

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ВРЕМЕННОЙ И ЛОКАЛЬНОЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СМЕШАННЫХ ПОСЕЛЕНИЙ MYTILUS EDULIS И MYTILUS TROSSULUS

© М. А. Сабиров

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия  
E-mail: avkhatovich@gmail.com

Один из основоположников современной эволюционной биологии Э. Майр считал, что биологический вид представляет собой «защищенный генофонд» [1]. В то же время зоны контакта близкородственных видов с последующей гибридизацией между ними можно рассматривать как своеобразные природные «лаборатории», где могут образовываться новые виды [2].

Двустворчатые моллюски мидии *Mytilus edulis* и *M. trossulus* — одни из самых массовых моллюсков прибрежных морских акваторий. Широкий диапазон толерантности к таким факторам, как соленость и температура воды [3], а также наличие планктонной личинки позволяют мидиям обитать в широких географических пределах. При возможности контакта мидии разных видов нередко вступают в гибридизацию [4]. Смешанные поселения генетически неоднородны в локальном масштабе: «пятна» одного вида могут встречаться на фоне другого или межвидовых гибридов. Считается, что такая неоднородность определяется локальными эффектами среды [3, 4]. Вышеперечисленные особенности делают смешанные поселения *M. edulis* и *M. trossulus* хорошим модельным объектом для изучения эволюционных процессов на популяционно-видовом уровне.

На степень гибридизации и долю гибридов в поселении может влиять исходное соотношение родительских видов и эффекты генетической несовместимости, наблюдающиеся при гибридизации различных видов [5]. Есть наблюдения, свидетельствующие в пользу отсутствия физиологических барьеров для оплодотворения между разными видами видового комплекса *Mytilus* [4]. Однако на основе экспериментов по скрещиванию *M. trossulus* и *M. edulis* с последующим наблюдением за развитием личинок можно сделать вывод, что метаморфоз является критической стадией жизненного цикла гибридов [5]. Это может свидетельствовать о частичной генетической несовместимости между *M. trossulus* и *M. edulis*.

Согласно данным Буфаловой и соавторов [6], в 2004 г. в губе Тюва Кольского залива обнаружены массовые поселения мидий — так называемая «мидиевая банка». Поселения «мидиевой банки» генетически неоднородны: здесь встречаются *M. edulis*, *M. trossulus* и их гибриды. Такая неоднородность может проявляться в локальном масштабе — в пределах нескольких метров.

В ходе экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ в 2009 г. нами были изучены смешан-

ные поселения мидий в губе Тюва. Моллюски были генотипированы по 4 аллельным локусам, которые рассматривались как биаллельные (методика описана в работе [6]). Все идентифицированные аллели классифицировались как характерные для *M. trossulus* или для *M. edulis*. Предварительное сравнение полученных результатов с данными Буфаловой и соавторов [6] позволило заключить, что частота аллелей *M. trossulus* и гибридов в поселениях в 2009 г. по сравнению с 2004 г. снизилась. Целью данной работы была разработка имитационной модели, позволяющей оценить вероятные факторы временной и локальной пространственной изменчивости смешанных поселений *M. trossulus* и *M. edulis*. Основой для модели послужили данные литературы, полевые наблюдения и данные генетического анализа сборов в губе Тюва.

Модель разработана в соответствии с «объектным подходом» (т. е. каждая «особь» в «популяции» — это объект, имеющий несколько свойств [7]) и реализована в виде программы на Visual Basic 6. Алгоритм модели воспроизводит взаимодействия особей на участке плотного поселения мидий в условиях неоднородной среды обитания. Пространство модели представляет двумерную регулярную решетку клеточных автоматов размером 100×100 клеток, каждая клетка имеет размеры примерно 4×4 см и состоит из двух «слоев»: «слой среды» и «слой популяции». Каждая клетка «слоя популяции» соответствует одной особи и может находиться только в двух состояниях — «пусто» или «занято». Каждая клетка «слоя среды» имитирует элементарную ячейку природной среды и может находиться в трех состояниях: «нейтральные условия», «местообитание А» (отбор против *M. trossulus*), «местообитание В» (отбор против *M. edulis*). Начальное состояние среды задается присвоением каждой клетке одного из трех состояний.

Алгоритм, имитирующий размножение, повторяется каждый временной шаг (условно равен одному году) и реализуется в несколько этапов. 1. Случайный выбор клеток, соседних для данной клетки. 2. Последовательная проверка двух условий (наличие в соседней клетке «особи», разнополость размножающихся «особей»). Если все свойства пары клеток удовлетворяют этим условиям, то создается новый объект — «личинка». 3. Случайный выбор клеток из всего поля: «личинка» может осесть куда угодно. 4. Если выбранная клетка находится в состоянии «пусто», то «личинка» занимает ее. 5. Объект «личинка» замещается объектом «взрослая особь», которой в этот же временной

шаг присваивается возраст 1 год. Возраст «особи» увеличивается на 1 с каждым временным шагом модели. По достижению предельного возраста (регулируемый параметр, не превышающий 12 лет) объект «особь» исчезает, освобождая данную клетку.

Поскольку модель вероятностная, для имитации каждого варианта производилось не менее 10 реализаций. Все модельные эксперименты длились по 100 временных шагов (один шаг в модели соответствует одному циклу размножения — т. е. примерно 1 году). Начальные соотношения родительских видов и гибридов задавались в соответствии с данными, полученными при анализе материала из Тювы в 2004 г. [6]: доля генотипов *M. edulis* в 2004 г. составляла 0.48, доля генотипов *M. trossulus* — 0.24, доля гибридных генотипов — 0.28. Результаты моделирования представлены в виде усредненных долей двух видов и гибридов со стандартными отклонениями.

«Базовый вариант»: отсутствие генетической несовместимости и влияния неоднородной среды. При запуске модели в течение 100 временных шагов наблюдалось доминирование особей гибридных генотипов, средняя доля которых составила  $0.94 \pm 0.02$ . Доли *M. edulis* и *M. trossulus* составили  $0.04 \pm 0.02$  и  $0.02 \pm 0.004$  соответственно. Такой результат является ожидаемым, так как вероятность образования гибридов выше, чем вероятность образования особей «чистых» видов. В отсутствие генетической несовместимости, снижающей выживаемость гибридов, это приводит к доминированию особей с гибридным генотипом.

*Умеренная генетическая несовместимость.* Существенных отличий от «базового» варианта выявлено не было. Доля гибридов составила  $0.94 \pm 0.03$ ; доля «чистых» *M. edulis* и *M. trossulus* —  $0.05 \pm 0.01$  и  $0.01 \pm 0.01$  соответственно.

*Значительная генетическая несовместимость.* Результат реализации данного сценария существенно отличался от результатов двух предыдущих. *M. edulis* доминировал ( $0.69 \pm 0.33$ ), численность особей с гибридным генотипом закрепилась на значительно более низком уровне ( $0.308 \pm 0.32$ ), а доля *M. trossulus* была незначительна ( $0.002 \pm 0.003$ ). Эффект сильной генетической несовместимости приводил к высокой смертности гибридов, что позволило *M. edulis* занять освободившиеся ячейки среды. *M. trossulus* не успел закрепиться на освободившемся биотопе, поскольку исходно его доля была в 2 раза меньше *M. edulis* (0.24 и 0.48 соответственно). Интересно отметить значительные колебания численности особей каждого «чистого» вида. Такой эффект связан с тем, что из 10 реализаций в данных условиях 4 раза доминировали гибриды и 6 раз — *M. edulis*. По-видимому, данный результат не является стабильным и для более полного описания необходимы дополнительные эксперименты.

*Умеренная генетическая несовместимость и умеренное влияние неоднородной среды.* В данных условиях доля *M. edulis* составила  $0.97 \pm 0.02$ , доля гибридов —  $0.03 \pm 0.03$ , а *M. trossulus* был полностью элиминирован. «Включение» механизма селективного действия среды приводило к быстрому размножению более многочисленных особей *M. edulis* на участках с

благоприятными для данного вида условиями. Ранняя экспансия *M. edulis* не позволила *M. trossulus* размножаться даже в участках, где условия среды были благоприятны для этого вида. С исчезновением *M. trossulus* закономерно снижается и доля гибридов.

*Значительная генетическая несовместимость и значительное влияние неоднородной среды.* Результат принципиально не отличался от предыдущего: доля *M. edulis* составила  $0.99 \pm 0.006$ , доля гибридов —  $0.01 \pm 0.002$ . *M. trossulus* так же был полностью элиминирован. Абсолютная численность особей *M. edulis* была меньше, чем в предыдущем случае. Снижение численности *M. edulis* можно объяснить низкой выживаемостью в биотопе, ранее занятом *M. trossulus* и благоприятствующему только этому виду.

Полученные результаты позволяют предварительно оценить влияние некоторых факторов изменчивости смешанных поселений *M. edulis* и *M. trossulus*. Можно заключить, что результаты, полученные при моделировании вариантов с сильной генетической несовместимостью, а также с умеренной генетической несовместимостью и умеренным влиянием неоднородной среды, лучше всего соответствуют реальным данным. В дальнейшей работе над моделью будут учтены эти и другие факторы, а также данные подробного генетического анализа сборов из губы Тюва 2009 г.

Автор выражает благодарность д.б.н. Левченко В. Ф. и д.б.н. Меншуткину В. В. за помощь в разработке модели и обсуждение результатов, к.б.н. Стрелкову П. П. за возможность участвовать в экспедициях, а также участникам Баренцевоморских экспедиций кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ 2009 г. Данная работа была поддержана грантом РФФИ (проект № 13-04-00394).

#### Список литературы

- [1] Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
- [2] Hewitt G. M. Speciation, hybrid zones and phylogeography — or seeing genes in space and time // *Mol. Ecol.* 2001. V. 10. P. 537—549.
- [3] Gosling E. M. Systematics and geographic distribution of *Mytilus* // *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture* / Eds Gosling E. M. Amsterdam: Elsevier, 1992. P. 1—20.
- [4] Toro J. E., Thompson R. J., Innes D. J. Reproductive isolation and reproductive output in two sympatric mussel species (*Mytilus edulis*, *M. trossulus*) and their hybrids from New foundland // *Mar. Biol.* 2002. V. 141. P. 897—909.
- [5] Toro J. E., Innes D. J., Thompson R. J. Genetic variation among life-history stages of mussels in a *Mytilus edulis*-*M. trossulus* hybrid zone // *Mar. Biol.* 2004. V. 145. P. 713—725.
- [6] Буфалова Е. Н., Стрелков П. П., Католикова М. В., Сухотин А. А., Козин М. Б. Мидии р. *Mytilus* губы Тюва (Кольский залив, Баренцево море) // *Вестн. СПбГУ.* 2005. Сер. 3. Вып. 3. С. 99—105.
- [7] Меншуткин В. В. Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция). Петрозаводск; СПб., 2010.

Поступила 5 VIII 2013

MODELING OF TEMPORAL AND LOCAL SPATIAL VARIABILITY  
IN MIXED SETTLEMENTS OF *MYTILUS EDULIS*  
AND *MYTILUS TROSSULUS*

*M. A. Sabirov*

Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia