

Эколого-биологический центр “Крестовский остров”

Лаборатория Экологии Морского Бентоса

(гидробиологии)



К. Федорова

**Характеристика смешанных поселений беломоских мидий на литоральных
фукоидах**

Санкт-Петербург

2024

В данной работе был проанализирован таксономический состав *Mytilus trossulus* и *Mytilus edulis* на фукоидах, мы смотрели на степень прибойности, вид фукоида а так же плотности поселения. Мы выяснили, что оба вида предпочитают жить в затишных местах, на *Ascophyllum nodosum* расхождения ниш не было, однако на *Fucus vesiculosus* прибойность сильно влияет на преобладание того или иного вида. Сами фукоиды влияют лишь опосредованно, и как отдельный фактор не оказывают воздействия на мидий.

Введение

Понятие «экологическая ниша» было впервые введено американским экологом Джозефом Градинером в начале 20 века (Grinnell 1917). В 1917 году он описал нишу как «позицию вида в естественном окружении», подчеркивая взаимосвязь между видом и его средой обитания. В структуре экосистем концепция экологических ниш играет ключевую роль в понимании того, как разные виды сосуществуют и процветают. Позднее появилось более сложное понимание экологической ниши, которое включает не только местообитание, но и роль вида в экосистеме, его отношение к ресурсам и другим видам (Cary 1974). Важно отметить, что у каждого вида сочетание всех этих факторов уникальное. Разделение ниш снижает конкуренцию, позволяя нескольким видам сосуществовать в одной и той же области, не оказывая значительного влияния друг на друга.

Вышеизложенное понимание экологической ниши не единственное. Существует и другая концепция, предложенная Г. Э. Хатчинсоном, в которой ниша - это многомерное пространство, в котором каждая ось представляет собой один из факторов, влияющих на жизнь организма (Халиль and Сидоренко 2014). Этот подход позволяет учитывать множество экологических условий и ресурсов, необходимых для существования вида. Модель Хатчинсона подразумевает два типа ниш: фундаментальную и реализованную (Connell 1961). Фундаментальная ниша описывает все возможные условия, в которых организм может существовать, включая ресурсы и факторы окружающей среды, которые могут поддерживать его жизнь. Реализованная ниша более конкретна и отражает те условия, в которых организм фактически существует в природе, учитывая конкуренцию и другие взаимодействия с окружающей средой (Connell 1961).

Чтобы понять реализованную нишу, обычно строят регрессионные модели, которые описывают связь между присутствием/отсутствием вида (или его обилием) с некоторыми природными предикторами, в качестве которых выступают абиотические и/или биотические факторы среды (Elith and Leathwick 2009)

Моделирование экологических ниш позволяет выделить ключевые факторы, которые отвечают за распределение сосуществующих видов. Особенно важно это становится если два (или более) вида близки друг к другу и сосуществуют в одном месте. В наиболее острой форме эта проблема проявляется, если в анализ попадают криптические виды, т.е. виды, морфологически практически не отличимые, но сохраняющие генетическую изоляцию. Самым известным и хорошо изученным примером такого рода являются мидии комплекса “*Mytilus edulis*”, формирующие смешанные поселения в морях Северной Атлантики и Пацифике (Riginos and Cunningham 2005; Католикова et al. 2010).

В Белом море обитает два вида этого комплекса - *Mytilus trossulus* и *Mytilus edulis* (Католикова et al. 2010). Последний считается для Белого моря нативным видом, а *M.trossulus*, полагают, был завезен в акваторию Баренцева и Белого морей на кораблях с побережья Атлантики во время II Мировой Войны (Väinölä and Strelkov 2011). Экспансия *M.trossulus* была отмечена и в других морях европейской Атлантики (Beaumont et al. 2008). После того, как это обнаружили, теме взаимодействий *M. trossulus* и *M. edulis* друг с другом и со средой обитания было посвящено много работ (Riginos and Cunningham (2005)). Однако работ специально направленных на моделирование экологических ниш двух видов пока проведено не было. Самым изученным фактором, регулирующим распределение двух видов, является соленость (Riginos and Cunningham 2005; Фокина et al. 2010, 2013; Сафонов 2014). Для Балтики показано, что *M. trossulus* более обильны в опресненных участках внутренней части Балтики, в то время как области с нормальной соленостью занимают преимущественно *M. edulis* (Riginos and Cunningham 2005). Помимо солености, видимо, распределение двух видов связано и с прибойностью: *M. trossulus* тяготеют к затишным участкам акваторий (Сафонов (2014)). Третий известный фактор, регулирующий распределение видов, но уже в масштабах единиц метров, связан с характером субстрата. Известно, что доля *M. trossulus* на фукоидах достоверно выше, чем на грунте (Сафонов 2014; Katolikova et al. 2016). Это всё говорит о том, что два близких вида, заселяя одно местообитание, демонстрируют разделение экологических ниш.

Однако до сих пор остаются невыясненными ряд вопросов. Во-первых, фукоиды, которые выступают в качестве фактора, определяющего сегрегацию двух видов, сами по себе формируют достаточно гетерогенный биотоп - пояс фукоидов. Этот пояс сформирован несколькими видами бурых водорослей - *Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus* (Евсеева 2023). При этом неизвестно различаются ли связи двух видов мидий с

разными видами фукоидов. Во-вторых, предполагается, что сама по себе прибойность влияет лишь опосредованно: фукоиды работают как амортизаторы, снижающие гибель *M. trossulus*, более чувствительных к волновому воздействию из-за более тонкой раковины (Katolikova et al. 2016).

В данной работе мы попытались построить модели, описывающие экологические ниши двух видов мидий, чтобы ответить на следующие вопросы. Различаются ли предпочтения двух видов мидий по отношению к *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*? Зависит ли обилие разных видов, поселяющихся на фукоидах, от степени прибойности? Есть ли признаки конкурентного угнетения какого-нибудь из видов, если они оба поселяются на таломах фукоидов в одном биотопе?

Материал и методика

Полевые сборы

Материалом для данной работы послужили сборы летней Беломорской экспедиции Лаборатории экологии морского бентоса 2024 г. Пробы были взяты на литорали о. Ряжкова и о. Б. Палашка (Рис. 1). Всего было обследовано 9 участков, на каждом из которых в полосе фукоидов брали по три пучка *F. vesiculosus* и *A. nodosum*. При этом участки были выбраны так, чтобы условия прибойности на них были максимально контрастными и в пределах десяти метров береговой линии были представлены оба вида водорослей. Для каждого участка были засечены географические координаты. Пучки водорослей срезали с субстрата так, чтобы их вес был в пределах 100 - 500 грамм. Собранные талломы водорослей далее упаковывали в пластиковые пакеты и транспортировали в лабораторию.

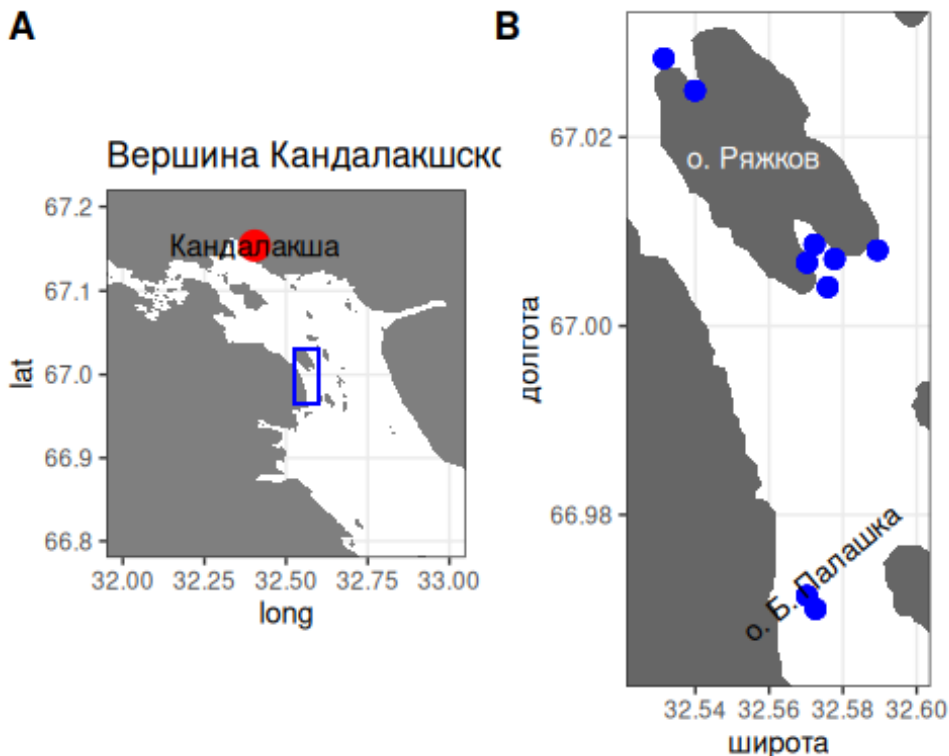


Рисунок 1. Расположение точек сбора материала. (А) Вершина кандалакшского залива Белого моря. Прямоугольником выделены окрестности о. Ряжкова. (В) Точки взятия проб

Обработка проб

С водорослей были сняты все мидии с длиной раковины более 10 мм. После очистки талломов, их взвешивали с точностью до 50 грамм. Отобранных мидий варили, отделяли

мягкие ткани от раковины, а створки высушивали. По сухим створкам производили определение морфотипа в соответствии с методикой, предложенной в предыдущих работах (Зайчикова 2011). Идентификацию морфотипа мидии проводили на основе характеристик перламутрового слоя, расположенного рядом с лигаментом. По этому критерию мидии были отнесены к одной из двух групп: Т-морфотип, соответствующий *M. trossulus*, и Е-морфотип, соответствующий *M. edulis*. Мидии Е-морфотипа имели перламутровый слой, плотно прилегающий к лигаменту, в то время как у Т-морфотипа лигамент был отделен от перламутрового слоя полоской неперекрываемого призматического слоя.

Статистическая обработка

Вся обработка данных проводилась с использованием функций языка статистического программирования R4.4.2 (R Core Team 2023).

Для оценки степени прибойности была введена величина “fetch” (LaBarre et al. 2023), которая подсчитывалась как расстояние от точки взятия пробы до препятствия на пути волны по восьми направлениям: юг, север, восток, запад, юго-запад, северо-восток, северо-запад и юго-восток. Для каждого места брали среднее этих величин. Для вычисления этого показателя использовали пакет “waver” (Marchand and Gill 2018).

Были построены несколько регрессионных моделей с разными зависимыми переменными и разным набором предикторов. В первом типе моделей в качестве зависимой переменной было использовано отношение численности данного морфотипа к весу фукоидов. Это отношение далее будем рассматривать, как оценку плотности поселения. В качестве предикторов в этих моделях рассматривали степень открытости побережья (fetch, непрерывный предиктор), вид фукоида (дискретный фактор с двумя градациями), в модель было включено и взаимодействия этих факторов. Было построено две модели этого типа: одна для мидий Т-морфотипа, другая для мидий Е-морфотипа.

В модели второго типа в качестве зависимой переменной рассматривали долю мидий Т-морфотипа в общем количестве мидий в пробе. Предикторами в этой модели были открытость побережья (fetch), вид фукоида. Кроме того в качестве ковариаты в модель была включена суммарная плотность поселения мидий (отношение численности мидий обоих морфотипов к весу водоросли). Кроме того в модель были включены взаимодействия между непрерывными предикторами и фактором “вид фукоида”.

Поскольку мы допускали криволинейную зависимость от предикторов, то все описанные модели были подобраны как аддитивные обобщенные модели. Для вычисления параметров модели была использована функция `gam()` из пакета “mgcv” (Wood 2017). Визуализация построенных моделей производилась с помощью пакета “gratia” (Simpson 2024)

Результаты

Исследованные участки сильно различались по степени открытости для прибоа: величина fetch варьиовала от 511 м., до 13770 м. Самый затишной участок находился на северной стороне о. Б. Палашка (Рис. 1). Самый открытый находился на том же острове, но на южной стороне. Визуально пояс фукоидов на всех участках был хорошо развит.

Связь обилия мидий с факторами

Модели, построенные для плотности поселения мидий Е- и Т-морфотипов (Табл. 1 и 2) позволили увидеть две закономерности. Во-первых, для обоих морфотипов не наблюдалось различий в плотности между поселениями на *A.nodosum* и *F.vesiculatus*. Однако, обилие двух морфотипов значимо зависит от прибойности (Табл. 1 и 2).

Таблица 1. Параметры модели, описывающей связь плотности поселения мидий Е-морфотипа с изученными факторами. Параметрическая часть модели.

Член модели	Оценка параметра	Стандартная ошибка	t-критерий	p-value
(Intercept)	0.12	0.025	4.9	0.0000
FucoidF	0.04	0.035	1.0	0.3266

Таблица 2 (продолжение). Сглаживающие функции.

Член модели	edf	F-критерий	p-value
s(log(fetch)):Fuco idA	1.0	5.3	0.0259
s(log(fetch)):Fuco idF	1.9	10.3	0.0001

Таблица 2. Параметры модели, описывающей связь плотности поселения мидий Т-морфотипа с изученными факторами. Параметрическая часть модели.

Член модели	Оценка параметра	Стандартная ошибка	t-критерий	p-value
(Intercept)	0.12	0.025	4.9	0.0000
FucoidF	0.04	0.035	1.0	0.3266

Таблица 2 (продолжение). Сглаживающие функции.

Член модели	edf	F-критерий	p-value
s(log(fetch)):Fuco	1.0	5.3	0.0259
idA			
s(log(fetch)):Fuco	1.9	10.3	0.0001
idF			

Для визуализации модели были построены графики предсказаний модели (Рис. 2). Данные, приведенные на графиках, позволяют заметить, что чем больше прибойность, тем меньшее количество мидий приходится на единицу веса водоросли. Снижение обилия обоих морфотипов наблюдается, как на *F. vesiculosus*, так и на *A. nodosum*.

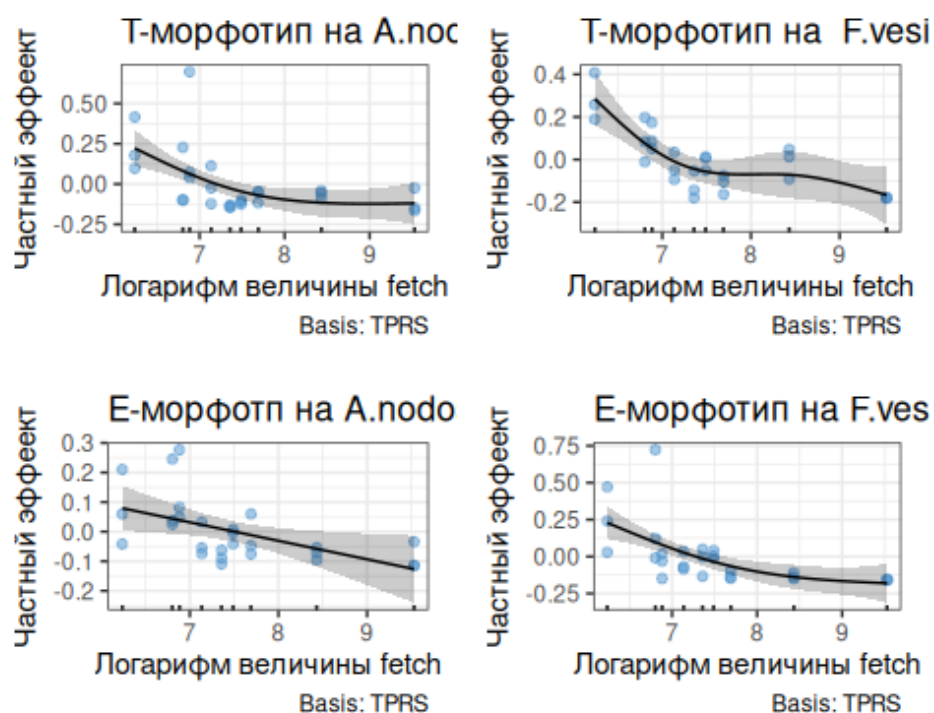


Рисунок 2. Связь плотности поселения мидий разных морфотипов с величиной прибойности

Таксономический состав поселений на фукоидах

Как видно из данных, приведенных в таблице 3, вид фукоида не является значащим фактором. Согласно построенной модели, величина fetch оказывает значимое влияние на соотношение морфотипов, но только на *F.vesiculosus* (Табл. 3). При увеличении fetch доля Т-морфотипа на этом виде фукоидов изменяется нелинейно (Рис. 3). Согласно модели, доля Т-

морфотипа демонстрирует пик при средних величинах fetch. При при самых высоких показателях этого предиктора доля Т-морфотипа минимальна. Значимого влияния прибойности на соотношение видов на *A.nodosum* не выявлено.

Таблица 3. Параметры модели, описывающие соотношение Т и Е морфотипов с изученными факторами Параметрическая часть модели.

Член модели	Оценка параметра	Стандартная ошибка	t-критерий	p-value
(Intercept)	0.57	0.035	16.5	0.0000
FucoidF	-0.05	0.050	-0.9	0.3653

Таблица 3 (продолжение). Сглаживающие функции.

Член модели	edf	F-критерий	p-value
s(log(fetch)):Fuco idA	1.0	5.3	0.0259
s(log(fetch)):Fuco idF	1.9	10.3	0.0001

Кроме этого, была отмечена ещё одна закономерность (близкая к статистической значимости), на *F.vesiculosus* при увеличении общей плотности доля Т-морфотипа уменьшается (Табл. 3, Рис. 3). На *A. nodosum* такой закономерности не наблюдалось.

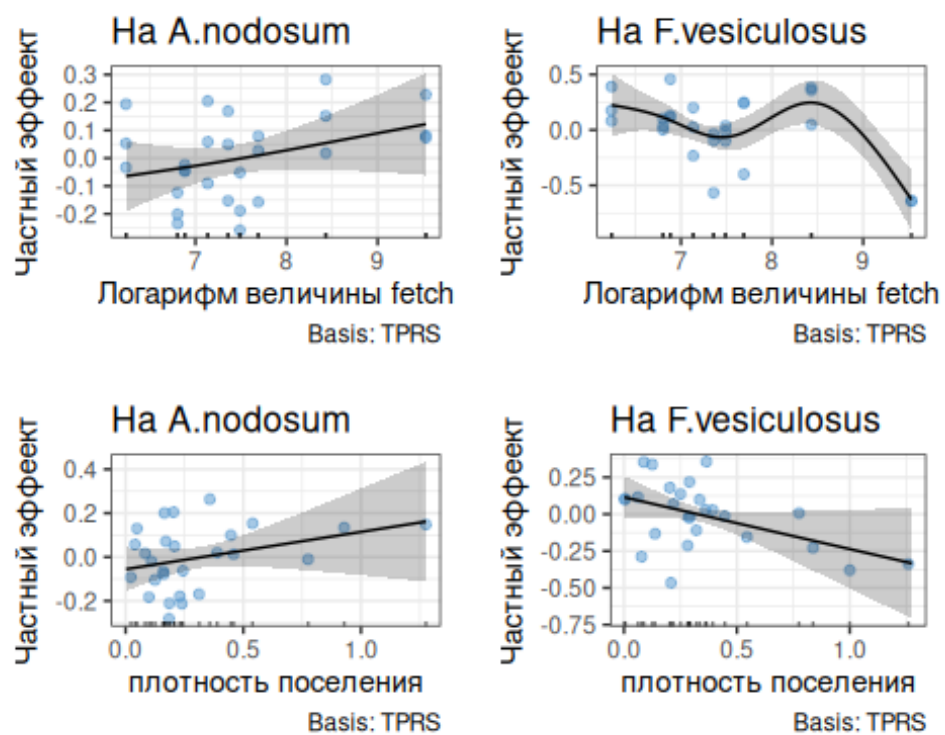


Рисунок 3. График, отображающий соотношение *T* и *E* морфотипа мидий

Обсуждение

Проведенное нами исследование показало, что значимых различий ни в обилии, ни в соотношении численностей Е- и Т-морфотипов в поселениях на двух видах водорослей, формирующих пояс фукоидов (*A. nodosum* и *F. vesiculosus*) не выявляется. Это говорит о том, что вид фукоида, как отдельный фактор не влияет на мидий. Наши данные позволяют утверждать, что выбор вида фукоида мидиями того или иного вида в пределах пояса фукоидов происходит более или менее случайно. По этому фактору разделения ниш не происходит.

Вместе с тем, было выявлено две закономерности, которые говорят о том, что существуют факторы, которые регулируют структуру поселений мидий в пределах пояса фукоидов. Главным фактором является прибойность. Мы показали, что обилие обоих морфотипов падает при повышении потенциальной прибойности. Этот результат говорит о том, что обилие мидий на фукоидах не может быть высоким при значительном волновом воздействии. Падение плотности поселения может быть вызвано тем, что раковины моллюсков при волновом воздействии разбиваются о субстрат или волна отрывает мидий от фукоида.

Вторым, не менее важным, фактором является плотность поселения. От плотности зависит и структура (Хайтов 1999) и динамика (Наумов 2006) поселений мидий. С очевидностью, сила конкурентных отношений (как внутри- так и межвидовых) также зависит от плотности. Выявленные нами закономерности позволяют ожидать, что в местах с высокой прибойностью плотностно-зависимые факторы будут играть меньшую роль, так как с повышением прибойности плотность поселения падает. Два близких вида мидий *M. edulis* (Е-морфотип) и *M. trossulus* (Т-морфотип) неизбежно должны конкурировать друг с другом. Эти взаимоотношения, в соответствии с принципом Гаузе, должны выражаться в изменениях соотношения численностей мидий двух морфотипов. Если выигрывает *M. edulis*, то доля Т-морфотипа должна падать и, наоборот, если выигрывает *M. trossulus*, то возрастет.

Мы заметили, что доля Т-морфотипа значимо зависит прибойности и близко к статистической значимости зависит от плотности поселения мидий (Рис. 3), но только если рассматривать поселения на *F. vesiculosus*. В поселениях мидий на *A. nodosum* мы не выявили никаких связей частоты Т-морфотипа с изученными факторами. Согласно построенным моделям, если мидии живут на *F. vesiculosus* доля Т-морфотипа (т.е. *M. trossulus*) достигает

максимума при достаточно высокой величине потенциальной прибойности, когда плотность поселения мидий низка. То есть относительное обилие *M.trossulus*, живущих на *F.vesiculosus* возрастает в тех условиях, где общая плотность поселения мидий падает (при более высокой прибойности). Это хорошо согласуется и с выявленной тенденцией отрицательной связи доли Т-морфотипа с плотностью поселения мидий. Это говорит о том, что *M.trossulus* более слабые конкуренты, их конкурентное преимущество над *M.edulis* начинает проявляться только при низкой плотности поселения, которая наблюдается в условиях высокой прибойности, и при некотором “содействии” со стороны *F.vesiculosus*. Более слабую способность *M.trossulus* к конкуренции *M.edulis* уже отмечали в других работах. Так, например, А.Шилонцев (Шилонцев 2023) показал, что в смешанных поселениях двух видов мидий с увеличением плотности поселения смертность *M. trossulus* растёт быстрее, чем смертность *M. edulis*.

Полученные нами данные говорят о том, что два вида фукоидов могут различаться по своей роли в регуляции отношений между мидиями. Вероятно, *F. vesiculosus* оказывается более значимым элементом в этой системе, чем *A. nodosum*. Такое различие роли видов фукоидов может объясняться как морфологическими и физиологическими особенностями фукоидов, так и особенностями самих мидий. Так, было показано, что *M. trossulus* сильнее прикрепляясь к субстрату, выделяя больше нитей биссуса (Круглова 2017), но имеют более толстую раковину (Мухоротова 2011), чем у *M. edulis*. Мы предполагаем, что на *A. nodosum* *M.trossulus* секретирует настолько много биссуса, что спаивают между собой ветви таллома водоросли. В результате создается подобие “кокона”. Такие спутанные ветви *A. nodosum* можно наблюдать в поясе фукоидов, особенно в затишных местах. В таком “коконе” моллюски при сильной прибойности не ударяются об дно, что позволяет им выживать и сохранять более высокую плотность поселения. Однако высокая плотность не дает шансов *M.trossulus* выиграть конкуренцию.

Иная картина наблюдается на *F. vesiculosus*. Известно, что водоросли этого вида выделяют метаболиты, которые снижают активность прикрепления мидий (Ершова 2024), тогда как в случае *A. nodosum* подобного влияния не обнаружено (Ершова 2024). Из-за выделения этих метаболитов создать описанный выше “кокон” при поселении на *F.vesiculosus* не удаётся. Это должно приводить к снижению плотности поселения за счет влияния прибоя. В условиях сниженного обилия мидий, *M.trossulus* получают преимущество, так как могут сильнее прикрепляться к субстрату. Однако при очень большой прибойности *M.edulis* вновь приобретает преимущества, так как обладает более толстой раковинной

(Мухоротова 2011), позволяющей им выживать в таких условиях высокого волнового воздействия лучше.

Заключение

Таким образом, в результате нашего исследования, можно сказать, что прибойность является важным фактором, который влияет на оба вида мидий. Оба вида предпочитают жить в затишных местах. Однако в таких местах, вероятно, сильно возрастает роль плотностно-зависимых факторов, что начинает сказываться на соотношении численностей видов. Частота *M.trossulus* возрастает лишь на более открытых местах, где плотность мидий уже не столь велика и *M.trossulus* может выиграть конкуренцию за счет более сильного прикрепления. Наиболее ярко этот процесс проявляется, видимо, на *F.vesiculosus*, в котором появляется дополнительный фактор снижения плотности поселения, связанный с выделением метаболитов, препятствующих прикреплению мидий. Таким образом, в ходе нашего исследования мы показали, что расхождение ниш двух видов, поселяющихся в поясе фукоидов, наблюдается только если они селятся на *F. vesiculosus*.

Благодарности

Я хотела бы поблагодарить участников Беломорской экспедиции за помощь в сборе материалов, сотрудников Кандалакшского Государственного Природного заповедника за предоставление возможности сбора материала для написания данной исследовательской работы и моего научного руководителя Вадима Михайловича Хайтова, без участия которого не была бы сделана данная работа.

Литература

Beaumont AR, Hawkins MP, Doig FL, et al (2008) Three species of *Mytilus* and their hybrids identified in a Scottish Loch: natives, relicts and invaders? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 367:100–110

Cary GK (1974) The Ecological Niche: An Overview. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:121–139

Connell JH (1961) The Influence of Interspecific Competition and Other Factors on the Distribution of the Barnacle *Chthamalus Stellatus*. *The Journal of Ecology* 49:201–207.
<https://doi.org/10.2307/2257680>

Elith J, Leathwick JR (2009) Modeling Species Distribution: The Role of Environmental Predictors. *Biological Conservation* 142:138–153

Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34:427–433

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. *PLoS One* 11:e0152963

LaBarre A, Konar B, Iken K (2023) Influence of environmental conditions on *Mytilus trossulus* size frequency distributions in two glacially influenced estuaries. *Estuaries and Coasts* 46:1253–1268

Marchand P, Gill D (2018) [waver: Calculate Fetch and Wave Energy](#)

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

Riginos C, Cunningham CW (2005) Invited review: local adaptation and species segregation in two mussel (*Mytilus edulis* × *Mytilus trossulus*) hybrid zones. *Molecular ecology* 14:381–400

Simpson GL (2024) [gratia: Graceful ggplot-based graphics and other functions for GAMs fitted using mgcv](#)

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

Wood SN (2017) Generalized additive models: an introduction with R. Chapman; Hall/CRC

Евсеева НВ (2023) Характеристика ценопопуляций фукусовых водорослей у о. Попов Белого моря. *Труды ВНИРО* 192:26–38

Ершова Т (2024) Влияние *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* на прикрепление *Mytilus edulis* и *Mytilus trossulus*

Зайчикова А (2011) Различия *Mytilus edulis* и *Mytilus trossulus* по морфологическим признакам

Католикова МВ, Стрелков ПП, Хайтов ВМ, et al (2010) Тихоокеанская мидия *Mytilus trossulus* в Белом море: распространение, экологические и генетические взаимоотношения с *Mytilus edulis*. ИЗУЧЕНИЯ, РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ БЕЛОГО МОРЕЯ 72:

Круглова А (2017) Сравнительная характеристика прикрепления *Mytilus edulis* и *Mytilus trossulus* к *Ascophyllum nodosum*

Мухоротова А (2011) Морфологические различия *Mytilus edulis* и *M. trossulus* по толщине раковины

Наумов АД (2006) Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа

Сафонов П (2014) Факторы, регулирующие распределение моллюсков рода *Mytilus* в вершине Кандалакшского залива Белого моря

Фокина НН, Нефедова ЗА, Немова НН (2010) Липидный состав мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря. Влияние некоторых факторов среды обитания

Фокина НН, Нефедова ЗА, Немова НН, et al (2013) Влияние различной солености на липидный состав беломорских мидий *Mytilus edulis*. Труды Зоологического института РАН 317:55–62

Хайтов ВМ (1999) Сообщества донных беспозвоночных, связанные с естественными плотными поселениями мидий на мелководьях Белого моря (структура, динамика, биотические взаимоотношения)

Халиль ВВ, Сидоренко ЕС (2014) Моделирование экологической ниши на основе трехмерной модели Хатчинсона. Восточно-Европейский журнал передовых технологий 3:18–24

Шилонцев А (2023) Исследование конкурентных отношений беломорских мидий *Mytilus edulis* и *M. trossulus*