

## СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПОСЕЛЕНИЙ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ *LUCINELLA DIVARICATA* И *GOULDIA MINIMA* НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМ ШЕЛЬФЕ ЧЕРНОГО МОРЯ

Г. А. Колючкина<sup>1</sup>, Н. А. Данилова<sup>1,2</sup>, И. В. Любимов<sup>1,3</sup>, Е. Л. Тетерникова<sup>1,3</sup>,  
В. Ю. Федулов<sup>1</sup>, Е. А. Стрельцова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН,  
Россия, 117997, Москва, Нахимовский проспект, д. 36;

<sup>2</sup>Department of Biology, University of Padova, Italy, 35121, Padova, Via U. Bassi, 58/B

<sup>3</sup>Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии –  
МВА имени К. И. Скрябина,  
109472, Россия, Москва, ул. Академика Скрябина, д. 23,  
e-mail: [kolyuchkina.ga@ocean.ru](mailto:kolyuchkina.ga@ocean.ru)

В работе собраны и проанализированы данные по вертикальному распределению, сезонной динамике обилия, размерному составу и срокам размножения двух массовых видов двустворчатых моллюсков – *Lucinella divaricata* и *Gouldia minima*. Район исследования – шельф северо-восточного сектора Черного моря близ пос. Дивноморское. Материал собран весной, летом, осенью и зимой 2023 г. и весной и летом 2024 г. Наиболее многочисленны поселения *L. divaricata* отмечены на глубине 15 м на чистых песках с содержанием ила менее 10 % и органического углерода менее 0.3 %. Массовые поселения *G. minima* выявлены на глубине 30–40 м на заиленной ракушке с содержанием ила 40–60 % и органического углерода 1–1.5 %. Прирост длины раковины *L. divaricata* достигал 3 мм в год, *G. minima* – более 6 мм в год. Созревание гонад у *L. divaricata* в 2023 г. отмечалось в летний сезон, а *G. minima* – в позднеосенний. Наибольшей биомассы и численности поселения *L. divaricata* достигали в летний период, но летом 2024 г. эти показатели были в среднем в 1.5–2.0 раза ниже, чем летом 2023 г. Численность *G. minima* снижалась в 2023 г. с апреля по сентябрь, а в 2024 г. она была в 2 раза ниже, чем в 2023 г. Наибольших биомасс *G. minima* достигали в весенний и летний периоды, а в сентябре ее биомасса была наиболее низкой. В 2024 г. у обоих видов было отмечено увеличение средних размеров молоди и более пологие пики на размерно-частотных гистограммах, задержка развития гонад и снижение обилия молодых особей в поселениях по сравнению с 2023 г. Обсуждаются причины слабого пополнения поселений обоих видов молодь в первой половине 2024 г. и возможная продолжительность жизни особей в поселениях.

**Ключевые слова:** бентос, сублитораль, Bivalvia, Lucinidae, Veneridae, зрелость гонад, гистологический анализ, продолжительность жизни

### Введение

Черное море является примером солоновато-водного бассейна, где основой бентосных сообществ являются моллюски (Киселева, 1981). История изучения этой группы в Черном море имеет более чем вековую историю, однако представления о продолжительности жизни, смертности, частоте и интенсивности пополнения

поселений имеются лишь для ограниченного числа видов. Хорошо изучены преимущественно крупноразмерные виды, объекты марикультуры и промышленного рыболовства (*Chamelea gallina* (L., 1758), *Mytilus galloprovincialis* Lam., 1819, *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846 и пр.) (Киселева, 1981; Заика и др., 1990; Şahin et al., 2009; Ревков и др., 2014). Для большинства мелкоразмерных двустворчатых моллюсков, отличающихся высокой численностью (Колючкина и др., 2020), такие данные отсутствуют. В прибрежной зоне северо-восточного сектора Черного моря многочисленными, но малоизученными видами являются *Lucinella divaricata* (L., 1758) (сем. Lucinidae) и *Gouldia minima* (Montagu, 1803) (сем. Veneridae).

*Lucinella divaricata* встречается в Атлантическом океане у побережья Европы, в Средиземном и Черном морях на песчаных грунтах до глубин 50–60 м (Скарлато, Старобогатов, 1971). Это мелкоразмерный вид, длина раковины которого в Черном море не превышает 10 мм (Скарлато, Старобогатов, 1971), а чаще 5 мм (Киселева, 1981). Как и все изученные представители семейства Lucinidae, *L. divaricata* является хемосимбиотрофом (Taylor, Glover, 2010); кроме того, дополнительным источником пищи для этого вида может служить органическое вещество фототрофного происхождения, получаемое моллюском с помощью фильтрации (Herry, Le Pennec, 1987). В Черном море численность *L. divaricata* на песчано-илистом грунте в зоне глубин 8–25 м может достигать 6450 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 7 г/м<sup>2</sup> (Киселева, 1981). Этот вид обычно является содоминантом или субдоминантом в сообществе *Ch. gallina* (Колючкина и др., 2020; Ревков и др., 2014). В Средиземноморском бассейне у берегов Испании этот вид размножается весной, и его молодь оседает в начале лета (Sardá et al., 1999). Данных относительно предельного возраста *L. divaricata* и периода размножения в Черном море нам найти не удалось.

Вид *Gouldia minima* обычен в Атлантическом океане у побережья Европы, в Средиземном, Мраморном и Черном морях (Скарлато, Старобогатов, 1971; Poppe, Goto, 1993). Это один из наиболее часто встречающихся моллюсков рыхлых грунтов Черного моря, образующий одноименное сообщество на заиленных песках (Киселева, 1981). Длина раковины представителей этого вида не превышает 12 мм (Киселева, 1981). Известно, что по типу питания он относится к фильтраторам и обитает в верхнем слое грунта на глубинах до 200 м (Скарлато, Старобогатов, 1971). Размножается этот вид в летний период (Киселева, 1981). Данных о продолжительности жизни и более точных сроках нереста найти не удалось.

Целью настоящей работы стала оценка вертикального распределения, сезонной динамики обилия, размерного состава и сроков размножения *L. divaricata* и *G. minima* в прибрежных водах узкого шельфа северо-восточного сектора Черного моря (на примере Геленджикского р-на), а также выявление факторов, их определяющих.

## Материалы и методы

Пробы собирали 03.04.2023, 26.06.2023, 06.09.2023, 07.12.2023, 20.04.2024 и 29.06.2024 на глубинах 8–70 м близ пос. Дивноморское и г. Геленджик (рисунок 1). Пробы для анализа вертикального распределения были взяты 26.06.2023 на горизонтах 8, 15, 20, 25, 30, 40 и 70 м близ пос. Дивноморское (рисунок 1). В сезонном мониторинге динамики структуры поселений использованы пробы с двух станций, взятые в летний сезон (26.06.2023 и 29.06.2024), с одной – осеннего сезона (06.09.2023), и с двух – весеннего сезона (03.04.2023 и 20.04.2024). Пробы собирали близ пос. Дивноморское на одном горизонте глубин для каждого вида: на 15 м – для *L. divaricata* и 40 м – для *G. minima*; выбор глубины определялся нахождением на этом горизонте наиболее многочисленного поселения. В декабре 2023 г. из-за погодных условий отбор проб в районе точек сезонного мониторинга был невозможен, и пробы были собраны лишь для оценки состояния гонад в районах близ г. Геленджик (на 12 м глубине – *G. minima*, на 15 м глубине – *L. divaricata*), по гидрологическим характеристикам и типам грунта сходными с шельфом близ пос. Дивноморское.

Для сбора проб использовали дночерпатель «Океан» с площадью захвата 0.1 м<sup>2</sup> (в трех повторностях на станции). Пробы макрозообентоса промывали через сито с размером ячеек 0.5 мм. Из проб выбирали всех особей *Lucinella divaricata* и *Gouldia minima*. При их идентификации использованы ключи определителя фауны Черного моря (Скарлато, Старобогатов, 1971). Оценивали численность (экз./м<sup>2</sup>) и воздушно-сухую биомассу (г/м<sup>2</sup>) (на весах с дискретностью до 0.001 г) особей этих видов в пробах. Достоверность отличий между выборками оценивали с помощью критерия Манна-Уитни ( $p < 0.05$ ).

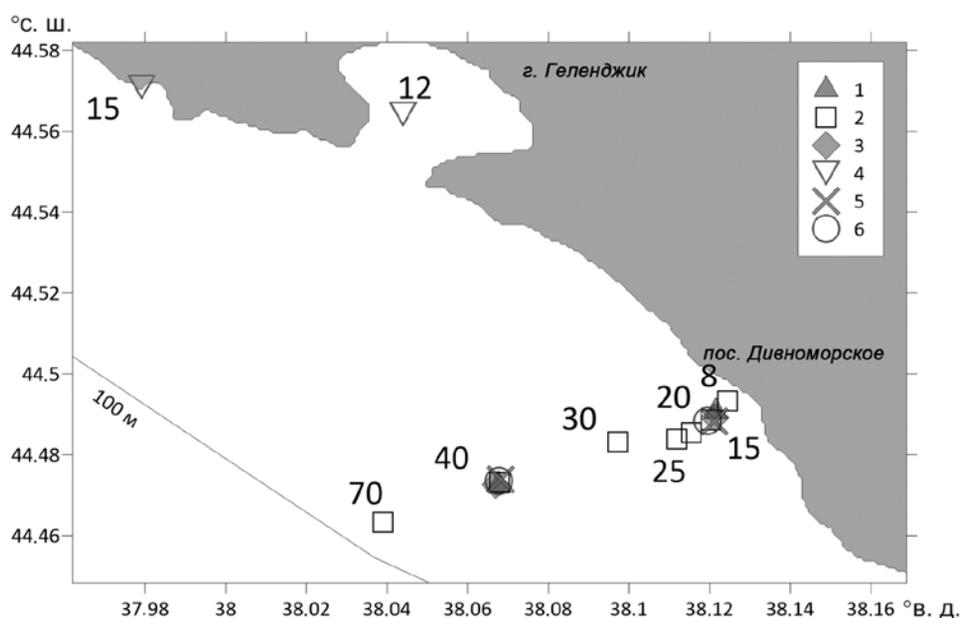


Рис. 1 – Карта станций отбора проб. Числами на карте обозначены глубины отбора проб, значками – даты (1 – апрель 2023 г.; 2 – июнь 2023 г.; 3 – сентябрь 2023 г.; 4 – декабрь 2023 г.; 5 – апрель 2024 г.; 6 – июнь 2024 г.)

Из дополнительного дночерпателя пластиковым пробоотборником отбирали верхние 5 см донных осадков для определения гранулометрического состава и органического углерода ( $C_{\text{орг}}$ ). Средняя поверхностная температура вод в 2023–2024 гг. близ пос. Дивноморское была получена с сайта <https://sea-temperature-ru.com/russian-federation/>, где собраны данные о температуре воды в прибрежных районах из разных источников, включая морские буи и погодные спутники агентства NOAA. Температуру придонной воды в момент съемки измеряли портативным зонд-логгером STAR:ODDI DST centi-TD (STAR-ODDI Ltd., Iceland) ( $\pm 0.1$  °C).

Содержание общего ( $C_{\text{вал}}$ ) и карбонатного ( $C_{\text{карб}}$ ) углерода определяли в предварительно высушенных пробах донных осадков на приборе Shimadzu TOC-L (Kyoto, Japan) с приставкой SSM 5000A (Kyoto, Japan). Органический углерод ( $C_{\text{орг}}$ ) рассчитывался по разности измерений  $C_{\text{вал}}$  и  $C_{\text{карб}}$ . При измерении  $C_{\text{вал}}$  происходит каталитическое окисление пробы в токе воздуха ( $t = 900$  °C). При определении карбонатного углерода проба окисляется в присутствии ортофосфорной кислоты ( $t = 200$  °C).

Гранулометрический состав осадков определялся на лазерном анализаторе размера частиц Shimadzu SALD-2300 (Kyoto, Japan) с предварительной расситовкой фракции крупнее 63 мкм. Было принято следующее деление: гравий (более 2000 мкм), песок (63–2000 мкм), ил (менее 63 мкм) (Wentworth, 1922).

Для анализа размерной структуры проводили измерения длины раковин моллюсков с использованием следующего подхода. Моллюсков тотально из каждой исследуемой пробы отдельно располагали на матовой ровной однородной по цвету поверхности и фотографировали с масштабной линейкой (цена деления 0.01 мм), ориентируя камеру параллельно поверхности. Полученные снимки (300 dpi) анализировали в программе ImageJ 1.53a (Wayne Rasband, National Institute of Health, USA). Отклонение значений длин раковин, получаемых с использованием программы от получаемых с использованием штангенциркуля (цена деления 0.02 мм), составляли 2.4 %, или 0.3 мм. Размерно-частотные распределения выявляли и анализировали в программе Past 4.03 (Mixture analysis). Анализ основан на алгоритме максимизации ожиданий EM (Expectation-maximization algorithm) (Dempster et al., 1977), который позволяет находить локальные оптимумы. Процедура автоматически запускается 20 раз, каждый раз с новыми случайными стартовыми позициями для массива данных. Стабильность решения проверяли при 3-кратном повторном запуске алгоритма. Оптимальное решение (количество групп) выбирали при одновременном минимальном значении индекса Акаике (Akaike, 1974) и максимальном значении логарифмического правдоподобия.

Для оценки состояния гонад в каждый из сезонов был выполнен гистологический анализ 20 экземпляров моллюсков каждого вида. Для оценки синхронности размножения разных размерных групп были отобраны экземпляры *L. divaricata* с длиной раковины до 2.5 и 2.5 мм и более, а *G. minima* – 4–5 и 6–8 мм. Проводку образцов для заключения в парафин осуществляли с помощью изопропанола и минерального масла, согласно методике, разработанной К. Э. Санамяном и Н. П. Санамян (Санамян, Санамян, 2012). Окраску срезов проводили гематоксилином Карацци и эозином

и микроскопировали при увеличении 400х. Определяли стадию развития гонад (0 – покоящиеся гонады, 1– начало развития половых клеток, 2 – присутствуют и зрелые, и незрелые половые клетки, 3 – зрелые половые клетки, готовые к вымету).

## Результаты

### Абиотические условия

Донные осадки в районе исследования на глубинах 8–25 м представляли собой плотные слабозаиленные пески, а на глубине 30 м – заиленные пески с большим количеством пустых раковин моллюсков (ракуши) (рисунок 2а, б, в). На глубинах 40 и 70 м в донных осадках превалировали илистые фракции (рисунок 2а). Фактически грунт представлял собой заиленную ракушу. Содержание илистых фракций на глубине 40 м было незначительно выше, а песчаных – ниже в летний период 2023 г. (около 10 %), а также в весенний и летний периоды 2024 г., по сравнению с весенним и осенним периодами 2023 г. Содержание органического углерода возрастало с увеличением содержания ила и глубиной (рисунок 2г). В летний период 2023 г. и весенний, и летний периоды 2024 г. содержание органического углерода было в 2.5-4 раза выше, чем весной и осенью 2023 г. (рисунок 2г).

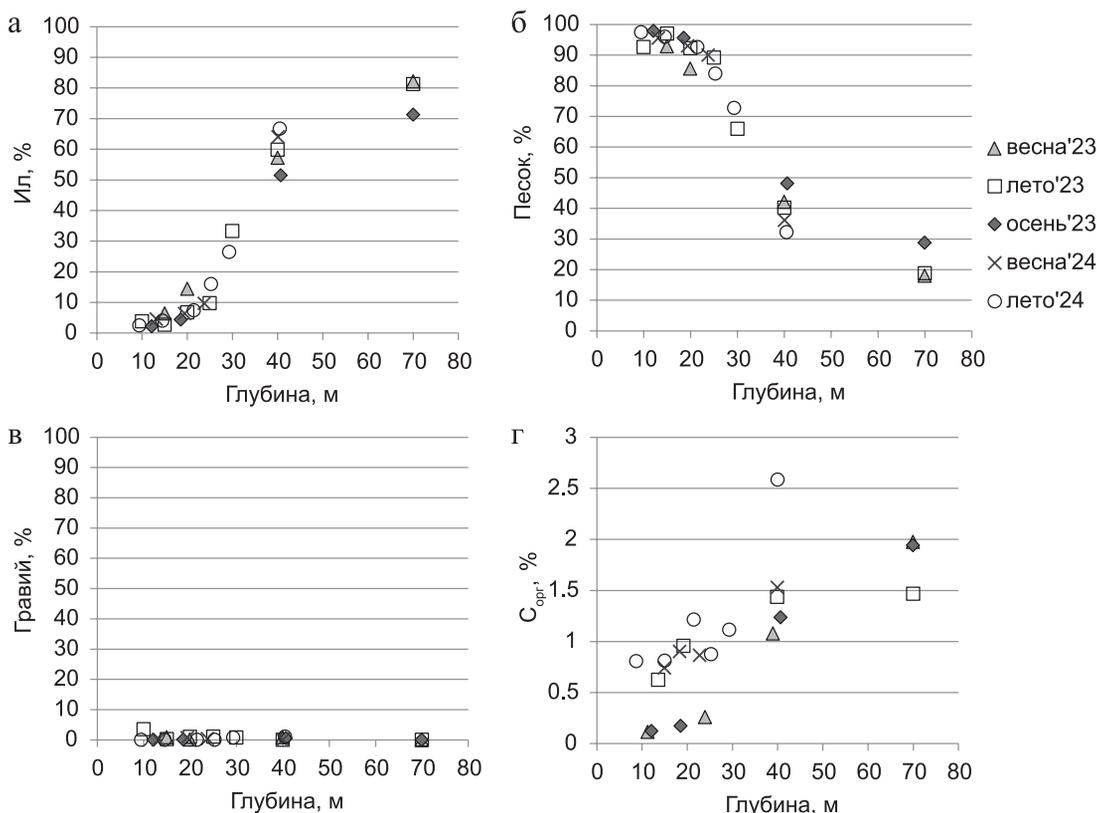


Рис. 2 – Характеристики донных осадков в районе исследования: а – содержание илистых; б – песчаных и в – гравийных фракций; г – органического углерода

Температура поверхности моря в изученном районе изменялась от 8 °С до 28 °С (рисунок 3). В 2023 г. температуры февраля–июля были на 0.5–1.0 °С ниже средних за последние 10 лет, а в 2024 г. на 1–2 °С выше среднегодовых. Летом 2024 г. был зарегистрирован мощный апвеллинг, который привел к снижению поверхностной температуры на 4 °С. Восстановление заняло около двух недель. Данные о температуре придонной воды и температуры поверхности моря приведены в таблице 1.

Табл. 1 – Температура воды на поверхности моря и на разных глубинах

Дата	$T$ поверхности моря, °С	$T$ на глубине 15 м, °С	$T$ на глубине 40 м, °С
03.04.2023	10.7	10.1	9.6
26.06.2023	24.5	21.6	14.7
06.09.2023	26.8	–	–
07.12.2023	13.4	13.2	–
20.04.2024	14	13.9	11.6
29.06.2024	21.6	15.2	10.6

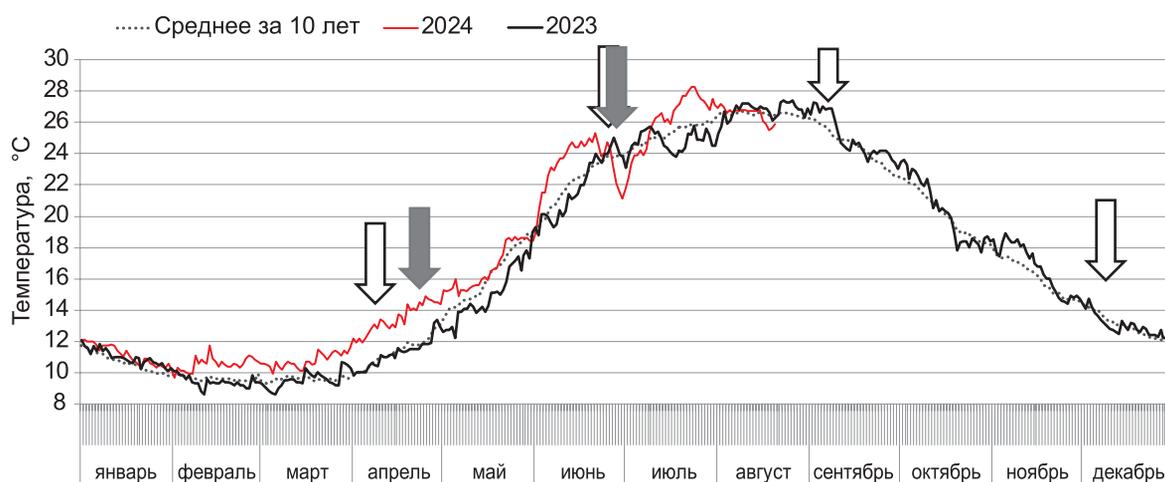


Рис. 3 – Температура поверхности воды в районе пос. Дивноморское в 2023–2024 гг. Стрелками обозначены даты макрозообентосных съемок (белые – 2023 г., серые – 2024 г.)

### ***Распределение показателей обилия моллюсков по глубинам***

Пробы для оценки распределения моллюсков по глубинам были взяты 26 июня 2023 г. Особи *Lucinella divaricata* встречались в диапазоне глубин 8–40 м. Поселения *L. divaricata* достигали наибольшей численности на глубине 15 м ( $1837 \pm 373$  экз./м<sup>2</sup>), с увеличением глубины численность падала до 50 экз./м<sup>2</sup> (на 30–40 м) (рисунок 4 а).

*Gouldia minima* была обнаружена в пробах с глубин от 15 до 40 м (рисунок 4). Наиболее многочисленны поселения отмечены на глубинах 30–40 м, достигая максимума 510 экз./м<sup>2</sup>. С 30 м глубины численность *G. minima* начинала превышать численность *L. divaricata*. На глубине 70 м оба вида отсутствовали в пробах.

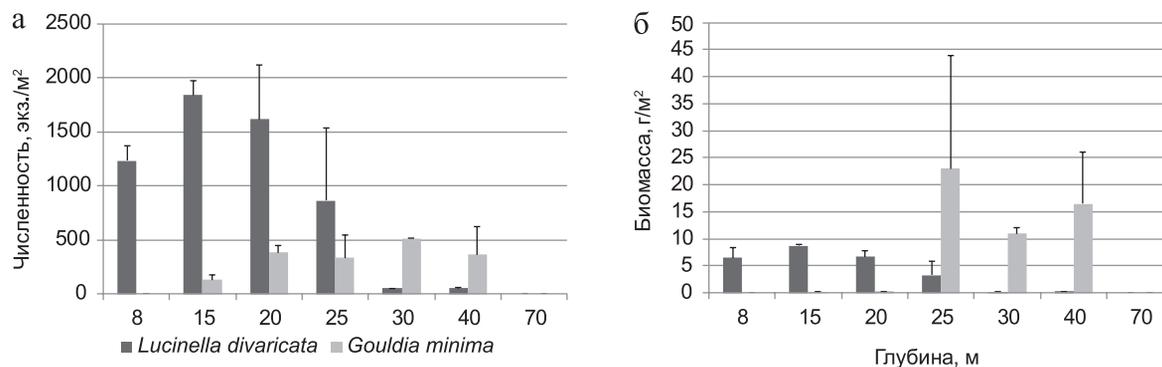


Рис. 4 – Средние показатели обилия *Lucinella divaricata* и *Gouldia minima* на глубинах от 8 до 70 м в июне 2023 г. (здесь и далее: планки погрешностей – стандартное отклонение): **а** – численность; **б** – биомасса

В июне 2023 г. гистограммы размерно-частотного распределения длин раковин *L. divaricata* имели сходный вид в диапазоне глубин 8–25 м: наблюдалось несколько размерных групп особей – 0.5–1.5 мм, 1.5–2.3 мм и 2.3–3.5 мм, 3.5–4.3 мм, и 4.3–5.5 мм, наибольшая – первая (ювенильные особи) (рисунок 5). На 30–40 м отмечены лишь единичные особи с длиной раковины 1.3–3.1 мм.

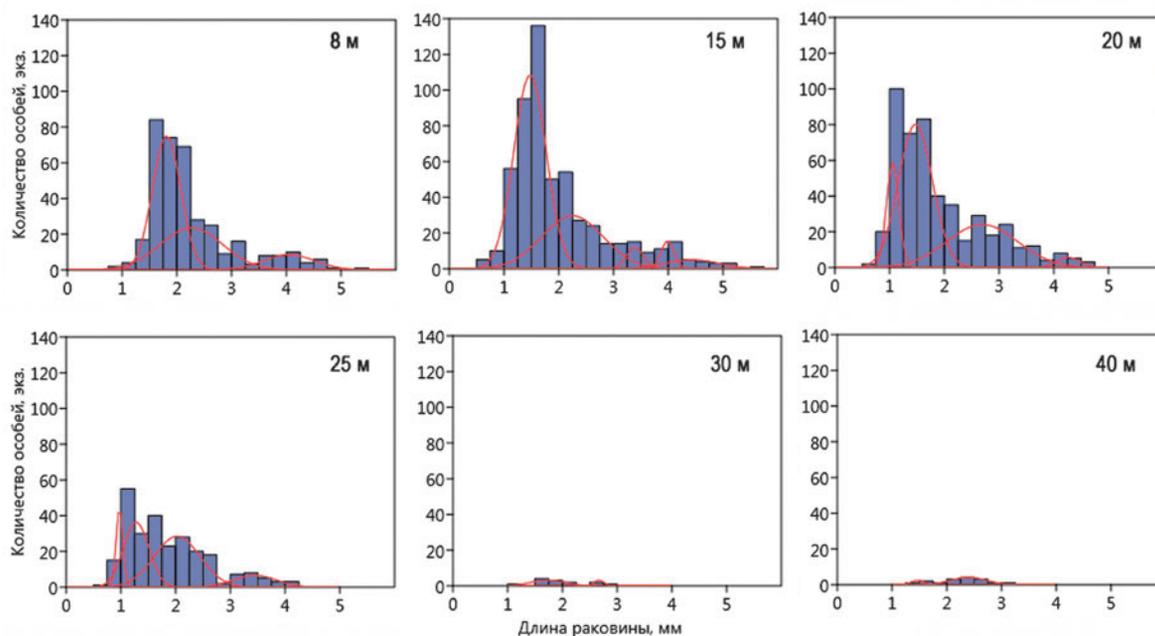


Рис. 5 – Размерная структура поселений *Lucinella divaricata* на глубинах 8–40 м в июне 2023 г. Кривые – аппроксимирующие нормального распределения (здесь и далее)

У *G. minima* размерная структура поселений была сходна на 15 и 20 м, где присутствовала только молодь до 3 мм (рисунок 6). На глубинах 25–30 м отмечено 3–4 пика на размерно-частотных гистограммах (преобладание молодежи на 25–30 м и крупных особей – на 40 м).

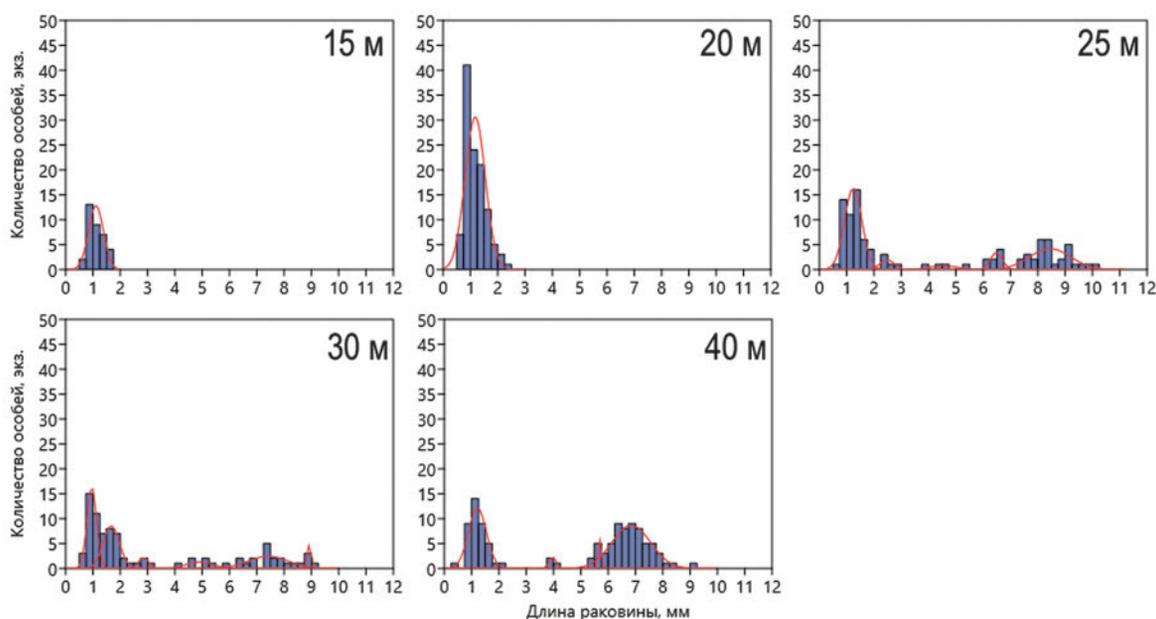


Рис. 6 – Размерная структура поселений *Gouldia minima* на глубинах 15–40 м в июне 2023 г.

*Сезонная изменчивость показателей обилия, размерной структуры поселений и зрелости гонад Lucinella divaricata на глубине 15 м*

Анализ сезонной изменчивости на глубине 15 м показал, что пик численности *L. divaricata* в 2023 г. (до 1700 экз./м<sup>2</sup>) приходился на летний период, а весной и осенью численность была в 2–3 раза ниже (рисунок 7а).

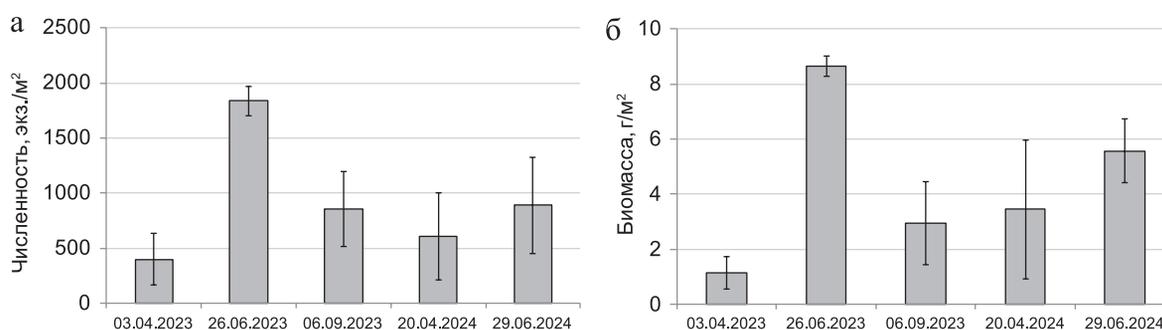


Рис. 7 – Сезонная динамика численности (а) и биомассы (б) *Lucinella divaricata* на глубине 15 м близ пос. Дивноморское

В июне 2024 г. численность поселений вида была в 2 раза ниже по сравнению с показателем июня 2023 г. Наибольших биомасс *L. divaricata* достигала в летний период, но летом 2024 г. биомассы были в среднем в полтора раза ниже, чем летом 2023 г. (рисунок 7б).

Форма диаграмм размерно-частотного распределения длин раковин *L. divaricata* была сходной во все периоды наблюдения: несколько максимумов, причем наибольший – в размерной группе 1–2 мм (рисунок 8). По форме гистограмм

размерно-частотного распределения выделялись группы 0.5–1.75 мм, 1.75–2.5 мм и 2.5–3.5 мм, 3.5–4.5 мм, и 4.5–5.5 мм. Количество мелкоразмерных особей (с длиной раковины до 2.5 мм) в апреле 2023 г. достигало 91 %, в июне 2023 г. – 79 %, в сентябре – 81 %, а в 2024 г. упало до 67 % в апреле и 75 % в июне.

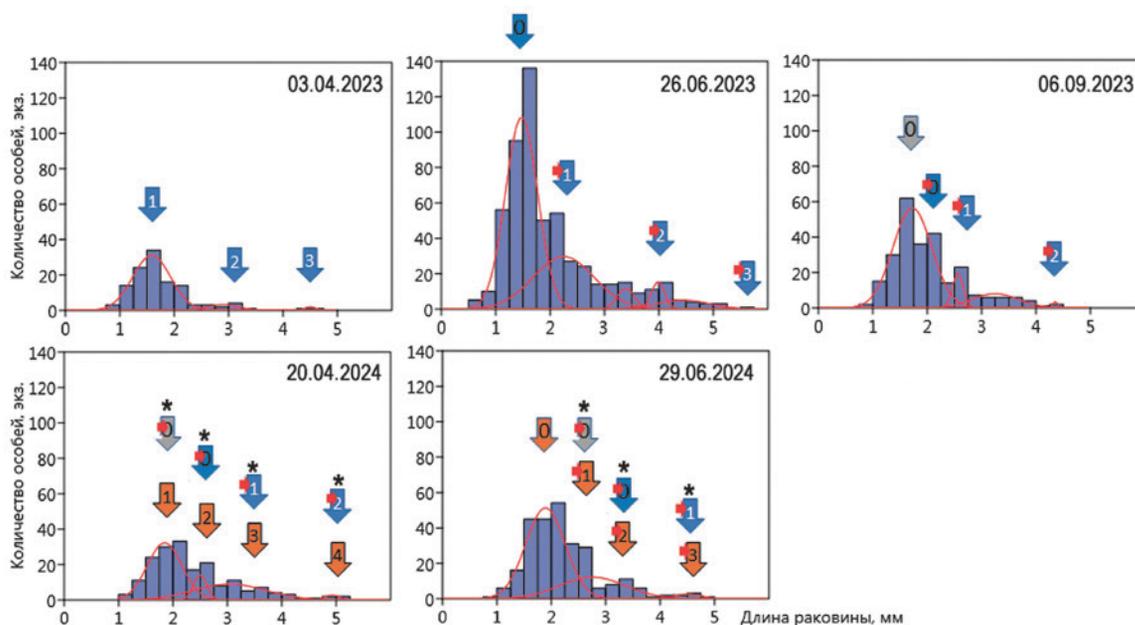


Рис. 8 – Размерная структура поселений *Lucinella divaricata* на глубине 15 м в разные сезоны 2023 и 2024 гг. близ пос. Дивноморское. Вертикальными стрелками показаны когорты с номерами, горизонтальными – смещение пиков (здесь и далее). Звездочками отмечены вероятные соответствия когорты 2023 г.

И в 2023, и в 2024 гг. отмечено смещение пиков в каждый последующий сезон на 1.0–1.5 мм (рисунок 8), что может быть показателем прироста раковины за этот период. При сравнении гистограмм июня и сентября 2023 г. видно, что, несмотря на снижение численности всех размерных групп, форма гистограммы остается прежней – существуют два максимума наиболее мелкоразмерных особей – 1.5–1.75 мм и 2.0–2.25 мм. Особи, относящиеся к размерной группе более 4 мм в апреле и июне 2023 г. (пик № 3, рисунок 8), уже не встречались в пробах сентября 2023 г. Перерыв в наблюдениях с сентября по апрель 2024 г. не позволяет с уверенностью соотнести пики на размерно-частотных гистограммах, построенных в эти периоды. Поэтому на гистограммы 2024 г. нанесены предположительные значения соответствия размерных групп когортам 2023 г. (рисунок 8). Можно осторожно предположить, что к апрелю 2024 г. прирост за предыдущие полгода составил около 1 мм, а прирост с апреля до июня 2024 г. – 1.0–1.5 мм. Тогда к июню 2024 г. особи последних двух возрастных когорты (№ 2 и 3) весны 2023 г. отмечены не были, а особи первой когорты достигали в длину 4–5 мм. Таким образом, особи, осевшие летом, к следующему лету достигают длины 2.5–3.5 мм. А еще через год эта когорта становится предельных размеров – 5.0–5.5 мм и отмирает в течение осени.

Все исследованные особи были раздельнополыми. Особи с длиной раковины менее 3 мм не содержали в гонадах половых продуктов ни в один из исследованных периодов. В апреле 2023 г. удалось найти всего одну самку, гонады которой находились на стадии 2 (рисунок 9): выявлены яйцеклетки среднего размера, занимающие практически все пространство гонады (рисунок 10а). У самцов в этот момент гонады находились в стадии начала созревания – зрелые сперматозоиды встречались единично (рисунок 10б). Однако 70 % крупноразмерных особей не содержали гамет в тканях гонад. Мы не смогли их отнести к женским или мужским особям из-за отсутствия у вида полового деморфизма. Спустя 3 месяца, в июне, в гонадах наблюдались крупные яйцеклетки и зрелые сперматозоиды, в женских гонадах наблюдались полости, лишённые половых продуктов – половые клетки уже вышли из них (стадия 3, рисунок 10в, г).

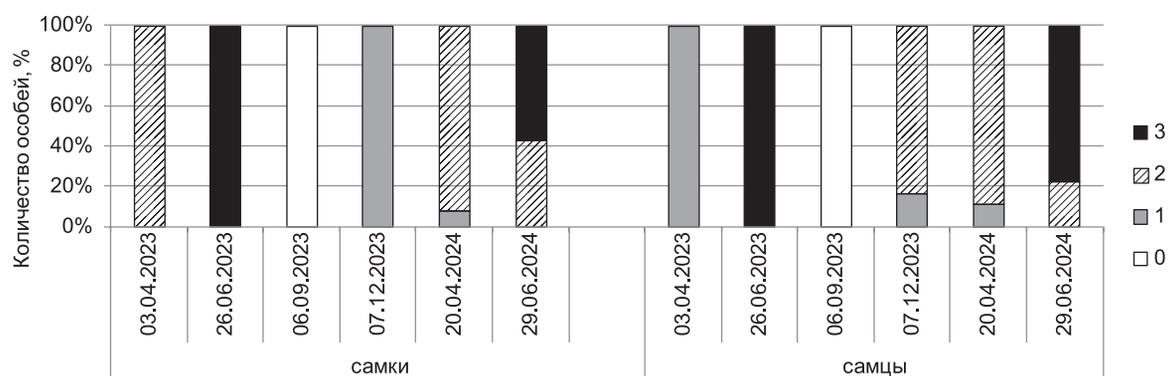


Рис. 9 – Соотношение числа особей *Lucinella divaricata* с разными фазами зрелости гонад. 0 – покоящиеся гонады, 1 – начало развития половых клеток, 2 – присутствуют и зрелые и незрелые половые клетки, 3 – зрелые половые клетки, готовые к вымету

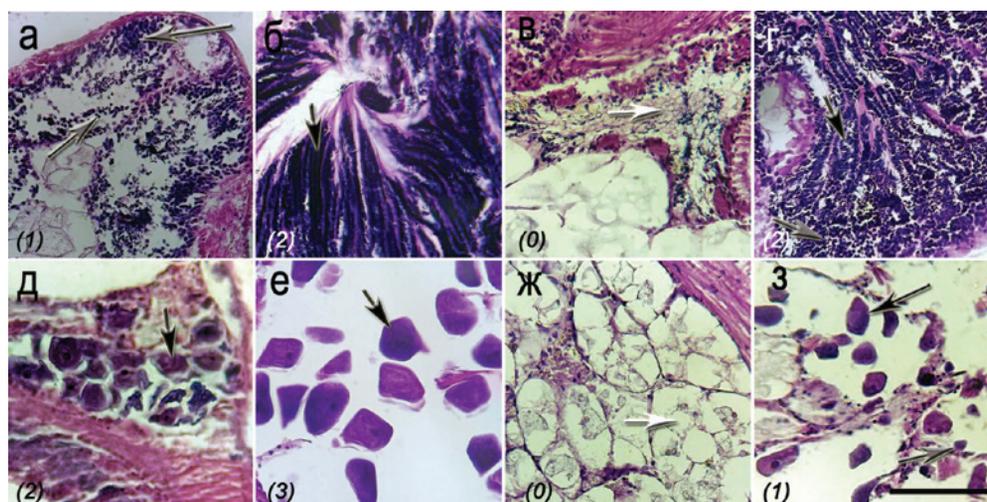


Рис. 10 – Микрофотографии гонад *Lucinella divaricata* в разные сезоны 2023 г.: а–г – мужская; д–з – женская гонады; а, д – весна; б, е – лето; в, ж – осень; г, з – зима. Масштабный отрезок 100 мкм, черными стрелами указаны зрелые сперматозоиды и яйцеклетки, серыми – незрелые, белыми – покоящиеся гонады, номер в нижнем левом углу – стадия зрелости гонад

В сентябре 2023 г. гонады были практически пустыми, изредка встречались крупные яйцеклетки или остаточные сперматозоиды (стадия 0, рисунок 10д, е). В декабре 2023 г. в гонадах наблюдалось превалирование незрелых половых клеток, причем у самцов лишь часть ацинусов была заполнена сперматозоидами, клетки были расположены рыхло (стадия 1, рисунок 10ж, з). В апреле 2024 г. гонады люцинелл были частично заполнены зрелыми яйцеклетками и сперматозоидами (стадия 1–2), а летом – большая часть особей были зрелыми. Можно сделать предположение, что сроки вымета гамет приходились в 2023 г. на июль–август, а в 2024 г. могли сдвинуться еще позднее.

**Сезонная изменчивость показателей обилия, размерной структуры поселений и зрелости гонад *Gouldia minima* на глубине 40 м**

На глубине 40 м численность *G. minima* постепенно снижалась в течение 2023 г. от 1040 экз./м<sup>2</sup> в апреле до 230 экз./м<sup>2</sup> в сентябре (рисунок 11а). В апреле и июне 2024 г. численность *G. minima* на глубине 40 м была в 2 раза ниже, чем в апреле и июне 2023 г. Наибольших биомасс *G. minima* достигали в весенний и летний период (рисунок 11б). В сентябре биомасса была наиболее низкой.

Отмечено мультимодальное распределение длин раковин на размерно-частотных диаграммах (рисунок 12). Первый максимум во все периоды наблюдался при длине раковины 1–2 мм, второй – 3–4 мм и третий – 6–7 мм. В апреле 2023 г. количество молодежи (до 3 мм) в пробах составляло 47 %. В июне общая численность в поселении снизилась почти в 2 раза, а доля мелкоразмерных особей упала до 37 %. В сентябре численность упала еще в 3 раза (в основном за счет взрослых особей). При этом доля мелкоразмерных особей возросла до 65 %. В 2024 г. численность незначительно возросла, но доля мелкоразмерных особей была низкой: в 21 % в апреле и 15 % в июне. Новое оседание зимы 2024 г. было не обильным по сравнению с предыдущим годом.

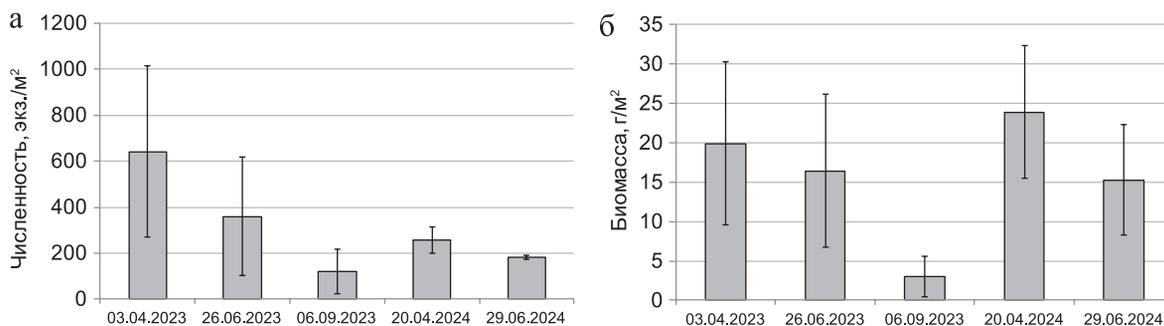


Рис. 11 – Сезонная динамика численности (а) и биомассы (б) *Gouldia minima* на глубине 40 м близ пос. Дивноморское

Наблюдался сдвиг промежуточного максимума с 3 мм в апреле до 4 мм в июне и до 6 мм в сентябре. Сдвига в остальных максимумах отмечено не было. Можно предположить, что молодые особи, имеющие осенью 2023 г. размеры 1–2 мм, достигали через полгода в апреле 2024 г. 5–7 мм, а в июне – 7–8 мм.

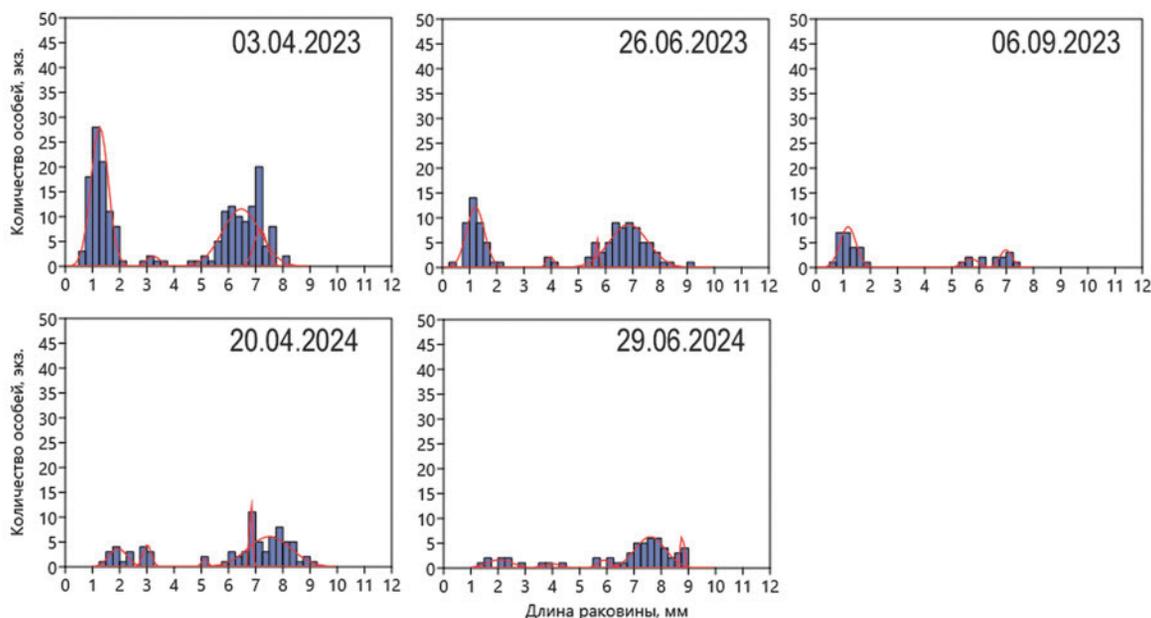


Рис. 12 – Размерная структура поселений *Gouldia minima* на глубине 40 м в разные сезоны 2023 и 2024 гг. близ пос. Дивноморское

Гистологический анализ показал, что особи вида – раздельнополые. Не выявлено достоверных отличий в стадиях созревания гонад для мелкоразмерных (4–6 мм) и крупноразмерных (6–8 мм) особей. В апреле 2023 г. женские гонады находились в стадии созревания (рисунок 13) – ооциты были расположены рыхло, превалировали незрелые клетки-предшественники (рисунок 14а, б). В мужских гонадах присутствовали как сперматозоиды, так и незрелые клетки (стадия 2).

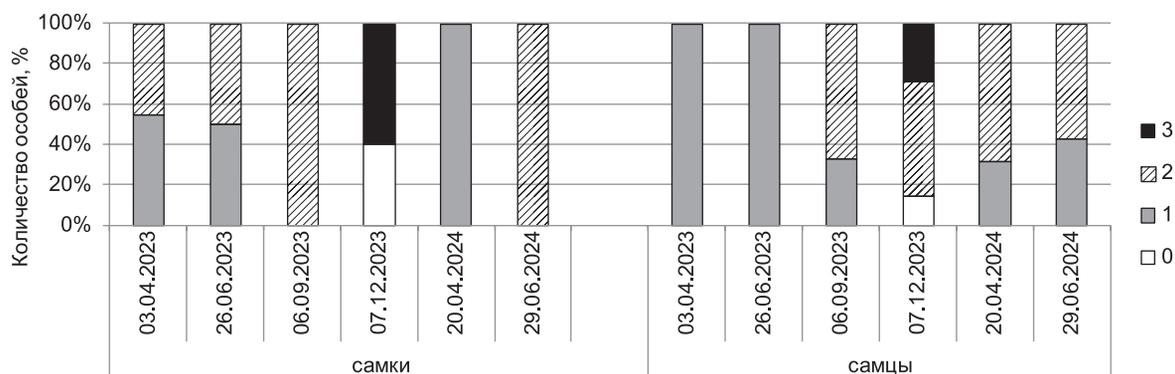


Рис. 13 – Соотношение числа особей *Gouldia minima* с разными фазами зрелости гонад. 0 – покоящиеся гонады, 1 – начало развития половых клеток, 2 – присутствуют и зрелые, и незрелые половые клетки, 3 – зрелые половые клетки, готовые к вымету

В конце июня 2023 г. женские особи находились в стадии зрелости 2 (рисунок 13), ооциты крупные, но расположены рыхло, а мужские гонады все еще содержали незрелые формы гамет (рисунок 13в, г). В сентябре 2023 г. самки находились в стадии готовности к вымету, а гонады самцов еще содержали незрелые формы и клетки

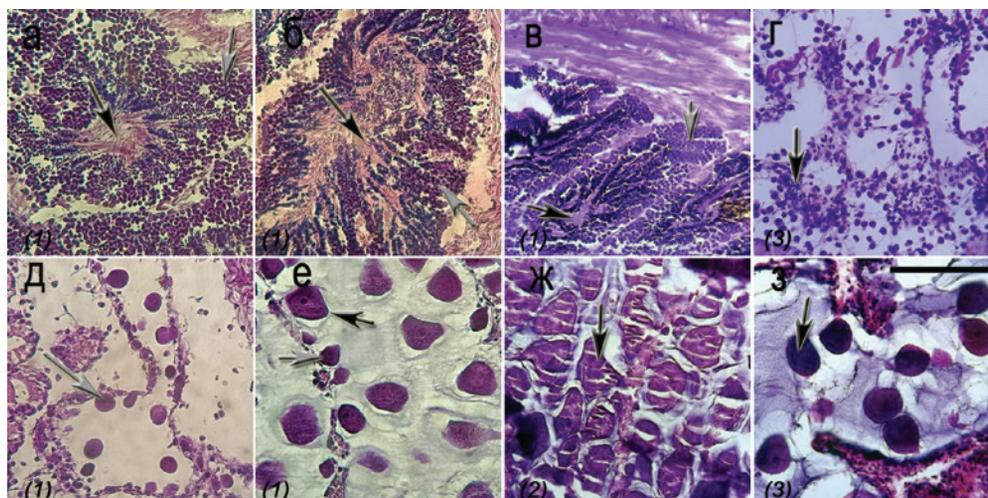


Рис. 14 – Микрофотографии гонад *Gouldia minima* в разные сезоны 2023 г.: а–г – мужская; д–з – женская гонады; а, д – весна; б, е – лето; в, ж – осень; г, з – зима. Масштабный отрезок 100 мкм, черными стрелами указаны зрелые сперматозоиды и яйцеклетки, серыми – незрелые, номер в нижнем левом углу – стадия зрелости гонад

предшественники. В декабре особи находились преимущественно в стадии 3, но некоторые уже имели полупустые и пустые гонады. Весной 2024 г. самки находились в той же стадии, что и весной 2023 г (стадия 2), а самцы в отличие от 2023 г. – менее зрелые (стадии 1–2). Сходная ситуация отмечена и для июля 2024 г. – самцы отставали по уровню созревания гамет от того же периода 2023 г. На основании гистологических исследований можно сделать предположение, что сроки вымета гамет приходились в 2023 г. на позднюю осень – начало зимы – октябрь–декабрь.

## Обсуждение

### *Образ жизни моллюсков и пространственное распределение их поселений*

Особи *Lucinella divaricata* в изученном районе отмечены в диапазоне глубин 8–40 м и достигали наибольшей численности на глубине 15 м на слабо заиленных, но очень плотных песках. Приуроченность *L. divaricata* к такому биотопу подтверждается и литературными данными по черноморскому побережью Крыма (Киселева, 1981; Ревков и др., 2014), и северо-западной части Средиземного моря (Sardá et al., 1999). Мы предполагаем, что это может быть связано с образом жизни и типом питания этого вида. Известно, что для своей жизнедеятельности *L. divaricata* частично использует органику бактериального хемотрофного происхождения (Herry, Le Pennec, 1987). В жабрах *L. divaricata*, как и у всех изученных представителей сем. Lucinidae, содержатся симбиотические тиотрофные гамма-протеобактерии (Taylor, Glover, 2010). *Lucinella divaricata* способны использовать бактерии и непосредственно для питания, переваривая часть клеток (Le Pennec et al., 1988). Однако в их пищеварительном

тракте всегда содержатся детрит и остатки диатомовых, что указывает на способность моллюсков питаться и традиционным для двустворок образом (Киселева, 1981; Herry, Le Pennec, 1987). Можно предположить, что в прибрежном биотопе, подверженном воздействию волн, сохранять положение в грунте им помогает подвижная и длинная нога, которая, как и у других люцинид, способна значительно удлиняться (Taylor, Glover, 2010). С помощью ноги люциниды закапываются в осадок, иногда на глубину до 50 см, до нижней границы окисленного слоя, и делают каналы в осадке, обеспечивая доступ к восстановительной среде, богатой сульфидами, необходимыми для функционирования симбиотических бактерий (Barnes, 1993; Taylor, Glover, 2010). По нашим данным, грунт, попавший в пробы, находился в окисленных условиях: запах сероводорода отсутствовал, содержание органического углерода и ила были низкими. Однако, следует отметить, что глубина грунта, захватываемого дночерпателем на этих станциях, не превышала 3–5 см. Поэтому можно предположить, что более плотные нижележащие слои грунта могли отличаться и более низкими значениями окислительно-восстановительного потенциала (ОВП). Это подтверждается измерениями 2021 г., когда были отмечены отрицательные значения ОВП в подповерхностных 2–5 см слоях донных осадков на глубине 15 м в районе пос. Дивноморское в летний период (Колучкина, неопубл.). По нашим данным, с увеличением глубины отбора пробы увеличивается заиление и содержание  $C_{\text{орг}}$  в донных осадках и параллельно снижается обилие *L. divaricata*. Однако с глубиной изменяется и температурный режим. Глубины, на которых в настоящем исследовании был отмечен вид *L. divaricata* (10–40 м), относятся к верхнему перемешанному слою вод и сезонному термоклину (Иванов, Белокопытов, 2011). Глубже 40 м, в зоне постоянных низких температур (Иванов, Белокопытов, 2011), этот вид в настоящем исследовании отмечен не был, но был отмечен другими авторами на 60 и 80 м в биоценозе *Modiolula phaseolina* (Philippi, 1844) в середине XX века (Киселева, 1981). При этом на глубинах более 50 м на илах он не образовывал большие скопления и даже не входил в комплекс характерных видов (Киселева, 1981). Возможно, это объясняется тем, что *L. divaricata* является представителем тепловодной средиземноморской фауны (Funder et al., 2002). Таким образом, высокое обилие этого вида в самой прибрежной зоне связано не только с подходящим для него типом осадков, но и с благоприятным температурным режимом.

В отличие от *L. divaricata*, массовые поселения *G. minima* были выявлены глубже, на горизонте 40 м на заиленной ракуше с содержанием ила 40–60 % и органического углерода 1–2.5 %. Кроме того, многочисленные и продуктивные поселения были отмечены на глубинах 20–30 м на заиленных песках с содержанием органического углерода 1–1.5 %. На 15–20 м в поселениях присутствовала только молодь, а крупные особи не встречались. Биология этого вида изучена слабо. Известно, что он является инфаунным фильтратором-сестонофагом. Однако, в отличие от *L. divaricata*, имеет короткие сифоны и не закапывается глубоко в грунт (Киселева, 1981). Мы предполагаем, что интенсивное волновое воздействие на этих глубинах приводит к постоянному засыпанию гидробионтов частицами осадка

(Скарлато, Старобогатов, 1971). Возможно, этот фактор является одним из лимитирующих успешный рост особей *G. minima* в прибрежной зоне. Глубже 40 м этот вид в настоящей работе также отмечен не был. По данным других авторов, он встречен до предельных глубин аэробной зоны Черного моря и образовывал собственный биоценоз на илисто-песчаном грунте на глубинах 20–50 м у побережий Крыма и Кавказа в середине XX века (Скарлато, Старобогатов, 1971; Киселева, 1981), при этом наибольшей биомассой *G. minima* отличалась на глубине 40 м (в среднем 12.2 г/м<sup>2</sup>) (Киселева, 1981). А на глубинах более 50 м в Черном море вид не создавал высокоплотных поселений, как и по нашим данным. Мы предполагаем, что нижняя граница массового развития вида ограничена предельными температурами, поскольку он считается тепловодным, и северная граница его обитания проходит по проливу Ла-Манш (Gaudin et al., 2018).

### ***Сезонные изменения количественных показателей поселений *Lucinella divaricata*, скорость роста и длительность жизни***

Для поселений *L. divaricata*, как по нашим, так и по литературным данным, отмечены существенные сезонные колебания численности и биомассы (Sardá et al., 1999; Ревков и др., 2014). В нашем исследовании наиболее ярко они были выражены в 2023 г., когда численность и биомасса поселений в июне, по сравнению с апрелем, возросла соответственно в 3 раза и 8 раз, а затем упала в сентябре. Изменения происходили преимущественно за счет мелкоразмерных особей. Таким образом, сезонное увеличение численных показателей связано с пополнением поселений молодью. Сходной структурой и динамикой отличались поселения *L. divaricata* в прибрежных водах Крыма в 2011 и 2013 гг. (Ревков и др., 2014). В работе Н. К. Ревкова и соавт. (Ревков и др., 2014) было высказано предположение, что высокое обилие наиболее мелкоразмерных особей в летний период свидетельствует о приуроченности размножения к летнему периоду, т. е. максимальному прогреву вод. Это логично, поскольку *L. divaricata* является по происхождению прибрежным средиземноморским видом (Funder et al., 2002). По нашим данным, форма пиков размерно-частотных гистограмм полностью совпадала с представленными в исследовании Н. К. Ревкова и соавт. для прибрежных вод Крыма (Ревков и др., 2014). Сходным был и период наибольших численностей – лето. Однако, по нашим данным, у *Lucinella divaricata* может быть более одного периода пополнения поселений молодью: ранневесенний и позднелетний. По данным наших гистологических исследований, основной период опустошения гонад после вымета гамет приходится на начало сентября. То есть вымет половых продуктов (размножение) действительно приходится на летний период. Однако из-за отсутствия данных о продолжительности его личиночного развития и скорости роста, сложно сказать, когда этот вид появляется в бентосных пробах, то есть достигает размеров более 0.5 мм. Тогда возникает вопрос: если *L. divaricata* размножается летом, то почему в весенних пробах 2023 г. пик молодежи ниже, чем в летних?

В Черном море обитает вид, родственник *L. divaricata* – *Loripes orbiculatus* Poli, 1795 (сем. Lucinidae), фенология размножения которого изучена несколько лучше (Захваткина, 1959, 1963). Как и многие другие виды этого семейства, *L. orbiculatus* откладывает кладки в слизистые шары, из которых выходят развитые велигеры (Захваткина, 1959). Такие кладки в массе встречаются в июне–августе в прибрежной зоне бухт и заливов Азово-Черноморского региона (Захваткина, 1959; собств. наблюдения в Таманском заливе Азовского моря). Личинки этого вида в планктоне Севастопольской бухты встречались в июле–сентябре (Захваткина, 1963). Таким образом, как и у *L. divaricata*, размножение вида приходится на летний период. Можно сделать предположение, что пополнение молодью у *L. orbiculatus* происходит осенью, а достичь размера более 0.5 мм особи этого вида могут, по всей видимости, ближе к зиме. Таким образом, в пробах макрозообентоса (животные более 0.5 мм) молодые особи этого вида могут быть спустя около 1–2 месяцев после оплодотворения. Так, для тропического вида сем. Lucinidae *Codakia orbicularis* (Linnaeus, 1758) время от оплодотворения и до достижения размера тела более 0.5 мм составляет около месяца (Gros et al., 1997). Ни слизистые кладки, ни личинки *L. divaricata* для Черного моря не описаны. Но если предположить, что сроки развития *L. divaricata* примерно сходны с таковыми у *L. orbiculatus*, то летнее поколение 2023 г. должно было бы быть видно в пробах зимы или весны следующего года. И если другого периода пополнения поселений нет, то пик молодежи должен быть самым большим в зимне-весенний период. Однако в июне 2024 г., как и в июне 2023 г., мы наблюдали дополнительное появление молодых особей. Это возможно при очень медленном темпе роста особей с сентября по июнь (не более 1.5 мм за 9 месяцев), а также в случае наличия более одного периода размножения. Дополнительный зимний период размножения для видов этого семейства свойственен для тропических регионов (Gros et al., 1997). На возможность наличия дополнительного зимнего периода размножения особей указывает сходство состояния гонад в начале декабря 2023 г. и конце апреля 2024 г. (средней зрелости), а также присутствие особей с пустыми гонадами в апреле 2023 г. Кроме того, и по данным Н. К. Ревкова и соавт. для Крымского побережья (Ревков и др., 2014), и по нашим данным, форма размерно-частотных распределений у вида не имеет выраженных разрывов. Это может указывать на растянутость периода поставки молодых особей и/или более одного периода размножения.

На основании анализа размерно-частотных гистограмм, прирост длины раковины *L. divaricata* достигал 3 мм в год, а наибольший размер моллюсков, отмеченных в пробах, составлял 5.5 мм. Когорта особей, имеющих среднюю длину раковины 1.5 мм в апреле 2023 г., по всей видимости, относится к поколению лета 2022 г. Эти особи достигли размеров 4.5 мм в июне 2024 г. и, с большой вероятностью, особи этого поколения уже не переживут зимы 2024–2025 гг. Поэтому можно сделать осторожное предположение, что предельный возраст у основной массы *L. divaricata* в исследуемом районе не превышал 2.5 года.

*Сезонные изменения количественных показателей поселений *Gouldia minima*,  
скорость роста и длительность жизни*

Наибольшая численность поселений наблюдалась весной 2023 г., причем около половины особей относились к категории «молодь». Летом и осенью 2023 г. численность особей снижалась, а весной 2024 г. возрастала. Абсолютная численность молоди так же снижалась от весны к осени в 2023 г. По литературным данным, у южного берега Крыма *G. minima* размножается летом (Киселева, 1978). Однако, по нашим данным для прибрежных вод северного Кавказа, этот вид размножается в осенний период. Гистологический анализ показал, что созревание половых продуктов *G. minima* происходило осенью, а их вымет заканчивался к концу осени–началу зимы. При этом период созревания гамет у самок был короче, чем у самцов, и к сентябрю все самки находятся в стадии зрелости и готовности к вымету. У самцов, по всей видимости, не наблюдается синхронного созревания половых продуктов, процесс растянут во времени – большую часть года (за исключением зимнего периода) в гонадах наблюдаются и зрелые, и незрелые половые клетки. Растянutosть периода размножения во времени подтверждается и высокой долей мелкоразмерных особей во все периоды 2023 г. Но поскольку наиболее высокие абсолютные численности мелкоразмерных особей были отмечены в апреле 2023 г., можно предположить, что пик пополнения поселений вида все-таки приходился на осенне-зимний период. Таким образом, наблюдался единственный, но растянутый, период размножения за календарный год, приходящийся на осень.

В отличие от *L. divaricata*, пики на частотно-размерных гистограммах *G. minima* четко отделялись друг от друга, как это обычно наблюдается у родственного многолетнего вида *Chamelea gallina* L., 1758 (Ревков и др., 2014). В этом случае обычно различимы когорты первых нескольких лет, а затем они сливаются в непрерывный пологий пик (Ревков и др., 2014). В связи с наличием трех четко отличимых пиков на размерно-частотных гистограммах и единственным периодом пополнения молодь можно предположить, что продолжительность жизни *G. minima* составляла как минимум 3 года.

Прирост длины раковины у *G. minima* был выше, чем у *L. divaricata* и достигал, по всей видимости, около 3 мм за полгода. Это несколько ниже темпа роста *G. minima*, описываемого М. И. Киселевой для горизонта глубин 40 м при численности не более 500 экз./м<sup>2</sup>, но примерно соответствует росту на глубине 30 м (Киселева, 1981). Автор связывает более низкие темпы роста на 30 м с высокой плотностью поселений. В настоящем исследовании численность превышала отмеченную М. И. Киселевой максимальную численность *G. minima* и достигала 600 экз./м<sup>2</sup>, возможно, с этим связаны низкие темпы роста.

**Факторы, определяющие межгодовую динамику поселений  
*Lucinella divaricata* и *Gouldia minima* в 2023 и 2024 гг.**

Хотя исследуемые виды отличаются по предпочитаемым биотопам, особенностям биологии и времени размножения, были выявлены некоторые общие черты динамики их поселений в 2023–2024 гг. Так, в 2024 г. у обоих видов было отмечено увеличение средних размеров молодежи и более пологие пики на размерно-частотных гистограммах, задержка развития гонад и снижение обилия молодых особей в поселениях по сравнению с 2023 г.

Увеличение средних размеров молодежи весной 2024 г. может быть связано с более поздним (на 2 недели) отбором проб по сравнению с 2023 г. Кроме того, это может быть вызвано более интенсивным ростом особей в 2024 г. Ранняя и теплая весна 2024 г., по сравнению с 2023 г., а также интенсивные осадки января 2024 г. способствовали изменениям в планктонной составляющей черноморской экосистемы, в частности, раннему и интенсивному цветению диатомовых водорослей (Федоров и др., 2025). Диатомовые водоросли – основной компонент питания *Bivalvia*, как сестонофага *G. minima* (Киселева, 1981), так и частичного симбиотрофа *L. divaricata* (Herry, le Pennec, 1987). Поэтому раннее появление источника питания могло вызвать интенсивный рост молодых особей.

С другой стороны, на фоне более интенсивного роста молодежи мы наблюдали задержку созревания гонад у обоих видов, как в апреле, так и в июне 2024 г. Это сопровождалось гораздо более низким абсолютным количеством молодых особей по сравнению с 2023 г. Одной из причин таких отличий может быть воздействие сильного шторма 25–27 ноября 2023 г. (Дулов и др., 2024). Мощнейшие волны, высота которых в районе г. Новороссийска достигала около 9 м, а длина более 100 м (Дулов и др., 2024), несомненно, воздействовали на донный осадок местообитаний моллюсков, расположенных на глубине менее половины длины штормовой волны (Носов, 2019). Можно ожидать, что при этом могло происходить как перемещение живых особей в пространстве, так и перетиравание их остатками раковин. Наибольшее количество остатков раковин было в местообитании *G. minima*, размерная структура и обилие поселения которых в 2024 г. в наибольшей степени отличались от состояния 2023 г. Исследуемый вид обитает в самом верхнем слое донных осадков (Ansell, 1961). Наиболее уязвимыми при этом являются молодые стадии из-за более тонкой раковины. Поскольку в ходе настоящего исследования было установлено, что период размножения этого вида у берегов Кавказа приходится на осень, можно предположить, что молодые моллюски, осевшие до шторма, могли частично или полностью погибнуть. Кроме того, если личинки этого вида находились во время шторма в планктоне, их могло отнести в сторону открытого моря, где оседание невозможно. Однако присутствие в гонадах некоторых особей зрелых половых клеток в декабре указывает на продолжение размножения в поселениях после шторма, обеспечившее резерв поселений. Видимо, именно эти особи и были обнаружены в небольшом количестве в виде молодежи в апреле 2024 г.

Размерная структура поселений *L. divaricata* в 2024 г. отличалась от состояния 2023 г. не столь критично, но так же, как и *G. minima*, было отмечено снижение пополнения молодью. В отличие от *G. minima*, у *L. divaricata* пополнение имеет место не в осенне-зимний, а в осенний и, возможно, весенний периоды. Вероятно, эта особенность позволила поселениям *L. divaricata* с меньшими потерями пережить шторм 25–27 ноября 2023 г., т. к. в это время большинство особей уже прошли личиночную стадию и успешно осели. Кроме того, *L. divaricata*, обитая в прибрежной зоне, гораздо более подверженной волновому воздействию, чем глубины 40 м, имеет приспособление к сопротивлению воздействию волн – способность зарываться глубоко в грунт; в этот период хемосимбионты в жабрах смогут обеспечить питание моллюсков (Herry, Le Pennec, 1987).

Для более точных заключений относительно причин снижения эффективности пополнения молодью поселений этих видов весной и летом 2024 г. необходимо привлечение данных о состоянии планктонной компоненты прибрежной экосистемы в 2023 и 2024 гг., а также продолжение ежегодного мониторинга макрозообентоса.

### Выводы

Распространение двустворчатых моллюсков *L. divaricata* и *G. minima* было ограничено глубинами 10–40 м. Наибольшей численности и биомассы *L. divaricata* достигала на плотных песках 10–15 м глубин в зоне верхнего квазиоднородного слоя (ВКС), *G. minima* – на 40 м на заиленной ракушке в зоне сезонного термоклина.

*Lucinella divaricata* может иметь постоянно или периодически более одного периода пополнения поселений молодью: ранневесенний и позднелетний, о чем свидетельствуют сопоставление сроков созревания гонад и времени обнаружения молоди в пробах макрозообентоса. У *G. minima* период пополнения поселений один, но растянутый во времени, приходится на позднеосенний и раннезимний сезоны.

Выявлена межгодовая изменчивость пополнения поселений молодыми особями в 2023–2024 гг. Интенсивность пополнения в 2024 г. была ниже, чем в 2023 г., а средние размеры молодых особей – больше. Предположительно, это связано с сильнейшим штормом конца ноября 2024 г. и ранней и теплой весной 2024 г.

**Благодарности.** Авторы чрезвычайно признательны всем коллегам, принимавшим участие в организации и непосредственно в отборе проб: С. Б. Куклеву, А. Г. Зацепину, У. В. Симаковой, А. Б. Басину, М. И. Симакову, В. А. Тимофееву, Д. В. Кондарь, М. В. Чикиной, Ф. В. Сапожникову и экипажу МНИС «Ашамба», а также А. В. Федорову за плодотворное обсуждение результатов работы и анонимным рецензентам за ценные замечания.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-27-00181, <https://rscf.ru/project/23-27-00181/>

### Список литературы

1. Дулов В. А., Юровская М. В., Фомин В. В., Шокуров М. В., Юровский Ю. Ю., Барабанов В. С., Гармашов А. В. Экстремальный черноморский шторм в ноябре 2023 года // Морской гидрофизический журнал. 2024. Т. 40. № 2 (236). С. 325–347.
2. Заика В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. Митилиды Черного моря. Киев: Наукова думка, 1990. 205 с.
3. Захваткина К. А. Личинки двустворчатых моллюсков Севастопольского района Черного моря // Труды Севастопольской биологической станции. 1959. Т. 11. С. 108–152.
4. Захваткина К. А. Фенология личинок двустворчатых моллюсков Севастопольской бухты // Труды Севастопольской биологической станции. 1963. Т. 16. С. 173–175.
5. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. Океанография Черного моря. Севастополь: Морской гидрофизический институт НАН Украины, 2011. 212 с.
6. Киселева М. И. Особенности размерного состава популяций двустворчатых моллюсков, обитающих в разных биотопах // Гидробиологический журнал. 1978. Т. 14. № 1. С. 54–58.
7. Киселева М. И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. Киев: Наукова Думка, 1981. 168 с.
8. Колючкина Г. А., Семин В. Л., Григоренко К. С., Басин А. В., Любимов И. В. Роль абиотических факторов в вертикальном распределении макрозообентоса северо-восточного побережья Черного моря // Зоологический журнал. 2020. Т. 99. № 7. С. 784–800. <https://doi.org/10.31857/S0044513420070053>.
9. Носов Н. А. Введение в теорию цунами. Москва: Янус-К, 2019. 170 с.
10. Ревков Н. К., Тимофеев В. А., Лисицкая Е. В. Состав и сезонная динамика макрозообентоса локального биотического комплекса *Chamelea gallina* (западный Крым, Черное море) // Экосистемы. 2014. № 11 (30). С. 247–259.
11. Санамян К. Э., Санамян Н. П. Метод «изопропанол–минеральное масло» в гистологии // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы XIII международной научной конференции. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2012. С. 155–159.
12. Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia // Определитель фауны Черного и Азовского морей / Ред. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Киев: Наукова думка, 1971. С. 178–249.
13. Федоров А. В., Федорова П. А., Хоменко С. А., Ключанцева А. П. Динамика фитопланктона в Голубой бухте (г. Геленджик) в 2024 г. // Экология гидросферы. 2025. С. 1–16. [в печати].
14. Akaike H. A new look at the statistical model identification // IEEE transactions on automatic control. 1974. Vol. 19. No. 6. P. 716–723.
15. Ansell A. D. The functional morphology of the British species of Veneracea (Eulamellibranchia) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1961. Vol. 41. No. 2. P. 489–517.
16. Barnes P. A. G. Eco-physiology of the endosymbiont-bearing lucinid bivalve, *Codakia orbiculata*; University of Plymouth. Plymouth, 1993. 411 p.
17. Dempster A. P., Laird N. M., Rubin D. B. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm // Journal of the royal statistical society: series B (methodological). 1977. Vol. 39. No. 1. P. 1–22.
18. Funder S., Demidov I., Yelovicheva Y. Hydrography and mollusc faunas of the Baltic and the White Sea–North Sea seaway in the Eemian // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2002. Vol. 184. No. 3–4. P. 275–304. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(02\)00256-0](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(02)00256-0).
19. Gaudin F., Desroy N., Dubois S. F., Broudin P., Cabioch L., Fournier J., Gentil F., Grall J., Houbin P., Le Mao P. Marine sublittoral benthos fails to track temperature in response to

- climate change in a biogeographical transition zone // ICES Journal of Marine Science. 2018. Vol. 75. No. 6. P. 1894–1907. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy095>
20. Gros O., Frenkiel L., Moueza M. Embryonic, larval, and post-larval development in the symbiotic clam *Codakia orbicularis* (Bivalvia: Lucinidae) // Invertebrate Biology. 1997. P. 86–101.
  21. Herry A., Le Pennec M. Endosymbiotic bacteria in the gills of the littoral bivalve molluscs *Thyasira flexuosa* (Thyasiridae) and *Lucinella divaricata* (Lucinidae) // Symbiosis. 1987. Vol. 4. P. 25–36.
  22. Le Pennec M., Diouris M., Herry A. Endocytosis and lysis of bacteria in gill epithelium of *Bathymodiolus thermophilus*, *Thyasira flexuosa* and *Lucinella divaricata* (Bivalve, Molluscs) // J. Shellfish Res. 1988. Vol. 7. P. 483–489.
  23. Poppe G. T., Goto Y. Scaphopoda, Bivalvia, Cephalopoda. European Seashells. Wiesbaden: Christa Hemmen Verlag, 1993. European Seashells. 221 p.
  24. Şahin P., Emiral H., Okumus I., Gözler A., Kalayci F., Hacimurtezaoglu N. The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequalvis*, Bruguiere, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasi*, Crosse, 1861: Mollusc) // Journal of animal and veterinary advances. 2009. Vol. 8. No. 2.
  25. Sardá R., Pinedo S., Martín D. Seasonal dynamics of macroinfaunal key species inhabiting shallow soft-bottoms in the Bay of Blanes (NW Mediterranean) // Acta Oecologica. 1999. Vol. 20. No. 4. P. 315–326. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(99\)00135-6](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(99)00135-6).
  26. Sea temperature // <https://sea-temperature-ru.com/russian-federation/> (дата обращения: 13.12.2024).
  27. Taylor J. D., Glover E. A. Chemosymbiotic bivalves // The vent and seep biota: aspects from microbes to ecosystems. 2010. P. 107–135. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-9572-5\\_5](https://doi.org/10.1007/978-90-481-9572-5_5).
  28. Wentworth P. K. A scale of grade and class terms for clastic sediments // The journal of geology. 1922. Vol. 30. No. 5. P. 377–392.

Статья поступила в редакцию 03.10.2024, одобрена к печати 23.03.2025.

**Для цитирования:** Колючкина Г. А., Данилова Н. А., Любимов И. В., Тетерникова Е. Л., Федулов В. Ю., Стрельцова Е. А. Сезонная динамика поселений двустворчатых моллюсков *Lucinella divaricata* и *Gouldia minima* на северо-восточном шельфе Черного моря // Океанологические исследования. 2025. № 53 (1). С. 148–171. [https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2025.53\(1\).7](https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2025.53(1).7).

**SEASONAL DYNAMICS OF SETTLEMENTS OF BIVALVES  
*LUCINELLA DIVARICATA* AND *GOULDIA MINIMA*  
ON THE NORTHEASTERN SHELF OF THE BLACK SEA**

**G. A. Kolyuchkina<sup>1</sup>, N. A. Danilova<sup>1,2</sup>, I. V. Lyubimov<sup>1,3</sup>, E. L. Teternikova<sup>1,3</sup>,  
V. Yu. Fedulov<sup>1</sup>, E. A. Streltsova<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,  
36, Nakhimovskiy prospekt, Moscow, 117997, Russia;

<sup>2</sup> Department of Biology, University of Padova,  
58/B Via U. Bassi, Padova, 35121, Italy, Padova;

<sup>3</sup> Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology –  
K. I. Scriabin MBA, 23, Akademika Skryabina str., Moscow, 109472, Russia,  
e-mail: [kolyuchkina.ga@ocean.ru](mailto:kolyuchkina.ga@ocean.ru)

The vertical distribution, abundance dynamics, size composition and reproduction timing of two common bivalve species *Lucinella divaricata* and *Gouldia minima* in the coastal waters of the narrow shelf of the northeastern sector of the Black Sea (near the Divnomorskoye settlement) were assessed. The data was collected in the spring, summer, autumn and winter of 2023 and in the spring and summer of 2024. The most abundance of *L. divaricata* was noted at a depth of 15 m on clean sands (silt content less than 10 %) and a low level of organic carbon (less than 0.3 %). Mass settlements of *G. minima* were found at 40 m on silted shells with silt content of 40–60 % and organic carbon of 1–1.5 %. The shell length increase of *L. divaricata* reached 3 mm per year, *G. minima* – more than 6 mm per year. Gonadal maturation in *L. divaricata* in 2023 was observed in the summer season, and in *G. minima* in the late autumn season. The highest biomass and abundance of *L. divaricata* settlements were reached in summer, but in summer 2024 these values were on average 1.5–2.0 times lower than in summer 2023. The abundance of *G. minima* decreased in 2023 from April to September, and in 2024 it was 2 times lower than in 2023. The highest biomass of *G. minima* was reached in spring and summer, and its biomass was lowest in September. In 2024, both species showed an increase in the average size of juveniles and more gentle peaks on size-frequency histograms, delayed development of gonads and reduced abundance of juveniles in settlements compared to 2023. The possible lifespan of individuals in settlements and the reasons for the weak recruitment of juveniles in the first half of 2024 in both species are discussed.

**Keywords:** benthos, subtidal, Bivalvia, Lucinidae, Veneridae, gonad maturity, histological analysis, life span

**Acknowledgement:** The study was funded by a grant from the Russian Science Foundation No. 23-27-00181, <https://rscf.ru/project/23-27-00181/>.

## References

1. Akaike, H., 1974: A new look at the statistical model identification. *IEEE transactions on automatic control*, **19**, 716–723.
2. Ansell, A. D., 1961: The functional morphology of the British species of Veneracea (Eulamellibranchia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **41**, 489–517.
3. Barnes, P. A. G., 1993: *Eco-physiology of the endosymbiont-bearing lucinid bivalve, Codakia orbiculata*. Plymouth, University of Plymouth, 411 p.
4. Dempster, A. P., N. M. Laird, and D. B. Rubin, 1977: Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *Journal of the royal statistical society: series B (methodological)*, **39**, 1–22.
5. Dulov, V. A., M. V. Yurovskaya, V. V. Fomin, M. V. Shokurov, Yu. Yu. Yurovsky, V. S. Barabanov, and A. V. Garmashov, 2024: Extreme Black Sea storm in November 2023. *Morskoy Gidrofizicheskiy Zhurnal*, **40**, 325–347.
6. Fedorov, A. V., P. A. Fedorova, S. A. Khomenko, and A. P. Klyuchantseva, 2025: Dynamics of phytoplankton in the Blue Bay (Gelendzhik) in 2024. *Ecology of the hydrosphere*, 1–16, [in press].
7. Funder, S., I. Demidov, and Y. Yelovicheva, 2002: Hydrography and mollusc faunas of the Baltic and the White Sea–North Sea seaway in the Eemian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **184**, 275–304, [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(02\)00256-0](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(02)00256-0).
8. Gaudin, F., N. Desroy, S. F. Dubois, C. Broudin, L. Cabioch, J. Fournier, F. Gentil, J. Grall, C. Houbin, and P. Le Mao, 2018: Marine sublittoral benthos fails to track temperature in response to climate change in a biogeographical transition zone. *ICES Journal of Marine Science*, **75**, 1894–1907, <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy095>.
9. Gros, O., L. Frenkiel, and M. Moueza, 1997: Embryonic, larval, and post-larval development in the symbiotic clam *Codakia orbicularis* (Bivalvia: Lucinidae). *Invertebrate Biology*, 86–101.
10. Herry, A. and M. le Pennec, 1987: Endosymbiotic bacteria in the gills of the littoral bivalve molluscs *Thyasira flexuosa* (Thyasiridae) and *Lucinella divaricata* (Lucinidae). *Symbiosis*, **4**, 25–36.
11. Ivanov, V. A. and V. N. Belokopytov, 2011: *Oceanography of the Black Sea*. Marine Hydrophysical Institute of the National Academy of Sciences of Ukraine. Sevastopol.
12. Kiseleva, M. I., 1978: Features of the size composition of bivalve populations inhabiting different biotopes. *Hydrobiological Journal*, **14**, 54–58.
13. Kiseleva, M. I., 1981: *Benthos of soft sediments of the Black Sea*. Kyiv, Naukova Dumka.
14. Kolyuchkina, G. A., V. L. Syomin, K. S. Grigorenko, A. V. Basin, and I. V. Lyubimov, 2020: The role of abiotic factors in the vertical distribution of macrozoobenthos of the northeastern coast of the Black Sea. *Biology Bulletin*, **99**, 784–800, <https://doi.org/10.1134/S1062359020090071>.
15. Le Pennec, M., 1988: Endocytosis and lysis of bacteria in gill epithelium of *Bathymodiolus thermophilus*, *Thyasira flexuosa* and *Lucinella divaricata* (Bivalve, Molluscs). *J Shellfish Res.*, **7**, 483.
16. Nosov, N. A., 2019: *Introduction to the theory of tsunamis*. Moscow, Janus-K, 170 p.
17. Poppe, G. T. and Y. Goto, 1993: *Scaphopoda, Bivalvia, Cephalopoda*, Vol. II, Wiesbaden, Christa Hemmen Verlag.
18. Revkov, N. K., V. A. Timofeev, and E. V. Lisitskaya, 2014: Composition and seasonal dynamics of macrozoobenthos of the local biotic complex *Chamelea gallina* (Western Crimea, Black Sea). *Ecosystems*, 247–259.

19. Şahin, C., H. Emiral, I. Okumus, A. Gözler, F. Kalayci, and N. Hacimurtezaoglu, 2009: The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequalis*, Bruguiere, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasiana*, Crosse, 1861). *Mollusc: Journal of animal and veterinary advances*, **8** (2).
20. Sanamyan, K. E. and N. P. Sanamyan, 2012: The method “isopropanol–mineral oil” in histology. Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: *Materials of XIII international scientific conference Petropavlovsk-Kamchatsky*: Kamchatpress, 2012, 155–159.
21. Sardá, R., S. Pinedo, and D. Martin, 1999: Seasonal dynamics of macroinfaunal key species inhabiting shallow soft-bottoms in the Bay of Blanes (NW Mediterranean). *Acta Oecologica*, **20**, 315–326, [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(99\)00135-6](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(99)00135-6).
22. Sea temperature // <https://sea-temperature-ru.com/russian-federation/> (last accessed in: 13.12.2024).
23. Scarlato, O. A. and Ya. I. Starobogatov, 1971: *Class Bivalvia - Bivalvia*. In *Key to the Fauna of the Black and Azov Seas*, F. D. Mordukhai-Boltovskoy ed., Kyiv, Naukova Dumka, 178–249.
24. Taylor, J. D. and E. A. Glover, 2010: Chemosymbiotic bivalves. *The vent and seep biota: aspects from microbes to ecosystems*, 107–135, [https://doi.org/10.1007/978-90-481-9572-5\\_5](https://doi.org/10.1007/978-90-481-9572-5_5).
25. Wentworth, C. K., 1922: A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The journal of geology*, **30**, 377–392.
26. Zaika, V. E., N. A. Valovaya, A. S. Povchun, and N. K. Revkov, 1990: *Mytilides of the Black Sea*. Kyiv, Naukova Dumka, 208 p.
27. Zakhvatkina, K. A., 1959: Larvae of bivalve mollusks of the Sevastopol region of the Black Sea. *Transactions of the Sevastopol Biological Station*, **11**, 108–152.
28. Zakhvatkina, K. A., 1963: Phenology of bivalve larvae of the Sevastopol Bay. *Transactions of the Sevastopol Biological Station*, **16**, 173–175.

Submitted 03.10.2024, accepted 23.03.2025.

**For citation:** Kolyuchkina, G. A., N. A. Danilova, I. V. Lyubimov, E. L. Teternikova, V. Yu. Fedulov, and E. A. Streltsova, 2025: Seasonal dynamics of bivalves *Lucinella divaricata* and *Gouldia minima* settlements on the northeastern shelf of the Black Sea. *Journal of Oceanological Research*, **53** (1), 148–171, [https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2025.53\(1\).7](https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2025.53(1).7).