Introduction

Уровень 1.

Стирание естественных биогеографических границ (транспорт, трансокеанические каналы) приводит к массовым инвазиям чужеродных видов в прежде изолированные морские экосистемы. Роль вселенцев хорошо замета если речь идет о хорошо отличимых видах (примеры). Вселение видов морфологически неотличимых от нативных (криптическая инвазия, криптиеские виды) уловить сложнее, но, благодаря молекулярной диагностике, описано как массовое явление. Возникающие в области контакта двух криптических видов гибридные зоны обычно рассматриваются в рамках популяционно-генетической или эволюционной парадигмы. Вместе с тем, криптические виды, по определнию, занимают очень сходные экологические ниши. Это означает, что между вселенцем и нативным видом неизбежно должны складываться не только гентические (интрогрессивная гибридизация), но и экологические отношения. В симпатрических популяциях двух близких видов велика вероятность конкурентного исключения одного из них. Если нативный вид является ключевым видом или видом-эдификатором, то конкуренция с криптическим вселенцем может привести к заметным перестройкам в структуре экосистемы. В связи с этим очень важен мониторинг cryptiс invader - native species interacting system (CINSIS).

Главная проблема мониторинга гибридных зон и формирующихся в них CINSIS заключается в том, что, как правило, после выявления факта присутствия криптического вселенца нам неизвестна предыстория возникновения как самой гибридной зоны, так и характера взаимоотношений в CINSIS. Когда, каким путем, откуда попал криптический вселенец в данное местообитание? Какова динамика обилия вселенца и нативного вида? Все эти вопросы требуют ретроспективного анализа. Молекулярные методы, которые позволяют выявить сам факт криптической инвазии, имеют очень низкую разрешающую способность для ответа на эти вопросы. Кроме того, крайне низкая пропускную способность этих методов измеряется десятками особей, в то время как объемы выборок, необходимых для адекватной оценки обилия видов в CINSIS должно исчисляться сотнями и тысячами особей.

Проведению ретроспективного анализа CINSIS могли бы способствовать систематические коллекции датированных сборов (пример Geller 1999). Однако, коллекции морских организмов, собранные в домолекулярную эпоху, часто содержат материал не поддающийся адекватному молекулярному анализу (например, фиксации в формалине). Все эти особенности приводят к тому, что лишь незначительное количество работ посвящено мониторингу таких систем.

Уровень 2.

Уникальную возможность для ретроспективного анализа и мониторинга CINSIS представляет комплекс криптических видов «Mytilus edulis», включающий три близких вида M.edulis, M.trossulus, M.galloprovincialis.

Настоящее время описаны многочисленные гибридные зоны, в которых в одном биотопе встречаются в разных комбинациях два вида из этой группы (Me-Mt, Me-Mg, Mg-Mt, примеры) или срезу три вида вместе (пример). При этом, криптическим вселенцем может являться любой из них: Mg (Центральная Европа, Дальний Восток, завадное побережье США), Mt (Центральная и Северная Европа, Канада, Северная часть Атлантического побережья США), реже Me (Балтика). Учитывая, что во всех описанных гибридных зонах мидии играют роль мощного вида-эдификатора (+++), важного кормового объекта для хищников (беспозвончных, рыб, птиц и млекопитающих), а часто и важным пищевым ресурсом для людей (+++), можно прогнозировать, что формирование CINSIS в таких условиях может существенно отразиться на функционировании и стабильности экосистем в этих гибридных зонах.

Как правило, признаки изменения в структуре экосистем, связанных с криптической инвазией, обнаруживаются на достаточно поздних этапах развития событий. Так, например, явное изменение соотошений Me и Mt в Лох-Этив было обнаружено только тогда, когда вселение fragile Mt привело к существенным экономическим потерям. В данном случае, как в клинической медицине, мониторинг данной CINSIS и знание истории ее формирования сущетвенно помогли бы в решении возникшей экономической проблемы.

Вместе с тем, лишь немного работ было посвящено изучению многолетней динамики гибридных зон, связанных с симпатрическими поселениями моллюсков рода Mytilus. Однако уже первые попытки исторического анализа выявили, что в масштабах двух десятилетий, зона контакта между Me и Mt может быть нестабильной: существенно изменяется соотношение обилий Me и Mt (в некоторых областях Me отчасти вытесняет нативный Mt).

Уровень 3.

Суждения о таких важных параметрах CINSIS, как сроки начала криптической инвазии, механизмы заноса инвазивного вида, события, происходившие на ранних этапах развития системы, часто носят умозрительный характер. Так, например, описанная в ряде работ Me-Mt гибридная зона в Баренцевом и Белом морях (Католикова ++, Вайнола и Стрелков ++, +++) рассматривается как результат заноса Mt с побережья Северной Америки во время второй мировой войны кораблями конвоев (Вайнола и Стрелков ++). Эта гипотеза базируется только на том, что Mt обычно обнаруживается в больших количествах в портовых районах, за пределам которых доминирует Me. Вместе с тем, такой паттерн распределения видов может объясняться и тем, что портовые районы, как правило, приурочены к затишным местообитаниям, то есть ведущую роль в приуроченности Mt к портам может играть характер прибойности. Кроме того крупнейшие порты, представленные в районе Белого и Баренцева морей (Мурманск и Кандалакша) находятся в условиях опреснения со стороны крупных рек (Кола и Нива, соответственно) и паттерн распределения видов может быть связан с условиями солености.

Далее, авторы, изучавшие Беломорско-Баренцевоморские гибридные зоны работали только с живым материалом, собранным, как минимум, после 1990-х годов, когда была показана генетическая обособленность видов комплекса «Mytilus edulis» (+++). Работа в рамках «молеклярной» парадигмы не позволяет провести детальный ретроспективный анализ по причинам, описанным выше (исторические коллекции морских беспозвоночных, как правило, не пригодны для генотипирования). В связи с этим авторы гипотезы о заносе Mt не имели возможности проследить ход развития событий и формирования CINSIS непосредственно.

Проверку справедливости предложенной гипотезы можно произвести только существенно увеличив разрешающую способность пространственных сборов (более густая сеть точек, где описана генетическая структура смешанных поселений, и измерены значения всех значимых предикторов) и проследив многолетние изменения в соотношении обилия Me и Mt на протяжении нескольких десятилетий.

Решение обеих этих задач обычными методами молекулярного анализа криптических видов либо очень дорого (в случае с пространственным распределением), либо уже не возможно (в отношении многолетней динамики). Однако при изучении Me-Mt гибридных зон в Белом и Баренцевом морях был выявлен релевантный конхиологический маркер, позволяющий с высокой точностью отличать Mt и Me и описывать соотношение их обилий в смешанных поселениях (+++). Это дает возможность для организации не только дешевого описания многочисленных выборок из разных участков гибридных зон и многолетнего мониторинга, но и делает возможным экскурс в прошлое за счет анализа исторических коллекций, недоступных для генотипирования, но пригодных для морфологического анализа.

Основываясь на анализе морфологического маркера, в данной работе мы решили оценить спрведливость двух проверяемых следствий из гипотезы Вайнолы-Стрелкова. Если Mt, действительно, вид-вселенец, занесенный судами в Баренцево и далее в Белое море во время второй мировой войны, то должны быть справделивы следующие предположения.

1. Максимальная концентрация Mt должна наблюдаться в акваториях, прилегающих к портам, с учетом других возможных ковариат (соленость и степень прибойности).
2. В более древних сборах частота Mt должна быть ниже, чем в более поздних сборах, проведенных в той же акватории.
3. Дополнительно мы предположили, что если вселенец Mt, действительно, занимает сходную экологическую нишу с нативным видом (Me), то эти два вида не могут стабильно сосуществовать в смешанных поселениях будучи представленными в равных количествах. Должно наблюдаться замещение одного вида другим.