

**Распределение и динамика криптических видов мидий *Mytilus edulis* и *M. trossulus* в Кольском заливе Баренцева моря.**

**Марченко Юлия Тиграновна<sup>1</sup>, Хайтов Вадим Михайлович<sup>1, 2</sup>, Католикова Марина Викторовна<sup>3</sup>, Ганцевич Михаил Маркович<sup>4</sup>, Стрелков Петр Петрович<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>ФГБОУ СПбГУ

<sup>2</sup>Кандалакшский государственный природный заповедник

<sup>3</sup>ФГБУН ММБИ КНЦ РАН, Мурманск, <sup>4</sup>ФГБОУ МГУ им. Ломоносова

В северных морях встречается два вида мидий – *M. edulis* (МЕ) и *M. trossulus* (МТ), которые формируют смешанные поселения и вступают в ограниченную гибридизацию. Будучи древними эволюционными линиями, два вида похожи морфологически и различаются по молекулярно-генетическим признакам только. Ранее считалось, что в Баренцевом море встречается только МЕ. В начале 2000-х годов было доказано присутствие МТ и их гибридов с МЕ в Кольском заливе (Vainola, Strelkov 2011). Подробно, распространение МЕ, МТ и гибридов<sup>1</sup> в заливе не изучалось.

В работе использованы сборы мидий 2001-2016 гг. Обширный материал (61 выборка, 3614 особей) позволяет подробно описать распространение видов на нижней литорали вдоль всего побережья Кольского залива и их биотопическое, в частности вертикальное распределение в губе Тюва в северо-западной части залива. Наличие сборов разных лет из одних и тех же районов и поселений позволяет оценить временную динамику таксономического состава поселений.

Мидии были генотипированы по четырем «таксономическим» ядерным локусам, вклад генов МЕ и МТ в генотипы был определен с помощью метода Structure (Pritchard et al, 2000). Поскольку оказалось, что гибридов относительно мало (примерно 20%) и их частота не меняется в пространстве и времени, особей классифицировали на две категории (МЕ-, МТ-образные) по доминированию генов одного или другого видов в генотипах. Для анализа временных изменений, материал был поделен, по времени сбора, на три периода – с 2001 по 2005 гг., с 2006 по 2010 гг. и с 2011 по 2016 гг. включительно. Возраст мидий был определен по кольцам зимней остановки роста на раковинах. При статистической обработке данных был применен регрессионный анализ в среде статистического программирования R (R Core Team, 2016).

Об основных закономерностях пространственной и временной динамики МЕ и МТ в Кольском заливе можно судить по данным рис 1. МЕ и МТ сосуществуют в поселениях залива повсеместно. В масштабе 60-километрового залива, частоты генотипов в поселениях варьируются мозаично. В целом, МТ доминирует в центральных районах залива, а МЕ - в полносоленых водах северной части залива (соленость на поверхности летом >30‰), с одной стороны, и в опресненном куту залива (<10‰), с другой. В масштабе 6-километровой губы Тюва, частоты генотипов тоже не постоянны; изменчивость отчасти связана с глубиной обитания: на всех разрезах наблюдается тенденция к увеличению доли МЕ с глубиной.

Во времени, доля МТ в поселениях Кольского залива неуклонно и повсеместно снижалась. Об этом можно судить, сравнивая данные по одним из тем же поселениям разных лет (на рис. 1 размер диаграмм отражает период сбора материала, а выборки разных лет из одних и тех же поселений обведены красной пунктирной линией).

Более формально, эти тенденции описываются в терминах регрессионного анализа. Для анализа биотопического распределения мидий в губе Тюва была построена обобщённая линейная модель со случайными факторами (GLMM, generalized linear mixed-effect models). Процедура выбора оптимальной модели проводилась следующим образом: сначала была построена полная модель, включающая все известные предикторы. Далее проводилось пошаговое упрощение полных моделей: из модели исключали те или иные предикторы/взаимодействия предикторов и сравнивали исходную, полную модель с редуцированной (подробный протокол Zuur et al., 2009).

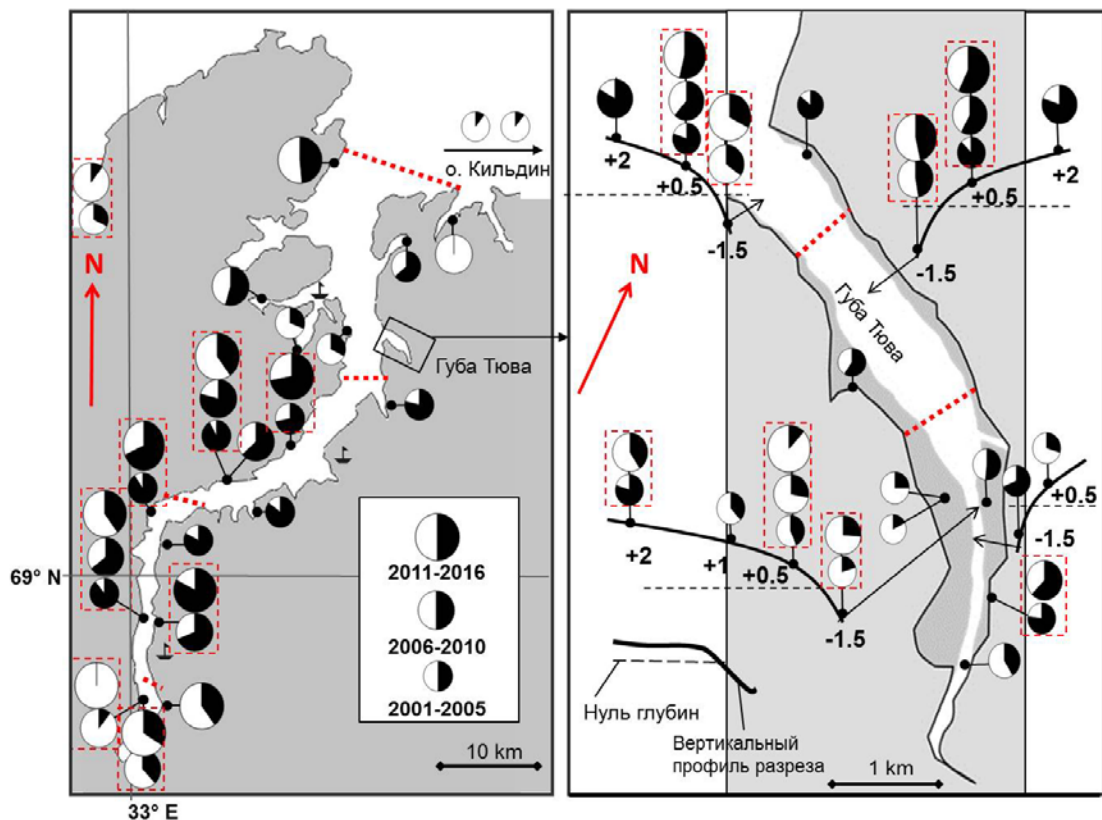


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Слева – Кольский залив, справа – губа Тюва. Круговые диаграммы - частоты генотипов ME (белый сектор на диаграммах) и MT (чёрный сектор) в изученных выборках. В Тюве, материал собирался на вертикальных разрезах с разных глубин (указаны цифрами). Размер диаграмм отражает период сбора материала (см. легенду). Выборки разных лет сбора из одних и тех же поселений обведены красной пунктирной линией. Жирные пунктирные линии показывают границы между условными выделами залива.

Оптимальной моделью оказалась следующая:

Генотип  $\sim$  эффект(Глубина обитания) + эффект(Возраст) + эффект(Период сбора) + эффект(Возраст \* Период сбора) + случайный фактор(Выборка).

Согласно результатам анализа, частота генотипов MT значительно выше на верхней литорали, чем на нижней литорали и верхней сублиторали ( $p < 0,05$ ). Связь частоты генотипов MT с возрастом разнонаправлена в разные периоды наблюдений: в первом периоде частота генотипов MT была выше у мидий младших возрастов, и понижалась с возрастом, к третьему

периоду связь изменила своё направление на противоположное ( $p < 0,05$ ). Наконец, наблюдается достоверное снижение частоты генотипов МТ во времени ( $p < 0,05$ ).

Для анализа временной динамики была также построена обобщённая аддитивная модель со случайными факторами (GAMM, generalized additive mixed-effect models). В модель была включена непараметрическая сглаживающая функция, описывающая зависимость частоты генотипов МТ от года рождения мидий. Также в модель были включены параметрические предикторы – Регион (Кольский залив (без Тювы) и, отдельно, губа Тюва), период сбора (Период 1, Период 2 и Период 3).

Оптимальной моделью оказалась следующая:

Генотип  $\sim s(\text{Регион} * \text{Период}) + \text{эффект}(\text{Регион}) + \text{эффект}(\text{Период}) + \text{случайный фактор}(\text{Выборка})$ ,

где  $s(\text{Регион} * \text{Период})$  – непараметрическая сглаживающая функция, построенная для каждого сочетания факторов Регион и Период.

О характере связей, описываемых полученной моделью, можно судить по рис. 2.

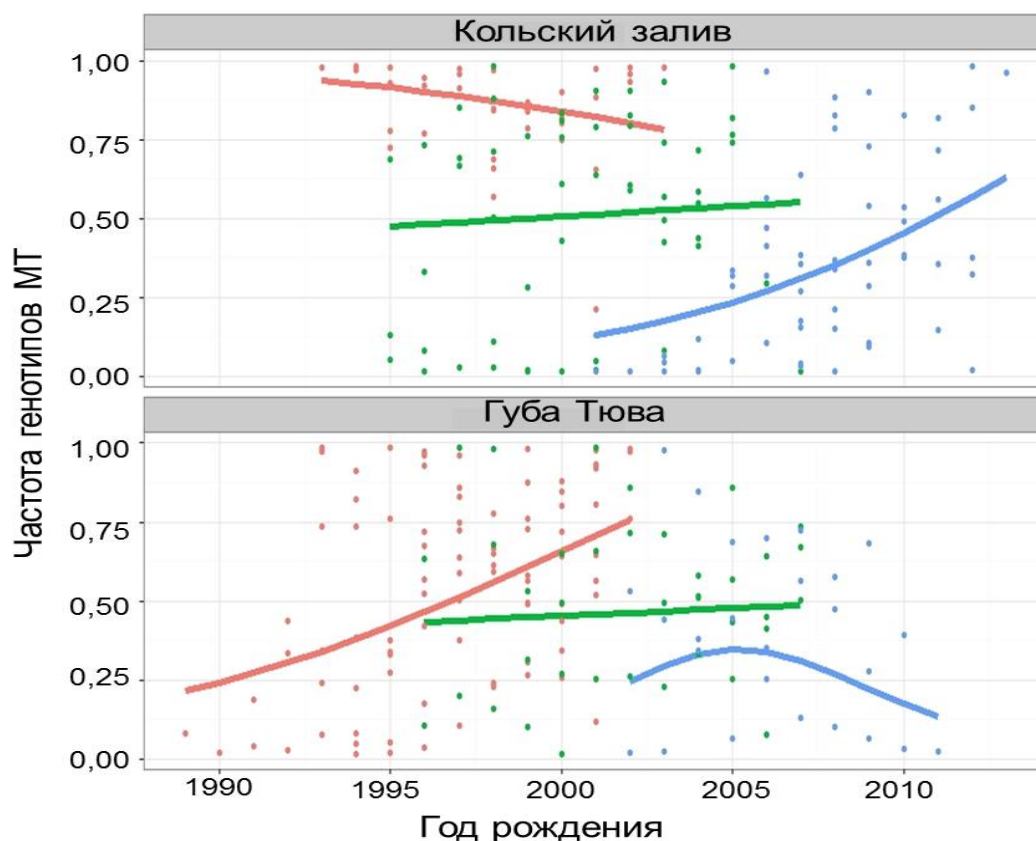


Рис. 2. Визуализация непараметрических сглаживающих функций, описывающих связь между частотой генотипов МТ и годом рождения мидий в выборках, собранных в разные периоды в Кольском заливе и губе Тюва. ОХ – год рождения, ОУ – частота генотипов МТ в генерации. Точками показаны эмпирические данные. Линии - непараметрические сглаживающие функции, описывающие зависимость частоты генотипов МТ от года рождения мидий. Цвета соответствуют периодам сбора: красный цвет – Период 1, зеленый – Период 2, синий – Период 3.

Частота генотипов МТ снижалась от первого к третьему периоду ( $p < 0,05$ ). Визуальное сравнение непараметрических сглаживающих функций позволяет оценить снижение частоты генотипов МТ за все время исследования (15 лет, примерно 5 генерация мидий) в 30-40%. В Кольском заливе, неслучайная связь между частотой генотипов МТ и годом рождения показана только для третьего периода наблюдений: с возрастом, частота генотипов МТ снижалась ( $p < 0,05$ ). Аналогичный результат получен для первого периода в губе Тюва. Однако в третьем периоде в Тюве эта связь оказалась обратной, что согласуется с результатом, полученным при анализе биотопического распределения с помощью GLMM.

Картину распределения двух видов в регионе можно охарактеризовать как двухуровневую мозаику, которая проявляется в региональном (десятки км) и локальном (единицы км) масштабах. Региональная (межпопуляционная) изменчивость, возможно, связана с множественной инвазией МТ через порты в центральных районах залива (Vainola, Strelkov 2011). Популярная гипотеза о разных соленостных предпочтениях МЕ и МТ (Riginos, Cunningham, 2005) не подкрепляется нашими данными. Локальная (внутрипопуляционная изменчивость), очевидно, связана с отбором против разных генотипов в разных условиях и/или неслучайным выбором генотипами местообитаний.

Повсеместное сокращение доли МТ в поселениях, возможно, связано с изменениями климата. В течение последних 20 лет, среднегодовая температура воды в Баренцевом море закономерно повышалась (<http://www.pinro.ru>). Хотя оба вида, и МЕ, и МТ формально считаются boreально-арктическими видами (Vainola, Strelkov 2011), биогеографические данные, и экспериментальные экофизиологические данные свидетельствуют в пользу того, что МТ – более холодолюбивый вид, чем МЕ (Fly, Hilbish, 2013). Вероятно, потепление климата оказало более пагубное влияние на МТ, чем на МЕ.

То, что масштабные изменения между периодами – повсеместное снижение частоты генотипов МТ, не «читаются» в возрастной структуре выборок внутри периодов (нет отрицательной связи между возрастом и частотой генотипов МТ, см. рис 2) позволяет предполагать, что фактор динамики, скорее, действовал эпизодически, а не монотонно. Мы высказываем гипотезу, что фактором смертности МТ являются не столько высокие среднегодовые температуры, сколько некие климатические экстремумы (например, аномально теплые зимы).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ №13-04-00394-а, и СПбГУ 0.40.493.2017.

### **Благодарность**

Автор благодарит ресурсный центр "Развитие молекулярных и клеточных технологий" СПбГУ за техническую помощь.

### **Список литературы**

Fly E. K., Hilbish T. J. Physiological energetics and biogeographic range limits of three congeneric mussel species // *Oecologia*. 2013. Vol. 172. Issue 1. P. 35–46.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016. URL <https://www.R-project.org/>.

*Riginos C., Cunningham C. W.* Local adaptation and species segregation in two mussel species (*M. edulis M. trossulus*) hybrid zones // *Molecular ecology*. 2005. Vol. 14. P. 381–400.

*Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P.* Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. 2000. Vol. 155. №. 2. P. 945–959.

*Vainola R., Strelkov P. P.* *Mytilus trossulus* in Northern Europe // *Marine Biology*. 2011. Vol. 158. № 4. P. 817–833.

*Zuur A. F. et al.* Mixed effects models and extensions in ecology with R // *Statistics for biology and health*. New York, Springer, 2009.

<http://www.pinro.ru>