при взаимодействии с хищниками и определяет резистентность к разрушительному воздействию прибоя.

Материал и методы

Полевые сборы

Материал был собран на побережье материка и островов Кандалакшского залива Белого моря (Fig. ++). Сборы были проведены в июле-августе в 2011-2018 гг на +++ точках.

В каждой точке (Site) было случайным образом отобрано по три пучка фукоидов и взято по три пробы с поверхности грунта.

Для взятия проб с поверхности грунта выбирались участки илисто-песчаного дна или поверхность камней в пределах пояса фукоидов, где были представлены хорошо выраженные пятна поселений мидий. На этих пятнах располагалась квадратная рамка площадью 1/40 кв. м из которой были выбраны все моллюски. Расстояние между точками взятия проб в пределах одного сайта не превышало 20 м. Географические координаты были засечены для каждого сайта (то есть каждой отдельной пробе в пределах одного сайта были приписаны одинаковые координаты). Каждая проба была помещена в пластиковый пакет и транспортирована в лабораторию.

Мидии были отделены от фукоидов или отмыты от илисто-песчаного грунта (сито с диаметром ячеи 1 мм). В дальнейшей обработке были использованы только мидии с длиной раковины более 10 мм. Эти мидии были сварены, мягкие ткани удалены, а створки высушены.

Дать характеристику по сколько штук было собрано в каждой пробе

Анализ внутренней поверхности раковины позволил отнести каждую мидию к одному из двух морфотипов (see Khaitov et al., 2018; Khaitov et al., 2021 for images). Мидии, у которых под нимфой лигамента просматривалась полоска призматического слоя (Zolotarev&Shurova, 1997; Kepel & Ozolinsh, 1992; Katolikova et al., 2016; Khaitov et al., 2018; Khaitov et al., 2021) были отнесены к T-морфотипу. Если перламутровый слой вплотную прилегал к нимфе лигамента, то такие мидии относились к E-морфотипу. При определении морфотипа анализировали правую створку (в случае сомнения рассматривали обе створки). Для каждой пробы (три пробы на фукоидах и три пробы на грунте) было подсчитано количество мидий T- и E-морфотипа. Согласно ранее опубликованным данным в изучаемом регионе 74% of mussels with multilocus genotypes dominated by M. trossulus genes possess T-morphotype , while 96% of mussels dominated by M. edulis genes display E-morphotype (Katolikova et al., 2016; Khaitov et al., 2018).

Для каждой пробы (или в некоторых случаях для каждого сайта) была вычислена величина PT, равная доле численности мидий T-morphotype в общем количестве мидий в данной пробе.

The proportion of MT (Ptros) in mixed populations is highly correlated with proportion of T-morphotype (PT). The value of Ptros can be recalculated from PT by the formula as follow (Khaitov et al., 2021)

+++++ [Eq1]

Оценка параметров среды

В фокусе данной работы было изучение влияния субстрата, солености, уровня прибойности и близости к порту. Характер субстрата (Algae vs Bottom) характеризовался тем, откуда была взята соответствующая проба. Степень близости к порту была оценена как расстояние по прямой (без учета изгибов береговой линии) от точки взятия проб до ближайшего из 5 ныне действующих или заброшенных портов (Fig++). Каждый из портов был отнесен к одной из двух категорий: «Active», если на момент сбора материала порт обслуживал крупнотоннажные суда, выходящие за пределы Белого моря, или «Abandoned», если во время взятия проб порт обслуживал только маломерные суда, курсирующие в пределах Белого моря, или был полностью заброшен. Все заброшенные порты, хотя бы в период второй мировой войны, до нее или сразу после нее, принимали крупнотоннажные суда курсировавшие между Белым и Баренцевым морем.

Два других предиктора напрямую измерить было трудно, что заставило использовать некоторые proxy.

*Wind fetch as a proxy for wave impact.* При выборе сайтов взятия проб мы исходили из того, что сборы должны характеризовать как прибойные, так и затишные местообитания. Каждый сайт был визуально отнесен к одной из двух категорий: Exposed (участки, расположенные на открытых побережьях, подверженных воздействию волн, приходящих из открытой части залива) или Sheltered (участки расположенные в заливах или в шхерных районах).

Для более формальной оценки для каждого сайта была вычислена величина Wind fetch (Seers, 2018). It is calculated as the unobstructed length of water (in km) over which wind from a certain direction can blow over. Для вычисления величины Wind fetch был использован пакет “fetchR” (Seers, 2018). The higher the fetch from a certain direction, the more impact could potentially be brought by waves. Wind fetch was measured for each site from all directions (North, East, South and West, Fig. ++) but as a value for the further analysis we used an averaged fetch value (Fig. ++). In average sites visually assessed as “sheltered” possess lower wind fatch values in comparison with “exposed” sites (Fig. ++).

*Соленость.* При взятии проб, то есть во время малой воды, на каждом участке были отобраны пробы воды. Определение солености в проводилось с помощью ручного рефрактометра (++++, точность 1 PSU). Однако, соленость, измеренная непосредственно в точке взятия проб, подвержена заметным колебаниям в течение приливно-отливного цикла и зависит от погодных условий (волнение, осадки и т.п.). В связи этим в качестве дополнительной оценки уровня опреснения в данном сайте мы использовали характеристики ближайших к точке взятия проб мощных источников опреснения (реки, охладительные каналы ГЭС).

Всего в регионе присутствует 24 реки (Табл. +), информация о которых присутствует в открытых источниках, кроме того в анализ были включены еще 2 мощных пресноводных водотока (каналы ГЭС). Для каждого водотока из открытых интернет-источников были получены координаты устья и площадь бассейна водосбора. Для каналов ГЭС и одной реки указанная информация была получена при визуальном анализе географических карт. Каждая из рек была отнесена к одной из двух категорий: «Large» (реки с площадью водосборного бассейна не менее 240 квадратных километров) и «Small» (площадь водосборного бассейна менее 240 кв.км). В качестве границы между категориями использована медиана площади водосбора всех рек изученного региона (Таблица ++).

Для каждого сайта было вычислено расстояние (по прямой, без учета изгибов береговой линии) до устья ближайшей реки. В дальнейшем анализе эта величина использовалась как непрерывный предиктор. В качестве еще одного предиктора, характеризующего уровень опреснения в точке взятия проб, мы рассматривали категориальную величину, соответствующую размеру ближайшей реки.

Оценка силы прикрепления мидий

Оценка толщины створок

*Statistical analysis*

Весь анализ был проведен с помощью языка статистического программирования R 4.05 (R core Team, 2021).

*Воздействие факторов на соотношение MT и ME*

Главной задачей анализа было установить какие из предикторов кандидатов оказывают значимое влияние на пропорцию MT. Однако пропорция MT (Ptros) в смешанных поселениях высоко коррелирует с долей мидий T-морфотипа, Prop\_T (см. выше), поэтому последняя величина была использована в качестве зависимой переменной в регрессионном анализе. Для решения поставленной задачи необходимо ответить на два вопроса. Во-первых, какие из предикторов статистически значимо связаны с переменной отклика (the answer for this question was considered as a Step 1 of our analysis). Во-вторых, в каком соотношении находятся силы влияния каждого из факторов (Step 2).

Решение заданного на Шаге 1 достигается построением generalized linear mixed model (GLMM, Bolker et al., 2009). Нами была построена random intercept logistic GLMM with binomial residuals distribution (Zuur et al., 2009) where “Site” was cosidered as random factor (Model 1). Для построения модели была использована функция glmer() из пакета lme4 (Bates et al., 2015). Однако проверка валидности результатов выявила значимое присутствие overdispersion. Это потребовало введения в модель Observation level random effect (ORLE): случайный фактор, кодируемый уникальным номером каждого наблюдения. ORLE будучи введенным в GLMM поглощает избыточную дисперсию (Harrison, 2015; Harrison, 2014).

Шаг 2 анализа связан связано с оценкой вклада каждого предиктора в общее варьирование. Общее варьирование, объясненное данной моделью, обычно оценивается с помощью коэффициента детерминации R2 (Quinn @ Keugh, 2002; Nakagawa & Schielzeth, 2013). В случае GLMM доля общей изменчивости, объясненная фиксированной частью модели, оценивается с помощью marginal R2 ( see Jagger et al., 2017; 2019 (читать!!!!) Nakagawa & Schielzeth, 2013).The latter can be decomposed into semi-partial coefficients of determination, also known as part R2, that describe the contribution of each individual predictor to the overall coefficient of determination (Stoffel et al., 2021). Созданный для такого анализа пакет partR2 (Stoffel et al., 2021) позволяет на основе GLMM, построенной на Шаге 1, произвести оценку силы влияния каждого из предикторов. Близкую по смыслу информацию дают оценки стандартизированных угловых коэффициентов (beta weights), которые также могут быть вычислены с помощью функций из пакета “partR2”. Границы доверительных интервалов (CI) в анализе, реализованном в пакте “partR2”, вычисляются с помощью parametric bootstrapping (Faraway, 2015), we used 500 bootstrap iterations to assess CIs for semi-partial R2 and beta weights.

Вместе с тем, как было показано Harrison (2015), GLMM, включающие OLRE, могут давать смещенные оценки параметров модели и такие модели должны быть сопоставлены с моделями, основанными на Beta-distribution. Последние, в свою очередь, тоже могут давать сещенные оценки (Harrison, 2015). В связи с этим мы мы включили в анализ Шаг 3: дополнительно построили Beta-binomial GLMM (Model 2), фиксированная часть которой была аналогична Model 1, случайным фактором в модели выступал только “Site”. Для построения этой модели была использована функция glmmadmb() из пакета “glmmADMB” (Fournier et al., 2012; Skaug et al., 2016 ). Результаты, полученные на Шаге 2 рассматривались, как приемлемые, если модели, построенные на Шаге 1 и Шаге 3, были сопоставимы.

Анализ признаков MT и ME, важных для объяснения результатов модели

Результаты

Распределение параметров среды

В Канадалкшском заливе присутстствует 5 портов (Таблица +++, Fig ++1). Больше всего сайтов (34 сайта) в качестве ближайшего порта имели порт “Vitino”, введенный в эксплуатацию лишь в 1990-х. Остальные порты, функционировавшие с начала 20 века, были атрибутированы, как ближайшие, для 14-17 сайтов. Среднее расстояние от точек взятия проб до ближайших к ним портов варьировало незначительно, в пределах от 17 до 26 км (Fig ++, A).

Большинство сайтов, визуально оцененных при взятии проб, как “Sheltered”, имеют значения Wind fetch низкие, чем сайты, отнесенные к группе «Exposed». При этом для сайтов из последней группы наиболее открытым является Юго-Восточное направление (Fig ++, B), совпадающее с направлением ветра доминирующего в регионе в теплое время года (Lebedev, 2016). Наиболее открытые участки (максимальное значение wind fetch) были расположены на Северо-Западном побережье и на открытых участках островов, расположенных ближе к вершине залива (Fig. ++1).

Соленость, измеренная в момент взятия проб, варьировала от 2 до 30 промилле (Median = 19). Наиболее опресненные участки приходятся на вершину как самого Кандалакшского залива, так и на вершины более мелких бухт, глубоко вдающихся в берег, куда часто впадают реки в том числе и крупные (Fig. ++1). Наиболее близкими к сайтам взятия проб оказались устья 18 рек, из которых 11 были отнесены к разряду “Large” (Таблица ++, Fig. ++). Соленость на сайтах, для которых ближайшая река относилась к группе ”Large”, была заметно ниже ниже, чем на участках, расположенных ближе к малым рекам (Fig ++, C). Соленость имеет тенденцию повышаться по мере увеличения расстояния до ближайшей реки (Fig. ++ D).

Распределение PT

Частота мидий T-морфотипа на разных сайтах варьировала 0 дo 0.85. Частотное распределение значений PT (для отдельных проб) имеет бимодальную структуру (Fig. ++). В изученных выборках, собранных как на фукоидах, так и на грунте, присутствовали две совокупности: выборки с доминированием E-morphotype (условная граница PT < 0.5) и выборки, где преобладали мидии T-morphotype (PT > 0.5). В сборах с поверхности грунта, более частыми были пробы, относящиеся к первой группе (левый пик в распределении преобладает). В сборах с фукоидов обе группы проб представлены в более или менее равном соотношении.

Максимальная доля T-морфотипа наблюдалась в вершине самого Канадалкшского залива и в более мелких заливах, глубоко вдающихся в материк (Fig. ++). Вместе с тем, в непосредственной близости от сайтов, где были представлены поселения с высоким значением PT, находились участки с более низкой долей T-морфотипа. Поселения с минимальной частотой T-морфотипа были представлены на открытых участках Северо-западного побережья.

Связь PT с предикторами

Доля мидий T-morphotype в среднем была выше на фукоидах, чем на донных субстратах (Fig. ++ A). Эта величина была немного выше на сайтах, для которых ближайшей рекой была река из группы “Large”, чем на сайтах в окрестностях малых рек (Fig. ++ B). PT на сайтах, для которых ближайший порт был активным, была в среднем выше, чем на сайтах расположенных ближе к заброшенным портам (Fig. ++ C). Изучаемая величина имела тенденцию к понижению по мере увеличения Salinity, Average wind fetch and Distance to the nearest port (Fig. ++ D, F, G, respectively). No clear association of PT with distance to the nearest river mouth was revealed (Fig. ++, E).

Логистическая смешанная регрессионная модель, основанная на биномиальном распределении (Model 1, Table ++), не позволила выявить значимых связей ни с одним из предикторов прямо (собственно соленость) или косвенно (расстояние до ближайшей реки и размер ближайшей реки) характеризующих степень опреснения. Вместе с тем, была выявлена значимая взаимосвязь PT с характером субстрата, average wind fetch, расстоянием до ближайшего порта и статусом ближайшего порта. Partial R2 для модели 1 оказался достаточно низким (part R2 = 0.21, Табл. ++, Fig. ++) поскольку ни один из включенных в модель предикторов однозначно не объясняет большую часть варьирования. Вместе с тем, semi-partial R2 свидетельствуют о том, что наилучшим предиктором для PT является тип субстрата (semi-part R2 = 0.040), за которым следует статус ближайшего порта (0.034), Average wind fetch (0.023) и расстояние до ближайшего порта (0.013). Сила сигнала от всех предикторов, характеризующих соленость, была на порядок ниже.

Анализ стандартизованных угловых коэффициентов (Табл. ++, Fig. ++) выявляет сходные результаты. Самый высокий коэффициент отмечен для статуса порта. Поскольку базовым уровнем в Модели 1 был “Abandoned”, положительное значение углового коэффициента в модели (b\_++ Eq ++) говорит о том, что PT оказывается статистически значимо выше на тех сайтах, ближайшим портом к которым является активно действующий порт. Близкий по величине эффект связан с типом субстрата (базовый уровень “Bottom”). Положительный угловой коэффициент (b\_++ Eq ++) указывает на то, что на фукоидах PT оказывается значимо выше, чем на прочих донных субстратах. Меньшее (по модулю) значение стандартизованного углового коэффициента при “AverageFetch” (b\_++ = -0.483) говорит о меньшем эффекте данного предиктора, по сравнению с двумя предыдущими, и указывает на то, что по мере увеличения степени открытости берега (при большем значении wind fetch) PT уменьшается. Еще более низкое значение углового коэффициента при “MinDistPort” (b\_++ = -0.314), свидетельствует о еще меньшей значимости этого предиктора. Отрицательное значение последнего коэффициента указывает на то, что по мере удаления от ближайшего порта величина PT снижается. Ноль входит в пределы бутстрепированного доверительного интервала для всех угловых коэффициентов, характеризующих связь с соленостью (Table ++), что совпадает с результатами, основанными на Z-statistic (Model 1, Table ++).

В модели 2, основанной на Beta-binomial distribution (Table ++), значения оценок угловых коэффициентов оказались очень близки к таковым в Модели 1. Обе модели указывают на статистически значимое влияние характера субстрата, wind fetch, расстояния до ближайшего порта и статуса ближайшего порта.

Оценки угловых коэффициентов при Salinity и MinDistRiver, в Модели 2, как и в Модели 1, не отличались значимо от нуля. Вместе с тем Model 2 позволяет говорить о marginally significant effect of nearest river size. Согласно Модели 2, на сайтах, ближайшей рекой для которых является водоток из разряда “Large”, PT в среднем больше, чем на сайтах для которых ближайшей является малая река.

Обсуждение

Применение morphtype test (Khaitov et al., 2021), на котором основано данное исследование, позволило обработать очень большой материал, собранный на сети точек, густо покрывающей сравнительно небольшую территорию. Примененный нами подход, с одной стороны, оставляет место для сомнений в том, что наше отражает реальное соотношение MT:ME. Однако, с другой стороны, высокая корреляция между Ptros и PT, а также очень большой объем материала (многочисленные сайты и большое количество особей, собранных на них) позволяют надеяться, что полученная картина коррелирует с реальным паттерном распределения видов.

Наше исследование позволило оценить роль нескольких факторов, которые могут потенциально регулировать соотношение MT и ME в смешанных поселениях. Интригующим результатом нашего исследования является очень слабый сигнал о влиянии солености на пропорцию MT смешанных поселениях. Обе подобранные модели не выявляют статистически значимой связи PT с соленостью, как таковой, измеренной во время взятия проб. Мы попытались косвенно оценить степень опреснения, введя в модель величины, которые могут альтернативным способом охарактеризовать соленость в точке взятия проб: расстояние до ближайшей реки и мощность ближайшей реки. Обе эти величины, как и соленость, вносили ничтожный вклад в общую объясненную моделью дисперсию. Полученный результат входит в противоречие с тем, что во многих работах, посвященных анализу распределения MT в зонах контакта с ME, указывается, что первый тяготеет к более опресненным местообитаниям и частота генов MT снижается по мере увеличения солености (Riginos and Cunningham, 2005; Katolikova et al., 2016; Stuckas et al., 2017; Kijewski et al 2019).

Удивительно, но, несмотря на то, что соленость рассматривается как ведущий фактор, определяющий сегрегацию MT и ME (+++) все, исследования, где обсуждается эта связь являются коррелятивными. Only few works was dedicated to comarison of ecophysiological responses of these two species to salinity (Gardner&Thompson 2001; Qiu et al., 2002; Knobel et al. 2021), altough this is the kind of data should be considered as evidence of causal relations.

При этом однозначных доказательств того, что взрослые стадии MT лучше адаптированы к пониженной солености, чем ME не получено (Gardner&Thompson 2001; Qiu et al., 2002). Показано лишь, что личиночные стадии MT лучше выживают при пониженной солености, чем такие же стадии ME (Qiu et al., 2002). То есть личинки демонстрируют better perfomance в условиях солености соответствующих условиям, в которых существуют взрослые особи (Knobel et al. 2021)

Если рассматривать сырые данные, представленные в нашей работе, то, как и в предыдущих исследованиях, создается впечатление о значимости солености (на Fig. ++ видна явная отрицательная корреляция PT с соленостью). Более аккуратный анализ, когда влияние солености рассматривается на фоне влияния других предикторов, включенных в единую модель, скорее согласуется с теми экофизиологическими работами, в которых явной связи физиологических показателей MT и ME с соленстью выявлено не было. Таким образом, корреляция солености и соотношения MT:ME, отмеченная на сырых данных как минимум в нашей работе, заставляет рассматривать указанную связь, как spurious correlation. Вместе с тем, полностью отказаться от регулирующей роли солености, видимо, рано. Более адаптированная к характеру зависимой переменной модель, основанная на beta-binomial distribution (Model 2) позволила уловить marginally significant сигнал о роли солености, если выражать этот фактор в терминах размера ближайшей реки: PT в среднем оказывается выше, если ближайшая река крупная.

Мы допускаем, что наши методы определения солености, способ отбора проб, использование morphotype test вместо прямого генотипирования, все это не позволяет уловить тонкую связь соотношения MT:ME с соленостью. Однако если столь явные связи с соленостью, которые были выявленные в других регионах, существуют и в Канадалкшском заливе Белого моря, где градиенты солености выражены очень сильно, то эти закономерности должны были бы отразиться и на распределении морфотипов, которые очень плотно ассоциированы с видовым статусом мидий. Возможно, надо искать ответ в других влияниях, которые смещают наблюдаемую картину. Так, в настоящее время показано, что явную зависисмоть от солености демонстрируют только личинки (Qiu et al., 20++), которые лучше выживают в той солености, в которой представлены поселения соответствующих видов взрослых мидий (Knobel et et al., 2021). Если критической стадией для формирования связи соотношения MT:ME с соленостью являются личинки, то определяющую роль будет играть соотношение численностей личинок двух видов в планктоне. В настоящее время у нас нет данных об этом соотношении Белом море. Однако логично предположить, что численность личинок будет пропорциональна обилию взрослых особей, живущих на дне. Если рассматривать только донные субстраты, то относительная частота поселений, в которых доминируют ME (низкие значения PT, Fig. ++) сильно превосходит частоту поселений, в которых доминируют MT (высокие значения PT, Fig. ++). В случае поселений на фукоидах это соотношение близко к равному. В Белом море поселения мидий на грунте очень обширны и представлены многочисленными литоральными и сублиторальными мидиевыми банками, располагающимися на илисто-песчаном грунте (Lukanin +++; Khaitov, +++; Khaitov&Lentsman, 2013). Пояс фукоидов идет лишь узкой полосой вдоль нижней части литорали (+++). Эти две особенности позволяют ожидать, что в планктоне абсолютное преимущество должно быть у ME. Возможно что при таких соотношениях численностей видов в планктоне и при сравнительно малой площади Кандалакшского залива salinity driven selection, обсужавшаяся в предыдущих исследованиях (Knobel et al., 2021), не может проявиться.

На фоне неожиданного провала в выявлении связи соотношения MT:ME с оленостью, нами были найдены иные, ранее слабо изученные, корреляции. Мы выяснили, что доля MT, несомненно, регулируется тремя факторами: характером субстрата, близостью смешанного поселения к активно действующим портовым системам и степенью открытости побережья для волнового воздействия. Согласно полученным нами данным, наибольшую концентрацию MT следует ожидать в зарослях фукоидов, в затишных районах, расположенных поблизости от действующих портов.

Считается, что MT была интродуцирована в Баренцево и Белое моря за счет корабельного трафика во время второй мировой войны (Vainola & Strelkov, 2011). Эта гипотеза основывалась прежде всего на том, что высокая концентрация MT была найдена в окрестностях ныне действующих или заброшенных портов в Баренцевом и Белом морях (Vainola & Strelkov, 2011; Katolikova et al. 2016). Наше исследование подтвердило эту гипотезу. Пропорция T-morphotype (а стало быть и MT) в исследованной акватории снижается по мере удаления от порта (отрицательные коэффициенты при предикторе MinDistPort в Модели 1 и 2, Таблица ++).

Важную роль, видимо, играет и степень активности порта (предиктор PortStatus входит в число лидеров по силе влияния на объясенную дисперсию, Таблица ++, Fig. ++) . Согласно нашим данным, если ближайший к смешанному поселению порт активный, то есть обслуживает суда, приходящие из-за пределов Белого моря (в нашем случае это порт Kandlaksha и Vitino), то величина PT в таких поселениях выше по сравнению с поселениями, соседствующими с заброшенными портами. Впрочем, в некоторых районах, близких к заброшенным портам, величина PT может быть тоже достаточно высокой (Fig. ++). Это можно объяснить несколькими способами. Возможно, что в активные порты Кандалакшского залива из акватории Баренцева моря (в первую очередь из портов Мурманска в Кольском заливе, где обилие MT очень велико, Vainola&Strelrov, 2013) постоянно приносятся новые MT. В заброшенных портах эта подпитка отсутствует и за время бездействия портов MT были вытеснены ME. С другой стороны, в активных портах, как правило, наблюдается более высокая степень антропогенного загрязнения, приводящая к меньшей устойчивости мидий к стрессовым воздействиям (Hellou & Law, 2003). Известно, что разные виды мидии по-разному взаимодействуют с поллютантами (Beyer et al., 2017). Однако, например, в районе Галифакса MT более обильны в наиболее загрязненных местообитаниях, чем ME , но показывают при этом меньшую устойчивость к стрессам, чем ME (Hellou & Law, 2003). Изучение иммунной системы MT и ME в зоне контакта в Канаде говорит о большей подавленности иммунной системы MT в районах, подверженных загрязнениям (Coray et al., 2006), что делает их more sensitive to stress, чем ME.

Возможно и третье объяснение. Известно, что в популяциях MT циркулирует transmissible cancer (Skazina et al., 2021). Это заболевание может преодолевать видовые барьеры (Metzger et al., 2016): MT могут заражать своими раковыми клетками другие виды мидий, вызывая у них dissiminated neoplasia. Хотя до сих пор не доказано, что заразный рак, пришедший от MT, может вызывать всплеск смертности моллюсков, можно предположить, что это весьма вероятно, так как cancer-like заболевания являются причиной массовой гибели мидий (Benabdelmouna &Ledu, 2016). В такой ситуации повышенная концентрация MT в районах портов может объясняться, в том числе, и повышенной смертностью ME, которые считаются менее адаптированными к transmissible cancer (Yonemitsu et al., 2019, проверить).

К сожалению, в случае популяций MT в Балтийском море, где наблюдается исключительно активный корабельный трафик, суда заходят практически во все части Балтики, выявить корреляцию распространения MT c присутствием портов не удается. Если, конечно, не рассматривать все Балтйское море, как огромный портовой район, куда некогда были завезены MT. Этому противоречит существенное генетическое отличие балтийских MT от конспецификов, представленных в других регионах Атлантики (Wenne et al., 2020). Вместе с тем, если посмотреть на карту распространения MT (Vainola & Strelkov, 2011) то приуроченность MT крупным европейским портам (Берген), скорее говорит в пользу гипотезы интродукции MT за счет судового трафика. С гипотезой инвазии, скорее, согласуется и неожиданный рост численности MT на плантациях аквальтуры в Шотландских фьордах (Beaumont 200+).

Мы показали, что чем выше значение wind fetch, тем ниже значение PT (Model 1and 2). То есть MT избегают открытых побережий, потенциально подверженных воздействию прибоя. Самая низкая величин PT (т.е. в поселениях доминируют мидии E-морфотипа) отмечается на открытых брегах северо-восточного побережья Канадалакшского залива (Fig. ++), подверженных волновому воздействию за счет юго-восточных и юго-западных ветров частых в Кандалакшском заливе (+++). Этот результат хорошо соотносится с данными о толщине свторок MT и ME. Известно, что MT имеют более тонкие, более ломкие створки (Beaumont et al., 2008; Michalek et al, 2021). Логично ожидать, что моллюски с такими характеристиками должны избегать мест с высокой волновой нагрузкой. В таких местообитаниях получают преимущества ME, обладающие более крепкими раковинами. Сходную картину можно увидеть и в других контактных зонах. Например в Гренландии повышенная частота MT была отмечена в вершине фьорда (сайты GLS and GLD, Fig. 1 in Wenne et al. 2016), а на более открытом сайте, расположенном на выходе из залива (сайт GLL) доминировали ME.

Близкая картина наблюдалась и в Бергене

Похожую картину можно увидеть и в распределении мидий в райне Бергена (

Характер субстрата - еще один предиктор, оказывающих сильное воздействие на варьирование PT (Таблица ++, Figure ++). Доля мидий T-morphotype оказывается существенно выше на фукоидах, чем на расположенных в непосредственной близости (не более 20 м, в пределах того же пояса фукоидов) донных субстратах (илисто-песчаный грунт, галька или поверхность камней). Эта закономерность впервые была обнаружена при анализе существенно меньшего объема материала (Katolikova et al., 2016). Привлечение новых данных, собранных в более широком спектре условий, подтвердило присутствие данного паттерна. Можно предположить, что воздействие типа субстрата на PT имеет тот же механизм, который лежит в основе отрицательной корреляции PT c wind fetch. Фукоиды могут работать как амортизаторы, смягчая, до определенной степени, воздействие прибоя.

Можно дать и другое объяснение. Возможно, MT способны прикрепляться к подводным субстратам сильнее, чем это делают ME. Это должно приводить к тому, что при постоянных колебаниях талломов фукоидов менее прочно закрепленные моллюски отрываются и остаются на дне. Этой гипотезе противоречит то, что сравнение силы прикрепления у MT и ME из контактной зоны в Канаде, не выявило значимых отличий между видами при их содержании в аквариальных условиях (Lowen et al., 200+).

Оба объяснения имеют общую черту MT получает конкурентное преимущество над ME в условиях менее благоприятных для ME.

The segregation of M. trossulus in

the brackish Baltic Sea and in lowered saline central Greenland fjords impacted by a freshwater input

from snow melt and glacial input (as, e.g., GLD) is in contrast to the western Atlantic clade (e.g., KKA,

PBAY) and the North Greenland (SAV) where M. trossulus is found at more open wave-exposed coasts.

Pure populations of M. trossulus were reported from Rivière-au-Renard (Thomas et al. 2000) and M. edulis from the Magdalen Islands (Tremblay et al. 1998).

Magdalen Islands Этот остров лежит в открытой части залива св. Лаврентия.

Важно!

Wenne et al 2016

В Гренландии

Более высокая частота генов Mt наблюдается на сайте, расположенном в куту фьорда (сайт GLS), а более высокая частота генов Me на более открытом сайте на выходе из фьорда (GLL).

Важно!

Wenne et al 2020

For the 30% of alleles, variability in their frequencies was only weakly coupled with local environmental conditions

Among the local environmental variables, salinity, water temperature, ice cover and chlorophyll a concentration were by far the greatest predictors, but their predictive performance varied among dierent allele models.

DISTRIBUTION OF MYTILUS EDULIS AND M. TROSSULUS ON THE GASPÉ COAST IN

RELATION TO SPATIAL SCALE

We hypothesize that the distribution of M. edulis and M. trossulus is influenced by temperature, salinity and wave action gradients observed at different spatial scales where higher frequencies of M. trossulus are expected in cold and low salinity waters. Relative frequencies of each species showed no clear patterns of distribution with wave exposure or tidal height. A pattern of distribution at the regional scale does occur, but this pattern could not be related to salinity or temperature gradients observed

Experiments followed a factorial design where mussel samples were collected at 2 tidal levels (lower and mid intertidal levels) of 3 levels of wave exposure (exposed, semi exposed and sheltered sites) at each station mentioned earlier.

В каждом месте по 30 штук.

Thus, no general pattern of distribution in relation with the tidal height can be drawn for the two species found in the Baie des Chaleurs and the Gaspé Peninsula.

M. Edulis distribution occurred higher on the shore than that of M. californianus (Suchanek 1978) but, no significant effects of shore level was observed for M. trossulus and M. galloprovincialis (Sarver &

Foltz 1993) even if Hofman and Somero (1995) suggested that M. trossulus were more thermosensitive than M. galloprovincialis (Hofmann & Somero 1995). Clearly more work is needed on this topic.

Environmental factors such as salinity and, to a lesser degree, temperature have been shown to

have a significant influence on the distribution of 2 species (M. trossulus and M. galloprovincialis) all along the coast of California (Sarver & Foltz 1993).

Про расхождение ниш

In northern Scotland,

M. trossulus invades en mass artificial structures such

as marina pontoons and, especially, ropes of suspended aquaculture,

but the species is rare in natural intertidal habitats

(Dias et al., 2009).