

**Эколого-биологический центр “Крестовский остров”**

**Лаборатория Экологии Морского Бентоса**

**(гидробиологии)**



**А. Шилонцев**

**Исследование конкурентных отношений беломорских мидий**

***Mytilus edulis* и *M. trosselus***

**Санкт-Петербург**

**2023**

В Белом море обитает два вида мидий: *Mytilus edulis* (МЕ) и *M. trossulus* (МТ). Считается, что МЕ - нативный вид, а МТ - вид-вселенец. О взаимоотношениях МЕ и МТ известно достаточно мало. В полевом эксперименте оценили уровень смертности двух видов в зависимости от соотношения численностей двух видов (таксономический состав) и общей плотности поселения моллюсков. Мидий рассадили в контейнеры трех категорий: МТ-dominated (соотношение МТ:МЕ 4:1), Mixed (1:1) и МЕ-dominated (1:4). В каждой категории садки были разделены на три группы, в соответствии с суммарным обилием двух видов (20, 60 и 120 особей на садок). В течение двух месяцев эти контейнеры содержались в условиях верхней сублиторали. После окончания экспозиции мы оценили количество живых и мёртвых мидий каждого вида в каждом контейнере. Показано, что смертность МТ статистически значимо выше, чем смертность МЕ. Была выявлена значимая положительная зависимость смертности как МТ, так и МЕ, от плотности поселения в садках типа Mixed (в садках других типов связи смертности с плотностью выявлено не было). Полученный результат хорошо согласуется с предположением о наличии высокой конкуренции между видами. Более сильным конкурентом, вероятно, является МЕ, смертность которой была значительно ниже во всех типах садков.

## Введение

Представители рода *Mytilus*, также известные как мидии - двустворчатые моллюски широко распространенные по всему северному полушарию. Как и некоторые другие *Bivalvia*, мидии могут выделять биссус: прочные и липкие белковые нити (Brown 1952, Tamarin et al. 1976). Скрепляясь биссусом, моллюски образуют крупные плотные поселения на литоральных и сублиторальных, которые называют мидиевыми банками (Kautsky 1982, Федяков 1986). Из-за вынужденного тесного сосуществования, между мидиями на мидиевых банках проявляется сильная конкуренция. Так известно, что молодые мидии, только что осевшие на мидиевую банку, часто погибают, не выдерживая конкуренции с взрослыми особями. Это приводит к колебаниям численности мидий на банках (Kautsky 1982).

Однако исследования генетиков показали, что в плотных скоплениях мидий могут быть представлены особи нескольких видов мидий (Koehn 1991, McDonald et al. 1991). Так, в Белом море живёт два вида мидий: *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 и *M. trossulus* (A. Gould, 1850), которые формируют смешанные поселения. Считается, что *M. edulis* - нативный вид, а *M. trossulus* - инвазивный (Väinölä & Strelkov 2011). Если внутривидовая конкуренция столь сильна, то можно ожидать, что между близкими видами так же будет наблюдаться конкуренция. Однако о взаимоотношениях *M. edulis* и *M. trossulus* известно немного. Есть информация, что доля *M. trossulus* в поселениях может варьировать в широких пределах (Katolikova et al. 2016), что возможно связано с межвидовой конкуренцией: в каких-то условиях побеждает *M. edulis*, а в других - *M. trossulus*. Так например, было показано прямое подавление мидиями вида-конкурента при их

сосуществовании в условиях эксперимента. Ключевую роль в подавлении играет биссус. Мидии облепляют им особь вида-конкурента, блокируя ей перемещение и питание (Liu et al. 2011, Шалагаева 2018, Шеламова 2022).

Следуя принципу конкурентного исключения, при совместном поселении двух конкурирующих видов один из них исчезает (Gause 2019). Исключение менее конкурентоспособного вида подразумевает плотностно-зависимое увеличение смертности. Вместе с тем экспериментальных исследований этого процесса в отношении совместных поселений *M. edulis* и *M. trossulus* до сих пор не проводилось. Мы провели эту работу, чтобы доказать, наличие конкурентных отношений между беломорскими *M. edulis* и *M. trossulus*.

## Материалы и методы

### Подготовка экспериментального материала

Мидии для эксперимента собирали в двух поселениях мидий. Первая точка сбора находилась на мидиевой банке, расположенной на литорали о. Б. Ломнишный (66.97496 N, 32.62013 E). Вторая точка сбора находилась на литорали Северной губы о. Ряжкова (66.97496 N, 32.62013 E), где мидий собирали с таломов фукоидов. По результатам пилотных обследований на первой точке абсолютное большинство мидий относится к *M. edulis*, а на второй - к *M. trossulus*. Для эксперимента отбирали мидий 15-40 мм длиной. На правую створку каждой мидии взятой из первой точки мы ставили метку в виде капли цианакрилатного клея с напыленным на него синим порошком-колеровщиком для акриловых красок. На левую створку мидий, собранных из второй точки, наносили аналогичную метку, но желтого цвета. По эти меткам далее производилось различение моллюсков. В данной работе мы не проводили тонкой дифференцировки мидий по их морфотипам, как это делалось в предыдущих работах (Khaitov & Lentsman 2016, Нужин 2020), но считали, что из первой точки собраны большей частью *M. edulis* а из второй - *M. trossulus*.

### Постановка эксперимента

Мидий рассадили в контейнеры (200x100x96мм), которые были разбиты на три категории по соотношению численностей двух видов: *MT-dominated* (соотношение *M.trossulus*:*M.edulis* 4:1), *Mixed* (1:1) и *ME-dominated* (1:4).

Таблица 1. Содержимое экспериментальных садков.

Тип садка	Доля <i>M.trossulus</i>	Количество мидий	Количество повторностей
MT-dominated	0.8	20	3
MT-dominated	0.8	60	3
MT-dominated	0.8	120	3
Mixed	0.5	20	2
Mixed	0.5	60	2
Mixed	0.5	120	3
ME-dominated	0.2	20	3
ME-dominated	0.2	60	3
ME-dominated	0.2	120	3

*Примечание:* Во время экспозиции несколько садков было утрачено.

Таким образом, схема нашего эксперимента подразумевает три группы контейнеров: *MT-dominated* (контейнеры, где численность мидий *M.trossulus* превышала численность мидий *M.edulis*), *ME-dominated* (контейнеры, где численность *M.edulis* превышала численность мидий *M.trossulus*), и *Mixed* (контейнеры, где численность мидий двух видов примерно равна). В каждом типе контейнеров был спланирован градиент плотности поселения моллюсков: от разреженных (20 особей на садок) до очень плотных (120 особей).

Мы прикрепили контейнеры с помощью шурупов к 3 доскам к нижней части которых были прикреплены утяжелители (кирпичи), перемешав при этом все типы контейнеров в случайном порядке. Затем эти конструкции были опущены в сублитораль на глубину около 1.5 м во время малой воды. Эксперимент был поставлен 3 июня 2023 г. в точке с засеченными координатами 66.9753 N, 32.6265 в районе о. Б. Ломнишный.

### Обработка материала

Мы сняли эксперимент 15 августа, выйдя на точку по координатам. Конструкции были транспортированы в лабораторию, где из садков были извлечены живые

моллюски и раковины погибших особей. По меткам, обнаруженным на раковинах мы относили к тем или иным видам.

Живых мидий сварили, и удалили мягкие ткани. После этого раковины высушили. Раковины мертвых моллюсков после отмывки от ила высушили. Далее у живых моллюсков мы измеряли длину раковины с точностью до 1 мм с помощью электронного штангенциркуля. У мертвых моллюсков мы измеряли только те створки, на которых была нанесена метка. У небольшого числа мертвых особей (17.16%) размер не определяли так как раковины были повреждены.

В базе данных для каждой мидии мы указывали следующие параметры: размер, статус на момент снятия эксперимента (живая или мёртвая), вид и номер контейнера. Всего было обработано 1747 мидий из 26 контейнеров.

#### *Статистическая обработка*

Вся статистическая обработка проводилась с помощью функций языка статистического программирования R (R Core Team 2023).

Каждый контейнер был отнесен к одному из трех типов: *MT-dominated*, *ME-dominated*, *Mixed*. Тип контейнера далее рассматривался в качестве дискретного предиктора в линейной модели. В эту модель также в качестве предикторов были включены численность живых моллюсков, обнаруженных в конце эксперимента (эту величину мы рассматривали в качестве оценки плотности поселения мидий в контейнере), размер мидии и все возможные взаимодействия между тремя предикторами. Мидий, которые были мертвы в конце эксперимента, были маркированы как единица, а живые, как ноль. Далее этот ряд рассматривался как бинарная зависящая переменная в линейной модели, основанной на биномиальном распределении. Таким образом, эта модель оценивала вероятность мидии оказаться мертвой в зависимости от того в каком типе садка она находилась, какова была плотность поселения, какой она имела размер и к какому виду она предположительно относилась.

Описанную выше модель мы подвергли упрощению согласно алгоритму пошагового обратного отбора (backwards selection). Оптимальной считалось модель с меньшим показателем информационного критерия Акаике (AIC).

Статистическую значимость отличия угловых коэффициентов от нуля и значимость различий между градациями дискретного фактора оценивали с помощью функции `emtrends()` из пакета “`emmeans`”(Lenth 2023).

## Результаты и обсуждение

В таблице 2 представлены оценки параметров финальной модели. Из приведённых данных видно, что значимыми оказываются парные взаимодействия некоторых предикторов. Это означает, что в разных типах садков связь смертности с плотностью поселения выглядит по-разному. Кроме того видно, что смертность зависит и от типа садков и от плотности поселения и от размера. Значимой так же оказалась связь смертности с размером. При том коэффициент регрессии отрицателен, следовательно чем больше мидия, тем меньше у нее шанс погибнуть.

Таблица 2. Оценки параметров финальной регрессионной модели (прошедшей пошаговый обратный отбор)

Член модели	Значение коэффициента	SE	z-статистика	p-value
(Intercept)	1.40	1.53	0.92	0.3592
SpeciesMT	1.45	0.19	7.68	0.0000
N	-0.05	0.02	-2.76	0.0058
typeMixed	-2.16	0.62	-3.51	0.0004
typeMT-dominated	-1.12	0.53	-2.11	0.0348
L	-0.13	0.05	-2.44	0.0147
N:typeMixed	0.02	0.01	3.02	0.0026
N:typeMT-dominated	0.01	0.01	1.50	0.1346
N:L	0.00	0.00	2.63	0.0086

На рис. 1 представлена визуализация финальной модели. Из приведённых данных видно, что во всех контейнерах смертность *M. trossulus* выше, чем *M. edulis*. Однако, оценка значимости угловых коэффициентов (таблица 3) показала, что в контейнерах типа *ME-dominated* и *MT-dominated* значимое отличие угловых коэффициентов от нуля нет, но в типе *Mixed* смертность значимо увеличивается по мере возрастания плотности того и другого вида.

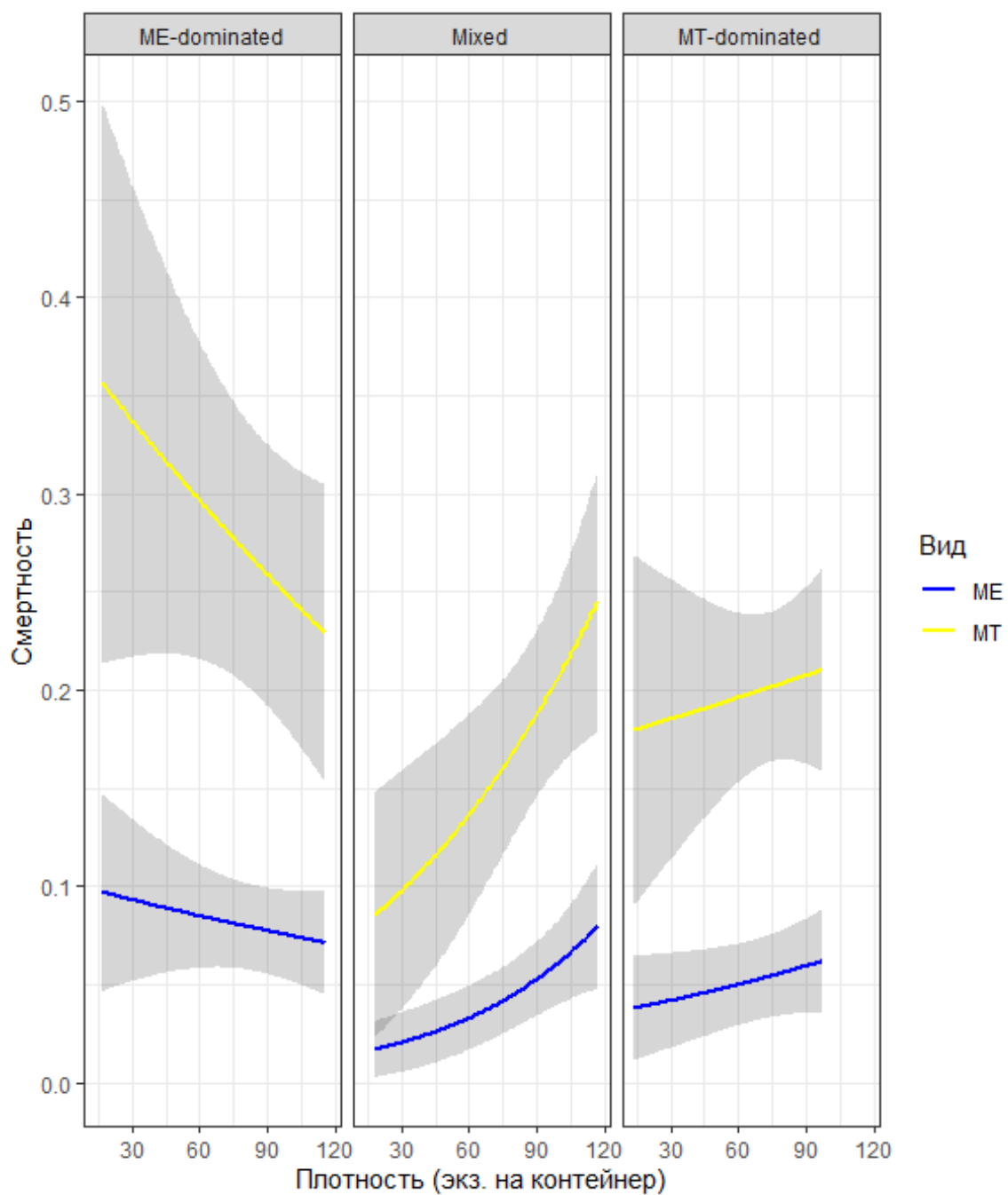


Рисунок 1. Зависимость вероятности гибели миди разных видов от типа садка и плотности поселения (значение размера мидии взято, как среднее). Серая область вокруг линий регрессии отражает 95% доверительные интервалы.

Таблица 3. Оценка значимости угловых коэффициентов линии регрессии для разных видов мидий в разных типах контейнеров. Значение размера моллюсков принималось за среднее.

Тип контейнеров	Вид	Частное значение углового коэффициента	Нижняя граница 95% доверительного интервала	Верхняя граница 95% доверительного интервала
ME-dominated	ME	-0.0049	-0.0126	0.0027
Mixed	ME	0.0146	0.0046	0.0246
MT-dominated	ME	0.0043	-0.0049	0.0136
ME-dominated	MT	-0.0049	-0.0126	0.0027
Mixed	MT	0.0146	0.0046	0.0246
MT-dominated	MT	0.0043	-0.0049	0.0136

Примечание: Считалось, что угловой коэффициент значимо отличался от нуля, если ноль не входил в пределы 95% доверительного интервала

Смертность мидий в контейнерах типов *ME-dominated* и *ME-dominated* не зависит от плотности, но смертность в контейнерах типа *Mixed* - возрастает с увеличением плотности. Это значит, что характер смертности мидий в контейнерах типа *Mixed* отличается от такового в других контейнерах. При этом только, когда в поселениях соотношение двух видов близко к 1:1 проявляется плотностно-зависимая смертность. Это хорошо согласуется с представлением о том, что между *M. edulis* и *M. trossulus* наблюдается конкуренция. При этом в относительно “чистых” поселениях *ME-dominated* и *ME-dominated*, где большую роль должна играть внутривидовая конкуренция, плотностно-зависимого роста смертности не наблюдается. Это говорит о том, что внутривидовая конкуренция, в данном случае, слабее, чем межвидовая. Наши экспериментальные садки воспроизводили условия существования мидий в форме плотных поселений на мидиевых банках, которые являются естественной формой существования поселения мидий. Можно предположить, что мидии хорошо адаптированы к жизни в моновидовых плотных поселениях. Это нарушается в случае смешанных поселений. При этом, полученные нами данные говорят о том, что *M. trossulus* менее конкурентоспособный вид, так как его смертность во всех контейнерах выше, чем смертность *M. edulis*. В пользу этого предположения говорит и то, что в контейнерах типа *Mixed* с увеличением плотности поселения смертность *M. trossulus* растёт быстрее, чем смертность *M. edulis*.



## Список литературы

Brown C (1952) Some structural proteins of *Mytilus edulis*. *Journal of Cell Science* 3:487–502.

Gause GF (1919) *The struggle for existence: A classic of mathematical biology and ecology*. Courier Dover Publications.

Katolikova M, Khaitov V, Väinölä R, Gantsevich M, Strelkov P (2016) Genetic, ecological and morphological distinctness of the blue mussels *Mytilus trossulus* Gould and *M. edulis* L. in the White Sea. *PLoS One* 11:e0152963.

Kautsky N (1982) Growth and size structure in a Baltic *Mytilus edulis* population. *Marine Biology* 68:117–133.

Khaitov VM, Lentsman NV (2016) The cycle of mussels: long-term dynamics of mussel beds on intertidal soft bottoms at the White Sea. *hydrobiologia* 781:161–180.

Koehn RK (1991) The genetics and taxonomy of species in the genus *Mytilus*. *Aquaculture* 94:125–145.

Lenth RV (2023) [emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means](#).

Liu G, Stapleton E, Innes D, Thompson R (2011) Aggregational behavior of the blue mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus trossulus*: a potential pre-zygotic reproductive isolation mechanism. *Marine Ecology* 32:480–487.

McDonald J, Seed R, Koehn R (1991) Allozymes and morphometric characters of three species of *Mytilus* in the Northern and Southern Hemispheres. *Marine Biology* 111:323–333.

R Core Team (2023) [R: A Language and Environment for Statistical Computing](#). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Tamarin A, Lewis P, Askey J (1976) The structure and formation of the byssus attachment plaque in *Mytilus*. *Journal of morphology* 149:199–221.

Väinölä R, Strelkov P (2011) *Mytilus trossulus* in northern Europe. *Marine biology* 158:817–833.

Нужин И (2020) Избирательность морских звезд *Asterias rubens* при нападении на мидий *Mytilus edulis* и *Mytilus trossulus* в Кандалакшском заливе Белого моря. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии), ЭБЦ "Крестовский остров".

Федяков ВВ (1986) Закономерности распределения моллюсков Белого моря. Зоологический институт АН СССР.

Шалагаева М (2018) Биссусные прикрепления *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 и *M. trossulus* Gould, 1850: механизм подавления конкурента. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии), ЭБЦ "Крестовский остров". Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии).

Шеламова В (2022) Механизм конкуренции мидий *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 и *M. trossulus* Gould, 1850. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии), ЭБЦ "Крестовский остров".