

И. И. ГРЕЗЕ

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ БОКОПЛАВА GAMMARELLUS CARINATUS (RATHKE) В ЧЕРНОМ МОРЕ

Впервые *Gammarellus carinatus* был обнаружен у Балаклавы в 1837 г. Ратке (Rathke), описавшим его под названием *Amathia carinata*. После этого ни один из исследователей Черного моря, за исключением И. Маркузена (1867) и В. Чернявского (1868), не находил его в течение нескольких десятилетий. Это обстоятельство дало повод В. К. Совинскому (1904) выразить сомнение в наличии в Черном море этого вида. Развернувшиеся после 30-х годов фаунистические работы в районе Карадага (Милославская, 1930, 1939; Шаронов, 1952), в северо-западной части моря (Иванов, 1962), а также у румынских берегов (S. Căraiușu et A. Căraiușu, 1942; S. Căraiușu, 1956) показали, что *G. carinatus* широко распространен в Черном море и в зимне-весенний период в некоторых районах численно преобладает среди амфипод. По И. В. Шаронову (1952), зимой в районе Карадага *G. carinatus* занимает господствующее положение среди ракообразных. Биомасса его достигает 34 г, число особей — 6500 на 1 м².

Несомненно, в это время *G. carinatus* наряду с другими бокоплавами служит высококалорийной пищей рыбам, подходящим к берегам для питания.

Сведения о биологии *G. carinatus* до последнего времени исчерпывались отрывочными наблюдениями, в которых авторы констатировали отдельные характерные черты биологии этого вида. Так, Н. М. Милославская (1930) указывает, что *G. carinatus* зимой встречается в береговой полосе повсюду в большом количестве, а в начале мая исчезает и снова появляется осенью. Причины и характер миграции рачков оставались нераскрытыми. И. В. Шаронов, изучавший биологию этого бокоплава у Карадага в 1938—1940 гг. (Виноградов, 1948) и опубликовавший только некоторые сведения (Шаронов, 1952), указывает на наличие у *G. carinatus* зимней миграции к берегам для размножения.

Недостаточность сведений о жизненном цикле *G. carinatus*, одного из широко распространенных видов бокоплавов, имеющего, несомненно, существенное значение в продуцировании органического вещества в прибрежной зоне Черного моря, побудила к более полному его изучению. Интерес к этому виду определился и принадлежностью его к северо-атлантическому комплексу форм, поскольку ближайшие к нему виды — *Gammarellus homari* (Fabricius) и *Gammarellus angulosus* (Rathke) — обитают в литорали северо-атлантического побережья, а также морей Северного Ледовитого океана. Представляет теоретический интерес сравнить в дальнейшем биологию столь близких форм, находящихся в разных условиях обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в Севастопольской бухте в декабре 1961 г. и в январе, феврале, марте, апреле, мае 1962 и 1963 гг. Лучшим способом получения массовых сборов этого укрывающегося среди камней и водорослей рачка оказался лов скребком с вертикальной поверхности пирса. Отловы производились обычно не менее двух раз в месяц, а в 1963 г. — еженедельно. Весь материал фиксировали 75%-ным спиртом и обрабатывали биометрически: у каждого рачка определяли длину, вес, пол, у яйценосных самок просчитывали и измеряли яйца.

Количество рачков *G. carinatus*, собранных в разное время, приведено в табл. 1.

Таблица 1

Количество рачков *G. carinatus*, собранных в разные годы

Год	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Всего
1961	20						20
1962	51	41	223	270	154	61	800
1963		15	649	890	78		1632
Всего	71	56	872	1160	232	61	2452

**Систематическое положение, происхождение и местообитание
G. carinatus в Черном море**

Н. М. Милославская (1930) в качестве синонимов *G. carinatus* указывает следующие виды:

Amathia carinata — Rathke, 1837
Amathia carinata — Bate, 1862
Amathilla carinata — Чернявский, 1868
Amphithoe moggridgei — Bate, 1851
Gammarellus carinatus — Stebbing, 1906

Однако Бейт (Bate), описавший *A. moggridgei* в 1851 г. (цит. по Stebbing, 1906), впоследствии (Bate and Westwood, 1863) идентифицирует его с *Amathilla sabini*, в свою очередь являющимся синонимом *Gammarellus homari* (Sars, 1894). Основным отличием между *G. homari* и *G. carinatus* является гребень, проходящий по срединной линии спины от 1-го сегмента мезосома до 3-го сегмента метасома у первой формы, в то время как у *G. carinatus* гребень начинается с 6—7-го сегментов мезосома и заканчивается на 2-м сегменте метасома. Наиболее сходен по своей морфологии *G. carinatus* с *G. angulosus*, являющимся разновидностью *G. homari* (Bate and Westwood, 1863). Обе эти формы имеют одинаковые размеры, близкое число члеников антенн и менее выраженный спинной гребень, который, однако у *G. carinatus* еще более сглажен. Н. М. Милославская (1930) считает *G. homari* исходной формой для *G. carinatus*. Возможно, что промежуточной формой между этими двумя видами является *G. angulosus*. Несмотря на морфологическую близость к последней, мы считаем *G. carinatus* вполне самостоятельным видом, сформировавшимся в Черном море и получившим специфические черты, как морфологические, так и биологические.

Вопрос о происхождении *G. carinatus* в Черном море трактуется разными авторами различно. По мнению Н. М. Милославской (1939), предок *G. carinatus* проник в Черное море из Средиземного. Но так как в настоящее время в последнем нет ни *G. homari*, ни *G. angulosus*, то, возможно, он мог существовать там в более холодный период истории Средиземноморского бассейна. В. К. Совинский (1904), говоря о происхождении некоторых форм кельтийского комплекса в Черном море, писал, что они являются колонистами средиземноморской фауны или древними обитателями черноморского бассейна, зашедшими в него с севера, по крайней мере в олигоценовую эпоху, когда южно-русский морской бассейн находился в открытом сообщении с северной частью Атлантики через северо-германское олигоценовое море. Для *G. carinatus*, представители которого до сих пор не обнаружены в Средиземном море, наиболее вероятно вторая точка зрения, выраженная В. К. Совинским.

В зимне-весенний период *G. carinatus* обитает в прибойной зоне среди водорослей, обрастающих скалы и камни. В районе Севастопольской бухты — среди гелидиум, энтероморфы, церамии, ульвы, в Стрелецкой и Казачьей (Маккавеева, 1960) — среди цистозиры, у Карадага — среди скитосифон (Шаронов, 1952), у Балаклавы — среди различных водорослей (Ратке, 1837; Чернявский, 1868). Интересно заметить, что подобные же местообитания характерны и для близких к *G. carinatus* видов. Так, *G. homari* и *G. angulosus*, по данным Е. Шевре и Л. Фажа (1924), Е. Ф. Гурьяновой (1951), В. В. Кузнецова и Т. А. Матвеевой (1948), Т. И. Гурьевой (1948), обитают в прибойной зоне среди фукусов, ламинарии, полисифонии галосакцион и других водорослей.

В морях Арктического бассейна эти виды находятся в нижней зоне литорали круглый год, в то время как в Черном море *R. carinatus* проводит в прибрежье 5—6 зимне-весенних месяцев. Повышение температуры воды до 14° уже в мае заставляет рачков уходить на глубины, где они и переживают лето. Н. М. Милославская (1939) указывает на единичные случаи нахождения *G. carinatus* летом на глубинах 20—50 м. Многочисленные драгирования на этих глубинах, произведенные нами летом 1962 г., не дали ни одного попадания *G. carinatus* в пробах. По всей вероятности, рачки держатся там весьма рассредоточенно, укрываясь среди ракушки и гальки.

РАЗМНОЖЕНИЕ *G. carinatus*

В первой половине ноября, когда температура воды понижается до 14—15°, у берега появляются первые одиночные особи *G. carinatus*. Чаще всего это еще неполовозрелые рачки длиной 6,5—7 мм. Через 15—20 дней количество рачков у берега заметно увеличивается и среди них уже появляются более крупные, вероятно, женские особи длиной 10—11 мм, однако, еще без вторичных половых признаков. Последние у самцов отмечены при длине 7,5 мм в виде густых щеток из пучков щетинок на основных члениках антенн, у самок при длине более 11 мм видны зачатки оостегитов.

В начале декабря, при температуре воды 12° появляются первые яйценосные самки. Количество их в пробах в это время составляет всего 8% от общего числа самок (табл. 2). В январе—феврале все самки яйценосные, и размножение рачков в эти месяцы достигает

Таблица 2

Количество яйценосных самок *G. carinatus* в период размножения

Показатели	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель
Среднее число самок в пробе	12	4	5	3	1
Среднее число яйценосных самок в пробе	1	4	5	1	0
Процент	8	100	100	26	0

максимума. В марте наблюдается резкое сокращение числа яйценосных самок, в апреле они уже не встречаются. Размер яйценосных самок постепенно увеличивается от начала периода размножения к концу, когда самые крупные самки достигают максимальной длины 17,5 мм.

Количество яиц у самок *G. carinatus*, как и у большинства других ракообразных, изученных многими авторами (Макаров и Пилявская, 1951; Ляхов, 1951; Бекман, 1954; Мордухай-Болтовской, 1949; Kinne, 1959; Jensen, 1958; и многие другие) находится в прямой зависимости от размера тела (табл. 3). Средний размер самок и количество яиц в одни и те же месяцы, но в разные годы почти совпадают. Только в марте 1963 г. средний размер самок оказался на 1 мм больше, чем в предыдущем году, за счет попадания очень крупной самки длиной 17,5 мм. Наибольшее количество яиц у самок — 134. Близкую к этой цифре максимальную индивидуальную плодовитость (130 яиц) для этого вида указывает И. В. Шаронов (1952). Яйца крупные, в среднем 630 микронов в диаметре, некоторые достигают 800 микронов.

Таблица 3

Размер яйценосных самок *G. carinatus* (в мм) и количество яиц в период размножения

Период размножения	1961 г.		1962 г.		1963 г.	
	Средний размер самок	Среднее количество яиц	Средний размер самок	Среднее количество яиц	Средний размер самок	Среднее количество яиц
Январь			13,8	57	13,8	59
Февраль			14,2	57	14,0	64
Март			15,0	93	16,0	105
Декабрь	12,0	25	12,0	33		

Соотношение полов в популяции в период размножения характеризуется постоянным преобладанием самцов (табл. 4). Чаще всего количество самцов не менее чем вдвое превышает количество самок. Возможно, здесь имеет место закономерность в соотношении числа самцов и самок амфипод в период размножения, отмеченная Р. Я. Маргулис (1962). По наблюдениям этого автора, у тех видов амфипод, которые размножаются круглый год, численно самки всегда преобладают над самцами, а у видов с прерывистым циклом размножения ко времени его окончания самцов всегда становится больше. Наши данные по *G. carinatus* и по *Dexamine spinosa* (Грезе, 1963) подтверждают эту закономерность.

Продолжительность вынашивания яиц самками *G. carinatus*

Таблица 4

Отношение числа половозрелых самцов и самок в уловах *G. carinatus*

Показатели	1962 г.					1963 г.		
	Январь	Февраль	Март	Апрель	Декабрь	Январь	Февраль	Март
Число самцов	10	9	18	2	40	14	49	15
Число самок	6	8	16	1	20	6	20	7
Отношение числа ♂:♀ . .	$\frac{1,6}{1}$	$\frac{1,1}{1}$	$\frac{1,1}{1}$	$\frac{2}{1}$	$\frac{2}{1}$	$\frac{2,3}{1}$	$\frac{2,4}{1}$	$\frac{2,1}{1}$

установлена косвенным путем — по времени появления первых яйценосных самок и первой молоди в пробах, а также по наибольшей длительности инкубации в экспериментах. Следует отметить, что в опытах получить оплодотворенных самок трудно и еще труднее сохранить их в течение всего периода инкубации. Чтобы иметь хотя бы приближенные данные о длительности этого периода, мы отлавливали в море самок с яйцами на разных стадиях развития и выдерживали их в проточных аквариумах до момента выхода молоди. Из 5 серий опытов инкубирования таких самок наибольшая его длительность составляла 19 дней (табл. 5).

Таблица 5

Продолжительность инкубирования яиц самками *G. carinatus* в аквариальных условиях (самки с яйцами отловлены в море)

№ серии	Количество опытов	Количество самок с яйцами	Наибольшая продолжительность инкубирования яиц (в днях)	Температура воды в опытах (в °C)
28	5	5	18	8,0
37	8	8	13	7,5
44	4	4	19	9,0—10,0
46	5	5	13	9,0—10,0
47	2	2	18	8,0—9,0

В одном из опытов, где единственная оплодотворенная в аквариуме самка наблюдалась до момента выхода молоди, инкубирование яиц длилось около 30 дней при температуре 9—10°. Полученные данные позволяют предположить, что период инкубации длится не менее 30 дней. Принимая во внимание появление в море яйценосных самок в начале декабря и первой молоди в конце января, можно этот период увеличить до 40—45 дней. Такая длительность инкубационного периода не является редкостью для амфипод. М. Ю. Бекман (1954) для *Gammaris lacustris* прибайкальских водоемов указывает период вынашивания яиц при температуре 6—7°, равный 56—65 дням, И. И. Грезе (1963), для *Dexamine Spinosa* из Черного моря — 45 дням в феврале—марте, Блегвад (1922) — 30 дням в январе для *Gammarus locusta* из водоемов Дании.

До настоящего времени не было определенных данных относительно того, сколько раз в течение своей жизни размножаются самки *G. carinatus*. И. В. Шаронов (1952) указывает только, что «после выхода

молоди из инкубаторной сумки самки массами гибнут», предполагая, следовательно, у них один помет.

Для выяснения этого вопроса были поставлены следующие эксперименты: самок с яйцами, отловленных в море, выдерживали в проточных аквариумах до момента выхода молоди, после чего тотчас же к ним подсаживали самцов. После выхода молоди самки линяли и уже через сутки большинство из них откладывали яйца. Однако из 12 поставленных опытов только в двух были получены оплодотворенные самки. В остальных случаях яйца, отложенные самкой в марзупиальную сумку, резорбировались через 10—15 дней, что характерно для неоплодотворенных яиц. В трех опытах самки, содержавшиеся вместе с самцами около двух недель, яиц не откладывали совсем. Это были наиболее крупные самки длиной 14—15 мм. Не наблюдалось вторичного откладывания яиц у самок и в отсутствии самцов. Проведенные опыты показывают, что самки *G. carinatus* имеют более одного помета. Но так как яйценосные особи появляются в начале декабря и исчезают в апреле, то при длительности инкубационного периода в 40—45 дней они не могут произвести более двух пометов. Исходя из расчета, что первый помет самок происходит в большинстве случаев при длине 12 мм и среднем количестве яиц, равном 30, а второй — соответственно при длине 14—15 мм и числе яиц, равном 93, каждая самка в течение своей жизни дает потомство в 100—120 рачков.

Если принять, что по достижении рачками половозрелости из этого числа образуется 80 самцов и 40 самок, то, перемножив эти цифры на максимальный вес, которого достигают самцы и самки к концу жизни (табл. 7), получим потенциальную продукцию от одной самки *G. carinatus*, равную 5 г. Ограничившись, из-за отсутствия необходимых данных по численности рачков, выеданию и элиминации на ранних стадиях, только приблизительным расчетом потенциальной продукции, можно сказать, что у *G. carinatus* она значительно ниже, чем у *Dexamine Spinosa*, размножающейся круглый год (Грезе, 1963).

РОСТ *CAMMARFLLUS CARINATUS*

Совершенно сформированная молодь, разорвав яйцевые оболочки, постепенно покидает материнскую сумку. Процесс этот в аквариуме происходит в течение 1—3 суток. Иногда молодь сбрасывается самкой вместе с линочной шкуркой.

Рост рачков с первого дня их жизни наблюдался в опыте, длившемся почти четыре месяца.

Рачки (10 экземпляров) содержались в аквариуме, где питались водорослями *Enteromorpha*, *Cladophora*, *Sphacellaria*. Линочные шкурки рачков собирали по мере их появления, длину их измеряли под бинокуляром с помощью окулярмикрометра. Очередные линьки у рачков проходили не одновременно, но в довольно сжатые сроки — три, пять, дней. Полученные данные о частоте линек, размере рачков и приросте после каждой линьки приведены в табл. 6.

Первая линька наступает через 5—6 дней. По мере роста рачков промежутки между линьками постепенно увеличивается от одной до двух недель. Чем старше становятся рачки, тем реже они линяют. В начале мая в связи с повышением температуры воды в аквариуме, вызвавшей гибель рачков, опыт был прерван. С декабря при новом

Таблица 6

Частота линек и рост *G. carinatus* при содержании в аквариуме

Температура воды (в °C)	Линька	Промежуток между линьками (в днях)	Средний размер рачков (в мм)	Прирост за 1 линьку	
				мм	%
9,4	Первая . . .	5—6	1,8—2,0	1,0—0,8	50—44
9,4	Вторая . . .	6—7	2,8	0,6	21
9,4	Третья . . .	6—7	3,4	0,5	14
9,4	Четвертая . .	6—7	3,9	0,6	15
10,2	Пятая . . .	9—10	4,5	0,5	11
10,2	Шестая . . .	10—12	5,0	0,6	12
10,2	Седьмая . . .	12—15	5,6	0,4	7
10,2	Восьмая . . .	12—15	6,0	0,3	5
10,2	Девятая . . .	12—15	6,3	0,4	6
9,3	Десятая . . .	12—15	6,7		

подходе *G. carinatus* к берегу были продолжены наблюдения за ростом и линькой уже взрослых рачков, как неполовозрелых, так и размножающихся.

Выяснилось, что до наступления половозрелости будущие самцы и самки линяют примерно через равные промежутки времени. Половозрелость у большинства самцов наступает, по нашим наблюдениям, на 7—8-м месяце жизни, у самок — на 1—2 месяца позже. В период размножения самцы линяют через 15—20 дней, а самки в зависимости от длительности вынашивания яиц — через 40—45 дней. Общее число линек в течение всей жизни у самцов не менее 23—25, у самок — 18—20.

По выходе из марзупиальной сумки рачки имеют длину 1,8—2,0 мм. После первой линьки она увеличивается на 0,8—1,0 мм, или на 44—50% первоначального размера. В дальнейшем прирост рачков после линьки уменьшается до 0,4—0,3 мм, что составляет 6—5% длины тела (табл. 6). У самцов прирост остается близким к этому в течение всей жизни, у самок он постепенно возрастает к периоду размножения. В это время прирост равен 1,5—2,0 мм за одну линьку, что составляет 11—13% длины тела. Увеличение прироста самок *G. carinatus*, которые значительно крупнее самцов, можно рассматривать как компенсацию меньшего числа линек во время размножения. Наибольшая длина, которой достигают рачки к концу жизни, равна 11,5 мм для самцов и 17,5 мм для самок.

Весовая характеристика размерных групп *G. carinatus* приведена в табл. 7. Наибольший вес самки с яйцами в наших сборах достигал 103 мг.

Таблица 7

Средний вес *G. carinatus* по размерным группам

Размер (в мм)	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	10—11	11—12	12—13	13—14	14—15	15—16
---------------	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	------	-------	-------	-------	-------	-------	-------

Самцы

Вес (в мг) | 0,5 | 1,6 | 2,3 | 4,5 | 7,7 | 9,6 | 15,0 | 18,0 | 19,0 | 25,0 | — | — | — | —

Самки

Вес в (мг) | — | — | — | — | — | — | — | — | 24,0 | 27,0 | 45,0 | 46,0 | 65,0 | 72,0 | 93,0

Что касается продолжительности жизни *G. carinatus*, то И. В. Шаронов считает ее равной одному году. Наблюдения за рачками в аквариуме, а также данные анализа динамики размерного и возрастного состава популяции показали большую длительность жизни — до 14—15 месяцев, по крайней мере для самок. Самцы, по нашим расчетам, живут меньше. Этот вывод подтверждается и меньшими размерами самцов и необходимостью более длительного существования вынашивающих потомство самок.

ДИНАМИКА РАЗМЕРНОГО И ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ *G. CARINATUS*

Наши материалы позволяют проанализировать динамику не только размерного, но и возрастного состава популяции в период размножения. Для этого предварительно было выяснено соотношение размера и возраста рачков. Непосредственное определение этого соотношения в эксперименте при длительном воспитании произведено только для неполовозрелых рачков. Соотношение размеров и возраста самок и самок вычислено на основании данных по количеству линек, длительности интервалов между ними и среднему приросту за одну линьку (табл. 8).

Таблица 8

Соотношение возраста и размеров *G. carinatus*

Размер (в мм)	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	10—11	11—12	12—14	14—16
Возраст (в днях)	Неполовозрелые						Самцы					
	13	27	50	90	140	170	230	290	370			
							Самки					
							205	240	275	315	360	410

Изменение состава популяции в период размножения показано на рисунке. В декабре при подходе рачков к берегам популяция состоит в основном из двух возрастных групп: годовалых и старше длиной 10—14 мм — генерации предыдущего года и 5—6-месячных длиной 6—8 мм — генерации текущего года. В январе появляется первая молодь, количество которой к концу месяца достигает 40% в пробе. Число половозрелых размножающихся особей в феврале начинает уменьшаться, в марте оно не превышает 5% в пробе, а в конце апреля падает до нуля. Основная масса рачков в пробах в феврале—марте имеет длину 2—3, 3—4 мм, что соответствует возрасту 2—4 недель и принадлежит к новой генерации данного года. В апреле наряду с самыми молодыми имеются подростки длиной 5—6 и даже 7—8 мм в возрасте 3—4 месяцев. В первой половине мая при температуре воды 12—14° рачки мигрируют на глубины примерно в следующем составе: в возрасте 1 месяца — 10%, в возрасте 2—3 месяцев — 70%, в возрасте 4—5 месяцев — 20%.

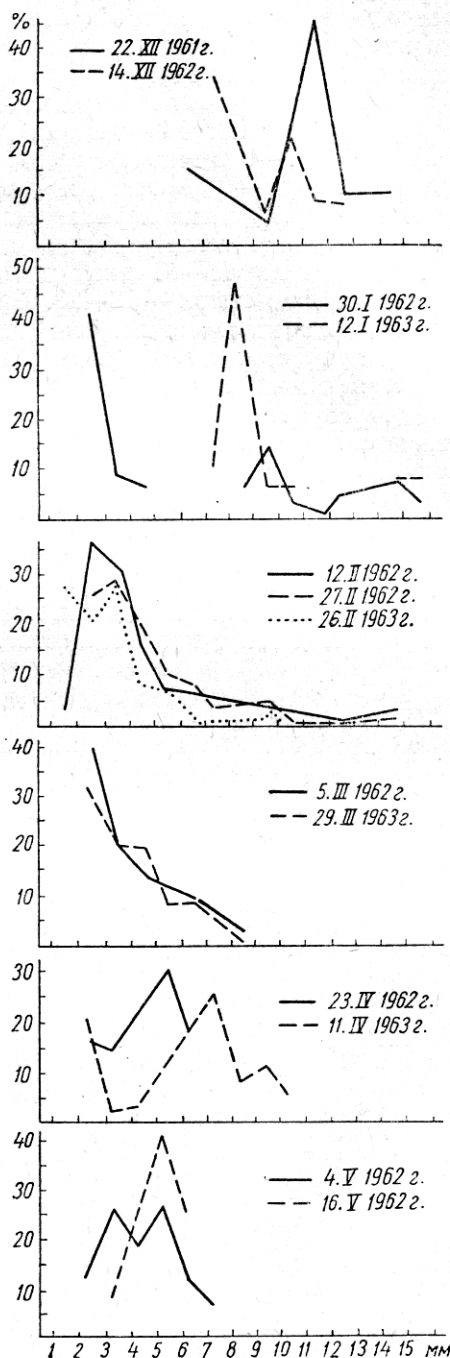
В разные годы количественное соотношение рачков разных возрастных групп меняется в зависимости от ряда причин биотического

и абиотического характера. В 1962 и 1963 гг. (рис. 1) оно более или менее сходно только в декабре и феврале. Тем не менее общее направление динамики возрастного состава — появление в определенное время молодежи, постепенное подрастание ее, отмирание старых, закончивших размножение особей выражено отчетливо.

С мая по ноябрь рачки держатся на глубине 20—50 м. Судя по размерному составу рачков в популяции осенью, жизнедеятельность их на таких глубинах протекает нормально. Температурные условия в этих районах не выходят за пределы оптимума для вида. По данным гидрографических экспедиций 1924 г., в районе Севастополя температура воды на горизонтах 25—50 м даже в самое теплое время года (июле—августе) не превышает 13° и большей частью держится на уровне $7-8^{\circ}$. Не исключено, что отдельные яйценосные самки, вынужденные мигрировать в мае, донашивают свое потомство на глубинах. Но размножение их на глубинах даже в начале зимы трудно предполагать, так как рачки находятся здесь в рассредоточенном состоянии. Биологический смысл миграции *G. carinatus* к берегам, по нашему мнению, заключается в том, что при максимальной концентрации рачков в узкой полосе побережья обеспечивается наибольшая возможность встречи самцов с самками.

Изложенные данные позволяют сделать следующие выводы:

1. *G. carinatus*, ведущий свое начало от холодолюбивой формы, в Черном море остается stenotherмным видом, с оптимумом в интервалах температуры $7-10^{\circ}$. Следствием этого являются миграции рачков в начале зимы к берегу для размножения, а с наступлением лета — на глубины для продолжения жизненного цикла в менее нагретых слоях воды.



Динамика размерного состава популяции *G. carinatus*.

2. Размножение рачков происходит в сравнительно короткий период — с декабря по апрель. Наиболее интенсивно оно в январе — феврале, когда все половозрелые самки яйценосны. В течение жизни самки дважды откладывают яйца и в среднем производят 100—120 экземпляров потомства.

3. Рост рачков происходит довольно быстро. При первоначальной длине, равной 1,8—2,0 мм, рачки ко времени полового созревания (через 7—9 месяцев) достигают следующих размеров: самцы — 7,5 мм, самки — 11,5 мм. Максимальная длина самцов 11,5 мм, самок — 17,5 мм. Рачки периодически линяют, причем интервалы между очередными линьками увеличиваются с возрастом от 7 до 15—20 дней у самцов и до 40—45 дней у самок. Для самцов установлено 23—25 линек, для самок — 18—20. Средний прирост рачков до наступления половозрелости составляет около 1 мм в месяц, во время размножения прирост у самцов равен 0,6—0,8 мм, у самок он увеличивается до 1,3 мм в месяц.

4. Возрастной состав популяции в течение года закономерно изменяется: в начале он представлен старшими возрастными группами, количество которых постепенно уменьшается вплоть до полного исчезновения в конце апреля. В конце декабря — начале января появляются молодые рачки, к осени достигающие половозрелости.

5. Продолжительность жизни *G. carinatus* 12—15 месяцев, причем самцы умирают раньше самок.

6. Каждая самка *G. carinatus* в течение своей жизни может продуцировать до 5 г живого вещества.

ЛИТЕРАТУРА

- Бекман М. Ю., 1954, Биология *Gammarus lacustris* прибайкальских водоемов, Тр. Байкальск. лимнолог. ст., т. XIV.
- Виноградов К. А., 1948, Обзор работ Карадагской биологической станции по фауне и флоре Черного моря за 30 лет (1917—1947), Успехи совр. биол., т. XXVI, в. 2/5.
- Гурьева Т. И., 1948, Качественная и количественная характеристика литорального населения каменистой фации в губе Дальне-Зеленецкой (Восточный Мурман), Тр. Мурман. биолог., ст. т. 1.
- Гурьянова Е. Ф., 1951, Бокоплавы морей СССР, Изд-во АН СССР, М.-Л.
- Иванов А. И., 1962, Бокоплавы (*Amphipoda*) північно-західної частини Чорного моря, Наукові записки Одеської біологічної ст., № 4.
- Кузнецов В. В. и Матвеева Т. А., 1948, Материалы к биоэкологической характеристике морских беспозвоночных Восточного Мурмана, Тр. Мурман. биолог. ст., т. 1.
- Ляхов С. М., 1951, Материалы по биологии черноморской креветки *Leander squilla* (L.), Тр. Карадагск. биол. ст., в. 11.
- Макаров А. К., Пилявская А. Е., 1951, Материалы по биологии черноморской креветки *Leander adspersus* Rathke, Тр. Карадагск. биол. ст., в. 11.
- Маккавеева Е. Б., 1960, К биологии и сезонным колебаниям численности некоторых бокоплавов Черного моря, Тр. Севастоп. биол., ст., т. XIII.
- Маргулис Р. Я., 1962, Биология размножения видов рода *Gammarus* в Великой Салме. Биология Белого моря, Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, т. I.
- Гидрометеорологические наблюдения гидрографических экспедиций, в. 4, 1924.
- Маркузен И., 1867, Заметки о фауне Черного моря, Тр. I съезда Русск. естеств. и врачей в СПб.
- Милославская Н. М., 1930, Новое в фауне *Amphipoda* Черного моря, Тр. Карадагск. биол. ст., в. 3.
- Милославская Н. М., 1939, К экологии черноморских *Gammaroidea* в связи с происхождением их фауны, Тр. Карадагск. биол. ст., в. 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., 1949, Жизненный цикл некоторых каспийских гаммарид, ДАН СССР, т. LXVI, в. 5.
- Совинский В., 1904, Введение и изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского мор-

- ского бассейна, рассматриваемого с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции, Зап. Киевск. о-ва естествоиспыт., т. XVIII.
- Чернявский В., 1868, Материалы для сравнительной зоографии Понта, Тр. I съезда Русск. естеств. и врачей СПб.
- Шаронов И. В., 1952, Фауна скал и каменных россыпей в Черном море у Карадага. Тр. Карадагск. биол. ст., в. 12.
- Bate C. and J. Westwood, 1863, British sessil-eyed crustacea, vol. 1, London.
- Blegvad H., 1922, On the Biology of some Danish Gammarids and Mysids, Rep. of the Danish Biol. St., XXVIII.
- Cărgăușu S. et A. Cărgăușu, 1942, Amphipodes provenant des dragages effectués dans les eaux roumaines de la Mer Noire (28 août — 1 sept. 1935), *ibid.*, t. XXVIII, fasc. 2.
- Cărgăușu S., 1956, Introducere la monografia amphipodelor Marii Neagre (Litoralul românesc), Anal. stiint. ale Univers. din Jasi, ser. noua, sect. II, stiinte naturale, t. I, fasc. 1.
- Chevreaux E. et Fage L., 1925, Amphipodes, Faune de France, № 9.
- Jensen J., 1958, Studies in the life history of the prawn *Leander adspersus* (Rathke) and the danish fishery on this species, Medd. Danm. Fiskery og Havunders., N. S. 11, 18.
- Kinne O., 1959, Ecological data on the amphipod *Gammarus dubeni*. A monograph. Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, Bd. 6, Heft 1.
- Rathke H., 1837, Zur fauna der Krym, Mem. Acad. St.-Petersb., 3.
- Sars G., 1894, An Account of the Crustacea of Norway, 1. (Amphipoda).
- Stephensen K., 1929, Amphipoda. Tierwelt der Nord und Ost See. Lief. XIV.
- Stebbing T., 1906, Amphipoda, Gammaridea, Das Tierreich, 21.
-