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 оздают среду обитания для огромного 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 мидии сами выступают в качестве важнейшего пищевого компонента для потребителей высоких порядков таких как 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 криптических видов, 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.” (Beyer et al., 2017; Leopold et al 2019). Оба подхода могут потенциально приводить к огрублению результатов и потери из внимания некоторых важных экологических закономерностей. Так, например, показано, что хищники различают криптические виды 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 роли криптических видов 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 от the Gulf of Maine to Hudson Bay, northeastern Scotland, western Baltic Sea, western Norway (Vainola, Strolkov, 2011; 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 (Strlkov 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 (Katolikova et al., 2016; Wenne et al. 2020). Пространственный масштаб этой пятнистости может варьировать от километров до единиц метров (Katolikova et al., 2016).

В качестве ключевого фактора, определяющего пространственную сегрегацию МЕ и МТ часто рассматривают соленость, считая что MT тяготеет к местам с пониженной соленостью, а ME к неопресненным участкам (Riginos, Cunningham, 2005; Ridgway, Naewdal, 2004).

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). С воздействием прибоя пытались связать и хорошо выраженный 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, 20021). То есть в этом случае предполагается обратная зависимость: ожидается, что MT тяготеют к более затишным участкам. В некоторых исследованиях, когда дизайн сбора материала был специально адаптирован для изучение роли прибойности, роль этого фактора в регуляции соотношения MT и 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. 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 (устьях 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.

Зона контакта ME и MT, обнаруженная в Кандалакшском заливе Белого моря (Katolikova et al., 2016), дает возможность для решения этой задачи. 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. 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 простого 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.

В данной работе мы на основе большого материала, собранного в Кандалакшском заливе Белого моря, проведем регрессионый анализ, включающий в одну модель все указанные выше факторы-кандидаты одновременно. Отдельной задачей мы поставили сопоставление силы прикрепления MT и МЕ к донным субстратам, как одного из ключевых свойств различающих роль MT и МЕ в донных сообществах.

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, 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 (для каждой отдельной пробы они изначально рассматривались, как одинаковые). 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, створки, отделенные от от мягких тканей, были высушены.

Анализ внутренней поверхности раковины позволил отнести каждую мидию к T- или E-морфотипу (Katolikova et al., 2016; Khaitov et al., 2021). 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.

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 (выраженное в км) 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 (на момент сбора материала порт обслуживал крупнотоннажные суда, курсирующие за пределы Белого моря) или Abandoned (во время взятия проб порт обслуживал только преимущественно маломерные суда, курсирующие в пределах Белого моря, или был полностью заброшен).

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. The higher the fetch from a certain direction, the more impact could potentially be brought by waves. Fetch was measured from all directions (North, East, South and West, Fig. ++) but as a value for the further analysis we used an averaged fetch value (Fig. ++). Наиболее сильное ветровое воздействие наблюдается с южного и восточного направления (Fig. ++). Самыми частыми втерами в регионе являются ветры ++++ и +++ направлений. Для вычисления величины Wind fetch был использован пакет “fetchR” (Seers, 2018).

Расстояние до ближайшей реки и мощность (размер) ближайшей реки как proxy для оценки солености.

При взятии проб, то есть во время малой воды, на большинстве сайтов (88 из 95) были отобраны пробы воды. Определение солености в проводилось с помощью ручного рефрактометра (точность 1 PSU). В дальнейшем мы отказались от использования прямого измерения солености поскольку эта величина подвержена заметным колебаниям в течение приливно-отливного цикла и зависит от погодных условий (волнение, осадки и т.п.) непосредственно во время взятия проб. В связи этим в качестве proxy для оценки уровня опреснения в данном сайте мы использовали характеристики ближайших к точке взятия проб мощных источников опреснения (реки, охладительные каналы ГЭС). Всего в регионе отмечено +++ рек, внесенных в государственный реестр, кроме того в анализ были включены еще ++ мощных пресноводных водотоков, информация о которых не была найдена в реестре, но была найдена в других открытых интернет-источниках. У каждой из указанных рек были определены координаты устья и оценена площадь бассейна водосбора. 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. Для каждого сайта сбора проб было вычислено расстояние (по прямой, без учета изгибов береговой линии) до устья ближайшей реки (Табл. +). 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.