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 (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.

Анализ внутренней поверхности раковины позволил отнести каждую мидию к одному из двуз морфотипов. 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 (see Khaitov et al., 2018; Khaitov et al., 2021 for images), 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). The proportion of MT in mixed populations is highly correlated with proportion of T-morphotype. The proportion of MT (Ptros) can be recalculated from the proportion of T-morphotype (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 +++ рек (Табл. +), внесенных в государственный реестр, кроме того в анализ были включены еще ++ мощных пресноводных водотока (Табл. +), информация о которых не была найдена в реестре, но была найдена в других открытых интернет-источниках или приблизительно оценена при визуальном анализе географических карт. У каждой из 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 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. Соленость, измеренная на сайтах расположенных ближе к рекам из категории «Large” имеет более низкое значение, чем на сайтах расположенных поблизости от малых рек (Fig. ++).

*Statistical analysis*

*Воздействие факторов на соотношение MT и ME*

Главной задачей анализа было установить какие из предикторов кандидатов оказывают значимое влияние на пропорцию MT. Пропорция MT в смешанных поселениях высоко коррелирует с долей мидий T-морфотипа (см. выше). В связи с этим 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. Во-вторых, в каком соотношении находятся силы влияния каждого из факторов.

Решение первого вопроса достигается построением generalized linear mixed model (GLMM). Нами была построена random intercept logistic GLMM with binomial residuals distribution (Zuur et al., 2009) where “Site” was cosidered as random factor. 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).

Решение второго вопроса связано с оценкой компонентов дисперсии (+++), которое в случае GLMM невозможно (+++). Вместе с тем, близкую информацию может дать оценка того, за какую долю общего коэффициента детерминации (marginal R2, see Jagger et al., 2017; 2019 (читать!!!!) Nakagawa & Schielzeth, 2013) отвечает тот или иной предиктор из фиксированной части модели, близкую информацию несут standardized regression slopes (Stoffel et al., 2021). Созданный для такого анализа пакет partR2 (Stoffel et al., 2021) позволяет на основе модели, построенной на предыдущем этапе, произвести оценку относительной силы влияния каждого из предикторов, включенного в модель.

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 дополнительно построили Beta-binomial GLMM (Model 2), фиксированная часть которой была аналогична Model 1, случайным факторм в модели выступал только “Site”. Для построиения этой модели ++++++++