

*на правах рукописи*

**УРЮПОВА**

**Екатерина Федоровна**

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ, ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ И  
ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПОНТО-КАСПИЙСКИХ  
КОРОФИИД (COROPHIDAE, COROPHIDAE, AMPHIPODA)**

**03.00.08 – зоология**

**03.00.03 – молекулярная биология**

**АВТОРЕФЕРАТ**

**диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

**Москва – 2008**

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова

**Научные руководители:**

кандидат биологических наук, доцент  
**Синев Артем Юрьевич**  
кандидат биологических наук  
**Мюге Николай Сергеевич**

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук  
**Котов Алексей Алексеевич**  
Институт проблем экологии и эволюции  
имени А.Н. Северцова

доктор биологических наук  
**Карпинский Михаил Георгиевич**  
Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии

**Ведущая организация:** Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН

Защита диссертации состоится 8 декабря 2008 г. в 17 ч. 00 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, МГУ, биологический факультет, аудитория М-1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова.

Автореферат разослан 3 ноября 2008 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук

**Л. И. Барсова**

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** - Понто-Каспийский регион характеризуется давней и сравнительно хорошо документируемой геологической историей (в частности, достигнутой благодаря широко масштабной разведке и эксплуатации нефти и газа), а Каспийское море относится к числу наиболее древних водоемов нашей планеты со своеобразной флорой и фауной. В виду сменяющих друг друга геологических событий со времен существования океана Тетис (с юры) состав населяющих данный регион организмов подвергался множественным изменениям, что находит подтверждение в палеонтологической летописи (Свиточ, 1999, Свиточ, Янина, 2001).

Амфиподы, или разноногие ракообразные – одна из самых многочисленных групп ракообразных, которая широко представлена как в морских, так и в континентальных водах в широком диапазоне глубин. Эта группа по числу видов в наиболее изученных регионах превышает такие распространенные таксоны, как равноногие и десятиногие раки. Амфиподы являются важным пищевым источником для рыб и птиц. Значительно разнообразие амфипод и в Каспийском море. Наряду с другими амфиподами важную роль здесь играют корофииды (*Corophiidae* Leach, 1814), группа ракообразных, обладающих своеобразными морфологическими характеристиками и известных своей способностью строить норки и трубки, в которых они и обитают. Каспийские корофииды относятся к подсемейству *Corophiinae* – группе разноногих ракообразных, для которой характерно развитие мощных антенн II с шипами и зубцами. В настоящий момент в подсемействе насчитывается более 60 видов.

Первые данные о фауне ракообразных Каспия появились еще в XVIII веке, а каспийские виды корофиид практически полностью были описаны в XIX веке. С тех пор к группе автохтонных «каспийских видов» в результате хозяйственной деятельности человека присоединились вселенцы из близлежащих акваторий, а сами представители каспийской фауны расселились в Европе вплоть до Балтийского моря. Тем не менее, изученность группы каспийских видов осталась фактически на том же уровне, что и при ее первоописании, что, скорее всего, связано с определенными трудностями при сборе материала. Отсутствуют и отвечающие современным требованиям определители каспийских корофиид.

Положение семейства *Corophiidae* в системе амфипод до сих пор остается не вполне ясным. Вопрос о филогенетических взаимоотношениях внутри группы понто-каспийских корофиид и их эволюции в связи с геологической историей Понто-Каспийского региона не ставился никогда. Шагом на пути к ее решению является анализ морфологических признаков

для их последующей эволюционной интерпретации и применение современных методов реконструкции филогении на основе молекулярных признаков.

В биоценозах русел рек Понто-Каспия около половины фауны составляют понто-каспийские виды, которые при загрязнении исчезают. Таким образом, данные виды являются индикаторами состояния окружающей среды и их изучение является очень важным. В Европе *Corophium* наиболее часто используется в исследованиях по токсичности и в протоколах, предлагаемых официальными европейскими агентствами, такими как OSPAR (Comissions d'Oslo et de Paris, международная организация по защите морской среды северо-восточной части Атлантического океана) и ICES (International Council for the Exploration of the Sea) (по Pérez, Marquiegui, Belzunce, 2007).

**Цель работы.** - Целью настоящей работы является анализ таксономической, морфологической, экологической и филогенетической характеристик понто-каспийских представителей подсемейства Corophiinae, который позволит использовать данную группу в качестве одного из модельных таксонов для исследования эволюции понто-каспийской фауны, с одной стороны, и эволюции самого семейства Corophiidae с другой.

В ходе исследования предстояло решить **следующие задачи:**

1. Выделить и проанализировать с точки зрения диагностической ценности и эволюционной интерпретации морфологические признаки, отличающие представителей каспийских корофиид.
2. Разработать отвечающий современным требованиям ключ для определения видов внутри изучаемой группы.
3. Дать современную таксономическую характеристику группы каспийских корофиид.
4. Отработать методы молекулярно-филогенетического анализа, провести исследования и осуществить анализ полученных данных по последовательностям участков генов первой субъединицы цитохромоксидазы *c* (COI), 18S и 28S рНК.
5. Проанализировать филогенетические взаимоотношения внутри исследуемой группы.
6. Дать в первом приближении экологическую характеристику понто-каспийских видов корофиид.

**Научная новизна.** - Впервые сделан полный обзор группы каспийских корофиид, указаны их новые местообитания, проведен морфологический анализ и описаны новые микроструктуры, выделены специфические для этой группы морфологические признаки, выявлены наиболее изменчивые морфологические характеристики видов и показаны различия между полами, построена гипотетическая модель морфологической эволюции внутри группы каспийских корофиид. Впервые получены данные по структуре участков генов COI, 18S и 28S рНК для 10 понто-каспийских видов корофиид, выяснены

филогенетические взаимоотношения внутри и вне группы каспийских корофиид. Собирается большой материал по местообитаниям и встречаемости разных видов каспийских корофиид друг с другом и с другими беспозвоночными.

**Теоретическое и практическое значение работы.** - Полученные данные являются вкладом в развитие фундаментальной и прикладной зоологии. Основные результаты проведенных исследований могут быть использованы для дальнейшего изучения комплекса каспийских видов корофиид, а также применяться для прогнозирования вселения каспийских видов ракообразных в новые местообитания. Знание биологии видов позволяет использовать их в качестве маркеров изменения природной среды. Кроме того, результаты работы могут быть использованы в учебниках по экологии, так как во многих местообитаниях корофииды являются наиболее массовыми видами. Существенный интерес представляют данные о филогении исследованных видов, поскольку они могут быть полезны при анализе и построении моделей эволюции понто-каспийской фауны в целом.

**Апробация работы.** - Результаты работы были представлены на XX Конгрессе Европейского сообщества по эволюционной биологии (Краков, Польша, 2005), на IV международном симпозиуме «Видообразование в древних озерах» (SIAL IV, Берлин, Германия, 2006), на всероссийской конференции «Проблемы эволюционной морфологии животных», посвященной 100-летию академика А. В. Иванова (Санкт-Петербург, 2006), на V международной конференции, посвященной проблемам водных экосистем «Понт Эвксинский» (Севастополь, Украина, 2007).

**Публикации.** - По материалам диссертации опубликовано 7 печатных работ.

**Структура и объем работы.** - Диссертация состоит из введения, обзора литературы, методической части, результатов, обсуждения, выводов, списка литературы и приложения. Основной текст изложен на 191 странице, включающей 5 таблиц и 92 иллюстрации (рисунки, схемы и электронограммы). Список литературы насчитывает 223 названия, из которых 114 на иностранных языках.

**Благодарности.** - Автор выражает свою глубокую признательность научным руководителям Н. С. Мюге и А. Ю. Синеву, и научному консультанту В. А. Спиридонову за ценные советы, обучение новым методикам, поиск литературы и помощь на всех этапах выполнения работы. Автор отдельно благодарит Н. С. Мюге за предоставленный материал для выполнения работы, за проведение секвенирования последовательностей участков генов COI, 18S и 28S РНК, за помощь в анализе полученных данных и построении филогенетических деревьев, за комментарии к окончательному варианту рукописи. Автор особо признателен А. Ю. Синеву за консультации по морфологической части работы, информацию о хранении типового материала в Зоологическом музее в Осло, помощь при

работе на сканирующем микроскопе JSM, критику письменного варианта работы. Автор выражает признательность В. А. Спиридонову за литературу, консультации в ходе написания работы, информацию о хранении типового материала в Британском музее естественной истории в Лондоне. Автор благодарит В. О. Мокиевского, Э. И. Извекову, А. Б. Цетлина, О. Потютко за предоставленный материал, Е. Брагина за представление данных по экологии гаммарид. Автор выражает признательность И. А. Косевичу за многочисленные консультации и помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе SAM-SCAN. Автор признателен Н. А. Заренкову, А. А. Львовой и Э. И. Извековой за предоставление литературы по теме работы, а также Т. Н. Ивановской за оборудование и реактивы, которые понадобились для выполнения данной работы. Автор искренне благодарен Н. В. Шадрину (Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского, Украина) за помощь при организации и проведении полевых работ в Опускском природном заповеднике. Автор отдельно благодарит Д. Г. Жадана и И. Кронберга за помощь в сборе материала на Белом море. Автор выражает признательность всем сотрудникам лаборатории экспериментальной эмбриологии Института биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН за советы по выполнению работы и поддержание позитивной обстановки в коллективе.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР**

Обзор литературы представлен пятью разделами. Первый раздел посвящен обзору сведений по истории Каспийского моря и процессу формирования его фауны. Следующий раздел рассказывает об основных вехах в истории изучения Понто-Каспийского региона. В третий раздел вошли литературные данные по распространению понто-каспийских видов в регионе, а также за его пределами; здесь же приведена информация о проникновении некоторых видов в Каспий из других местообитаний. Четвертый раздел посвящен обзору семейства *Corophiidae* и подсемейства *Corophiinae*, здесь дается таксономическая, морфологическая и зоогеографическая характеристика групп. В последнем разделе дана информация о понто-каспийских представителях корофиид с описанием фауны и ее распространения, дана характеристика корофиидного ила – специфического грунта, формируемого корофидами; здесь также приведена общая экологическая характеристика понто-каспийских корофиид.

### **2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

*Сбор материала.* - Сбор материала для работы в различных районах Понто-Каспийского региона и за его пределами проводили в ходе экспедиций 1998 – 2007 годов с

помощью легководолазного снаряжения, использования драги, эпибентосного трала и дночерпателя на различных глубинах (в диапазоне 0 - 110 м.). Всего в ходе работы исследовано около 1500 особей из 35 проб. Большинство видов была собрано в Каспийском море, кроме того, для выполнения работы были использованы корофииды из Черного, Азовского, Балтийского и Белого морей, озера Абрау, рек Волга, Дон, Днепр, Клайд (Шотландия), системы водохранилищ Маныч-Гудило (табл. 1).

Таблица 1. Список станций с указанием координат, глубины, способа сбора проб и субстрата

Место и дата сбора проб	Глубина (м)	Координаты	Способ сбора проб	Примечания
CS98-12 (НИС «Исследователь Каспия»), с. Федоровка, р. Волга (23.08.1998)	1	47°30' с.ш. 47°00' в.д.	Драга	Заиленный песок с камнями
CS98-14 (НИС «Исследователь Каспия»), пос. Лагань (25.08.1998) – Сев.Каспий	0.5-5	45°50' с.ш. 47°40' в.д.	Трал	Илистый песок, зона камыша
CS98-31 (НИС «Исследователь Каспия»), ст. 18 (27.09.1998) – Юж.Каспий	33	41°16' с.ш. 49°29' в.д.	Дночерпатель	Серый вязкий ил с ракушей
CS98-32 (НИС «Исследователь Каспия»), ст. 19 (27.09.1998) – Юж.Каспий	76	41°35' с.ш. 49°35' в.д.	Дночерпатель	Серый вязкий ил с ракушей
CS98-35 (НИС «Исследователь Каспия»), ст. 25 (28.09.1998) – Юж.Каспий	66	42°28' с.ш. 51°52' в.д.	Дночерпатель	Песок, ракуша
CS98-36 (НИС «Исследователь Каспия»), ст. 28 (30.09.1998) – Ср.Каспий	17	44°00' с.ш. 50°50' в.д.	Дночерпатель	Крупнозернистый песок с ракушей
CS98-38 (НИС «Исследователь Каспия»), ст. 30 (30.09.1998) – Ср. Каспий	45	43°25' с.ш. 48°47' в.д.	Дночерпатель	Песок, ракуша
CS04-62 (НИС «Тантал»), ст. 1(4) (1.10.2004) - Ср. Каспий	70	43°01'3" с. ш. 49°03'44" в. д.	Дночерпатель	Песок, крупная промытая ракуша
CS04-73 (НИС «Тантал») (2.10.2004) – Ср. Каспий	50	43°03'3" с.ш. 48°46'1" в.д.	Дночерпатель	Песок, ракуша
CS04-87 (НИС «Тантал»), ст. D (10.10.2004) – Ср. Каспий	70	42°07'4" с.ш. 48°34'6" в.д.	Драга, дночерпатель	Серый ил
CS04-88 (НИС «Тантал»), ст. E (11.10.2004) – Ср. Каспий	50	42°06'4" с.ш. 48°32'7" в.д.	Драга, дночерпатель	Серый ил
CS04-89 (НИС «Тантал»), ст. F (11.10.2004) – Ср. Каспий	30	42°04'2" с.ш. 48°27'4" в.д.	Дночерпатель	Серый ил
CS04-92 (НИС «Тантал»), ст. I (14.10.2004) – Ср. Каспий	110	42°13'8" с.ш. 48°41'3" в.д.	Драга, дночерпатель	Ил с запахом сероводорода, ракуша
CS05-02 (НИС «Рифт»), к северу от Махачкалы - Ср. Каспий	42	43° 04' с.ш. 47° 29' в.д.	Дночерпатель	Ил с ракушей
CS05-11 (НИС «Рифт») – Ср. Каспий	40	42°59' с.ш. 48°14' в.д.	Дночерпатель	Ил с ракушей
CS05-12 (НИС «Рифт») – Ср.	40	42°59' с.ш.	Дночерпатель	Ил с ракушей

Каспий		48°14' в.д.		
CS05-14 (НИС «Рифт») – Сев. Каспий	20	43°59' с. ш. 48°28' в.д.	Дночерпатель	Ил с ракушей
CS07, Хвалынская-1 (12.09.07) – Сев. Каспий	28	44°14' с.ш. 49° 20' в.д.	Дночерпатель	Промытая ракуша
BS98-10, Азовское море, Темрюк, устье р. Кубань (19.07.98)	0.4	45°24' с.ш. 37°30' в.д.	Сачок	Ил, водоросли
BS03, р. Днепр, Херсон (12.08.2003)	0.3	46°36' с.ш. 32°36' в.д.	Сачок	Камни
BS06, Черное море, Геленджик, Голубая бухта (31.01.2006, 2.02.2006)	0-1	44°34'32"с.ш. 37°58'44"в.д.	Скребок	Обрастания на сваях пирса
BS07, Черное море, Крым, Опукский природный заповедник (13.08.2007)	0,4	45°01' с.ш. 36°12' в.д.	Сачок	Cystosira sp., камни
Abrau05, оз. Абрау (06-07.02.2005)	0.5	44°41'28"с.ш. 37°35'33"в.д.	Сачок	Камни
Abrau06, оз. Абрау А06-13	0.4	44°41' с.ш. 37°35' в.д.	Сачок	Камни
VD04-1, р. Бузулук (приток Дона) (5.06.2004)	0.5	50°40' с.ш. 43°10' в.д.	Драга	Ил, водоросли
VD04-3, р. Дон (6.06.2004)	0.2	49°29'13"с.ш. 43°26'46"в.д.	Драга	Песок, зона водорослей
VD04-5, р. Дон (6.06.2004)	0.2-0.5	49°29'17" с.ш. 43°26'81" в.д.	Драга	Песок, каменистый перекал
VD04-6, р.Дон (6.06.2004)	0.2-0.5	49°29'17" с.ш. 43°26'81" в.д.	Драга	Песок, каменистый перекал
VD04-27, система водохранилищ Маньч-Гудило (9.06.2004)	0.5	46°40'38"с.ш. 41°48'08"в.д.	Трал	Глина с наилком; дно, заросшее рдестом и роголистником
VD04-33, р.Дон, хутор Рыбный (10.06.2004)	0.5	49°29'17" с.ш. 43°26'81" в.д.	Сачок	Песок
VD04, р. Дон, с. Сторожевое, 15 м от левого берега (15.09.2004)	1.5	51°20' с.ш. 38°20' в.д.	Сачок	Песок с илом, ракуша
ScCR, р. Клайд, Глазго, Шотландия (15.07.2007)	0.5	55°55'27" с.ш. 4°34'45" з.д.	Сачок	Ил
BaltS, Балтийское море, Куршский залив (17.09. 2004)	0.5	55°10' с.ш. 21°20' в.д.	Сачок	Илистый песок
WS03, Белое море, ББС МГУ (6.08.2003)	7.2	66°33' с.ш. 33°08' в.д.	Водолазный	Песок с мелкими камнями, заросли бурых и красных водорослей
WS04, Белое море, пос. Нильма (15.07.2004)	4	66°31' с.ш. 33°09' в.д.	Водолазный	Илистый песок

Ракообразных фиксировали в 96 %-ном этаноле для молекулярно-биологических исследований и в 4 %-ном формалине для морфологических исследований.

**Морфологические исследования.** - Для сравнения морфологических характеристик видов, выделения признаков изменчивости и различий между полами изучали от 5 до 250



особей определенного пола каждого вида. Исследование морфологии бокоплавов проводили на кафедре зоологии беспозвоночных МГУ, ракообразных изучали с помощью светового микроскопа и бинокля. Размер животных определяли с помощью линейки-микрометра, при этом, учитывали длину тела от антенн до уроподов. Анатомирование ракообразных проводили с помощью тонких игл и пинцета. Для изучения отдельных частей тела животных изготавливали временные препараты: с помощью пинцета или кончика иглы переносили изучаемый объект в каплю глицерина на предметном стекле и помещали сверху покровное стекло на «пластилиновых ножках». Рисунки для определителя выполняли с помощью рисовального аппарата на микроскопе Olympus BX-51.

Образцы для исследования на сканирующем электронном микроскопе выдерживали в этаноле, дегидратировали в ацетоне, а затем подвергали сушке по методу критической точки CO<sub>2</sub> в аппарате Hitachi critical point dryer HCP-1. На высушенные образцы напыляли золото и исследовали на сканирующих электронных микроскопах JSM-25S и CAM-SCAN-S2 на базе Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ.

**Молекулярно-генетические исследования.** - Для выяснения филогенетических отношений использовали последовательности участка гена первой субъединицы митохондрий *c* (COI), участков ядерных генов 18S и 28S РНК (табл. 2).

Таблица 2. Праймеры, используемые при выполнении данной работы

Ген	Праймеры	Автор
COI	LCOI 1490 (5'-GGTCAACAATCATAAAGATATTGG-3') HCOI 2198 (5'- TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3')	Folmer et al., 1994
18S РНК	Q5 (5'- TCTGGTTGATCCTGCCAGT -3') Q39 (5'- GTAGGTGAACCTGCAGAAGGATCA -3')	Milyutina et al.,2001
28S РНК	28SniphF1 (5' - CAAGTACCGTGAGGGAAAGTT - 3') 28SniphR1 (5' - GTTCACCATCTTTCGGGTC - 3')	Lefebure et al., 2006

Молекулярно-биологическую часть работы проводили на базе Института биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН. Для молекулярно-филогенетических исследований использовали от 1 до 14 особей каждого вида. Нативная ДНК была выделена солевым методом (Aljanabi, Martinez, 1997) с некоторыми модификациями и с помощью набора реагентов для выделения ДНК Diatom® DNA Prep 100 (Лаборатория Изоген, Москва). Продукты амплификации исследуемых генов были получены с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием универсальных праймеров, комплиментарных 3'- и 5'-концам генов COI (Folmer et al., 1994), 18S (Milyutina et al.,2001) и 28S РНК (Lefebure et al.,

2006). Результат амплификации ДНК анализировали с помощью электрофореза в 1.5% агарозном геле и Трис-EDTA-ацетатном буфере с добавлением этидиума бромида. Полученный продукт выделяли из агарозного геля и использовали для определения нуклеотидной последовательности. Секвенирование ДНК проводили с помощью набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 1.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом капиллярном секвенаторе ABI PRISM 3100.

**Выравнивание и филогенетический анализ.** - Полученные последовательности участков генов COI (650 п.н.), 28S (850 п.н.) и 18S (250 п.н.) использовали для реконструкции филогенетических отношений внутри исследуемой группы видов. Выравнивание последовательностей и расчет расстояний между парами нуклеотидов в последовательностях осуществляли с помощью пакета программ DNASTAR (LaserGene Inc.). Построение филогенетических деревьев производили методом объединения ближайших соседей (neighbor-joining, NJ) со статистической поддержкой (bootstrap analysis) в филогенетическом пакете программ PAUP 4.0b 10 (Swofford, 2001).

## ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

### 3.1 СОВРЕМЕННАЯ ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГРУППЫ ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ

Этот раздел знакомит читателя с современным таксономическим положением изучаемых видов, здесь приведена информация о синонимии таксонов, о месте хранения типового материала и о типовом местонахождении видов, о распространении и о том, из каких проб использованы ракообразные в этой работе. Пожалуй, наиболее полной из опубликованных в последние годы стоит считать сводку по корофиидам Боусфилда и Хувера (Bousfield, Hoover, 1997). Согласно этой сводке восемь исследуемых каспийских видов отнесены к роду *Chelicorophium* Bousfield & Hoover 1997, *Corophium volutator* (Pallas 1766) остался принадлежащим к роду *Corophium* Latreille 1806, а вид, известный ранее как *Corophium acherusicum* Costa 1851 перенесен в род *Monocorophium* Bousfield & Hoover 1997.

### 3.2 МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПОНТО-КАСПИЙСКИХ ВИДОВ

**Описание изучаемых видов.** - Данный раздел включает диагнозы исследуемых видов, которые были дополнены автором и снабжены рисунками. Здесь приведены описания *Chelicorophium chelicorne* (Sars 1895), *Chelicorophium curvispinum* (Sars 1895), *Chelicorophium monodon* (Sars 1895), *Chelicorophium mucronatum* (Sars 1895), *Chelicorophium nobile* (Sars 1895), *Chelicorophium robustum* (Sars 1895), *Chelicorophium sowinskyi* (Martynov 1924), *Chelicorophium spinulosum* (Sars 1896), *Corophium volutator* (Pallas 1766), *Monocorophium acherusicum* (Costa 1851) и дополнительно *Crassicorophium bonnellii* (Milne Edwards 1830).

**Сравнительная характеристика морфологических признаков каспийских видов корофиид.** - В ходе выполнения работы был проведен анализ морфологических признаков изучаемых видов, который показал некоторые интересные результаты. Все виды, входящие в группу каспийских, показали высокое морфологическое сходство друг с другом и другими представителями подсемейства *Corophiinae*, однако были выявлены и отличительные черты группы.

Исследуемые каспийские виды отличаются от *Corophium volutator* следующими признаками: антенны II мощные и имеют клешнеобразную форму, на дистальном конце предпоследнего членика несут крупный зубец, жгутик приблизительно равен по длине последнему членику антенн II; второй членик щупика ногочелюстей средней длины, внутренняя лопасть ногочелюстей короткая и не достигает дистального края первого членика щупика; дактилоподит гнатоподов II без зубцов на заднем крае, внутренний и наружный края ветвей и стебелька уropодов I-II с шипиками и щетинками.

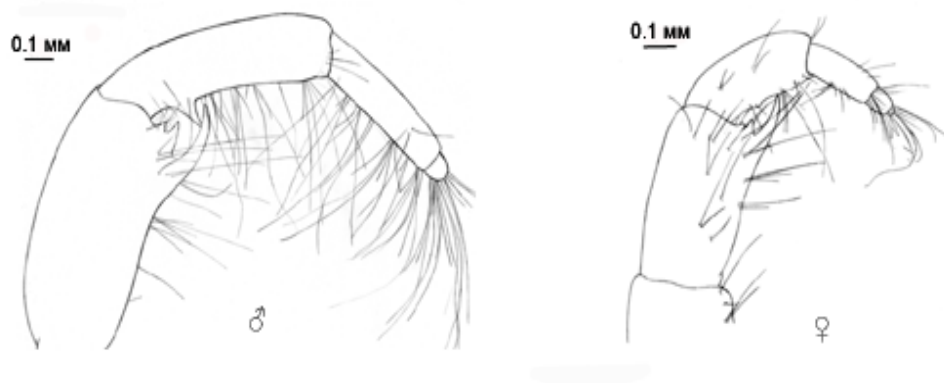
Для общей характеристики каспийских корофиид ранее предлагали выделять следующие признаки, основанные на строении антенн (Мордухай-Болтовской и др., 1969): предпоследний членик антенн II у основания большого зубца еще 1 или 2 дополнительных зубчика, последний членик на дистальном конце или на нижнем крае антенн II несет 1 или 2 зубца, коготь гнатоподов II с шипами и зубцами на заднем крае. Из выделенных признаков только один является общим для всей группы каспийских корофиид, это присутствие зубцов на дистальном конце и нижнем крае последнего членика антенн II. Остальные признаки могут отсутствовать у отдельных представителей группы: у *Chelicorophium monodon* нет дополнительных зубцов при основании главного зубца предпоследнего членика антенн II, у *Chelicorophium spinulosum* отсутствуют зубцы на заднем крае когтя гнатоподов II.

Анализ морфологических признаков каспийских видов корофиид позволил выделить ряд признаков, характеризующих эту группу в целом, и отличающих ее от других представителей подсемейства *Corophiinae*:

1. Наличие длинных щетинок на внутреннем крае первого членика стебелька антенн I (на примере *Ch. sowinskyi*):



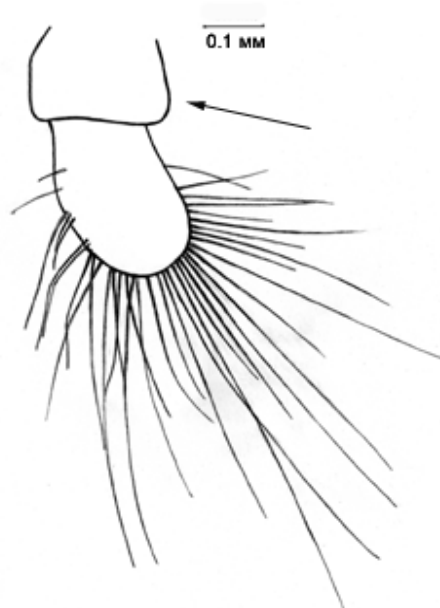
2. Мощное развитие антенн II у обоих полов (на примере *Ch. curvispinum*):



3. Внутренняя лопасть ногочелюстей с базальным шипиком (на примере *Ch. monodon*):



4. Стебелек уроподов III расширяется к дистальному концу (на примере *Ch. helicorne*):



**Новые морфологические микроструктуры, обнаруженные у понто-каспийских корофиид.** - В процессе изучения морфологии понто-каспийских корофиид с помощью светового и сканирующего электронного микроскопа, удалось обнаружить новую морфологическую структуру, которая ранее не была описана в литературе для этих ракообразных. Она представляет собой палочковидный вырост, лежащий в углублении на терминальном конце главного зубца предпоследнего членика стебелька антенн II. У разных видов понто-каспийских корофиид длина этой структуры составляет приблизительно 3 мкм, а ширина - приблизительно 1 мкм. Данная структура была обнаружена у особей обоих полов.

Для изучения на сканирующем электронном микроскопе были выбраны два вида каспийских корофиид – *Ch. chelicorne* (рис. 1) и *Ch. curvispinum* (рис. 2).

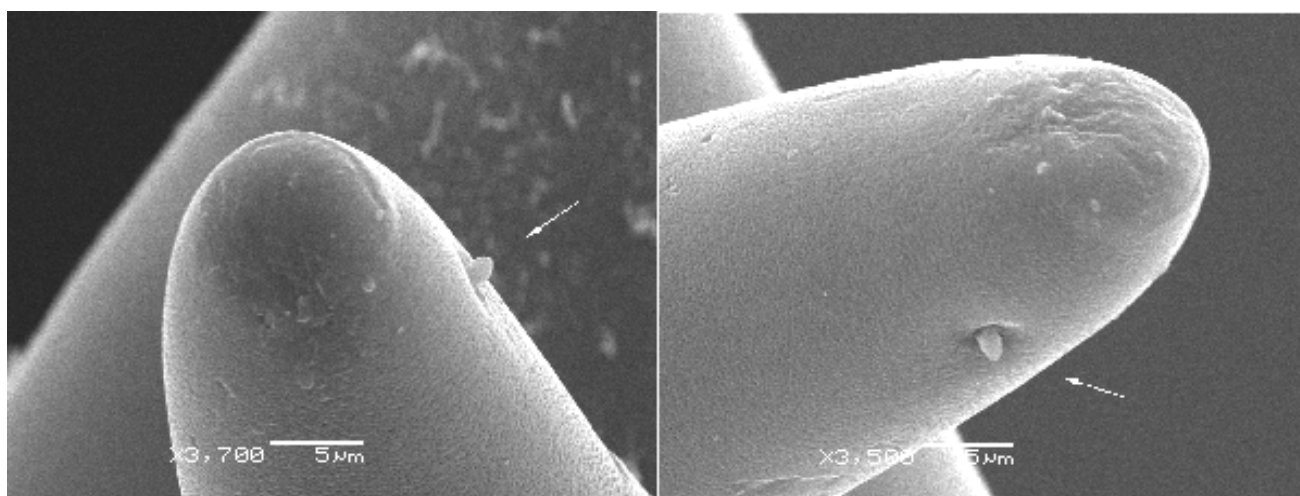


Рис. 1. Электронная микрофотография (SEM) обнаруженной морфологической структуры на главном зубце предпоследнего членика стебелька антенн II *Ch. chelicorne*.

При изучении на сканирующем электронном микроскопе видно, что обнаруженная у понто-каспийских корофиид морфологическая структура покрыта кутикулой, лишена отверстий и не несет на своей поверхности каких-либо выростов.

Кроме того, в ходе выполнения работы у самцов корофиид были обнаружены кальцеолы, в частности у самцов *Ch. curvispinum* на антеннах I. Такие структуры указываются для корофиид впервые. Они представляют собой булавовидные образования с диаметром вздутой части около 10-15 мкм и высотой приблизительно 50-60 мкм, своими стебельками они прикрепляются к дистальной части члеников стебелька антенн I (рис. 3).

**Определитель каспийских представителей подсемейства Corophiinae.** - Важным результатом работы стал определитель каспийских видов разноногих ракообразных подсемейства Corophiinae Понто-Каспийского региона с учетом различий между полами и изменчивостью отдельных признаков внутри видов. Он был создан по типу дихотомического ключа.

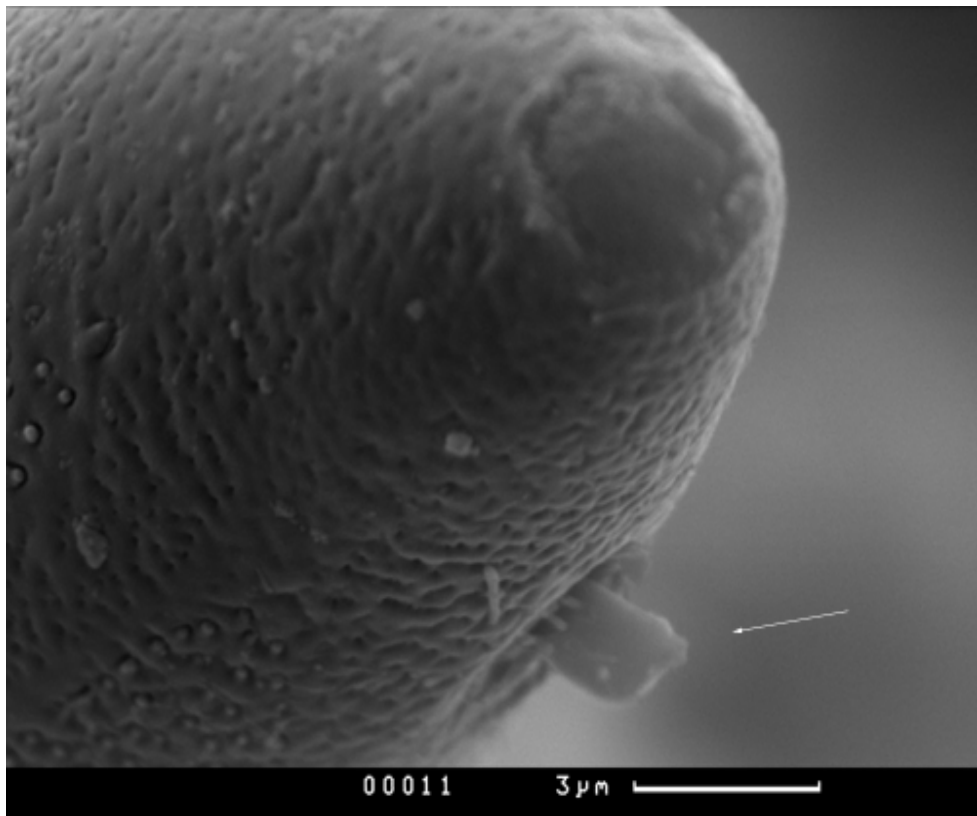


Рис. 2. Электронная микрофотография (SEM) обнаруженной морфологической структуры на главном зубце предпоследнего членика стебелька антенн II *Ch. curvispinum*.

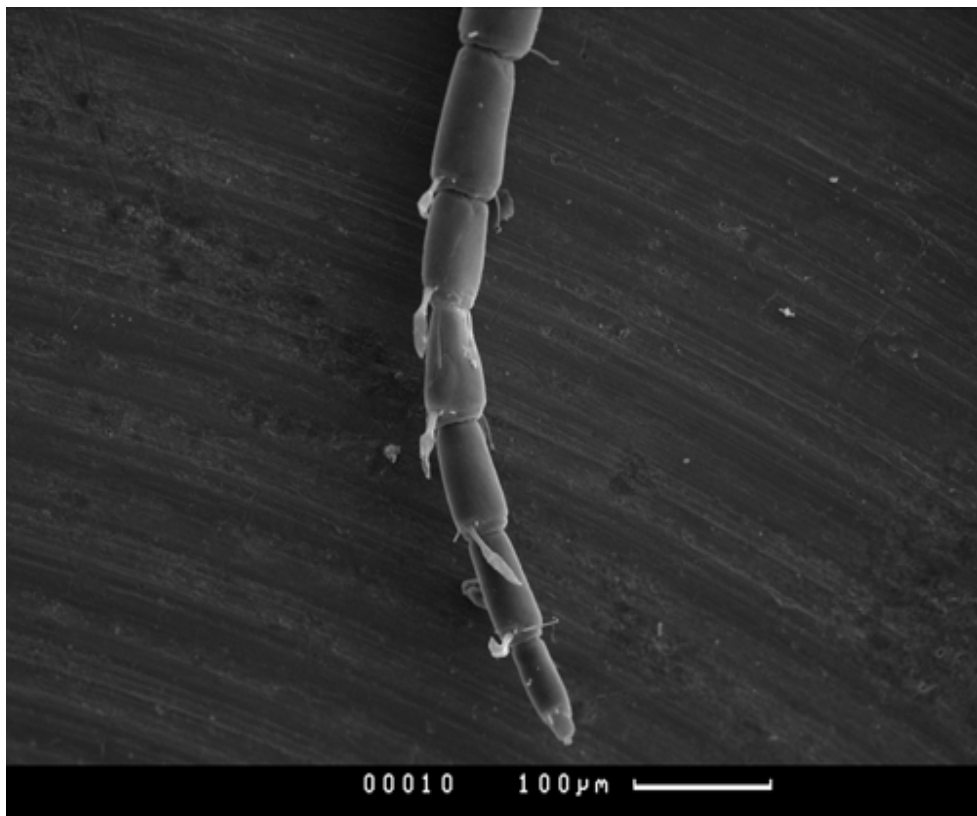


Рис. 3. Электронная микрофотография (SEM) кальцеол, расположенных на стебельке антенн I самца *Ch. curvispinum*.

### 3.3 ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ КАСПИЙСКИМИ И ДРУГИМИ КОРОФИИДАМИ

**Молекулярно-филогенетический анализ.** - Выделен и исследован участок гена субъединицы I цитохромоксидазы с митохондриальной ДНК длиной приблизительно 650 пар нуклеотидов девяти видов понто-каспийских корофиид – *Chelicorophium chelicorne*, *Ch. curvispinum*, *Ch. monodon*, *Ch. mucronatum*, *Ch. nobile*, *Ch. robustum*, *Ch. sowinskyi*, *Ch. spinulosum*, *C. volutator*. По полученным данным построено филогенетическое дерево видов (рис. 4).

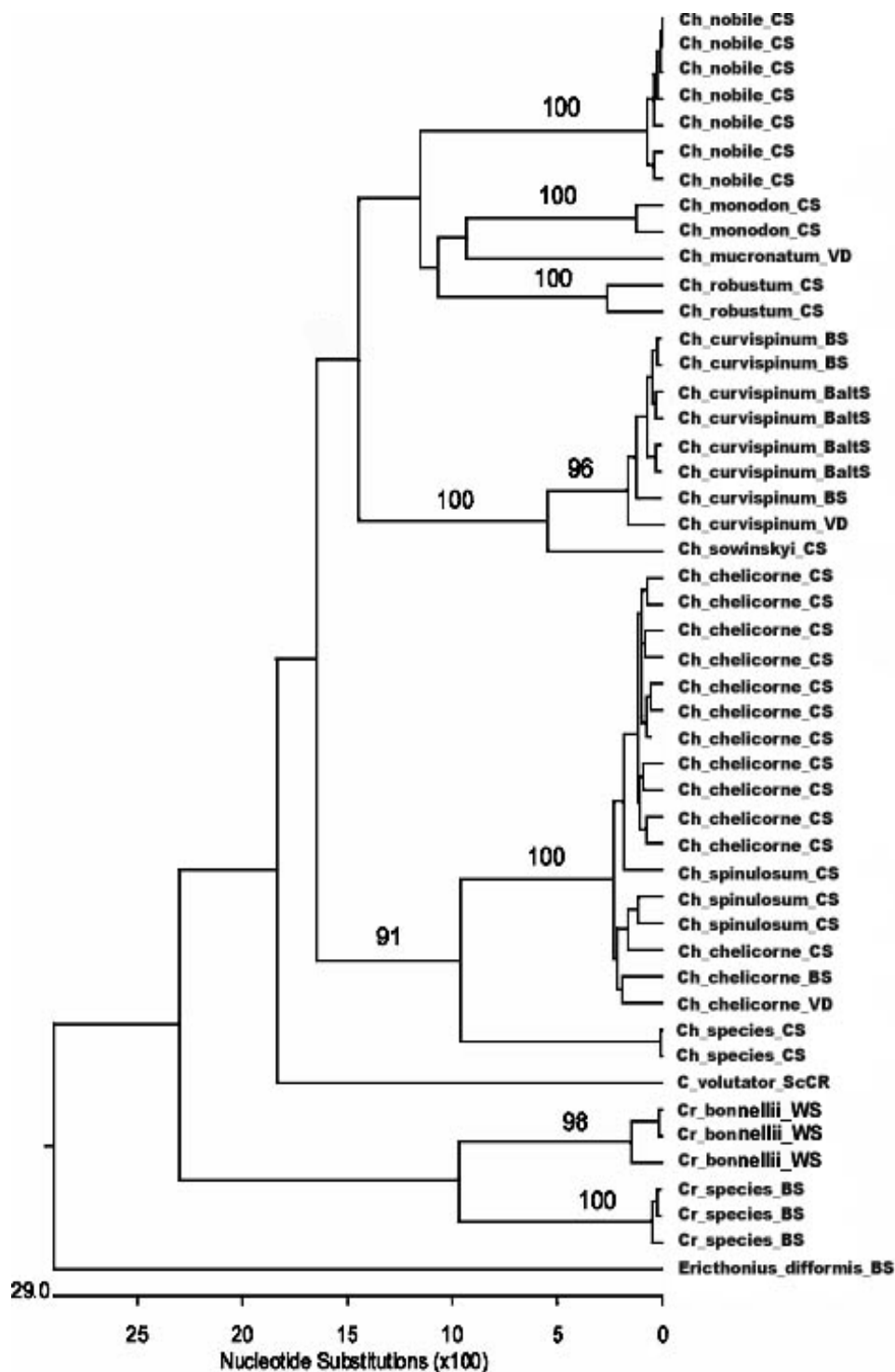


Рис. 4. Филогенетическое дерево понто-каспийских корофийд, сконструированное на основе последовательностей участка гена субъединицы I цитохромоксидазы с митохондрий. Использован метод объединения ближайших соседей (NJ), статистическая поддержка рассчитана с помощью программы PAUP 4.0b10. (CS – Каспийское море, VD – Волгодон, BS – Черное и Азовское моря, BaltS –Балтийское море, WS – Белое море, ScCR – Scotland, Clyde River).

Выделен и исследован участок гена 28S РНК длиной около 850 пар нуклеотидов семи понто-каспийских видов - *Ch. helicorne*, *Ch. curvispinum*, *Ch. monodon*, *Ch. mucronatum*, *Ch. robustum*, *Ch. sowinskyi*, *M. acherusicum*. По полученным данным построено филогенетическое дерево видов (рис. 5).

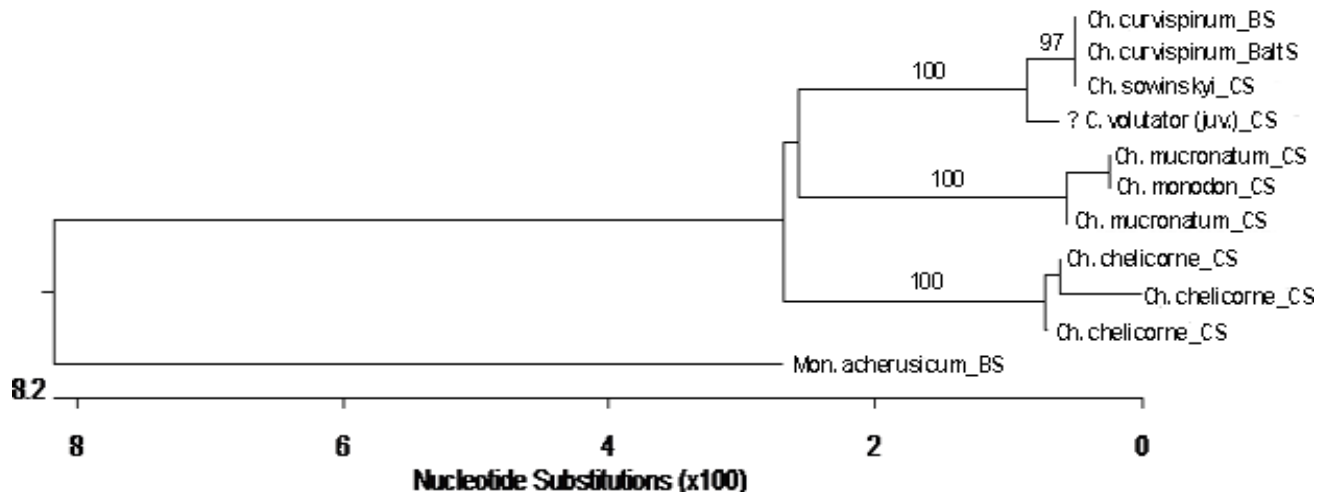


Рис. 5. Филогенетическое дерево, сконструированное на основе последовательностей участка ядерного гена 28S РНК (CS – Каспийское море, BS – Черное и Азовское моря, BaltS – Балтийское море).

В качестве дополнения, выделен и исследован участок гена 18S РНК длиной около 250 пар нуклеотидов четырех понто-каспийских видов – *Ch. helicorne*, *Ch. curvispinum*, *Ch. nobile*, *C. volutator* f. *orientale*. По полученным данным построено филогенетическое дерево видов (рис. 6).

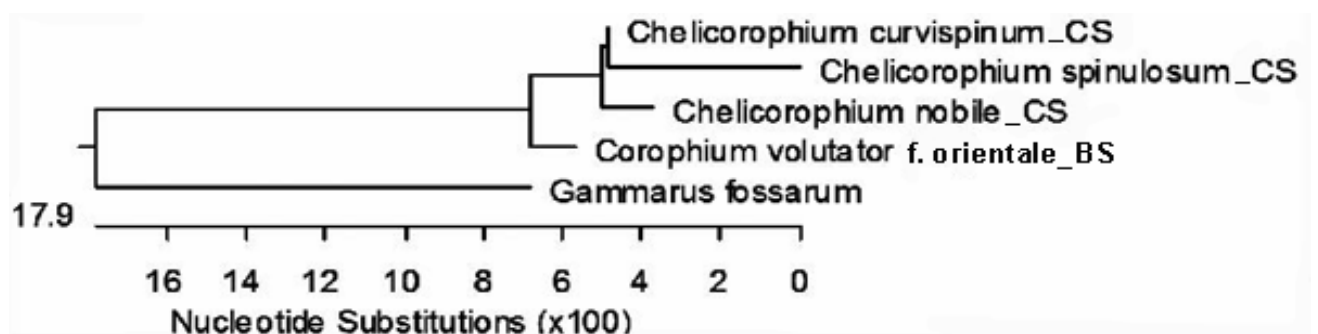


Рис. 6. Филогенетическое дерево, сконструированное на основе последовательностей участка ядерного гена 18S РНК (CS – Каспийское море, BS – Черное и Азовское моря).



**Гипотетическая модель морфологической эволюции внутри группы.** - Наиболее заметным из характерных признаков рассматриваемой группы каспийских видов корофиид является особое строение антенн II, выраженное у особей обоих полов. Опираясь на полученные в ходе молекулярно-филогенетического анализа данные, в работе была предпринята попытка построения гипотетического дерева эволюции данного признака (рис. 7).

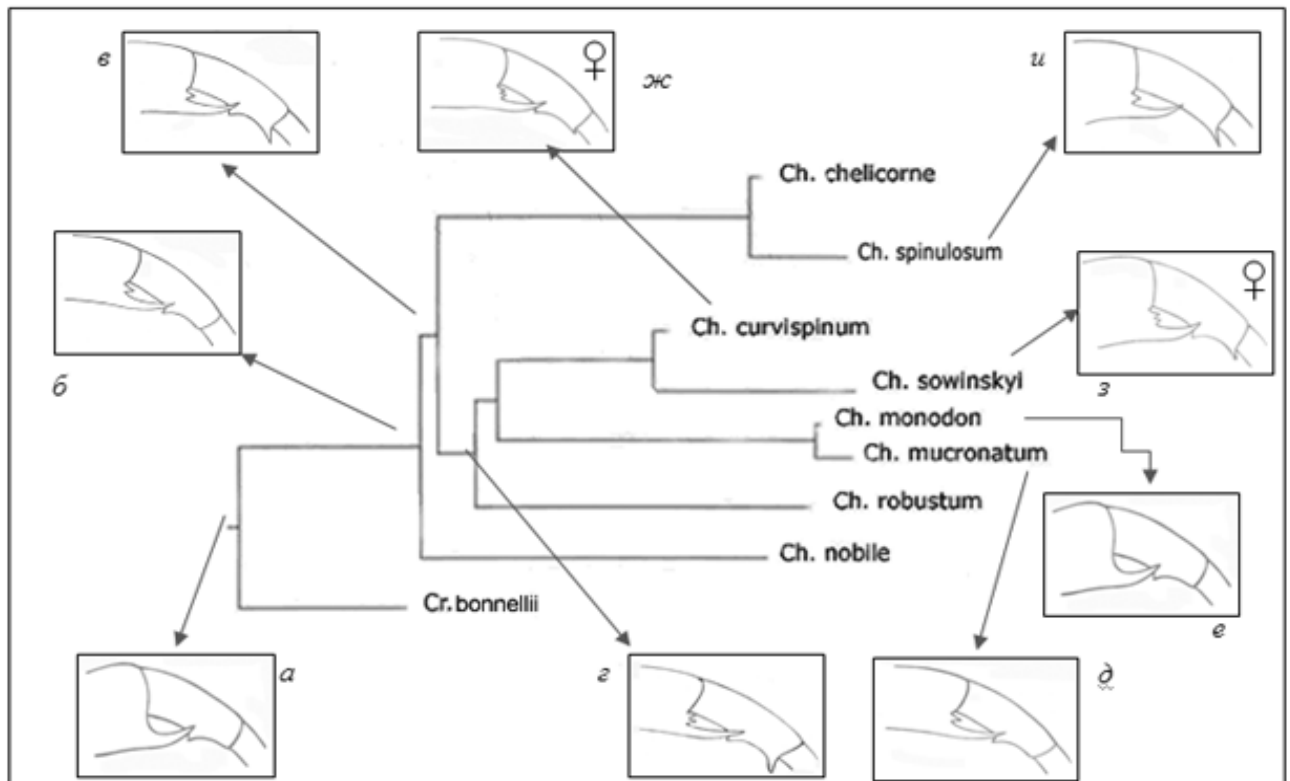


Рис. 7. Гипотетическая модель морфологической эволюции антенн II в группе каспийских корофиид (строение антенн II: *a* - как у *Cr. bonnellii*, *б* - *Ch. nobile*, *в* - *Ch. chelicorne*, *г* - *Ch. robustum*, *д* - *Ch. mucronatum*, *е* - *Ch. monodon*, *ж* - самки *Ch. curvispinum*, *з* - самки *Ch. sowinskyi*, *и* - *Ch. spinulosum*).

Предковые для каспийской группы корофиид формы, по нашему мнению, характеризовались слабым развитием вооружения вторых антенн, они несли срединный зубец на нижнем крае последнего членика, а также небольшой вырост на дистальном конце предпоследнего членика стебелька антенн II. Этот набор признаков характерен для *Cr. bonnellii*. Дистальный зубец предпоследнего членика антенн II у *Cr. bonnellii* выражен неярко, но хорошо развит у других видов морского комплекса (например, у *Cr. crassicorne* (Bruzelius 1859)). На начальном этапе эволюции произошло увеличение числа зубцов на предпоследнем и последнем члениках стебелька антенн II. На ранних этапах эволюции возник один дополнительный зубец при основании главного зубца предпоследнего членика стебелька антенн II, как это видно у *Ch. nobile*. Дальнейшая эволюция группы была обусловлена появлением дистального зубца на последнем членике стебелька антенн II (*Ch. chelicorne*, *Ch.*

*spinulosum*). Позднее в ходе преобразования антенн II возник еще один дополнительный зубец. В результате этого при основании главного зубца предпоследнего членика стебелька антенн II в общей сложности стало уже два дополнительных зубца (*Ch. robustum*). Последующие события в группе характеризуются процессами редукции: исчезает дистальный зубец на последнем членике антенн II только у самцов (*Ch. curvispinum* и *Ch. sowinskyi*) или происходит его исчезновение у представителей обоих полов наряду с потерей одного дополнительного зубца (*Ch. mucronatum*). Процесс вторичной редукции вооружения антенн II достигает максимального проявления при утрате всех дополнительных зубцов при основании главного зубца предпоследнего членика стебелька антенн II (*Ch. monodon*). Редукционный процесс также отмечен в кладе *Ch. chelicorne* - *Ch. spinulosum*, где у последнего вида происходит редукция срединного зубца на нижнем крае последнего членика стебелька антенн II.

### 3.4 ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИЗУЧАЕМЫХ ВИДОВ

**Новые данные о распространении каспийских корофиид.** - С момента первых находок каспийских корофиид (XIX век) ситуация с их распространением резко изменилась. Анализ литературных данных и их сравнение с полученной в ходе этой работы информации показывают, что корофииды продолжают постепенно осваивать новые местообитания, расселяясь по водной системе Понто-Каспийского региона.

В ходе сбора проб некоторые корофииды были отмечены в тех местах, где раньше их не находили (Урюпова, Мюге, 2007). *Ch. mucronatum*, исходно описанный из Каспийского моря, а также известный из Черноморского бассейна, нами был впервые обнаружен в реке Дон. *Ch. robustum* был впервые нами обнаружен в системе водохранилищ Маныч-Гудило. Н. Н. Романовой (1958) *Ch. spinulosum* отнесен к группе видов, встречающихся только в средней и южной частях Каспийского моря, мы обнаружили этот вид и в северной части моря, характеризующейся сильным опреснением.

**Встречаемость исследуемых видов в пробах.** - В этом разделе собрана информация о встречаемости разных видов корофиид как друг с другом, так и с другими амфиподами. Совокупные данные о встречаемости приведены ниже (табл. 3).

Табл. 3. Общая встречаемость амфипод в пробах

Станции (субстрат)/ виды	<i>Cr. bonnellii</i>	<i>Ch. chelicorne</i>	<i>Ch. curvispinum</i>	<i>Ch. monodon</i>	<i>Ch. mucronatum</i>	<i>Ch. nobile</i>	<i>Ch. robustum</i>	<i>Ch. sowinskyi</i>	<i>Ch. spinulosum</i>	<i>C. volutator</i>	<i>M. acherusicum</i>	<i>Am. cristata</i>	<i>A. contiguis</i>	<i>A. knipowitschi</i>	<i>D. haemobaphes</i>	<i>D. villosus</i>	<i>D. caspius</i>	<i>D. oscari</i>	<i>E. placidus</i>	<i>E. paucillus</i>	<i>N. carpulentus</i>	<i>N. grimmeri</i>	<i>P. robustoides</i>	<i>P. aralensis</i>	<i>P. crassus</i>	<i>Ps. caspius</i>	<i>Pontoporeia sp.</i>
CS98-12 (ил. песок)						+										+											
CS98-14 (ил.)			+					+	+			+				+									+		



явные различия между полами и варьирующие внутривидовые признаки, составлен определитель.

Группа из восьми видов каспийских корофиид характеризуется совокупностью индивидуальных морфологических признаков, наличие которой позволяет говорить о монофилии и автохтонном происхождении. Это вполне объяснимо, так как последнее полноводное сообщение бассейнов Каспийского, Черного и Азовского морей с Мировым океаном происходило около 2 млн. лет назад. За столь продолжительный период времени группа понто-каспийских корофиид приобрела специфический облик, находясь в определенных и достаточно изолированных, условиях обитания.

Характерные для группы в целом признаки могут находить свое проявление и в других родах и видах подсемейства. Наличие длинных щетинок на внутреннем крае первого членика антенн I отмечено, например, у азово-черноморского вида *Corophium volutator* f. *orientale*, однако для всего рода *Corophium* этот признак нехарактерен. Мощное развитие антенн II в обоих полах понто-каспийских корофиид, хотя и характеризует весь род *Chelicorophium* в целом (например, есть представители этого рода с побережья Индии - *Ch. madrasensis* (Nayar 1950)), особую степень проявления этот признак находит именно внутри группы каспийских видов. Специфической характеристикой группы можно по праву считать наличие базального шипа на внутренней лопасти ногочелюстей. Расширяющийся к дистальному концу стебелек уроподов III также встречается у отдельных представителей других родов корофиид, например, у широко распространенного вида *Monocorophium insidiosum*, но в данном случае признак служит характеристикой целой группы каспийских видов.

Крайне слабой остается изученность морфологии корофиид с привлечением современных методик. Морфологическая структура на окончании главного зубца предпоследнего членика антенн II, обнаруженная в данной работе у понто-каспийских корофиид, по-видимому, представляет собой чувствительную часть механорецептора. В литературе упоминалось, что антенны II используются корофидами для движения вне воды, при зарывании в грунт и сгребании пищевых частиц в просвет норки или трубки, в которых эти ракообразные обитают (Barnes et al., 1969, Fenchel et al, 1975 и др.). Из-за специфики обитания внутри таких построений, эти ракообразные утратили жесткий хитиновый покров, характерный для других разноногих ракообразных. В то время, когда фильтрация пищевых частиц при нахождении в трубке или норке невозможна, то корофииды переходят к питанию детритом и/или бентосными водорослями на дне, для этого ракообразным приходится высовываться из убежища и подвергать себя опасности. Можно предположить, что механорецепторы, расположенные на антеннах II, позволяют ракообразным воспринимать колебания вблизи их убежища и, тем самым избегать хищников. Расположение

механорецептора на антеннах II очень удачно еще и потому, что для получения информации о хищниках вблизи убежища достаточно лишь немного высунуть антенны II из входа в трубку или норку.

Кроме того, у самцов корофиид (*Ch. curvispinum*) в ходе выполнения этой работы впервые были обнаружены кальцеолы. Они известны у разных ракообразных, в частности у декапод (Zhang, Lin, 2006). Эти структуры описаны также и у некоторых гаммарид и для них показано, что кальцеолы выполняют важную роль в определении партнера для спаривания и ухаживании за самкой. У гаммарид они представляют собой сложные булововидные структуры, которые прикреплены своими тонкими стебельками к дистальной части антенн II, обнаруживаются они преимущественно у самцов и приспособлены для восприятия вибрации или феромонов, продуцируемых самкой (Dunn, 1998). Описанные в этой работе структуры представляют собой также булавовидные образования с диаметром вздутой части около 10-15 мкм и высотой приблизительно 50-60 мкм, своими стебельками они прикрепляются к дистальной части члеников стебелька антенн I. Обнаружение новых морфологических структур у корофиид указывает на то, что эта группа ракообразных остается малоизученной и этот факт требует обратить на себя внимание, поскольку корофииды встречаются во многих местообитаниях и являются в некоторых из них фоновыми видами.

**Филогения понто-каспийских корофиид.** - Определенные трудности при изучении последовательностей ДНК ракообразных были связаны с применением считающейся универсальной методики выделения ДНК (Aljanabi, Martinez, 1997), которая в ходе выполняемой работы была модифицирована.

По результатам молекулярно-филогенетического анализа показано монофилетическое происхождение группы. Это вполне объяснимо, если учитывать древнее происхождение водоема, из которого описана группа этих ракообразных. Внутри группы выделяется несколько подгрупп. Единый кластер образуют на молекулярно-филогенетических деревьях *Ch. curvispinum* и *Ch. sowinskyi*, что подтверждается большим морфологическим сходством двух этих видов. Последний вид был описан в XX веке, он был выделен из вида *Ch. curvispinum*. Кроме того, оба этих вида имеют сходство и по географическому распространению – они встречаются в морях и реках Понто-Каспийского региона. Интересно, что два этих вида были пойманы в опресненной северной части Каспийского моря, где перекрываются ареалы *Ch. curvispinum* и *Ch. sowinskyi*. Первый вид встречается как в соленой, так и в пресной воде, а второй вид первоначально был описан Мартыновым (1924) как форма опресненных местообитаний. В нашем исследовании этот кластер можно охарактеризовать как «преимущественно пресноводный». Согласно филогенетическим построениям по гену COI близко к этим видам примыкает *Ch. robustum*. Совместно обитают

другие два вида, образующие единый кластер по гену COI – *Ch. chelicorne* и *Ch. spinulosum*. Они многочисленны в Среднем и Южном Каспии, первый вид расселился в реки Понто-Каспия. Близкие друг другу виды (показано по ядерным генам 18S и 28S РНК) *Ch. monodon* и *Ch. mucronatum* встречаются вместе в Каспийском море, однако второй вид активно заселяет реки. По результатам филогенетического построения по гену COI *Ch. robustum* близок к группе видов *Ch. curvispinum*-*Ch. sowinskyi* + *Ch. monodon*-*Ch. mucronatum* по распространению: вместе с указанными видами он встречается как в Каспийском море, так и в реках.

К сожалению, процесс видообразования в Каспийском море описать более подробно по полученным нами данным невозможно и мы можем лишь говорить, что он носил поэтапный характер. Скорее всего, некоторые каспийские виды представляют собой довольно молодые таксоны, поэтому по некоторым признакам близкие виды не показывают четкого расхождения на филогенетических деревьях (пары *Ch. curvispinum* – *Ch. sowinskyi* и *Ch. monodon* – *Ch. mucronatum*). Интересен и тот факт, что между популяциями понто-касписких видов, обитающими в Каспийском и Азовском морях, выявляются очень незначительные генетические дистанции, что свидетельствует об относительно недавнем контакте популяций этих бассейнов через Манычский пролив. На реконструированном по гену COI филогенетическом дереве видно, что в кладе *Ch. chelicorne* виды из Каспия и черноморского бассейна (реки Днепр и Дон) оказываются генетически близкими. Что касается возраста возникновения предковой формы, которая дала начало группе каспийских видов, то здесь лишь можно провести аналогию с информацией, полученной для других ракообразных. Например, по митохондриальному гену COI, ядерным генам зрительного пигмента опсина, глутамил-тРНК синтазы и пропил-тРНК синтазы, была создана хронограмма для понто-касписких мизид рода *Paramysis* (Audzijonyte et al., 2008). Учитывая, что на нашем COI-дереве момент ответвления каспийской группы характеризуется приблизительно 17% замен, то при сравнении со шкалой, построенной для мизид, мы можем говорить о возрасте группы около 2 миллионов лет, когда в регионе отмечалась Акчагыльская трансгрессия.

Другой интересный факт состоит в том, что в литературных источниках есть немногочисленные указания на проникновение *C. volutator* в Каспийское море (Пятакова, 1964, Hughes, Gerdol, 1997), однако мы в своей работе выявили следующую особенность. Из пробы CS04-62 мы взяли особь, которая была определена нашими коллегами как молодь *C. volutator*, и на филогенетическом дереве, построенном по участку гена 28S РНК, этот вид оказался внутри клады каспийских видов, в то время как типичный представитель этого вида, собранный нами в Шотландии четко ложится вне группы понто-касписких видов на COI-дереве (данные по разным генам, а также по морфологическим признакам). Этот факт привел

нас к мысли, что, скорее всего, обычно определение *C. volutator* в Каспийских пробах проводится ошибочно, и под этим видом принимают молодь крупных видов рода *Chelicorophium*. Таким образом, по нашим данным *C. volutator* (типичный представитель средиземноморской фауны в Азово-Черноморском бассейне) пока еще не проник в Каспий, в то время как активное расселение понто-каспийских видов этого семейства в водоемы Европы и Северной Америки подтверждено и нашими сборами, и данными других авторов.

#### ***Совместное сосуществование корофиид друг с другом и с другими видами. -***

Понто-каспийские корофииды в большинстве случаев сосуществуют друг с другом в одних и тех же местообитаниях и попадают при сборах в одни и те же пробы. В литературных источниках и ранее указывалось на встречаемость корофиид с другими амфиподами. Это явление вполне объяснимо, поскольку обнаруживаемые с ними гаммариды характеризуются в большинстве случаев другим типом питания и, вероятно, не конкурируют с корофидами за пищу. Кроме того, представители подсемейства Gammaridea характеризуются более подвижным образом жизни и не образуют плотных поселений. Сложнее найти объяснение обнаружения разных видов понто-каспийских корофиид в одних и тех же местообитаниях, так как все они характеризуются сходными пищевыми предпочтениями и должны вступать в пространственные конкурентные отношения между собой. Возможно, такому сосуществованию способствует «экономная» (с точки зрения пространства) фильтрация, которая осуществляется непосредственно в занимаемой животным трубке за счет активной работы плеоподов. С этой точки зрения, поселения корофиид можно сравнить, например, со скоплениями фильтрующих двустворчатых моллюсков: известно, что разные виды моллюсков могут формировать друзы совместно, например *Dreissena polymorpha* (Pallas 1771) и *Dreissena bugensis* (Andrusov 1897) (Львова, 2007). Распространение корофиид на различных субстратах подтверждает применяемую к ним характеристику эвритопности. Высокая пластичность в выборе заселяемого субстрата наряду с толерантностью к изменению солености служит объяснением успешного расселения корофиид на значительные расстояния от бассейна Каспийского моря. Следовательно, разноногие ракообразные подсемейства Corophiinae должны рассматриваться в качестве потенциальных вселенцев в новые местообитания, такие вселения особенно вероятны в результате хозяйственной деятельности человека.

### **ВЫВОДЫ**

1. В ходе выполнения работы выявлены ранее неописанные местообитания понто-каспийских корофиид: для *Ch. micronatum* – река Дон, для *Ch. robustum* – система водохранилищ Маныч-Гудило, для *Ch. spinulosum* – Северный Каспий.

2. Путем морфологического анализа группы понто-каспийских корофиид дополнены и унифицированы описания видов, выявлены наиболее изменчивые признаки и показаны различия между полами. По результатам проведенной работы составлен определитель каспийских видов.
3. Понто-каспийские виды корофиид формируют отдельную группу, которая характеризуется следующими специфическими признаками: наличием длинных щетинок на внутреннем крае первого членика стебелька антенн I, мощным развитием антенн II у представителей обоих полов, внутренней лопастью ногочелюстей с базальным шипиком, стебельком уроподов III, расширяющимся к дистальному концу.
4. У всех исследуемых понто-каспийских видов обнаружена новая морфологическая структура - палочковидный вырост, лежащий в углублении на терминальном конце главного зубца предпоследнего членика стебелька антенн II, встречающаяся у особей обоих полов. У разных видов понто-каспийских корофиид длина этой структуры составляет приблизительно 3-4 мкм, а ширина - приблизительно 1-2 мкм. Скорее всего, эта структура представляет собой чувствительную часть механорецептора, воспринимающего колебания.
5. Впервые у самцов корофиид обнаружены кальцеолы, выполняющие важную роль при поиске полового партнера.
6. Данные молекулярно-филогенетического анализа участка гена субъединицы I цитохромоксидазы с митохондрий, а также участков ядерных генов 18S и 28S показывают, что внутри семейства существует монофилетическая группировка, включающая представителей каспийских корофиид.
7. На основании молекулярно-генетического анализа выявлены две пары сестринских видов (*chelicorne-sowinskyi*, *monodon-micronatum*) обладающие значительно меньшим уровнем дивергенции и являющиеся результатом недавних (по сравнению с остальными понто-каспийскими видами корофиид) процессов видообразования.



## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. **Uryupova E., N. Muge**, 2005. Phylogenetic and morphological analysis of Ponto-Caspian corophiids (Amphipoda, Corophiidae) // Abstract Book, 10<sup>th</sup> Congress of European Society for Evolutionary Biology, Kraków, Poland, 15-20 August 2005: 238.
2. **Uryupova E., 2005**. SEM mouthparts morphology of four amphipod species – dwellers of red algae beds in the White Sea // *Arthropoda Selecta* 14 (4): 291 – 296.
3. **Uryupova E, N. Muge**, 2006. Molecular phylogeny of the Ponto – Caspian corophiid complex (Amphipoda, Corophiidae) // *Berliner Paläobiologische Abhandlungen* 9, Abstracts of the International Symposium “Speciation in Ancient Lakes, SIAL IV”, Berlin, Germany, September 4–8, 2006: 64.
4. **Урюпова Е., 2006**. Новый взгляд на идентификацию понто-каспийских корофиид (Amphipoda, Corophiidae, Corophiinae) // Тезисы Международной конференции, посвященной 100-летию академика А. В. Иванова (Проблемы эволюционной морфологии животных), Санкт-Петербург, 30 октября – 2 ноября 2006: 118 - 119.
5. **Урюпова Е., Н. С. Мюге**, 2007. Экологический и филогенетический обзор понто-каспийских корофиид (Amphipoda, Corophiidae) // Тезисы 5-ой Международной конференции, посвященной проблемам водных экосистем «Понт Эвксинский-2007», Севастополь, Украина, 25-27 сентября 2007: 102-103.
6. **Урюпова Е., Н. С. Мюге**, 2007. Филогенетический анализ понто-каспийских корофиид (Amphipoda, Corophiidae) // *Зоологический журнал* 86 (11): 1290-1296.
7. **Урюпова Е. Ф., Н. С. Мюге**, 2007. Новые данные о распространении понто-каспийских корофиид (Amphipoda, Corophiidae) // *Экология моря* 74: 76-79.