

## БИОЛОГИЯ БОКОПЛАВА *GAMMARUS LOCUSTA* L. В ЧЕРНОМ МОРЕ

И. И. ГРЕЗЕ

Институт биологии южных морей АН УССР

Среди амфипод Черного моря *Gammarus locusta* L. является наиболее обычным, широко распространенным видом. Он обитает главным образом в прибрежной зоне — от уреза воды до 10—15 м, но встречается и глубже, до 50 м. По отношению к грунтам *G. locusta* эвритопный вид и в пределах указанных глубин встречается на разнообразнейших их типах. Однако наиболее обычным местообитанием *G. locusta* в бухтах служат заросли макрофитов *Zostera*, *Ruppia* и *Ulva*, а также нижняя поверхность камней в прибойной зоне. Н. М. Милославская (1939) отмечает, что характерным местообитанием раков этого вида являются заросли *Zostera* на песке. Особи этого вида нередки в планктоне (Грезе, 1965).

Как и другие амфиподы Черного моря, *G. locusta* имеет определенное значение в питании рыб. Кънева-Абаджиева (1964) характеризует этот вид как один из главных компонентов пищи камбалы у берегов Болгарии. Биология *G. locusta* наиболее полно изучена в северных широтах — Северном (Blegvad, 1922), Белом и Баренцевом морях (Кузнецов, 1964). Изучение биологии черноморского *G. locusta* в связи с этим представляет большой интерес, особенно в сравнительном аспекте.

В настоящей статье приведены материалы полевых и экспериментальных наблюдений за размножением и ростом черноморских *G. locusta*. Наблюдения проводились в бухте Камышевой (в районе Севастополя) с января 1965 по январь 1966 г. Пробы собирались на глубине 2—5 м в зарослях *Zostera*, *Ruppia* и *Ulva*. Драгирование в зарослях этих водорослей производилось в течение 3—5 мин с моторной фелюги на малом ходу. Добытые водоросли трижды тщательно прополаскивали в ведрах с морской водой, смыв фильтровали через шелковое сито (газ № 12) и тут же фиксировали 4—5-%ным формалином. Дальнейшая обработка раков в лаборатории

проводилась по принятой ранее методике (Грезе, 1963). Параллельно с полевыми наблюдениями в течение года проводились экспериментальные работы — в аквариуме определялись темп роста, число линек, скорость созревания раков, количество пометов и генераций у самок.

Таблица 1

Частота линек *G. locusta* в первый месяц жизни

№ линьки	Время рождения раков			
	Декабрь		Апрель-май	
	Промежуток между линьками (в днях)	Температура воды в аквариуме, °C	Промежуток между линьками (в днях)	Температура воды в аквариуме, °C
1	5	11	4	11—12
2	5	10	4	12—13
3	7	9	9	15—16
4	8	8	—	—

Как было установлено, молодые раки не сразу покидаютmarsupium самки. Они находятся там после вылупления из яйцевых оболочек в течение 1—3 дней, двигаются и даже пытаются детритом, попадающим в материнскую сумку с током воды. Питание молодых раков *Gammarus chevreuxi* в материнской сумке еще отмечала Секстон (Sexton, 1913). Задержка вылупившихся раков в marsupии самки бывает длительной. Кинне (Кипре, 1959) наблюдал задержку молоди *Gammarus duebeni* в материнской сумке до 15 дней. Нередки случаи, когда самки сбрасывают задержавшуюся в marsupии молодь вместе с панцирем.

Рост раков в течение жизни сопровождается линьками. Первые две происходят последовательно через 4—5 дней независимо от времени (сезона) рождения раков (табл. 1).

Между последующими двумя линьками интервалы уже больше. Несмотря на разницу температуры воды в аквариуме, где содержались раки зимнего и весеннего пометов, промежутки между этими линьками составляют 7—9 дней. Вероятно, в первый месяц жизни, в период наиболее быстрого роста раков, температура не влияет на скорость роста и линьки происходят наиболее часто. Частые линьки у молодых *G. locusta* отмечались ранее Секстон (Sexton, 1923—1925). К сожалению, групповое содержание раков в аквариуме (по 50—100 экз.) очень затрудняет наблюдение за линьками, так как сброшенные панцири раки часто поедают. Поэтому в таких опытах просле-

живаются только первые три-четыре линьки, данные же по всем последующим линькам обычно представляют собой среднее индивидуальных опытов. По мере созревания раков влияние температуры на их рост становится заметнее, и у размножающихся особей частота линек в значительной степени зависит от температуры воды, а поэтому изменяется в течение года (табл. 2).

Наиболее часто раки линяют в самое теплое время года — с июня по октябрь. У размножающихся самок число линек в июле—августе достигает 5, а у самцов в это же время линек бывает не более 3. Зимой все раки линяют гораздо реже, обычно один раз в месяц, причем промежутки между линьками в это время особенно велики у самцов — до 35 дней. Общее количество линек у самок *G. locusta* в течение жизни доходит до 40, у самцов — несколько меньше. Большее число линек у самок безусловно связано с вынашиванием яиц, так как в период размножения промежуток между линьками определяется продолжительностью инкубационного периода.

Длина только что вылупившихся раков неодинаковая. В одном помете встречаются особи разных размеров, первоначальная длина которых изменяется от 1,3 до 1,7 мм. Возможно, эта разница в размерах новорожденных раков предопределяется будущим их половым составом. До наступления половозрелости по внешнему виду отличить самцов от самок почти невозможно, и это удается лишь после 4—6-й линьки, когда у раков намечаются признаки полового диморфизма — у самок при длине 3,2 мм, у самцов — при длине 4,0 мм. По-видимому, из более крупных новорожденных раков вырастают самцы. Наибольшая длина последних в конце жизни достигает 21 мм, в то время как длина самых крупных самок не превышает 17 мм.

Рост раков происходит быстро особенно в первые месяцы жизни, до наступления половозрелости. Абсолютный прирост длины тела раков в возрасте 1—3 месяцев составляет в среднем 3 мм в месяц, но индивидуальные колебания отмечаются в пределах 1—4,5 мм. Половозрелые особи растут значительно медленнее. Абсолютный прирост раков в возрасте 4—6 месяцев не превышает 1,5 мм, у более старых — 0,5 мм (табл. 3). Интересно, что у черноморского *G. locusta* не наблюдается разницы в росте особей, родившихся в разное время года, как это свойственно *G. locusta* из датских вод (Blegvad, 1922). Прирост особей зимних поколений почти не отличается от такового летних поколений. Средний размер раков одного возраста в разных по времени пометах очень близок (табл. 4). Температура воды в аквариуме, где выращиваются раки, мало отличается от температуры в море: зимой она на 1°, иногда на 2° выше, летом — на 0,5—1° ниже, чем в море. Поэтому средние размеры

Таблица 2

Частота линек у размножающихся *G. locusta* в течение года

Месяц	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Средняя температура воды в аквариуме, °C	9	9	10	11	14,8	19,7	21,3	22	20	16	13,2	12,3
Промежуток между линеками, дни	20	25	20	17	12	9	7	6	8	11	12	17
Колебания, дни	15—23	22—28	18—25	16—20	8—17	7—10	6—9	6—8	8—9	8—13	7—8	15—20
Размер ракков, мм	10—14	10—16	12—16	11—16	11—16	13—5	8—9	10—11	10—11	7—9	7—8	9—14
Самка												
Промежуток между линеками, дни	31	33	32	34	—	—	12	14	20	—	20	—
Колебания	29—34	32—34	30—34	34—35	—	—	—	—	—	—	—	—
Размер ракков, мм	14—16	14—19	17—19	17—19	—	—	—	—	—	—	—	—
Самец												

Абсолютные приросты длины тела *G. locusta* (в мм за 1 месяц)

Количество ракков в опыте	Время рождения ракков	Возраст (в месяцах)				
		1	2	3	4	5
46	Май	3,0—3,5	3,0—3,5	3,0	1,2—1,5	1,0—1,5
150	Май	3,5—4,0	2,5	2,0	1,5	1,5
87	Май	3,0	2,8	2,0	—	—
20	Июнь	1,5—3,5	3,0	—	—	—
20	Август	2,8—3,5	3,0—4,0	—	—	—
13	Октябрь	4,0—4,5	—	—	—	—
15	Декабрь	2,0—3,0	2,5—3,5	—	—	—
15	Декабрь	2,5—3,0	3,0	—	—	—
80	Январь	1,5—3,0	2,5	—	—	—

Таблица 3

особей разного возраста (см. табл. 4) можно считать близкими к размерам ракков в естественных популяциях.

Таблица 4

**Рост ракков *G. locusta*, родившихся в аквариуме в разное время года  
(длина в мм)**

Количество опытов	Время рождения ракков	Возраст (в днях)								
		10—15	20—25	30	40—45	50—60	70	100	130	160
5	200 Апрель	2,5		5,2	6,9	7,3				
4	253 Май	2,9		4,8	5,2	6,5	7,0			
1	30 Июнь		3,7		5,5		7,8			
1	20 Август			4,6			8,3			
5	85 Декабрь	2,5	3,3	4,4	4,8	6,3	10,5 (сам- цы)	9,7 (сам- ки)	10—11 (сам- ки)	12 (сам- ки)
							11,7 (сам- цы)	13 (сам- цы)	15 (сам- цы)	

Ниже приведен средний вес *G. locusta* разных размеров по материалу, фиксированному спиртом.

Размер, мм	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	10—11	11—12	12—13	13—14
Средний вес, мг	0,07	0,3	0,66	1,6	2,9	4,6	6,8	7,8	12	—	18,5	31,6	36

Наибольший вес самого крупного самца в наших материалах 113 мг.

Размножение *G. locusta* происходит в течение всего года. Однако количество яйценосных самок в пробах наиболее велико в весенне-летний и осенне-зимний периоды:

Месяц	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Количество самок с яйцами, %	75	42	61	54	87	87	25	21	23	22	70

Наиболее интенсивно размножается *G. locusta* в мае—июне, когда количество яйценосных самок достигает почти 90 %. В июле, августе и сентябре интенсивность размножения снижается, и яйценосные самки по количеству составляют не более четвертой части. В ноябре интенсивность размножения ракков опять повышается и сохраняется, по-видимому, до февраля. Размножение ракков различных генераций наступает в разном возрасте. Особи, родившиеся в декабре—январе, начинают размножаться через 70—80 дней, в апреле — через 60—70, в мае —

через 40—50 дней, родившиеся в июне, июле, августе — через 40 дней. Соответственно различаются и размеры впервые размножающихся самок:

Месяц рождения раков	XII	I	IV	V	VI	VIII
Размер, мм	8,0—8,5	7,2—7,8	6,7—7,4	4,8—6,5	4,8—6,0	5,5—6,5

Среди бокоплавов Черного моря *G. locusta* отличается наиболее высокой репродуктивностью. Начавшая размножаться самка откладывает и вынашивает яйца в течение 6—7 месяцев. В одном из опытов нам удалось наблюдать размножение пары раков с июля по февраль. Эти раки, родившиеся в начале мая, через 40—45 дней достигли половозрелости и 9 июля дали первый помет молоди. Самка размножалась непрерывно до февраля и дала за это время 17 пометов. В летние месяцы у самки не наблюдалось какого-либо длительного периода покоя. Сливая через 1—3 дня после очередного помета, она вновь откладывала вmarsupium партию яиц. С ноября между отрождением молоди и откладыванием новой порции яиц самкой отмечаются перерывы длительностью 7—15 дней. Возможно, это связано с понижением температуры воды или репродуктивности, заканчивающей жизненный цикл самки. Самец схватывал и носил самку за 1—4 дня до отрождения молоди и линьки, после чего происходило оплодотворение вновь отложенных самкой яиц. После этого раки расходились.

Длительность инкубационного периода зависит от температуры воды. В августе при наиболее высокой температуре воды в аквариуме ( $22^{\circ}\text{C}$ ) инкубация яиц длится всего 5—6 дней. В самый холодный месяц февраль, когда температура воды в аквариуме в среднем равна  $9^{\circ}\text{C}$ , период инкубации увеличивается до 20—25 дней. Помещенные в табл. 2 данные о промежутках между линьками у размножающихся самок почти соответствуют длительности инкубационного периода в разные сезоны года.

Отловленные в море яйценосные самки продолжали размножаться в аквариуме. В результате длительных опытов, в которых наблюдали за количеством пометов у размножающихся самок, было установлено, что самая крупная самка длиной 14,2 мм за 3,5 месяца жизни в аквариуме дала 6 пометов, после чего погибла (табл. 5). Длины 14. мм самки в море достигают в возрасте примерно 6 месяцев. Следовательно, такая самка от июньской генерации, до того как попала в опыт, размножалась в море в течение 4—4,5 месяцев. Ориентируясь на количество линек у размножающихся с августа по ноябрь самок, можно подсчитать число пометов за этот период. По данным табл. 2, число пометов составляет не менее 10. Таким об-

разом, общее количество пометов у самки *G. locusta* в течение жизни должно быть не менее 15.

Таблица 5  
Число пометов у размножающихся самок *G. locusta*

Начало опыта	Конец опыта	Длина самки, мм		Количество пометов в аквариуме	Общее количество молоди
		исходная	в конце опыта		
1.XII 1964 г.	5.VI 1965 г.	10,2	14,5	9	743
10.XII 1964 г.	1.IV 1965 г.	14,2	15,0	6	586
2. IV 1965 г.	19.VI 1965 г.	12,0	15,0	7	654
10.XII 1964 г.	14.VI 1965 г.	12,0	16,0	6	596
10.XII 1964 г.	8.VI 1965 г.	12,0	15,5	6	426
10.XII 1964 г.	31. V 1965 г.	12,9	16,6	8	779
10.XII 1964 г.	31. V 1965 г.	9,9	16,0	10	916
10.XII 1964 г.	10.III 1965 г.	11,3	15,0	5	164
10.XII 1964 г.	10.VI 1965 г.	12,7	15,5	10	1016

Продолжительность жизни самцов и самок *G. locusta*, по нашим наблюдениям, составляет 8—10 месяцев. За это время от одной исходной пары может появиться 4—5 генераций раков. Общее количество яиц, откладываемое самкой на протяжении жизни, составляет около 1200. В опытах (см. табл. 5) крупные самки за 10 пометов откладывали до 1000 яиц. Количество яиц у самок зависит от их размера (табл. 6).

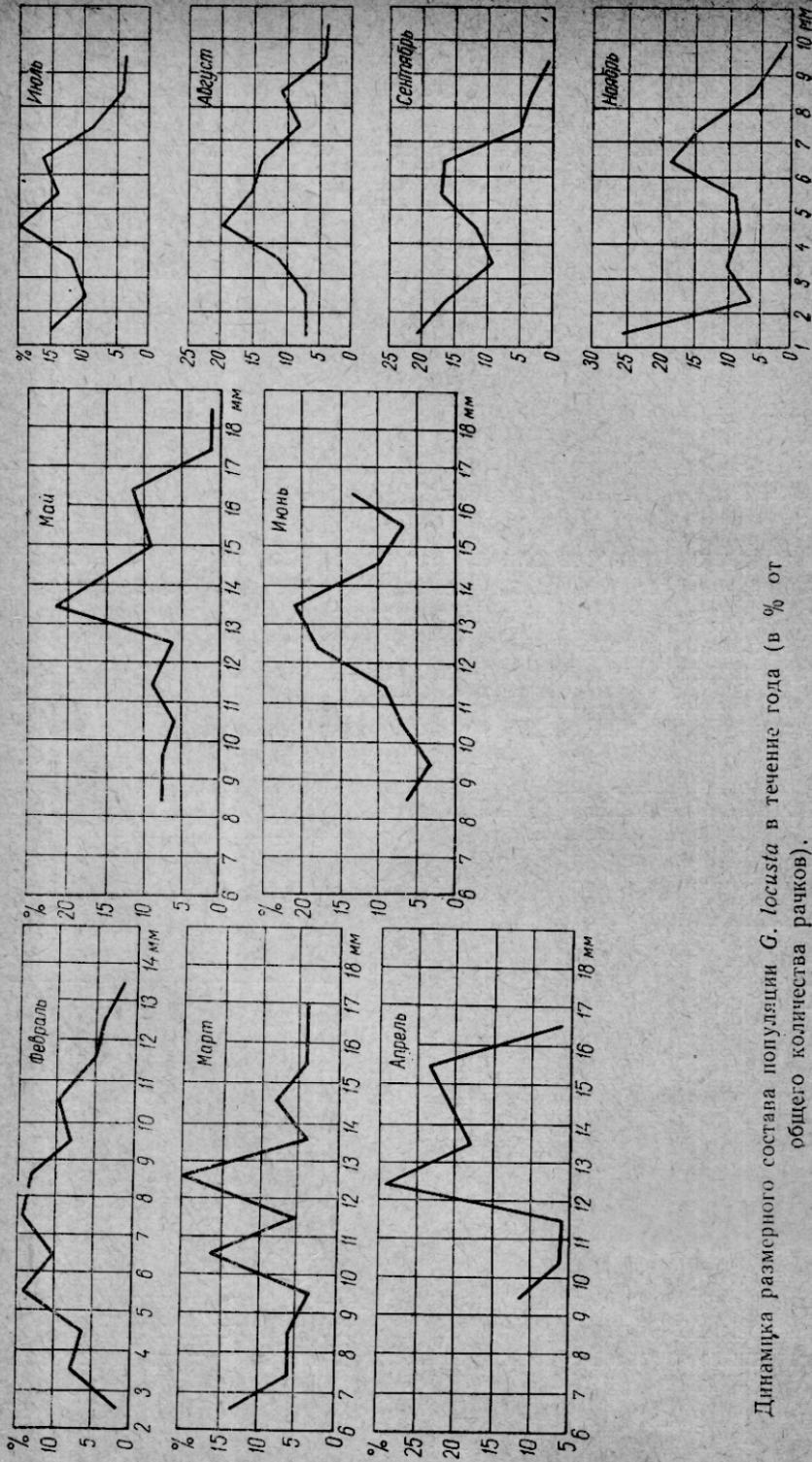
Таблица 6  
Количество яиц у самок *G. locusta*

Размер самок, мм	Среднее количество яиц на самку, шт.	Максимальное количество яиц на самку, шт.	Количество самок с яицами
5—6	8	13	19
6—7	15	25	74
7—8	21	34	51
8—9	30	49	37
9—10	32	51	36
10—11	39	86	42
11—12	55	115	23
12—13	91	139	21
13—14	113	175	18
14—15	130	155	6
15—16	137	183	4

Таблица 7  
Соотношение полов в популяции *G. locusta* в течение года

Месяц	Количество самок в пробе	Количество самцов в пробе	Отношение числа самок к числу самцов
Февраль	182	111	1,6
Март	23	15	1,5
Апрель	13	4	3,2
Май	45	37	1,2
Июнь	15	13	1,1
Июль	71	20	3,5
Август	62	32	1,9
Сентябрь	43	21	2,0
Октябрь	258	121	2,1
Ноябрь	170	110	1,5
Декабрь	20	11	1,8

Самые крупные самки длиной 16—17 мм редко бывают яйценосными. Очевидно, последние один-два месяца жизни они не размножаются. Вероятно, и число пометов у самок в естественных



Динамика размерного состава популяции *G. locusta* в течение года (в % от общего количества раков).

венных условиях меньше, так как возможность оплодотворения яйценосных самок в море иная, чем в опыте, где при каждой самке постоянно находится самец. В природе соотношение полов в популяции *G. locusta* редко бывает близким к единице. Чаще всего преобладают самки (табл. 7). Количественно это преобладание не остается, однако, постоянным, и соотношение полов в популяции подчиняется определенной закономерности; в период максимального весенне-летнего размножения (май—июнь) количество самцов и самок почти одинаковое. В период спада интенсивности размножения (июль, август, сентябрь, октябрь) количество самок превышает количество самцов в два-три раза. Подобная закономерность в соотношении полов у бокоплавов наблюдалась нами и ранее (Грезе, 1963).

Размерный состав популяции *G. locusta* меняется в течение года. Это обусловлено спецификой жизненного цикла указанного вида в Черном море. В феврале в составе популяции преобладают раки длиной 5—11 мм, т. е. в возрасте от двух до четырех-пяти месяцев (см. рисунок). В марте преобладают уже более крупные особи — длиной 10—13 мм.

В апреле основная масса раков относится к размерным группам 12—16 мм, в мае—июне появляются самые крупные раки — длиной 18—20 мм. В июле наступает резкое омоложение популяции за счет поступления в нее раков первой генерации данного года, а также различных пометов раков последних генераций прошлого года. Крупные особи в течение лета и осени уже не встречаются, вероятно, закончив свой жизненный цикл в июне. Июльское поколение раков в августе уже начинает размножаться, поэтому и в августе и в сентябре размерный состав популяции наиболее разнообразный — от новорожденных второй генерации длиной 1,5—2 мм до особей длиной 9—10 мм. Преобладают, однако, в это время раки длиной 4—7 мм, т. е. в возрасте 1—2,5 месяца. В ноябре четвертую часть популяции составляют молодые особи третьей генерации, а также раки различных пометов предыдущих поколений, среди которых преобладают размерные группы 6—8 мм. Количество генераций у *G. locusta*, как показывают опыты, может достигать пяти. Последние два поколения появляются, вероятно, в декабре—январе или феврале, но, будучи малочисленными, не меняют сколько-нибудь заметно зимний состав популяции, в котором преобладают раки длиной 9—12 мм. Большое число пометов и генераций у *G. locusta* очень затрудняет расшифровку динамики возрастного состава популяции в течение года. Дополнительным аргументом в пользу приведенного нами толкования последней может послужить анализ возрастного состава размножающихся самок (табл. 8). В январе размножаются самки длиной 11—13 мм, что соответствует возрасту пять-шесть месяцев, т. е. особи первой генерации прошлого года. Размножение различ-

ных пометов прошлогодних поколений продолжается до конца июля. С августа начинают размножаться молодые особи поколений текущего года. Размер размножающихся самок к зиме постепенно увеличивается. В предложенной схеме динамики возрастного состава популяции *G. locusta* могут в зависимости от гидрометеорологических условий года варьировать отдельные элементы — сроки появления генераций, темп роста, скорость созревания раков. Однако коренная смена возрастного состава особей, омоложение популяции, происходящее один раз в год в июне—июле, выявляется очень четко.

Таблица 3

**Возрастной состав размножающихся самок *G. locusta* в пробах в течение года  
(количество самок в %)**

Возраст самок (в днях)	50	50—60	60—80	80—90	90—120	120—140	140—160	160—180	180—200
Размер (в мм)	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	10—11	11—12	12—13	13—14
Январь	—	—	—	—	8	42	42	8	—
Февраль	—	—	4	12	26	35	21	2	—
Март	—	—	—	—	—	50	7	43	—
Май	—	—	—	5	7,5	7,5	7,5	10	40
Июнь	7,5	—	—	7,5	—	7,5	15	25	15
Июль	5	56	29	5,0	—	—	—	—	—
Август	15	38	9	38	—	—	—	—	—
Сентябрь	20	80	—	—	—	—	—	—	—
Октябрь	18	56	21	1,6	1,7	—	—	—	—
Ноябрь	3	49	32	14	1,0	1	—	—	—
Декабрь	—	—	—	—	26	48	26	—	—

Интересно сравнить полученные результаты с соответствующими данными других авторов по *G. locusta* Черного и северных морей (табл. 9). Сравнение показывает, что *G. locusta* Черного моря существенно отличается по своей биологии от *G. locusta* северных морей. Отличия эти заключаются в более раннем половом созревании черноморских особей и меньшим в связи с этим размером впервые размножающихся самок, более коротким периодом инкубации, большим числом пометов и генераций, т. е. в основном теми параметрами, которые находятся в прямой зависимости от температуры. В Черном море, где, как правило, не наблюдается отрицательных температур, интенсивность размножения *G. locusta* значительно выше, и за этот же период жизни, что и в северных морях, в популяции успевает появиться 4—5 генераций, а каждая самка может дать 17 пометов. Меньшие, чем в северных морях, размеры черноморских *G. locusta* объясняются большей интенсивностью их жизненно-го цикла.

Таблица 9

Биологические параметры *G. locusta* в Черном, Северном, Белом и Баренцевом морях по данным различных авторов

Биологические параметры	Черное море		Северное море, [Белгава, 1922]	Белое море (Кузнецова, 1964)	Баренцево море (Кузнецов, 1964)
	Греэз,	Биссихина, 1950			
Наибольшая длина, мм:					
самцы	21	21	33	38	32
самки	17	21	23	29	29
Продолжительность жизни, месяцы	8—10	12	Около 12	7—10	7—10
Период размножения	В течение года	Май—октябрь	Январь—октябрь	Сентябрь—июль	Октябрь—август
Соотношение полов	—	—	—	—	—
Возраст наступления половой зрелости, дни	40—80	21—34	60—90	30—210	—
Минимальный размер размножающихся самок, мм	4,8	5,0	6,0	—	—
Максимальное количество яиц у самок	183	103	143	Около 200	Около 220
Период инкубации, дни	5—25	5—10	9—30	—	30—90
Количество пометов	17	4	7	—	—
Количество генераций	5	4	4	2	3

## ВЫВОДЫ

1. Продолжительность жизни *G. locusta* в Черном море составляет 8—10 месяцев. Особенно быстро растут раки в первые месяцы жизни, до наступления половозрелости. Первоначальная длина раков 1,3—1,7 мм. Абсолютный прирост длины тела раков в возрасте 1—3 месяцев в среднем составляет 3 мм в месяц; в возрасте 4—6 месяцев прирост не превышает 1,5 мм, у более старых особей — 0,5 мм в месяц.

2. Линьки раков происходят в течение всей жизни. В первый месяц линьки совершаются через 4—9 дней независимо от температуры воды. С наступлением половозрелости, особенно в период размножения раков, частота линек зависит от температуры воды. Наиболее часто линяют раки в теплое время года, с июня по октябрь. У размножающихся самок в июле—августе количество линек бывает не менее 5, у самцов — до 3. Зимой число линек уменьшается до одной. Общее количество линек у *G. locusta* около 40.

3. Размножаются *G. locusta* в течение всего года, наиболее интенсивно — в мае—июне. В последующие месяцы — до октября—ноября интенсивность размножения несколько снижается и затем вновь повышается в осенне-зимний период.

4. Размножение у раков различных генераций наступает в разном возрасте. Особи, родившиеся в декабре—январе, начинают размножаться через 70—80 дней, в апреле — через 60—70, в мае — через 40—50, а родившиеся в июне, июле, августе — через 40 дней.

5. Размеры впервые размножающихся самок в зависимости от скорости созревания изменяются от 4,8 до 8,5 мм. Длительность инкубационного периода зависит от температуры воды. Летом инкубация продолжается 5—6 дней, зимой увеличивается до 20—25 дней.

6. Количество отложенных яиц зависит от размера самок. У самых молодых особей оно составляет в среднем 8, у самых крупных — 137. Максимальное количество яиц 183. В течение жизни самка *G. locusta* может дать до 17 пометов с общим числом особей 1200. Количество генераций у *G. locusta* достигает 4—5.

7. Соотношение полов в популяции *G. locusta* меняется в течение года, но почти всегда преобладают самки. В зимние месяцы в популяции преобладают раки длиной 5—13 мм, к маю—июню в популяции остаются только половозрелые особи. В июле основу популяции составляют молодые раки первой генерации данного года. В августе появляется вторая генерация, в октябре—ноябре — третья, в декабре—январе — четвертая. Состав популяции в летне-осенний период наиболее раз-

нообразный — от молодых особей различных поколений до сравнительно крупных раков (8—9 мм) от первой генерации.

8. По сравнению с *G. locusta* северных морей черноморские особи характеризуются более высокой репродуктивностью.

## ЛИТЕРАТУРА

Брискина М. М. Материалы по биологии развития и размножения некоторых морских и солоноватоводных амфипод. — В кн.: Тр. Карадаг. биол. ст. 10, 1950.

Грезе И. И. Размножение и рост бокоплава *Dexamine spinosa* (Mont.) в Черном море. — В кн.: Тр. Севаст. биол. ст., 16, 1963.

Грезе И. И. О суточных вертикальных миграциях некоторых бокоплавов в Черном море. — В кн.: Бентос. К., 1965.

Кузнецов В. В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.—Л., 1964.

Милославская Н. М. К экологии черноморских Gammaroidea в связи с происхождением их фауны. — В кн.: Тр. Карадаг. биол. ст., 5, 1939.

Кънева-Абаджиева В. Върху амфиподата фауна на Черно море пред Българския бряг и в прибоесфорския район. — Изв. на инст. по риболов., 4. Варна, 1964.

Blegvad H. On the Biology of some Danish Gammarids and Mysids. — Rep. of Danish Biol. St., XXVIII, 1922.

Kinne O. Ecological Data on the Amphipod *Gammarus duebeni*. — Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 6, 1, 1959.

Sexton E. a. Matthews A. Notes on the Life History of *Gammarus chevreuxi*. — J. Marine biol. ass., IX, 4, 1913.

Sexton E. The Moultling and Growth-stages of *Gammarus* with Descriptions of the Normals and Intersexes. — J. of the Marine biol. ass., XIII, 1925.