

А. Макарычева

Взаимодействие морских звезд *Asterias rubens* с беломорскими мидиями *Mytilus edulis* и *M. trossulus*

Введение

Как показали наши предыдущие исследования, два морфологически близких вида мидий (*Mytilus edulis* и *M. trossulus*), обитающих в Белом море, по-разному взаимодействуют с морскими звездами *Asterias rubens*, питающимися ими (Хайтов, Макарычева, 2016; Khaitov et al., 2018). В нескольких экспериментах было показано, что хищники с большей вероятностью атакуют мидий морфологически близких к *M. trossulus*, чем мидий морфологически близких к *M. edulis* (Khaitov et al., 2018). К тому же, было выявлено, что *Asterias rubens* с большей вероятностью атакуют мидий того морфотипа, относительное обилие которого в данной агрегации меньше (Макарычева, 2016), а чем выше доля мидий, морфологически близких к *M. trossulus*, в поселении, тем выше вероятность атаки мидий морскими звездами (Макарычева, 2017).

Вместе с тем, некоторые вопросы остались без ответа. Так, например, во всех предыдущих экспериментах (Макарычева, 2017; Khaitov et al., 2018) мидии, морфологически близкие к *M. trossulus* (Т-морфотип) были собраны из одного местообитания, а мидии близкие к *M. edulis* (Е-морфотип) из другого. Это ставит под сомнение основной вывод этих работ, а именно, что звезды различают морфотипы мидий. Вполне вероятно, что они с большей вероятностью атакуют мидий Т-морфотипа из-за того, что они были собраны из того местообитания, где они по каким-то причинам ослаблены и не демонстрируют противодействия хищникам. Иными словами, в прошлых работах два фактор «происхождение», то есть то, откуда были взяты мидии, и фактор «морфотип» не были изолированы. Анализ, в котором бы эти два фактора были бы рассмотрены, как равноправные, и стал первой задачей нашей работы.

Второй аспект, оставшийся без внимания в предыдущих работах, связан с тем, насколько выявленная асимметрия в реакции морских звезд на *Mytilus edulis* и *M. trossulus* проявляется в естественных условиях. В естественных условиях мидии двух видов, обитающих в Белом море, образуют смешенные агрегации, то есть их соотношения могут варьировать от поселения к поселению и какова роль хищников в формировании этой изменчивости пока неясно. Однако, если предсказания предыдущих работ верны, то

следует ожидать, что в сублиторали, где звезды обильны, частота мидий Т-морфотипа должна быть существенно ниже, чем на литорали, где звезды практически не встречаются.

В данной работе мы попытались заполнить указанные пробелы и проверить роль морфотипа мидий в выборе жертвы морскими звездами и оценить, насколько предсказанные в предыдущих работах закономерности проявляются в естественных поселениях, существующих на литорали и в сублиторали.

Материалы и методика

Определение видов мидий

Для различия мидий мы пользовались морфологическим признаком (Золоторев, Шурова, 1997; Khaitov et al., 2012; Katolikova et al., 2016; Khaitov et al., 2018), который демонстрирует высокую корреляцию с генетическим статусом мидии. Но так как совпадение признака и видового статуса не 100%, мы в дальнейшем будем говорить не о видах мидий, а о двух морфотипах.

Для оценки принадлежности мидии к тому или иному морфотипу анализировали паттерн закладки перламутрового слоя в районе лигамента (рис. 1). Мидий, у которых полоска призматического слоя доходила до вершины раковины, мы относили к морфотипу Т (мидии морфологически близкие к *M. trossulus*), остальных - к морфотипу Е (мидии морфологически близкие к *M. edulis*).

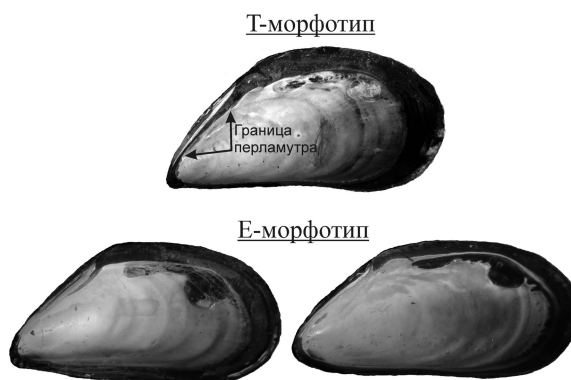


Рисунок 1. Внутренняя поверхность раковины у мидий разных морфотипов. Стрелками показана граница между перламутровым и призматическим слоем в районе лигамента.

Сбор животных для экспериментов

Материал для проведения экспериментов был собран в августе 2018 года. Сбор моллюсков был проведен в двух точках (рис. 2). В точке №1, которая находилась на литорали губы Воронья (рис. 2) преобладают *M. edulis* (Katolikova et al., 2016.). Точка №2 располагалась на корге в проливе между о. Олений и о. Телячий. В этом районе в поселениях преобладают *M. trossulus* (Katolikova et al., 2016.).

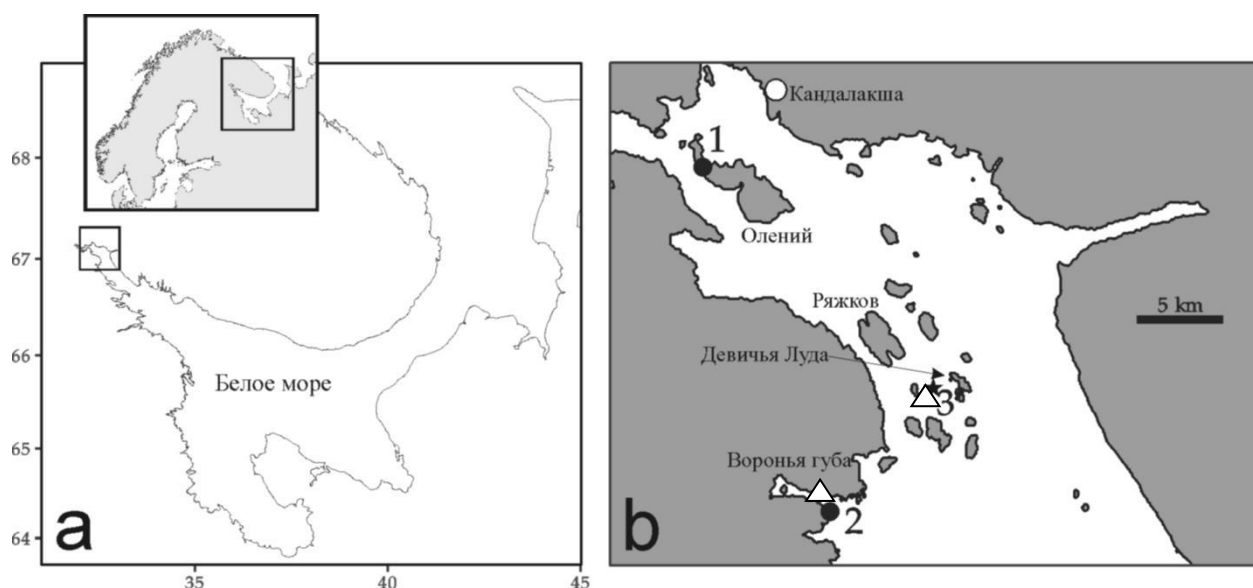


Рисунок 2. Карта-схема района проведения исследования (а). Вершина Кандалакшского залива (b) и расположение точек сбора мидий №1 и №2 (черные кружки) и точка проведения экспериментов №3 (звездочка). Точки сбора проб для описания естественных поселений мидий помечены треугольниками.

Все отобранные моллюски далее были вывешены в сетках (размер ячеек 5 мм) в море и содержались там не менее 2 дней вплоть до высадки в экспериментальные садки.

Проведение эксперимента

В целом, эксперименты, проведенные в 2018, году повторяли план экспериментов, проведенных в 2017 году (Макарычева, 2017). Для эксперимента были подготовлены

садки, созданные из кафельной плитки 25 x 25 см и пластикового бортика высотой 3 см (рис. 3). Каждый садок получил индивидуальный номер. На каждую плитку было высажено по 60 мидий (их количество пришлось сократить, по сравнению с прошлыми экспериментами), но в разных соотношениях (по 10 садков каждого типа). На часть пластин было высажено по 60 особей, собранных в точке №1; на вторую часть пластин было высажено 30 особей, собранных в точке №1, и 30 особей, собранных в точке №2; на третью часть пластин было высажено по 60 особей, собранных в точке №2.

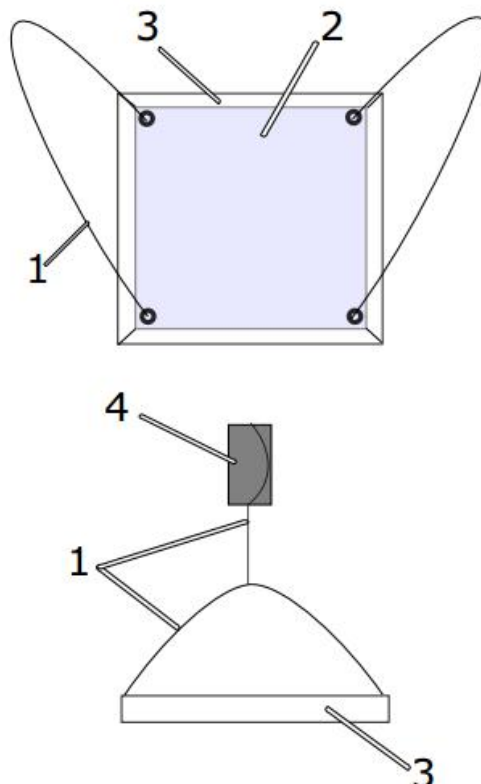


Рисунок 3. Схема устройства садков и внешний вид садка. 1 – шнур (диаметр 4 мм); 2 – кафельная плитка (25x25 см); 3 - уголок из ПВХ (3 x 3 см); 4 – цилиндрический боек из пенопласта (диаметр – 80 мм)

Перед началом эксперимента все садки были установлены в литоральной луже на литорали острова Ряжков. Эта литоральная лужа располагалась в затишных условиях, во время отлива глубина лужи составляла около 10 см. Мидии были выдержаны в описанной луже в течение 24 часов (два приливных цикла). В это время все высаженные мидии прикрепились биссусом (мидий, выползших за пределы садка, обнаружено не было). После этого пластины были перенесены в точку постановки эксперимента.

Эксперимент был поставлен в сублиторали около луды Девичей (рис. 2). Садки, с привязанными к ним поплавками, были опущены вдоль береговой линии на глубине около 2 м и оставлены на 5 дней. По окончании эксперимента, во время отлива площадки вместе с мидиями и морскими звездами, напавшими на них, поднимались и подвергались дальнейшему анализу.

Все моллюски и звезды были извлечены из садков. У звезд был измерен диаметр и вес, после чего их выпустили в море. Створки съеденных мидий были высушены и получали индивидуальный номер. Мидий, не съеденных звездами, мы сварили и очистили от мягких тканей. Каждая мидия также получила индивидуальный номер. Далее у всех мидий мы измеряли длину створки (L) и определяли морфотип.

Всего был проведен один эксперимент, в котором участвовало 30 садков. Подробное описание экспериментов, проведенных в 2017 году, можно прочитать в соответствующей работе (Макарычева, 2017).

Сбор проб

В вершине Кандалакшского залива были взяты две серии проб из двух разных точек. Первая находилась в губе Вороней, вторая – около острова Поперечного (рис. 2). Данные точки были выбраны по причине того, что в них находятся мидиевые банки, на которых активно питаются морские звезды *Asterias rubens*.

Для взятия проб в сублиторали использовали дночерпатель Петерсена с площадью захвата 1/40 кв. м. Для поиска друз мидий в сублиторали водолаз осматривал дно и после обнаружения друз, на которых были представлены скопления звезд, опускал на дружку дночерпатель и захлопывал его. Далее дночерпатель поднимали на борт лодки и из него вынимали содержимое (рис. 4). В каждой из точек в сублиторали было взято по 6 проб. Далее на литорали тех же точек было взято по 3 пробы при помощи рамки площадью 1/40 кв. м (так же выбирались места, заселенные мидиями).



Рисунок 4. Друза мидий, поднятая из сублиторали, с питающимися морскими звездами. Видны мертвые мидии, предположительно съеденные звездами.

В дальнейшем из проб были извлечены морские звезды. У них был измерен диаметр и вес, после чего их выпустили в море. Из моллюсков выбирались створки мертвых мидий, после чего они были высушены и учтены отдельно. Остальные мидии очищались от мертвых тканей и подвергались дальнейшей обработке. У каждой мидии была измерена длина (L) и был определен морфотип.

Математическая обработка

Для статистической обработки данных был использован язык программирования R (R Core Team, 2018). Визуализация результатов математической обработки осуществлялась средствами пакета ggplot2 (Wickham, 2009)

На основании полученных данных было построено три регрессионных модели. Модель №1 - это была смешанная линейная модель (Хайтов, Варфоломеева, 2017 https://varmara.github.io/linmodr/12_GLMM_binary.html#1), которая описывала связь

вероятности быть съеденной для экспериментальных мидий с несколькими факторами. Биномиальная переменная отклика принимала значение 1, если мидия была съедена и 0 – если нет. В качестве предикторов были взяты происхождение мидии (**Origin**, Воронья губа или остров Телячий), количество звезд, найденных на садке (**N**), длина створки мидии (**L**), морфотип особи (**Morph**), а в качестве случайного фактора в этой модели использовался садок (**Box**). В модели были учтены все взаимодействия факторов, но некоторые из них были отброшены в соответствии с протоколом обратного пошагового отбора оптимальной модели (backward selection).

Следующая модель № 2 отражала связь между долей живых мидий Т-морфотипа в пробе и позицией друзы. Биномиальная переменная отклика принимала значение 1, если мидия Т-морфотипа и 0, если Е-морфотипа. Предикторами для этой переменной являлись место взятия проб (**Place**) и положение мидии (**Position**, сублитораль или литораль), а также их взаимодействия.

Последняя модель №3 описывала связь между вероятностью встречи мидий Т-морфотипа в сублиторальных пробах с параметрами мидий и параметрами друз (табл. 3). Зависимая биномиальная переменная – морфотип мидии (**Morph**, принимала значение 1, если морфотип-Т и 0, если морфотип-Е), предикторы – место постановки (**Place**, Воронья губа / Поперечный остров), состояние мидии (**Cond**, мертвая или живая), длина мидии (**L**), биомасса звезд, атаковавших данную друзу (**Biomass**). Рассматривались только взаимодействия первого уровня, все незначимые элементы модели были отброшены в соответствии с протоколом обратного пошагового отбора.

Результаты и обсуждения

Из данных таблицы 1 следует, что существует статистически достоверная связь между происхождением мидии и вероятностью быть съеденной: моллюски с острова Телячий были атакованы чаще. Такой результат может объясняться тем, что в этом месте живет больше особей Т-морфотипа. Так же не исключено, что условия сред между мест проведения и взятия мидий морфотипа Т различаются больше, чем между тем же местом эксперимента и Вороней губой, в следствие чего мидии с Телячьего были более ослаблены, а значит и более доступны для звезд. Но, несмотря на то, что был включен фактор происхождения моллюсков, результаты предыдущих экспериментов подтверждаются: морские звезды чаще атакуют мелких мидий и мидий морфотипа Т, что подтверждает выводы предыдущих работ.

В основе предпочтительно атаки именно особей Т-морфотипа могут лежать несколько механизмов. Предпочтение в питании может быть связано с различной тонкостью створок у морфотипов Т и Е. Такое различие было обнаружено у *M. edulis* и *M. trossulus* в шотландских фьордах (Beaumont et al, 2008) и в Белом море (Мухортова, 2011). Весьма вероятно, что более тонкие створки мидий морфотипа Т звездам легче приоткрыть во время питания. Возможно, вследствие меньшей толщины створок мидий морфотипа Т, мускул-замыкатель держится менее крепко, чем у мидий морфотипа Е, что позволяет звездам легче разрывать его. Не менее валидным предположением можно считать то, что на выбор *Asterias rubens* возможно повлияли химические сигналы, выделяемые мидиям. В недавних исследованиях (Zimmer et al., 2016) было установлено, что хищники способны реагировать на так называемые кистонины (KEYSTONEin) – вещества, участвующие в работе иммунной системы, минерализации раковины. Не исключено, что у беломорских мидий эти вещества различаются, а химические сигналы от мидий морфотипа Т более привлекательны для морских звезд.

Табл. 1. Параметры модели, описывающей связь между вероятностью быть съеденной и параметрами мидий (приведена только фиксированная часть модели)

| | Оценка параметра модели | Стандартная ошибка оценки параметра | Уровень значимости |
|---|-------------------------|-------------------------------------|--------------------|
| Свободный член | -0.01090 | 0.19232 | 0.9548 |
| Morph (Т – базовый уровень) | 0.34900 | 0.15096 | 0.0208 * |
| scale(L) | -0.28802 | 0.06174 | <0.0001 *** |
| Origin (Воронья губа – базовый уровень) | -0.80434 | 0.20020 | <0.0001 *** |

Из данных модели, описывающей вероятность встретить живой морфотип Т в пробах, можно вывести несколько статистически значимых закономерностей. Во-первых, чаще мидии этого морфотипа встречаются в Вороней губе, чем на о-ве Поперечном (рис. 5). Во-вторых, мидий Т-морфотипа с большей вероятностью можно встретить в

сублиторали, чем на литорали (рис. 5). Последнее противоречит предсказаниям, которые можно сделать на основании предыдущих исследований. Мы ожидали, что на литорали Т-морфотипа будет больше, так как в сублиторали они более подвержены нападению звезд. Однако полученный результат можно объяснить конкурентными отношениями между двумя видами моллюсков: в некоторых работах было показано, что *M. edulis* более конкурентоспособны (Воронова, 2018; Шалагаева, 2018). Таким образом мидии морфотипа Е могли занять нишу менее населенную звездами и вытеснить оттуда в сублитораль мидий морфотипа Т. Кроме того, на литорали есть еще один хищник, который также может регулировать обилие мидий Т-морфотипа - это кулики-сороки. В предыдущих исследованиях было выявлено, что эти птицы, как и морские звезды, чаще атакуют моллюсков Т-морфотипа (Нематова, Евдокимова, 2018; Катасонова, Кирцидели, 2017).

Табл. 2. Параметры модели, описывающей связь между долей Т-морфотипа в пробе и позицией друзы (Воронья губа/о-в Поперечный; сублитораль/литораль)

| | Оценка параметра модели | Стандартная ошибка оценки параметра | Уровень значимости |
|--|-------------------------|-------------------------------------|--------------------|
| Свободный член | -1.41026 | 0.09635 | <0.0001 *** |
| Place (Базовый уровень – Воронья губа) | 1.21501 | 0.11257 | <0.0001 *** |
| Position (Базовый уровень - сублитораль) | 0.66619 | 0.14245 | <0.0001 *** |
| Place:Position | -0.48038 | 0.16852 | 0.00436 ** |

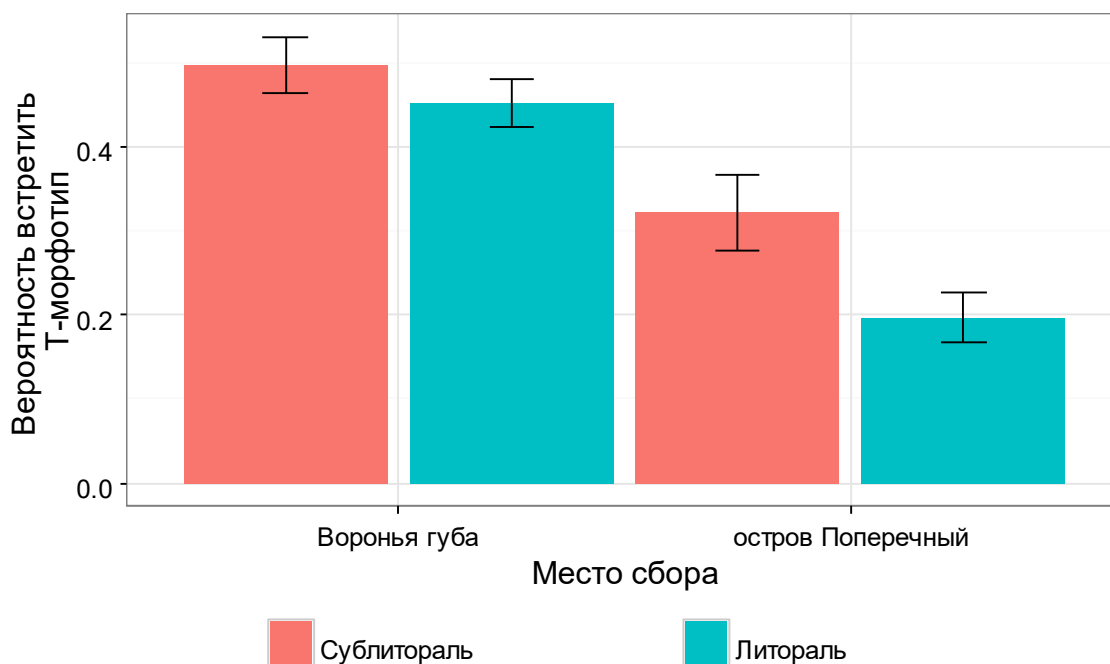


Рис. 5. Вероятность встретить мидий Т-морфотипа в разных местах (сублиторали и литорали) среди живых мидий, формирующих друзы. Предсказания модели №2. «Усы» отражают 95% доверительные интервалы.

Модель №3, построенная на основе данных о мидиях только из сублиторали (табл. 3), также дает возможность говорить о статистически значимых связях вероятности встретить морфотип Т с предикторами. Во-первых, чем меньшего размера мидия, тем выше вероятность, что морфологически она близка к *M. trossulus* (табл. 3). Во-вторых, как и в предыдущей модели, мидии морфотипа Т чаще встречаются в Вороней губе (рис. 6). Но самым интересным для нас результатом является то, что мертвые мидии чаще оказываются мидиями Т-морфотипа (рис. 6). Если принять, что мертвые мидии были съедены морскими звездами, то этот результат хорошо согласуется с экспериментами. К сожалению у нас нет однозначных доказательств того, что представленные в друзах мертвые моллюски погибли именно в результате атаки морских звезд. Однако визуально они выглядели точно так же, как выглядят моллюски, атакованные звездами в условиях аквариальных экспериментов (персональное сообщение В. М. Хайтова). Если мертвые моллюски, действительно, появляются в результате атаки хищников, а не в результате гибели от старости или иных причин, то это значит, что и в естественных поселениях моллюсков морфотип Т атакуется чаще.

Вне зависимости от механизмов предпочтительного выбора хищниками мидий Т-морфотипа, который, видимо, существует, в настоящий момент мы не можем однозначно утверждать, что морские звезды могут эффективно сокращать обилие мидий Т-морфотипа. Мы наблюдаем, что среди мидий вероятно съеденных морскими звездами чаще встречается морфотип Т. Однако предсказанного в предыдущих работах (Khaitov et al. 2018) меньшего обилия мидий морфотипа Т в местах, где обильны звезды, по сравнению с местами, где их нет, мы не наблюдали. Скорее, наблюдалась обратная картина.

Табл. 3. Параметры модели, описывающей связь между вероятностью встретить морфотип Т с параметрами мидий и параметрами друз.

| | Оценка параметра модели | Стандартная ошибка оценки параметра | Уровень значимости |
|--|-------------------------|-------------------------------------|--------------------|
| Свободный член | 0.5684362 | 0.2215451 | 0.010294 * |
| Place (Базовый уровень – Воронья губа) | 0.9185408 | 0.1809663 | <0.0001 *** |
| Cond (Базовый уровень - мертвая) | 0.4977021 | 0.1436159 | 0.000529 *** |
| L | -0.0549866 | 0.0063911 | <0.0001 *** |
| Biomass | 0.0004605 | 0.0031249 | 0.882842 |
| Place:Biomass | -0.0121748 | 0.0045906 | 0.007998 ** |

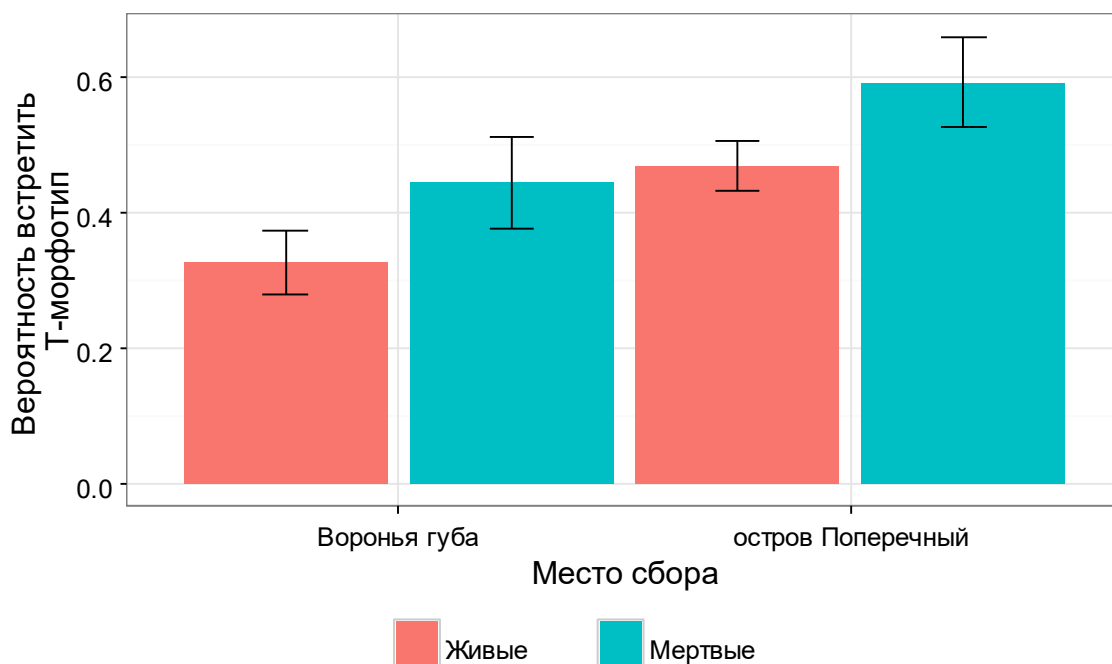


Рис. 6. Вероятность встретить мидий Т-морфотипа среди живых и мертвых мидий в разных местах. Предсказания модели №3. Для построения графика длина моллюсков была принята равной среднему значению. «Усы» отражают 95% доверительные интервалы.

Выводы

1. Морфотип мидий играет роль как самостоятельный фактор, изолированный от фактора «происхождение мидии».
2. Морские звезды чаще атакуют мидий Т-морфотипа.
3. В естественных условиях среди мертвых моллюсков, вероятно атакованных морскими звездами, чаще встречаются особи Т-морфотипа.
4. Доказательств того, что звезды могут эффективно регулировать численность мидий Т-морфотипа в естественных поселениях не получено.

Благодарности

Я хотела бы поблагодарить моего научного руководителя В.М. Хайтова, всех участников LIV Беломорской экспедиции, а так же сотрудников Кандалакшского заповедника за неоценимую помощь и поддержку в проведении научных работ. Особенно

я признательна А. Е. Горных, который самоотверженно нырял с дночерпателем для сбора друз в сблиторали.

Список литературы

Воронова Т. 2018 Оценка роли межвидовой и внутривидовой конкуренции в смешанных поселениях *Mytilus edulis* и *M.trossulus* в Кандалакшском заливе Белого моря. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии).

Золотарев В.Н., Шурова Н.М. 1997 Соотношение призматического и перламутрового слоев в раковинах мидий *Mytilus trossulus*. Биология моря. Vol.23

Катасонова М. , Кирцидели Ю. 2017 Взаимоотношения беломорских мидий и куликов-сорок на мидиевых банках. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии).

Макарычева А.. 2016 Факторы, влияющие на выбор мидий определенного вида, в питании морских звезд *Asterias rubens*. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории Экологии Морского Бентоса (гидробиологии).

Макарычева А.. 2017 Взаимодействие морских звезд *Asterias rubens* с беломорскими мидиями *Mytilus edulis* и *M. trossulus*. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории Экологии Морского Бентоса (гидробиологии).

Мухортова А. 2011 Морфологические различия *Mytilus edulis* и *Mytilus trossulus* по толщине раковины. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории Экологии Морского Бентоса (гидробиологии).

Нематова Р., Евдокимова А. 2018 Питание куликов-сорок в смешанных поселениях *Mytilus edulis* и *Mytilus trossulus* на литоральной мидиевой банке в Кандалакшском заливе Белого моря. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории Экологии Морского Бентоса (гидробиологии).

Хайтов В.М., Макарычева А.Ю. 2016. Взаимоотношения беломорских мидий и морских звезд *Asterias rubens*. Материалы XVIII научного семинара “Чтения памяти К. М. Дерюгина”.

Хайтов В. М., Варфоломеева М. А., 2017. Смешанные модели для бинарных зависимых величин. https://varmara.github.io/linmodr/12_GLMM_binary.html#1

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).

Beaumont A. R., Hawkins M. P., Doig F. L., Davies I. M., Snow M.. 2008. Three species of *Mytilus* and their hybrids identified in a Scottish Loch: natives, relicts and invaders? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 367.

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. Vol. 11, P. e0152963. doi:10.1371/journal.pone.0152963

Khaitov V., Katolikova M., Skazina M., Gantsevitch M., Strelkov P. 2012. The simple conchological feature allows discriminating of *Mytilus edulis* L. and *M. trossulus* Gould in the White Sea hybrid zone. 47th European Marine Biology Symposium. Arendal, Norway, 3-7 September 2012.

Khaitov V., Makarycheva A., Gantsevich M., Lentsman N., Skazina M., Gagarina A., Katolikova M., Strelkov P. 2018 Discriminating Eaters: Sea Stars *Asterias rubens* L Feed Preferably on *Mytilus trossulus* Gould in Mixed Stocks of *Mytilus trossulus* and *Mytilus edulis* L. *The Biological Bulletin*. 234 (2): 85-95.

R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Wickham H., 2009. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York.

Zimmer R. K., Ferrier G. A., Zimmer C. A. 2016 KEYSTONEin: A glycoprotein cue drives predation on mussels and structures rocky intertidal communities // MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES, Vol. 560: 199–206,