

## Text

Ilia Nuzhin

2023-12-02

### Введение

В Белом море двусторчатые моллюски рода *Mytilus* образуют плотные поселения, которые принято называть мидиевыми банками (Хайтов, 1999). Мидиевая банка создаёт среду, удобную для заселения многими другими бентосными организмами. Таким образом, возникает особое сообщество, изучение структуры которого уже долгое время представляет интерес для исследователей, что связано как с коммерческой ценностью мидий, так и с их огромной ролью в фауне Белого моря (Кулаковский и др., 1993; Халаман, Кулаковский, 1993; Хайтов, 1999).

До недавнего времени полагали, что в Белом море обитает только один вид мидий - *Mytilus edulis* (Наумов, 2006). Однако молекулярно-генетические исследования позволили выяснить, что помимо коренного вида Белое море населено мидиями вида *Mytilus trossulus* (Katolikova et al., 2016). Предполагается, что *M. trossulus* был занесён европейские моря во время Второй Мировой войны судами, шедшими с Атлантического побережья Северной Америки (Стрелков et al., 2012). Несмотря на морфологическое сходство между мидиями разных видов наблюдается ряд физиологических и экологических различий. Например, показаны различия в количестве образуемых мидиями разных видов биссусных нитей (Шалагаева, 2018; Ершова, 2022). Также известно, что мидии разных видов в разной степени восприимчивы к седиментации (Воронова, 2016). Установлено, что хищники, такие как *Asterias rubens*, с большей вероятностью атакуют *M. trossulus*, чем *M. edulis* (Макарычева, 2017). Подобные различия заставляют предположить, что таксономический состав поселения мидий как вида-эдификатора оказывает огромное влияние на сообщество мидиевой банки. Оценка этого влияния была выполнена в нашей предыдущей работе (Нужин, 2022). Нами показано, что, во-первых, наблюдается отрицательная корреляция между долей *M. trossulus* в общей численности мидий и обилием других видов моллюсков. Во-вторых, доля *M. trossulus* в сообществе положительно коррелирует с обилием вида-оппортуниста *Polydora quadrilobata*.

Материал для нашей предыдущей работы был собран на мидиевых банках Лувеньгского архипелага. Возникает вопрос, являются ли выявленные нами зависимости характерными для всех мидиевых банок Белого моря или наблюдаются только в Лувеньгском архипелаге.

Таким образом, целью нашей работы является анализ связи структуры сообщества мидиевых банок с таксономической структурой смешанного поселения вида-эдификатора. В рамках данной цели поставлены и решены следующие задачи:

- 1) Обнаружение различий между таксономическими структурами сообществ банок, расположенных в разных частях Кандалакшского залива Белого моря

- 2) Выявление видов, тяготеющих к сообществам с большой долей вида-вселенца *M. trossulus*, и видов, антагонистичных к *M. trossulus*.

## Материалы и методика

### Точки сбора материала

В нашей работе использовались как данные, собранные Беломорскими экспедициями ЛЭМБ в период с 2010 по 2016 год, исключая 2011 год, так и данные, собранные летом 2023 года. В 2010-2016 годах сбор материала производился на двух мидиевых банках, расположенных в Лувеньгском архипелаге Кандалакшского залива Белого моря (банки “Mat” и “Korg”, на карте обозначены красным, рис. 1); в 2023 году сбор материала производился на мидиевых банках в Вороньей губе Белого моря (банки “Vor3” и “Vor4”, на карте обозначены синим, рис. 1)

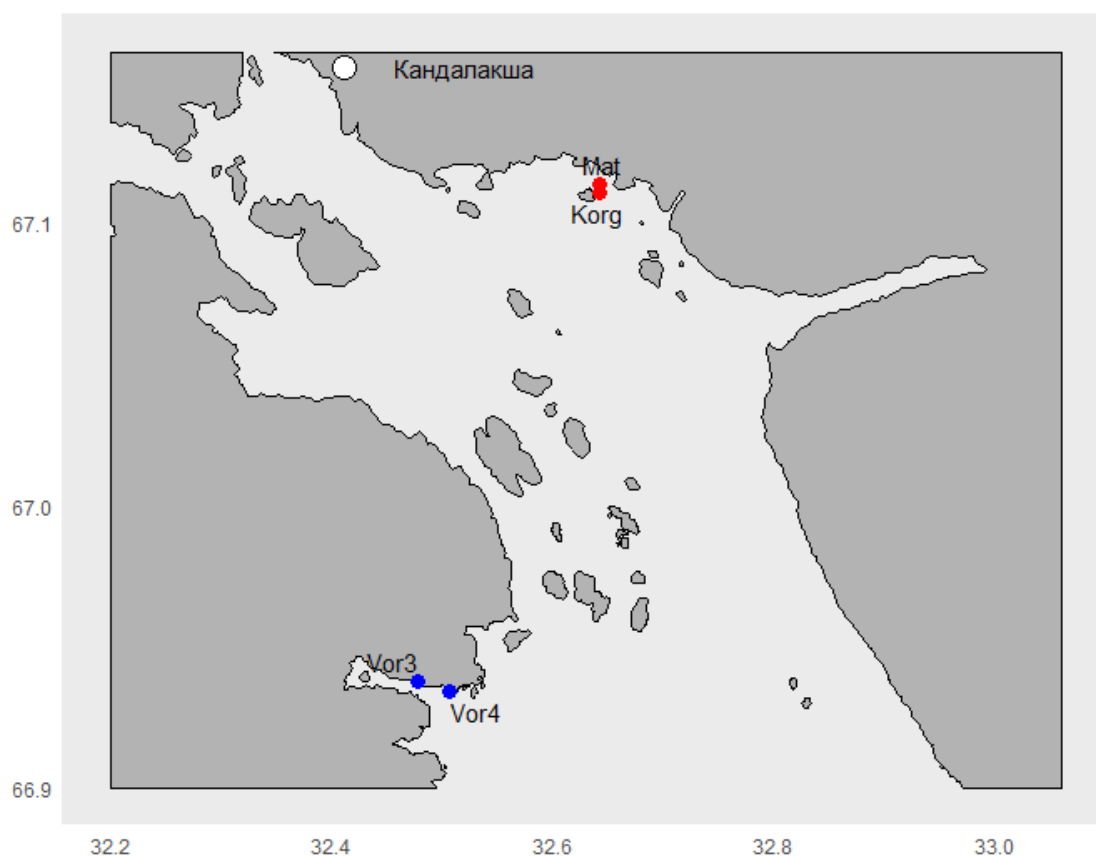


Рисунок 1. Расположение исследуемых мидиевых банок

## Методика сбора и обработка материала

Методы взятия проб грунта подробно описана в работе В.М.Хайтова (Khaitov, 2013). Кратко суть методики сводится к следующему. Шесть случайно расположенных проб были отобраны с каждой банки с 1 по 15 августа каждого года. Отбор проб мы производили круглым керном площадью 55 см<sup>2</sup>. Пробоотборник бросали на мидиевую барку случайным образом. Если случайно брошенный керн попадал на участок, свободный от мидий, отбор проб проводился на ближайшем участке с мидиями. Керн вдавливался в грунт на глубину около 10 см. Затем содержимое помещалось в пластиковый пакет и доставлялось в лабораторию. Пробы промывались через сито с размером ячеей 0,5 мм. Все макробентосные животные и растения были выбраны из проб и идентифицированы до минимально возможного таксономического уровня, подсчитаны и взвешены с точностью до 0,001 г. Обилие живых и обилие мёртвых особей мы считали отдельно. Различные виды нитчатых водорослей не разделялись, а высушивались совместно на фильтровальной бумаге и взвешивались с точностью до 0,001 г.

## Определение морфотипов мидий

*M. edulis* и *M. trossulus* являются криптическими видами, т.е. практически неразличимы по морфологическим признакам (Katolikova et al. 2016). Однако, некоторые различия всё же обнаружены. Например, вместо трудоёмкого определения видов можно использовать так называемые морфотипы (Khaitov et al., 2021). Выделяется два морфотипа: Т-морфотип, представители которого с большой вероятностью являются представителями вида *M. trossulus*, и Е-морфотип, представители которого с большой вероятностью являются представителями вида *M. edulis*. Подробно методика морфотипизации описана в нашей предыдущей работе (Нужин, 2022). Для определения морфотипов в каждой пробе были отобраны моллюски с длиной раковины более 10 мм. Эти моллюски были сварены, после чего у них удалили мягкие ткани. На сухих створках мы анализировали паттерн закладки перламутра на внутренней поверхности раковин. Мидии, у которых слой перламутра в районе лигамента вплотную подходил к нимфе, мы относили к Е-морфотипу; остальные моллюски, у которых между нимфой лигамента и перламутровым слоем просматривалась полоска призматического слоя, относились к Т-морфотипу. На рисунке 2 изображены типичные представители обоих морфотипов

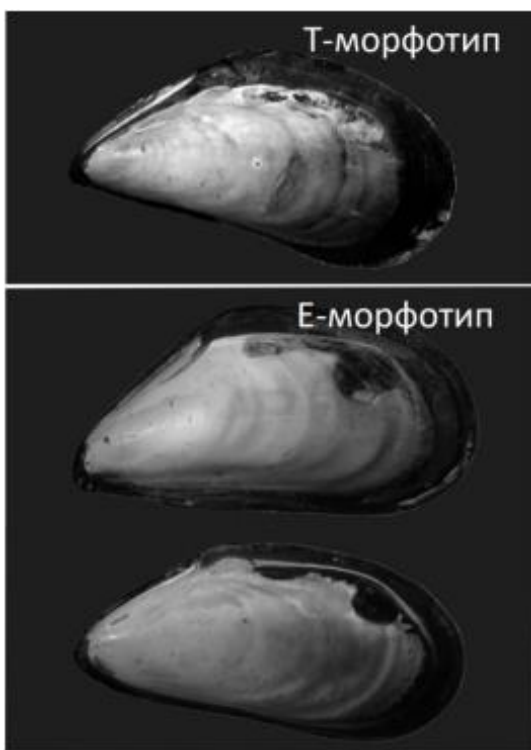


Рисунок 2. Внешний вид раковин двух морфотипов.

В каждой пробе было определено соотношение численности мидий Т-морфотипа к общему количеству крупных (длиной не меньше 10 мм) мидий, которое почти полностью совпадает с отношением количества *M.trossulus* к общей численности (Khaitov et al., 2021). Это соотношение выражалось как доля особей с Т-морфотипом в общем количестве особей. Обозначим эту величину как  $D = \frac{N_t}{N_t + N_e}$ . Пробы, для которых  $D > 0.5$ , мы называли Т-доминируемыми (T-dominated); пробы, для которых  $D < 0.5$  - Е-доминируемыми (E-dominated).

### Статистическая обработка

Была получена матрица обилия видов в пробах. Для всех видов животных показателем обилия считалась численность, для водорослей - биомасса. Все показатели были логарифмированы.

Для оценки влияния таксономической структуры поселения мидий на сообщество мидиевой банки использовался анализ избыточности (RDA, Simpson, 2019). Этот метод применяется для анализа величин, зависящих от многих переменных, что не позволяет отразить их на плоском графике. В нашем случае мы будем проверять наличие зависимости между обилиями видов, населяющих мидиевую банку и долей в сообществе этой банки мидий вида-вселенца *M. trossulus*. Суть метода анализа избыточности (RDA) состоит в следующем. Для каждой переменной исходной матрицы (логарифмы показателей обилия) была построена регрессионная модель, описывающая связь обилия с двумя предикторами:

1. Доля мидий Т-морфотипа в пробе (непрерывный предиктор);

## 2. Мидиевая банка (дискретный предиктор с четырьмя градациями).

Далее, для каждого вида было получено значение, предсказанное регрессионной моделью. Полученная матрица далее подвергалась анализу главных компонент. Каждой пробе сопоставляется точка в  $n$ -мерной системе координат, где по осям отложены предсказанные регрессионной моделью значения (кроме *Mytilus spp.*). Далее, через полученное облако точек проводятся две новых перпендикулярных оси так, чтобы дисперсия значений по этим осям была бы максимально возможной. Эти две оси (главные компоненты) задают новую систему координат, в которых можно построить ординацию проб или видов. Далее, все точки проецируются на плоскость, задаваемую полученными новыми осями. При этом, все точки, которые связаны с тем или иным предиктором будут группироваться рядом друг с другом: положительно связанные с предиктором в одном участке ординации, а отрицательно коррелирующие с ним - в другой части. Те точки, которые не находятся под влиянием предикторов, включенных в регрессионную модель, будут концентрироваться в районе нулевых значений новых координат. Метод RDA позволяет также в новой системе координат отразить расположение центроидов, соответствующих градациям дискретного фактора (Банка), и выявить направление, соответствующее положительной корреляции с непрерывным предиктором (D).

Анализ избыточности был проделан для общей матрицы обилий, а также отдельно для матрицы обилий мёртвых моллюсков.

Оценка статистической значимости всей модели в целом и значимости влияния отдельных предикторов осуществлялось с помощью пермутационной процедуры (Chambers, Hastie, 1999).

Все анализы и визуализация их результатов были проведены с использованием функций языка статистического программирования R (R Core Team, 2023) из пакетов “vegan” (Oksanen et al, 2022) и “ggplot2” (Wickham, 2016).

## Изложение результатов

В таблицах 1 и 2 приведены результаты оценки значимости модели, построенной для матрицы обилий живых организмов (таблица 1), и значимости влияния предикторов, используемых в этой модели (таблица 2). Так как во всех случаях величина  $Pr = 0.001$ , модель и предикторы являются значимыми.

Таблица 1. Статистическая значимость модели

	Df	Variance	F	Pr(>F)
Model	4	157.3449	12.17007	0.001
Residual	114	368.4721	NA	NA

Таблица 2. Статистическая значимость предикторов

	Df	Variance	F	Pr(>F)
Bank	3	140.04842	14.442994	0.001

	Df	Variance	F	Pr(>F)
D	1	13.71428	4.243002	0.001
Residual	114	368.47206	NA	NA

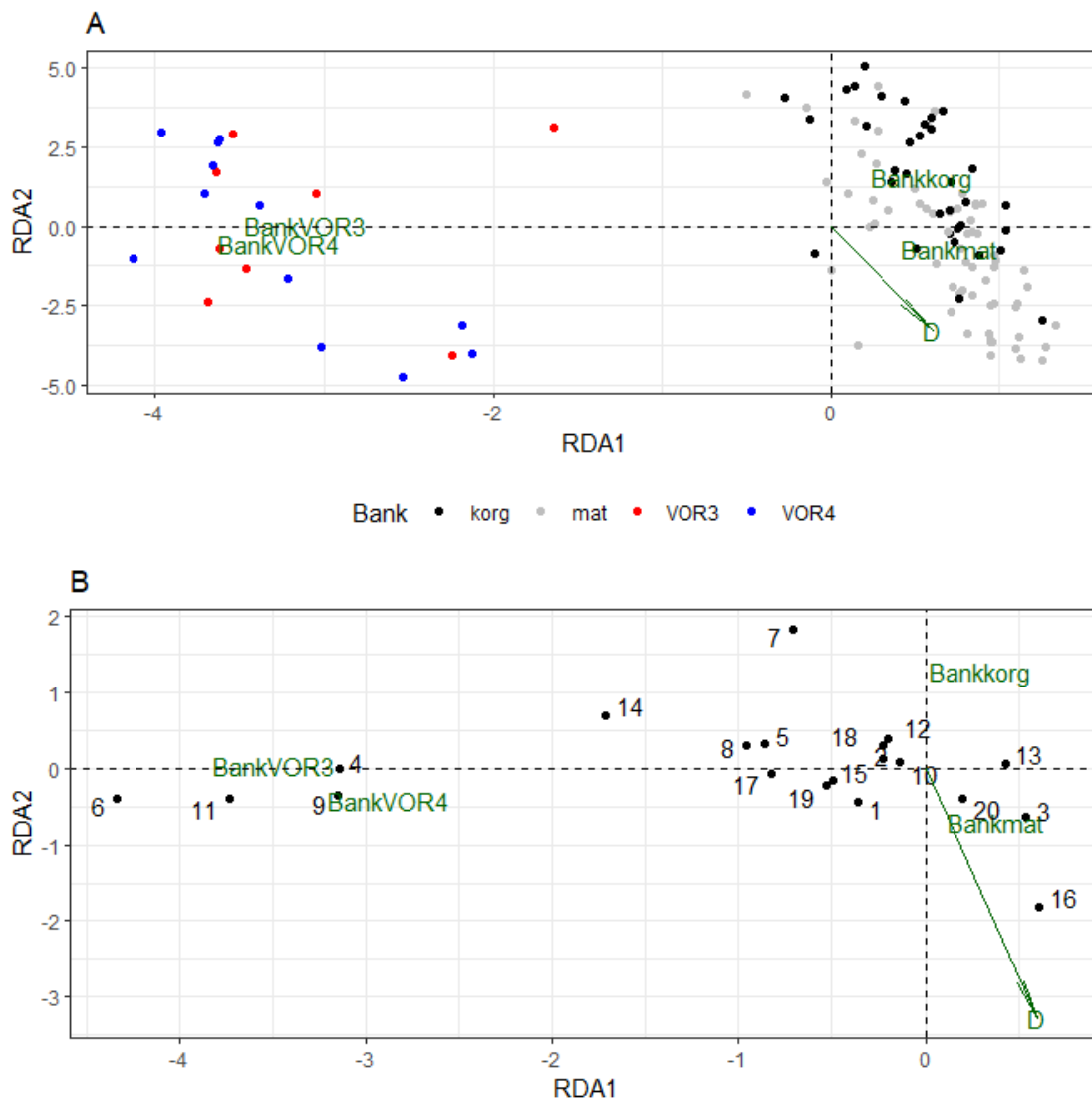


Рисунок 3. Ординация проб (А) и видов (В) в канонических осях, связанных с влиянием предикторов. Непрерывный предиктор модели отражен стрелкой, центроиды, соответствующие дискретному фактору 'Банка', помечены названиями градаций фактора, виды пронумерованы в соответствии с таблицей 3

Таблица 3. Обозначения, принятые для видов встреченных организмов

Capitella capitata	1	Jaera sp.	7
Chironomidae gen sp	2	Littorina sp.	8
Fabricia sabella	3	Littorina sp. DEAD	9
Gammaridea gen. sp.	4	Macoma balthica	10
Hydrobia ulvae	5	Macoma balthica DEAD	11
Hydrobia ulvae DEAD	6	Nemertini	12

Oligochaeta	13	Pygospio elegans	17
Onoba aculeus	14	Tubificoides benedeni	18
Onoba aculeus DEAD	15	Turbellaria	19
Polydora quadrilobata	16	Нитчатые водоросли	20

Ординация проб в канонических осях, связанных с влиянием предикторов, отражает различия между сообществами мидиевых банок Лувеньгского архипелага и Вороньей губы. На рисунке 3 хорошо видны два облака точек. Первое составляют пробы, взятые на банках Vor3 и Vor4, второе - пробы, взятые на банках Mat и Korg, причём пробы из Вороньей губы находятся в зоне больших отрицательных значений RDA1, а пробы из Лувеньгского архипелага тяготеют к большим значениям *D*.

Из данных, приведённых на рисунке 3, видно, что большинство видов сосредоточены в районе нулевых значений канонических осей, что говорит об их индифферентности по отношению к влиянию предикторов. Однако некоторые виды выбиваются из этой тенденции. Такие виды как *Polydora quadrilobata*, *Capitella capitata*, *Chironomidae gen.sp.*, *Fabricia sabella*, *Macoma balthica* (16, 1, 2, 3, 10 соответственно) демонстрируют выраженную положительную связь с величиной *D* (зелёная стрелка), располагаясь в области отрицательных значений RDA2. *Jaera sp.* (7) и *Onoba aculeus* (14), напротив, обнаруживают отрицательную связь с величиной *D*. Кроме того, некоторые мёртвые моллюски (*Hydrobia ulvae*, *Littorina sp.*, *Macoma baltica*), а также бокоплавы (4), тяготеют к банкам Вороньей губы, группируясь около соответствующих центроидов.

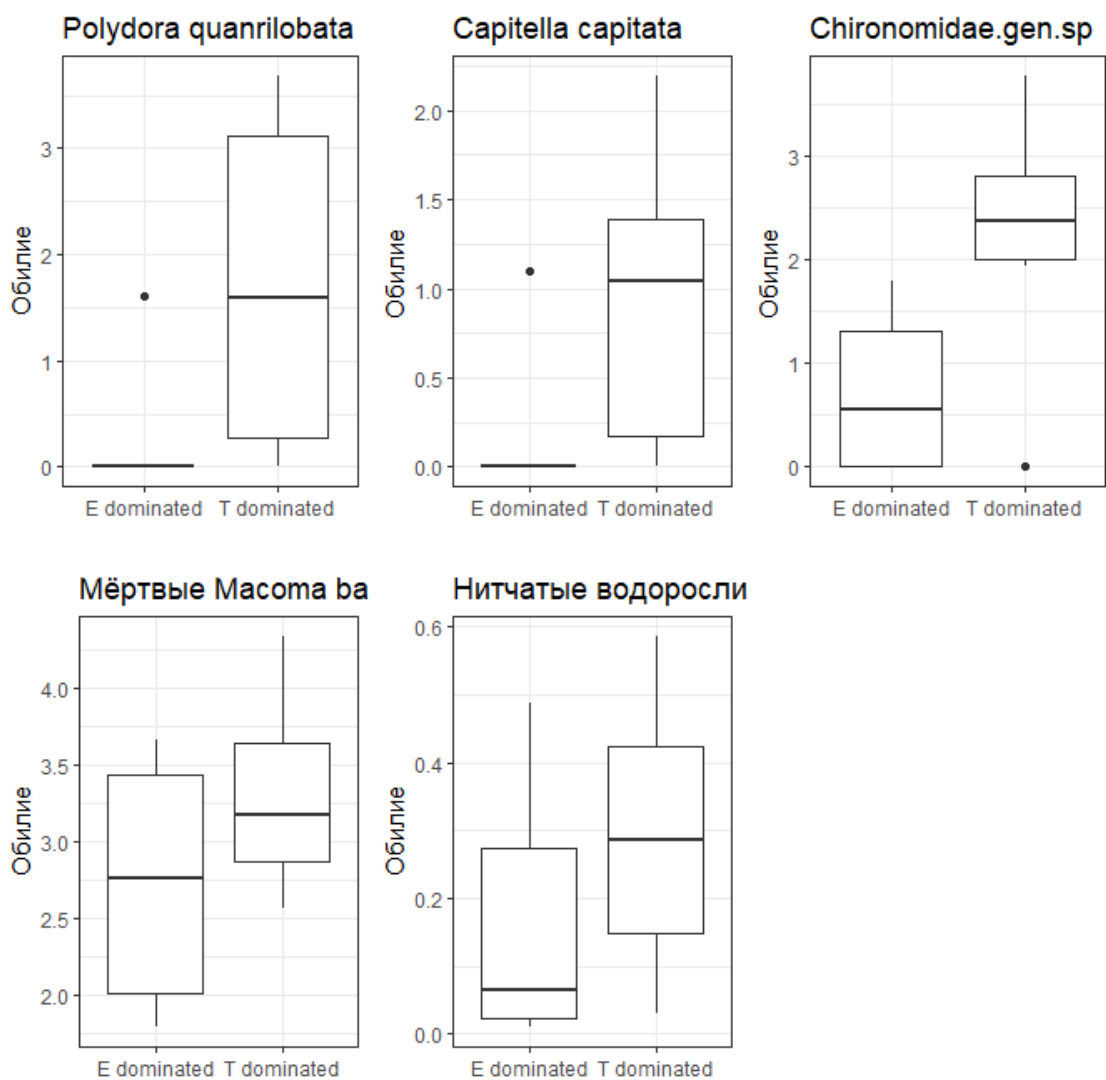


Рисунок 4. Обилие видов, чувствительных к изменению величины  $D$ , в пробах с разным доминирующим морфотипом



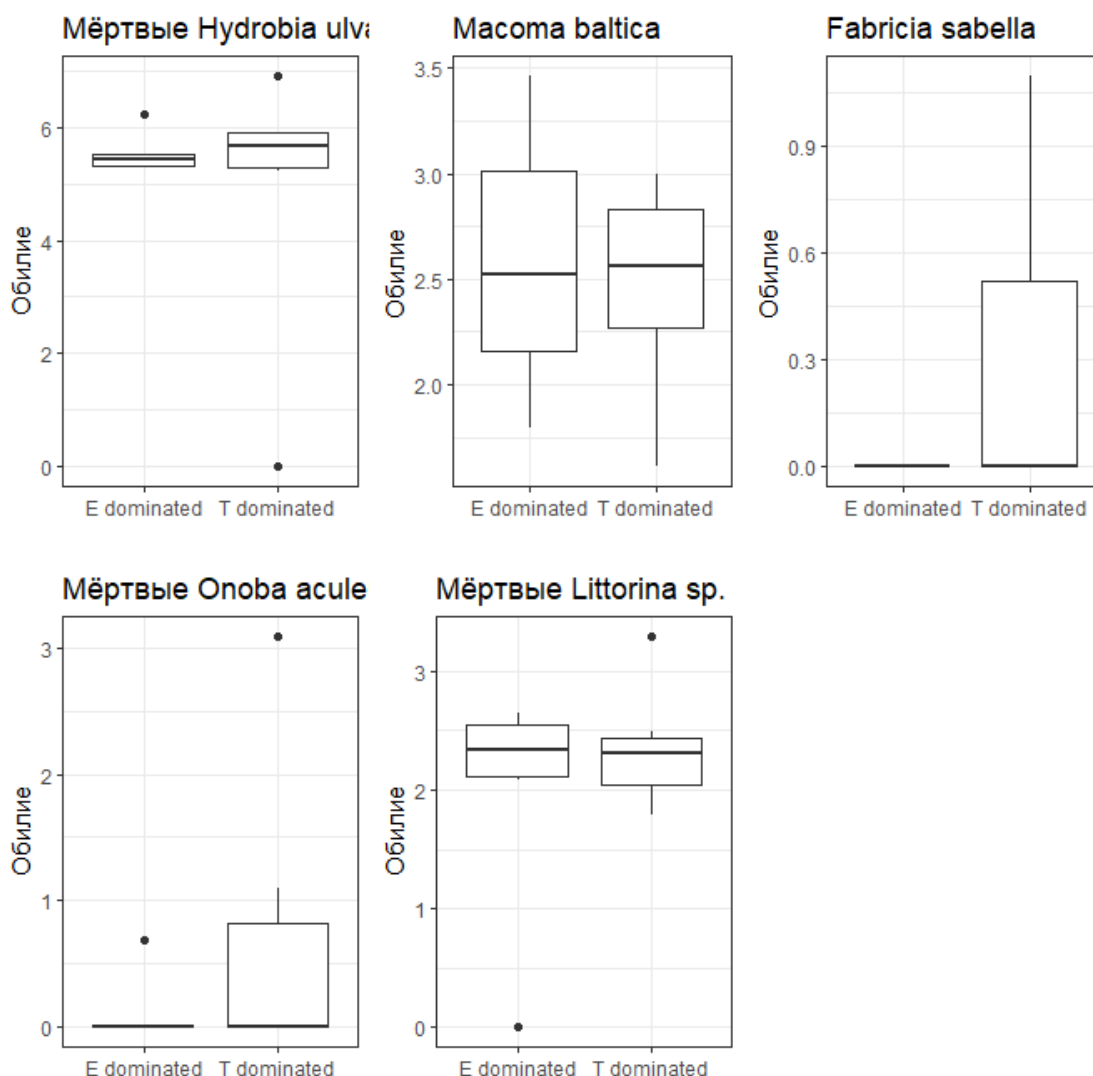


Рисунок 5. Обилие видов, индифферентных к изменению величины  $D$ , в пробах с разным доминирующим морфотипом

На рисунках 4 и 5 показано обилие в 2023 году на банке Vor4 видов, по данным анализа избыточности тяготеющих к мидиям Т-морфотипа, в зависимости от морфотипа мидий, доминирующего в пробах. Значительно к пробам, в которых доминирует Т-морфотип, тяготеют следующие виды: *Polydora quadrilobata*, *Capitella capitata*, *Chironomidae* и нитчатые водоросли, а также мёртвые *Macoma baltica*.

## Обсуждение результатов

Нами было показано, что сообщества, в которых доминируют разные морфотипы мидий, различаются между собой. В сообществах, где велика доля мидий Т-морфотипа, с одной стороны, встречается малое количество других моллюсков, а с другой стороны, велико обилие полихет-трубкостроителей и нитчатых водорослей.

Одним из основных физиологических различий между двумя видами мидий являются количество и жёсткость образуемого биссуса (Шалагаева, 2018; Ершова, 2022). Показано, что мидии Т-морфотипа образуют больше биссуса, чем мидии Е-морфотипа, и сила прикрепления у первых значимо выше. Это позволяет объяснить большинство полученных нами результатов. В частности, нами показано, что двустворчатые и брюхоногие моллюски (*Onoba aculeus*, *Sceneopsis planorbis*, *Macoma baltica*) будут с большей вероятностью встречены мёртвыми в пробах с доминирующим Т-морфотипом. Показано, что большое количество биссуса отрицательно влияет на жизнедеятельность улиток (Хайтов, 1999; Бритиков, 2022), так как биссус лишает их возможности двигаться. Можно предположить, что данная закономерность будет верна и для других улиток. В случае двустворок *Macoma baltica* отрицательное влияние мидий Т-морфотипа можно объяснить тем, что биссус, вырабатываемый мидиями не дает створкам моллюска в полной мере раскрываться.

Биссус, также, может удерживать на банке нитчатые водоросли, что объясняет их тяготение к пробам с большой долей мидий Т-морфотипа (Хайтов, 1999). Большое количество нитчатых водорослей создаёт условия для оседания на банку личинок хирономид (Salovius, Kraufvelin, 2004), позволяя, в свою очередь, объяснить их связь с долей мидий Т-морфотипа.

Виды-оппортунисты, такие как полихеты *Polydora quadrilobata*, *Capitella capitata* и *Fabricia sabella*, тяготеют к пробам с большой долей мидий Т-морфотипа. Показано, что эти виды заселяют недавно вымершие сообщества (Хайтов, 1999). Следовательно, можно говорить, что мидии Т-морфотипа более обильны на тех участках мидиевой банки, где недавно произошло вымирание, которое периодически происходит а таких поселениях (Хайтов, 1999). Кроме того, полученные нами результаты позволяют отметить серьёзные различия между сообществами Вороньей губы и Лувеньгского архипелага. Мидиевые банки Вороньей губы характеризуются высокими значениями обилий мёртвых моллюсков и бокоплавов. Мы не можем однозначно утверждать, связаны эти различия с географическими характеристиками мест обитания мидий или с разницей во времени взятия проб, но наличие корреляции можем с уверенностью констатировать.

## Выводы

- 1) Закономерности, выявленные нами для мидиевых банок Лувеньгского архипелага, характерны и для сообществ Вороньей губы
- 2) Избыток в поселении *M. trossulus* ведет к гибели моллюсков и увеличению численности нитчатых водорослей и хирономид.
- 3) Высокая концентрация *M. trossulus* приурочена к местам, где велико обилие видов-оппортунистов, характерных для мест, где недавно произошло разрушение сообщества.

## Благодарности

Автор считает своим долгом выразить благодарность всем участникам XLV-LVII Беломорских экспедиций Лаборатории Экологии Морского Бентоса за помощь в сборе и

обработке материала, а также Кандалакшскому государственному природному заповеднику за предоставленные возможности для проведения исследований.

Огромную благодарность автор желает выразить своему научному руководителю Вадиму Михайловичу Хайтову, без участия которого данная работа не была бы написана.

## Список литературы

- 1) Бритиков А. (2022) Влияние мидий на жизнедеятельность литоральных брюхоногих моллюсков за счет прикрепления к ним биссусных нитей. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории Экологии Морского Бентоса.
- 2) Воронова Т. (2016). Влияние осадконакопления на смертность беломорских мидий. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории Экологии Морского Бентоса.
- 3) Ершова Т. (2022) Защитные реакции беломорских *Mytilus edulis* и *M. trossulus* в ответ на сигналы от *Asterias rubens*. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории Экологии Морского Бентоса.
- 4) Кулаковский Э.Е., Сухотин А.А., Халаман В.В.(1993) Формирование поселений беломорских мидий в условиях марикультуры в разных районах губы Чупа (Кандалакшский залив) // Исследования по марикультуре мидий на Белом море.-Санкт-Петербург.-1993.-с.24-41.
- 5) Макарычева А. (2017) Гидробиологические исследования в Кандалакшском заповеднике. За 2017 г. Ежегодные отчеты, депонированные в библиотеке Кандалакшского государственного заповедника. Лаборатория экологии морского бентоса (гидробиологии)
- 6) Наумов А. Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. – 2006.
- 7) Нужин И. (2022) Влияние таксономического состава смешанных поселений *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 и *M. trossulus* Gould, 1850 на структуру сообществ мидиевых банок. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории Экологии Морского Бентоса.
- 8) Стрелков, П. П., В. М. Хайтов, and М. В. Католикова. “Голубые ракушки.” Природа 6 (2012): 51-56.
- 9) Хайтов, Вадим Михайлович. “Сообщества донных беспозвоночных, связанные с естественными плотными поселениями мидий на мелководьях Белого моря (структура, динамика, биотические взаимоотношения).” (1999).
- 10) Халаман В.В., Кулаковский Э.Е.(1993) Формирование сообщества макрообрастания на искусственных субстратах в условиях мидиевой культуры на Белом море // Исследования по марикультуре мидий на Белом море.-Санкт-Петербург.-1993.-с.83-100.

- 11) 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.
- 12) Chambers, J. M. and Hastie, T. J. (1992) Statistical Models in S, Wadsworth & Brooks/Cole.
- 13) Katolikova M, Khaitov V, Väinölä R et al (2016) Genetic, ecological and morphological distinctness of the blue mussels *mytilus trossulus* gould and *m. Edulis* l. In the white sea. PLoSOne11:e0152963
- 14) Khaitov, Vadim & Marchenko, Julia & Katolikova, Marina & Väinölä, Risto & Kingston, Sarah & Carlon, David & Gantsevich, Mikhail & Strelkov, Petr. (2021). Species identification based on a semi-diagnostic marker: Evaluation of a simple conchological test for distinguishing blue mussels *Mytilus edulis* L. and *M. trossulus* Gould. PLOS ONE. 16. e0249587. 10.1371/journal.pone.0249587.
- 15) Salovius, Sonja, and Patrik Kraufvelin. "The filamentous green alga *Cladophora glomerata* as a habitat for littoral macro-fauna in the northern Baltic Sea." *Ophelia* 58.2 (2004): 65-78.
- 16) Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, McGlinn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J (2022). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-4, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- 17) R Core Team (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- 18) H. Wickham. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016.