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

**Лаборатория Экологии Морского Бентоса**

**(гидробиологии)**



Андрей Шилонцев

2023

Исследование конкурентных отношений беломорских мидий Mytilus edulis и M. trossilus

В Белом море обитает два вида мидий: Mytilus edulis (ME) и M. trossulus (MT). Считается, что ME - нативный вид, а MT - вид-вселенец. О взаимоотношениях ME и MT известно достаточно мало. Эти два вида могут формировать смешанные поселения, причём соотношение численностей двух видов может варьировать в очень широких пределах. Эта вариация может объясняться, в частности, конкурентными отношениями: в одних условиях побеждает один вид, в других - другой. В полевом эксперименте мы оценили уровень смертности двух видов в зависимости от соотношения численностей двух видов (таксономический состав) и общей плотности поселения моллюсков. Мидий рассадили в контейнеры (200х100х96мм), которые были разбиты на три категории по соотношению численностей двух видов: MT-dominated (соотношение MT:ME 4:1), Mixed (1:1) и ME-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). Каждое сочетание было в 3 повторностях. В течение двух месяцев эти контейнеры содержались в условиях верхней сублиторали (глубина около 1 м). После окончания экспозиции мы оценили количество живых и мёртвых мидий каждого вида в каждом контейнере.

Согласно построенной линейной модели, описывающей связь вероятности гибели мидии с ее видом, типом садка и плотностью поселения, смертность MT (в садках MT-dominated: 20.1%, Mixed: 18.0% и ME-dominated: 26.7% погибших моллюсков) оказалась статистически значимо выше, чем смертность ME (MT-dominated: 5.4%, Mixed: 4.9% и ME-dominated: 7.9%). Согласно этой модели, угловые коэффициенты регрессии, описывающей связь смертности с плотностью поселения, не отличались значимо от нуля для садков ME-domiated и MT-domiated. Однако была выявлена значимая положительная зависимость смертности как MT, так и ME, от плотности поселения в случае садков типа Mixed. То есть в условно одновидовых поселениях (ME-domiated и MT-domiated) смертность не зависела от плотности поселения, в то время как в смешанных поселениях (Mixed), по мере возрастания обилия, происходило увеличение смертности у обоих видов. Полученный результат хорошо согласуется с предположением о наличии высокой конкуренции между видами. Более сильным конкурентом, вероятно, является ME, смертность которой была значительно ниже во всех типах садков.

# Введение

Конкуренция - важный тип межвидовых отношений, оказывающий на сообщество не меньшее влияние чем хищничество и паразитизм (Birch 1957).

Представители рода *Mytilus*, также известные как мидии - двустворчатые моллюски широко распространеные по всему северному полушарию. Как и некоторые другие *Bivalvia*, мидии могут выделять биссус: прочные и липкие белковые нити (Tamarin, Lewis, and Askey 1976; Brown 1952). Скрепляясь биссусом, моллюски образуют крупные плотные поселения на литоралях и сублиторалях, которые называют мидиевми банками (Федяков 1986; Kautsky 1982). 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, Seed, and Koehn 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 and 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 связанно 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 биссусс. Мидии облепляют им особь вида-конкурнета, блокируя ей перемещение и питание (Шеламова 2022; Шалагаева 2018; Liu et al. 2011).

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 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 длинной. 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 жёлтого 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 and Lentsman 2016; Нужин, n.d.), но считали, что из первой точки собраны большей частью *M.edulis* а из второй - *M.trossulus*.

### Постановка эксперимента

Мидий рассадили в контейнеры (200х100х96мм), которые были разбиты на три категории по соотношению численностей двух видов: *MT-dominated* (cоотношение *M.trossulus*:*M.edulis* 4:1), *Mixed* (1:1) и *ME-dominated* (1:4).

Таблица 1. Содержимое экспериментальных садков.

| Тип садка | Доля *M.trossulus* | Колличество | 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 мёртвых моллюсков после отмывки от ила высушили. Далее у живых моллюсков мы измеряли длину раковины с точностью до 1 мм с помощью электронного штангенциркуля. У мёртвых моллюсков мы измеряли только те створки, на которых была нанесена метка. У небольшого числа мёртвых 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 отнесён к одному из трёх 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 зависимая переменная в линейной модели, основанной на биномиальном распределении. Таким образом, эта модель оценивала вероятность мидии оказаться мёртвой 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

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 неё шанс погибнуть.

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

| term | estimate | std.error | statistic | p.value |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| (Intercept) | 1.3991241 | 1.5258856 | 0.916926 | 0.3591814 |
| SpeciesMT | 1.4499962 | 0.1888357 | 7.678611 | 0.0000000 |
| N | -0.0466793 | 0.0169106 | -2.760361 | 0.0057738 |
| typeMixed | -2.1625382 | 0.6154605 | -3.513691 | 0.0004419 |
| typeMT-dominated | -1.1159008 | 0.5287012 | -2.110645 | 0.0348028 |
| L | -0.1258086 | 0.0515451 | -2.440746 | 0.0146569 |
| N:typeMixed | 0.0195261 | 0.0064734 | 3.016376 | 0.0025582 |
| N:typeMT-dominated | 0.0092601 | 0.0061891 | 1.496204 | 0.1346004 |
| N:L | 0.0015234 | 0.0005795 | 2.628769 | 0.0085695 |

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.

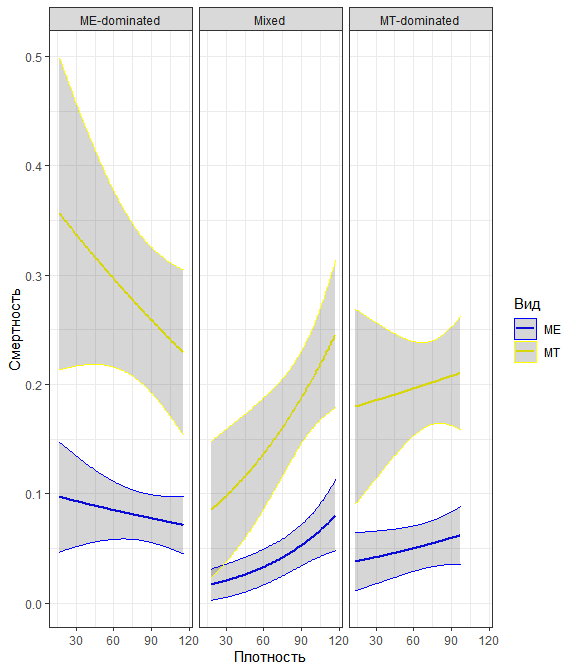


Рисунок 1. Зависимость вероятности гибели миди разных видов от типа садка и плотности поселения (значение размера мидии взято, как среднее)

Таблица 3. Оценка значимости угловых коэффициентов линии регресси для разных видов мидий в разных типах контейнеров.

| type | Species | N.trend | std.error | statistic | p.value |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| ME-dominated | ME | -0.0049433 | 0.0039152 | -1.2625810 | 0.2067398 |
| Mixed | ME | 0.0145828 | 0.0050991 | 2.8598560 | 0.0042383 |
| MT-dominated | ME | 0.0043168 | 0.0047113 | 0.9162577 | 0.3595318 |
| ME-dominated | MT | -0.0049433 | 0.0039152 | -1.2625810 | 0.2067398 |
| Mixed | MT | 0.0145828 | 0.0050991 | 2.8598560 | 0.0042383 |
| MT-dominated | MT | 0.0043168 | 0.0047113 | 0.9162577 | 0.3595318 |

# 

# Обсуждение результатов

Смертность мидий в контейнерах типов *ME-dominated* и *ME-dominated* не зависит от плотности, но смертность в контейнерах типа *Mixed* - возрастают с увеличением плотности. Это значит, что повеление мидий в контейнерах типа *Mixed* отличается от поведения мидий в других контейнерах. А так как контейнеры разделялись на группы по соотношению численности видов, можно с уверенностью сказать, что поведение мидий зависит от таксономического состава поселения. Это доказывает, что между *M. edulis* и *M. trossulus* есть конкуренция.

При том, M. trossulus менее конкурентоспособен в смоделированном типе поселения - мидиевой банке. Ведь его смертность во всех контейнерах выше, чем смернтность M. edulis. Так же в контейнерах типа Mixed с увеличением плотности смертность M. trossulus расёт быстрее, чем смертность M. edulis.

# Список литературы

Birch, L Charles. 1957. “The Meanings of Competition.” *The American Naturalist* 91 (856): 5–18.

Brown, CH. 1952. “Some Structural Proteins of Mytilus Edulis.” *Journal of Cell Science* 3 (24): 487–502.

Gause, George Francis. 2019. *The Struggle for Existence: A Classic of Mathematical Biology and Ecology*. Courier Dover Publications.

Katolikova, Marina, Vadim Khaitov, Risto Väinölä, Michael Gantsevich, and Petr Strelkov. 2016. “Genetic, Ecological and Morphological Distinctness of the Blue Mussels Mytilus Trossulus Gould and m. Edulis l. In the White Sea.” *PLoS One* 11 (4): e0152963.

Kautsky, N. 1982. “Growth and Size Structure in a Baltic Mytilus Edulis Population.” *Marine Biology* 68: 117–33.

Khaitov, Vadim M, and Natalia V Lentsman. 2016. “The Cycle of Mussels: Long-Term Dynamics of Mussel Beds on Intertidal Soft Bottoms at the White Sea.” *Hydrobiologia* 781: 161–80.

Koehn, Richard K. 1991. “The Genetics and Taxonomy of Species in the Genus Mytilus.” *Aquaculture* 94 (2-3): 125–45.

Lenth, Russell V. 2023. *Emmeans: Estimated Marginal Means, Aka Least-Squares Means*. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.

Liu, Guangxu, Erin Stapleton, David Innes, and Raymond Thompson. 2011. “Aggregational Behavior of the Blue Mussels Mytilus Edulis and Mytilus Trossulus: A Potential Pre-Zygotic Reproductive Isolation Mechanism.” *Marine Ecology* 32 (4): 480–87.

McDonald, JH, Ray Seed, and RK Koehn. 1991. “Allozymes and Morphometric Characters of Three Species of Mytilus in the Northern and Southern Hemispheres.” *Marine Biology* 111: 323–33.

R Core Team. 2023. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.

Tamarin, Arnold, Pathicia Lewis, and Joan Askey. 1976. “The Structure and Formation of the Byssus Attachment Plaque in Mytilus.” *Journal of Morphology* 149 (2): 199–221.

Väinölä, Risto, and Petr Strelkov. 2011. “Mytilus Trossulus in Northern Europe.” *Marine Biology* 158: 817–33.

Нужин, Илья. n.d. “Избирательность Морских Звезд Asterias Rubens При Нападении На Мидий Mytilus Edulis и Mytilus Trossulus в Кандалакшском Заливе Белого Моря.”

Федяков, Вячеслав Викторович. 1986. *Закономерности Распределения Моллюсков Белого Моря*. Akademija nauk SSSR Zoologicheskij Institut.

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)*.

Шеламова, В. 2022. “Механизм Конкуренции Мидий Mytilus Edulis Linnaeus, 1758иM. Trossulus Gould, 1850.”