

Scanning microscopy of the oral appendages of *Epischura baikalensis* females (Copepoda, Calanoida)

Zaidykov I.Yu.*^{ORCID}, Naumova E.Yu.^{ID}

Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya st., 3, Irkutsk, 664033, Russia

ABSTRACT. To date, there are difficulties in understanding the mechanism of capture of small particles, such as picoplankton, by representatives of Copepoda during feeding. In this regard, the morphology of oral appendages in *Epischura baikalensis* Sars 1900 (Copepoda, Calanoida) was studied using scanning electron microscopy (SEM). We obtained using scanning electron microscopy (SEM) some photographs of the mouth area of the endemic crustacean from Lake Baikal. Lobes of the labrum and labium, densely pubescent with long setae were described. The labrum and labium form a chamber around the esophagus, into which some pores open. It is assumed that through these pores, digestive enzymes are released into the oral cavity, contributing to the formation of a food lump. The article describes the peculiarities of the method of obtaining SEM preparations of *E. baikalensis* and discusses the role of the morphology of all oral appendages in the capture of food particles, including objects 1-4 µm in size.

Keywords: copepoda, feeding mechanism, labral glands, mouthpart, SEM

For citation: Zaidykov I.Yu., Naumova E.Yu. Scanning microscopy of the oral appendages of *Epischura baikalensis* females (Copepoda, Calanoida) // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - P. 205-214. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-2-205

1. Introduction

Epischura baikalensis Sars 1900 is an endemic Copepoda inhabiting the pelagic zone. This species is a key object of the lake's trophic networks and the most widespread representative of crustaceans, accounting for about 80% of the number and 70% of the biomass of zooplankton inhabiting the water column (Afanasyeva, 1998). According to some calculations, *E. baikalensis* can use about 30% of the total primary production of the lake in the course of its life activity per year (Votintsev and Afanasyeva, 1968; Afanasyeva, 1998). The crustacean is a key object in feeding of many fish and larger crustaceans. Despite large number of studies devoted to this species, there are differences in the description of its feeding mechanisms (Afanasyeva, 1998, Naumova and Zaidykov, 2020) and the taxonomy of the genus (Smirnov, 1936; Dussart and Defaye, 1983; Borutzky et al., 1991; Bowman et al., 2019).

In connection with this formulation of the problem, there is a need to revise and expand sets of morphological data in copepods (Jenner, 2010) to resolve controversial issues of their phylogeny. This problem is also relevant for the genus *Epischura*. Recently, there has been a growing number of studies devoted

to the study of cuticle organs (Lerosey-Aubril and Meyer, 2013) and the morphology of crustacean head appendages (Ortega-Hernandez et al., 2017), which is also important for evolutionary constructions. Thus, in Kolbasov et al. (2022), the description of the external structures of the body (including the labrum and labium) obtained by scanning electron microscopy was used for taxonomic reconstructions.

In addition to phylogenetic constructions, an important issue is also the assessment of the orientation of trophic relationships in ecosystems. It is currently considered that the energy flow in freshwater reservoirs from cyanobacteria is directed through the microbial loop of bacteria and small flagellates, rather than directly up the food chain to herbivorous zooplankton (Burkholder and Glibert, 2024). At the same time, the mechanics of the process of capturing small (up to 4 µm) food objects (picophytoplankton) by copepods are still poorly understood. The most important food items for *E. baikalensis* are phytoplankton, bacterioplankton and autotrophic picoplankton, the number of which undergoes strong seasonal and interannual fluctuations (Bashenkhaeva et al., 2023). Due to the high role of picophytoplankton over periods of decrease in the number of diatoms in Lake Baikal during the annual

*Corresponding author.

E-mail address: igorrock11@gmail.com (I.Yu. Zaidykov)

Received: October 01, 2024; **Accepted:** February 27, 2025;

Available online: April 22, 2025

© Author(s) 2025. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



cycle, the study of this mechanism is especially relevant for *E. baikalensis*. In the epipelagial of Lake Baikal, infusoria dominate among the protists (David et al., 2021), feeding on large mobile objects is difficult for epischura due to the peculiarities of the hydrodynamics of the oral extremities (Naumova and Zaidykov, 2020). Fluctuations in the number of diatoms occur not only during the year, but also at different years, and during periods of climatic cooling, there may be a significant and prolonged decrease in the number of diatoms or their complete loss from the phytoplankton of the lake, which is recorded by the paleontological chronicle of Lake Baikal (Kuzmin et al., 2001).

It is known that, while feeding, Calanoida scan the water current created by their limbs when moving (Kiørboe, 2011). They are able to detect hydromechanical and chemical stimuli emanating from food objects using specialized receptors. It has been established that chemo- and mechanoreception can be carried out due to sensitive setae (sensillum) located on the oral extremities, mainly antennae (antennae I) (Huys and Boxshall, 1991; Kiørboe, 2011; Heuschele and Selander, 2014). In addition, pores and bristles localized on the surface of the copepod body may participate in chemoreception (Elofsson, 1971; Heuschele and Selander, 2014). It was previously assumed (Afanasyeva, 1998) that *E. baikalensis* feeds by filtering food particles from the water column using mouthparts — I and II maxillae, and maxillipeds (Fig.1). Recent, more detailed studies (Naumova and Zaidykov, 2020) have shown that the structure of the oral appendages and the speeds at which they work do not allow them to be used for filtering food objects. Instead of filtering, maxillae and maxillipeds create a current of water and direct it to the mouth opening, where food particles are retained. At the same time, picocyanobacteria of about 1-4 μm in size are present in a significant amount in the food lump of *E. baikalensis* (Naumova et al., 2001).

The aim of the work is to study the ultrastructural features of the esophagus and labrum as a first step towards understanding the mechanisms of functioning of the digestive system, as well as the eating behavior of these animals. In the light of the available feeding data, it becomes relevant to study the structures involved in the process of trapping food particles.

2. Materials and methods

For the study, 479 specimens of mature *E. baikalensis* females were used, caught in Southern Baikal by Juday net and fixed with 4% formalin for three weeks. After fixation, the samples were washed in distilled water and dehydrated with a change of alcohols (30%, 50%, 70%, 96%), 3 shifts lasting 5 minutes for each concentration, and the alcohol residues were removed using hexamethyldisilazane (Laforsch and Tollrian, 2000). The samples were dried in the CPD-030 (BALZERS) installation using the “critical point drying” method. Next, all objects were coated with gold in the SCD-004 (BALZERS) installation and studied with a PHILIPS SEM 525 M electron microscope (SEM).

3. Results and discussion

Using scanning electron microscopy (SEM), the structural features of the mouth opening of females of the endemic crustacean *E. baikalensis* from Lake Baikal were studied.

The resulting photos show the lobes of the labrum and labium pubescent with setae of different lengths and thicknesses. The labrum (Fig. 2) consists of three lobes: the largest middle and two lateral. The length of the labrum setae varies in the range of 2.1-60.4 μm ; the width of the setae is 0.4-2.6 μm , and the distance between them is 2.3—5.0 μm (Table 1). The longest and thickest setae are located on the middle lobe of

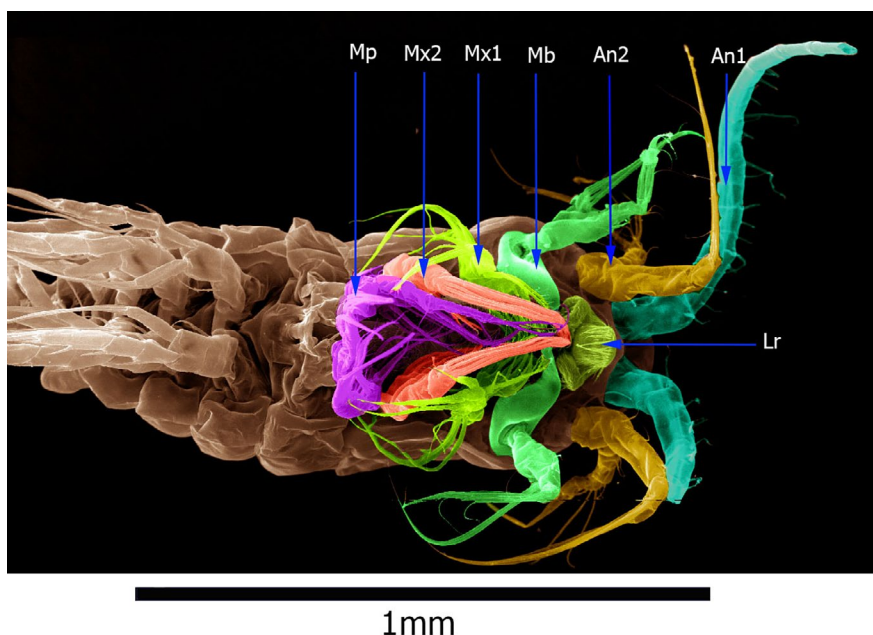


Fig.1. Female of *E. baikalensis* (SEM). The different groups of oral organs are highlighted in color. Mp — maxillipeds; Mx2 — II maxillae; Mx1 — I maxillae; Mb — mandibles; An2 — II antennae; An1 — I antennae (antennules); Lr — labrum.

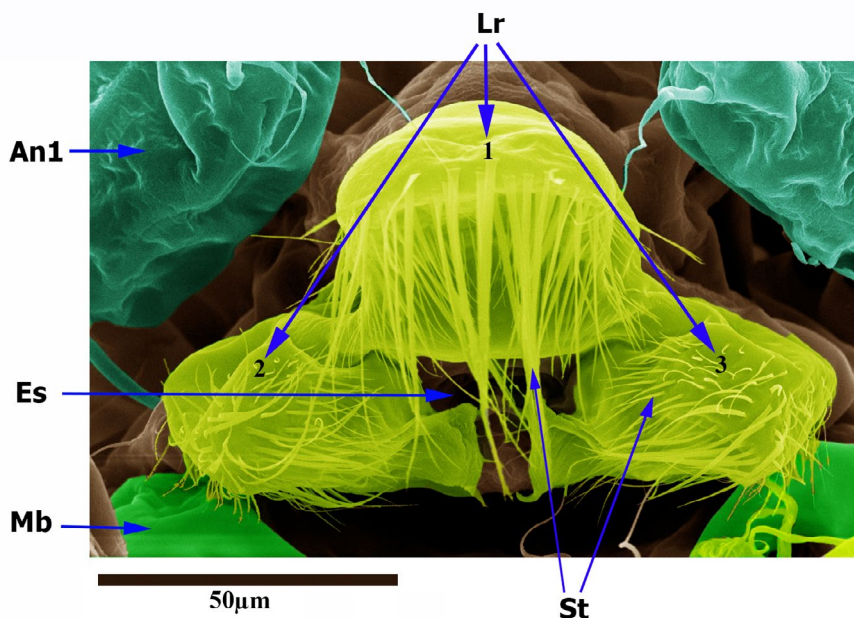


Fig.2. The area of the mouth opening in a female *E. baikalensis* (SAM). Lr — labrum, consisting of three lobes — the largest middle (1) and two lateral (2, 3); St — setae; the longest and thickest setae are located on the middle lobe of the labrum, while the lateral lobes are pubescent with smaller setae; Es — esophagus; An1 — fragment of the first antennae (antennules); Mb — fragment of the mandible.

the labrum, while the lateral lobes are pubescent with smaller setae. The labium (Fig. 3) is presented in the form of two large lobes, also covered with setae. The sizes of the setae on the labium have a smaller variation than on the labrum and are: length — 6.3-14.2 μm , and width — 0.3-1.8 μm . The distance between the setae on the labium comparable to that on the labrum and is 2.0-4.3 μm . The upper and labium form a chamber around the esophagus, into which pores with a diameter of 0.5 μm open (Fig. 3 A and B), three to the left and right of the esophagus, the distance between which is 1.5-2 μm . The pores are located on the inside of the lateral lobes of the labrum. We assume that digestive enzymes are secreted into the oral cavity through these pores. Studies of the digestive glands and their ducts in other copepods are described in the literature (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994; Bell et al., 2000; Øvergård et al., 2016), but this is the first time this has been done for *E. baikalensis*. It follows from the literature data (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994) that the outlets of the digestive glands found in Calanoida are usually multiple, opening into the oral cavity with several openings. Thus, in *Centropages typicus* (Arnaud et al., 1988), three pairs of pores with a diameter of 1 μm located on the posterior surface of the labrum and two pores with a diameter of 5 μm located on each of the lateral lobes are described. It is assumed that the secret excreted by the digestive glands of Copepoda is complex, including digestive enzymes of a glycoprotein nature and mucopolysaccharides that glue food particles (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994).

The nutrition of copepods induces the expression of digestive enzymes (Freese et al., 2012), although the mechanism of regulation of this process has not been described. It is known that copepods detect hydromechanical and chemical stimuli using specialized organs - chemo- and mechanosensitive setae (sencillas) located

on the antennae and mouthparts. It is possible that chemoreception uses small pores and setae on the surface of the body the processes of nerve cell dendrites come, to which, as has been found in some other copepods (Strickler and Bal, 1973; Huys and Boxshall, 1991; Heuschele and Selander, 2014). It is possible that chemoreception uses small pores and bristles on the surface of the body, the processes of nerve cell dendrites come, to which, as has been found in some other copepods. Similar spores and bristles on the surface of the body of *E. baikalensis* were discovered by us earlier (Naumova and Zaidykov, 2016).

The obtained data on the structure of the oral apparatus may indicate the leading role of the labrum and labium in capturing particles brought by the current of water. While the oral limbs (maxillae and maxillipeds) create bringing streams of water to the mouth, the lips form a kind of funnel into which the current of water is directed. The setae massively on the labrum and labium service to reduce the flow speed of the water and delay the trapped particles. Extracted by the pores located on the labrum, the secret may contain mucopolysaccharides binding particles, which allow the captured particles to be glued to the setae and form a food lump from them, which will be swallowed.

Table 1. The size of the setae and distances between them on the labrum and labium. The dimensions are presented in micrometers (μm).

| | Labrum | Labium |
|--------------------------------|----------|----------|
| The length of the setae | 2.1-60.4 | 6.3-14.2 |
| Width of the setae | 0.4-2.6 | 0.3-1.8 |
| The distance between the setae | 2.3-5.0 | 2.0-4.3 |

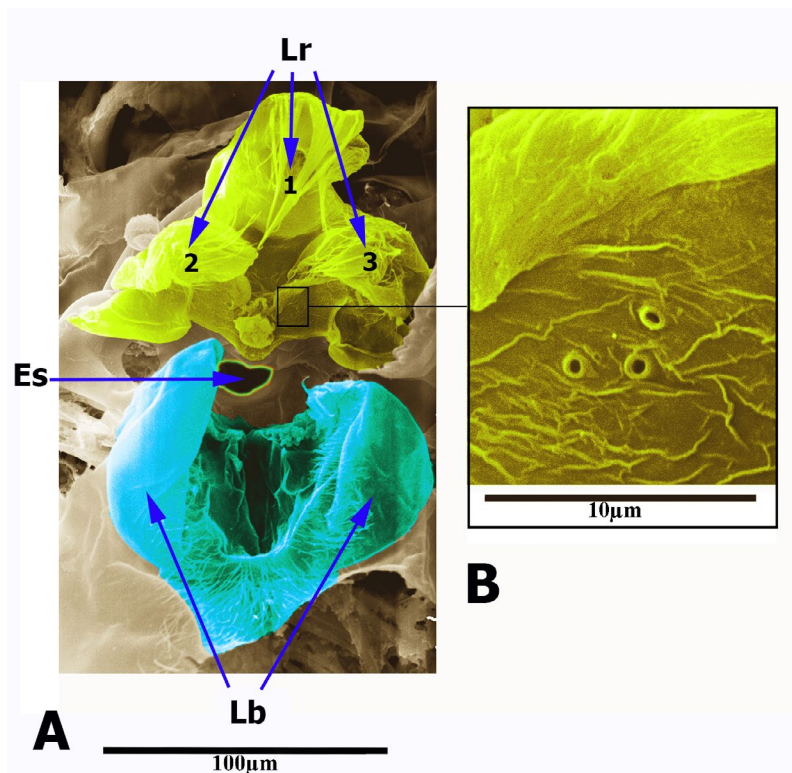


Fig.3. The area of the oral opening in the female *E. baikalensis* (SAM). A. Lr — the middle (1) and two lateral (2, 3) lobes of the labrum, pubescent with setae of different lengths; Es — esophagus; Lb — the lobes of the labium, covered with setae of different lengths, between which a food chamber is formed. B. Enlarged site the location of the pores on the labrum.

Most studies on the mechanisms of nutrition cover a small number of crustacean taxa. Although the description of the structures of the oral apparatus in Copepoda is found in the literature (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994; Bell et al., 2000; Øvergård et al., 2016), morpho-functional characteristics of such structures are difficult to compare. A detailed study of the glands of crustaceans opening into the esophagus area was carried out only for Mystacocarida – small crustaceans (0.3-1 mm) feeding on small detritus particles (Herrera-Alvarez et al., 1996). There are similar studies for larger crustaceans (Vogt, 2021).

In light of the low level of knowledge of this issue, the beginning of research on the fine structure of the digestive system in Copepoda is especially important. Equally important is the fact that *E. baikalensis* is endemic and the most widespread representative of crustaceans in Lake Baikal, accounting for about 80% of the number and 70% of the biomass of zooplankton inhabiting the water column (Afanasyeva, 1998). *E. baikalensis* is the only representative of Copepoda found massively, everywhere and year-round in the pelagial of Lake Baikal. This species was able to adapt to the unique features of this ancient, oligotrophic and deepest lake in the world. The structural features of the oral apparatus of *E. baikalensis* could have been formed under the pressure of selection due to the need to feed in an oligotrophic lake, which gave the species evolutionary advantages.

4. Conclusion

Using scanning electron microscopy in the endemic Baikal species *E. baikalensis*, densely pubes-

cent lips with different-sized setae were found in the area of the mouth opening, forming a trapping funnel. Pores open inside this funnel, which, in our opinion, serve to release digestive secretions. Digestive secrets can serve to glue food particles to the lip setae and form a food lump. Thus, a mechanism is being formed here that allows you to capture even small (about 4 µm) food particles.

Acknowledgements

The authors thank the Center for Collective Use (CCU) “Electronic Microscopy”, a part of the CCU “Ultramicroanalysis” of the LIN SB RAS. This study was supported by the State project No. 0279-2021-0005 (121032300224-8).

Conflict of interest

The authors declare no competing financial or personal interests.

References

- Afanasyeva E.L. 1998. Life cycle of *Epischura baikalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) in Lake Baikal. *Journal of marine systems* 15: 351-357.
- Arnaud J., Brunet M., Mazza J. 1988. Labral glands in *Centropages typicus* (Copepoda, Calanoida). I. Sites of synthesis, *Journal of Morphology* 197: 21-32.
- Bashenkaeva M.V., Titova L.A., Martsinechko A.S. 2023. Seasonal changes of phyto-, bacterioplankton and autotrophic picoplankton in the photic layer of Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology* 2: 31-47. DOI: [10.31951/2658-3518-2023-A-2-31](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2023-A-2-31)

- Bell S., Bron J.E., Sommerville C. 2000. The distribution of exocrine glands in *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* (Copepoda: Caligidae). *Contributions to Zoology* 69 (1/2): 9-20.
- Borutzky E.V., Stepanova L.A., Kos M.V. 1991. Key to Freshwater Calanoida of the Soviet Union. Leningrad: Nauka. (in Russian)
- Bowman L.L., MacGuigana D.J., Gorchelsb M.E. et al. 2019. Revealing paraphyly and placement of extinct species within *Epischura* (Copepoda: Calanoida) using molecular data and quantitative morphometrics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 140 (106578): 1-7. DOI: [10.1016/j.ympev.2019.106578](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106578)
- Brunet M., Arnaud J., Mazza J. 1994. Gut structure and digestive cellular processes in marine Crustacea. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 32: 335-367.
- Burkholder J.M., Glibert P.M. 2024. Eutrophication and Oligotrophication. *Encyclopedia of Biodiversity (Third Edition)* 6: 442-478. DOI: [10.1016/B978-0-12-822562-2.00052-9](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822562-2.00052-9)
- David G.M., Moreira D., Reboul G. et al. 2021. Environmental drivers of plankton protist communities along latitudinal and vertical gradients in the oldest and deepest freshwater lake. *Environmental Microbiology* 23(3): 1436-1451. DOI: [10.1111/1462-2920.15346](https://doi.org/10.1111/1462-2920.15346)
- Dussart B.H., Defaye D. 1983. World Directory of Inland Water Copepod Crustaceans. I. Calanoides. Paris: CNRS. (in French)
- Elofsson R. 1971. The ultrastructure of a chemoreceptor organ in the head of copepod crustaceans. *Acta Zoologica* 52: 299-315.
- Freese D., Kreibich T., Niehoff B. 2012. Characteristics of digestive enzymes of calanoid copepod species from different latitudes in relation to temperature, pH and food. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 162 (4): 66-72.
- Herrera-Alvarez L., Fernández I., Benito J. et al. 1996. Ultrastructure of the labrum and foregut of *Derocheilocaris remanei* (Crustacea, Mystacocarida). *J. Morphol.* 230: 199-217. DOI: [10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199611\)230:2<199::AID-JMOR7>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199611)230:2<199::AID-JMOR7>3.0.CO;2-C)
- Heuschele J., Selander E. 2014. The chemical ecology of copepods. *Journal of Plankton Research* 36(4): 895-913. DOI: [10.1093/plankt/fbu025](https://doi.org/10.1093/plankt/fbu025)
- Huys R., Boxshall G. 1991. Copepod evolution. London: The Ray Society.
- Jenner R.A. 2010. Higher-level crustacean phylogeny: Consensus and conflicting hypotheses. *Arthropod Structure & Development* 39: 143-153. DOI: [10.1016/j.asd.2009.11.001](https://doi.org/10.1016/j.asd.2009.11.001)
- Kjørboe T. 2011. What makes pelagic copepods so successful? *Journal Of Plankton Research* 33 (5): 677-685.
- Kolbasov G.A., Savchenko A.S., Dreyer N. et al. 2022. A synthesis of the external morphology of cypridiform larvae of Facetotecta (crustacea: Thecostraca) and the limits of the genus Hansenocaris. *Ecology and Evolution* 12(11): e9488. DOI: [10.1002/ece3.9488](https://doi.org/10.1002/ece3.9488)
- Kuzmin M.I., Karabanov E.B., Kawai T. et al. 2001. Deep Drilling on Lake Baikal: Main results. *Russian Geology and Geophysics* 42(1-2):8-34.
- Laforsch C., Tollrian R. 2000. A new preparation technique of daphnids for scanning electron microscopy using hexamethyldisilazane. *Archiv fur Hydrobiologie* 149: 587-596.
- Lerosey-Aubril R., Meyer R. 2013. The sensory dorsal organs of crustaceans. *Biological Reviews* 88: 406-426. DOI: [10.1111/brv.12011](https://doi.org/10.1111/brv.12011)
- Naumova E.Yu., Tanichev A.I., Tereza E.P. et al. 2001. The autotrophic picoplankton feeding of *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida). In: Takhteev V.V. (Ed.), Research of fauna of water bodies of Eastern Siberia. Irkutsk, pp. 35-42. (in Russian)
- Naumova E.Yu., Zaidykov I.Yu. 2016. Experience of Using of Fluctuating Asymmetry in Crustaceans to Assess the Impact of Environmental and Population Factors. *Water: chemistry and ecology* 2: 89-93.
- Naumova E.Yu., Zaidykov I.Yu. 2020. A comparative analysis of the mouthpart structures of two *Epischura* species (Copepoda, Calanoida) from lakes differing in their trophic status. *Journal of Siberian Federal University. Biology* 13 (4): 453-463. DOI: [10.17516/1997-1389-0318](https://doi.org/10.17516/1997-1389-0318)
- Ortega-Hernández J., Janssen R., Budd G.E. 2017. Origin and evolution of the panarthropod head - A palaeobiological and developmental perspective. *Arthropod Structure & Development* 46 (3): 354-379. DOI: [10.1016/j.asd.2016.10.011](https://doi.org/10.1016/j.asd.2016.10.011)
- Øvergård A.-C., Hamre L.A., Harasimczuk E. et al. 2016. Exocrine glands of *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae): Distribution, developmental appearance, and site of secretion. *Journal of Morphology* 277 (12):1616-1630. DOI: [10.1002/jmor.20611](https://doi.org/10.1002/jmor.20611)
- Smirnov S. 1936. *Epischura baicalensis* G. O. Sars from Kamchatka (Crustacea Copepoda) *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* 3: 59-65.
- Strickler J.R., Bal A.K. 1973. Setae of the first antennae of the copepod *Cyclops scutifer* (Sars): their structure and importance. *Proc Natl Acad Sci USA* 70: 2656-2659.
- Vogt G. 2021. Synthesis of digestive enzymes, food processing, and nutrient absorption in decapod crustaceans: a comparison to the mammalian model of digestion. *Zoology* 147: 125945. DOI: [10.1016/j.zool.2021.125945](https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125945)
- Votintsev K.K., Afanasyeva E.L. 1968. Primary production utilization by organisms of the 1st heterotrophic level in lake baikal ussr fish zoo plankton. *Doklady Biological Sciences* 178 (1-6): 50-52.

Сканирующая микроскопия ротовых придатков у самок *Epischura baikalensis* (Copepoda, Calanoida)

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Зайдыков И.Ю.*^{ORCID}, Наумова Е.Ю.^{ORCID}

Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033, Россия

АННОТАЦИЯ. До настоящего времени существуют трудности в понимании механизма захвата мелких частиц, таких как пикопланктон, представителями веслоногих раков при питании. В связи с этим с использованием сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) исследована морфология ротовых придатков у *Epischura baikalensis* Sars 1900 (Copepoda, Calanoida). Мы получили фотографии области рта эндемичных ракообразных из озера Байкал. Описаны доли верхней и нижней губы, густо опушенные длинными щетинками. Верхние и нижние губы образуют камеру вокруг пищевода, в которую открываются поры. Предполагается, что через эти поры осуществляется выход пищеварительных ферментов в ротовую полость, способствующих формированию пищевого комка. В статье описываются особенности метода получения СЭМ-препаратов *E. baikalensis* и обсуждается роль морфологии всех ротовых придатков в захвате частиц пищи, в том числе объектов размером 1-4 мкм.

Ключевые слова: copepoda, механизмы питания, лабральные железы, ротовые конечности, СЭМ

Для цитирования: Зайдыков И.Ю., Наумова Е.Ю. Сканирующая микроскопия ротовых придатков у самок *Epischura baikalensis* (Copepoda, Calanoida) // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - С. 205-214. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-2-205

1. Введение

Epischura baikalensis Sars 1900 – эндемичный веслоногий рачок, обитающий в пелагиали озера Байкал. Данный вид является ключевым объектом трофических сетей озера и самым массовым представителем ракообразных, составляя около 80% численности и 70% биомассы зоопланктона, населяющего водную толщу (Afanasyeva, 1998). По некоторым расчетам, *E. baikalensis* в ходе своей жизнедеятельности за год может использовать около 30% всей первичной продукции озера (Вотинцев и Афанасьева, 1968; Afanasyeva, 1998). Рачок является ключевым объектом в питании рыб и более крупных ракообразных. Несмотря на большое количество исследований, посвященных этому виду, имеются разногласия в описании механизмов его питания (Afanasyeva, 1998; Наумова и Зайдыков, 2020) и таксономии рода (Смирнов, 1936; Dussart and Defaye, 1983; Борущкий и др., 1991; Bowman et al., 2019).

В связи с такой постановкой проблемы, возникает необходимость в пересмотре и расшире-

нии наборов морфологических данных у копепод (Jenner, 2010) для решения спорных вопросов их филогении. Эта проблема актуальна и для рода *Epischura*. В последнее время растет число исследований, посвященных изучению органов кутикулы (Lerosey-Aubril and Meyer, 2013) и морфологии придатков головы ракообразных (Ortega-Hernández et al., 2017), что также важно для эволюционных построений. Так, в работе Kolbasov et al. (2022) описание внешних структур тела (в том числе верхней и нижней губ), полученное с помощью сканирующей электронной микроскопии, использовали для таксономических реконструкций.

Помимо филогенетических построений, важным вопросом является также оценка направленности трофических связей в экосистемах. В настоящее время считается, что поток энергии в пресноводных водоемах от цианобактерий направляется через микробную петлю бактерий и мелких жгутиконосцев к растительноядному зоопланктону (Burkholder and Glibert, 2024). При этом механика процесса улавливания мелких (до 4 мкм) пищевых объектов (пикофитопланктон) копеподами

*Автор для переписки.

Адрес e-mail: igorrock11@gmail.com (И.Ю. Зайдыков)

Поступила: 01 октября 2024; Принята: 27 февраля 2025; Опубликована online: 22 апреля 2025

© Автор(ы) 2025. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



ещё малоизученна. Наиболее важными объектами питания для эпишуры являются фитопланктон, бактериопланктон и автотрофный пикопланктон, численность которых претерпевает сильные сезонные и межгодовые колебания (Башенхаева и др., 2023). В связи с высокой ролью пикофитопланктона при снижении числа диатомовых в озере Байкал в течение годового цикла, для *E. baikalensis* изучение данного механизма особенно актуально. В эпипелагиали озера Байкал среди протистов доминируют инфузории (David et al., 2021), но питание такими крупными подвижными объектами для эпишуры затруднительно из-за особенностей гидродинамики ротовых конечностей (Наумова и Зайдыков, 2020). Колебание численности диатомовых происходит не только в течение года, но и в разные годы, а в периоды климатических похолоданий может происходить значительное и продолжительное снижение количества диатомовых или полное выпадение их из состава фитопланктона озера, что зафиксировано палеонтологической летописью Байкала (Кузьмин и др., 2001).

Известно, что, в процессе питания *Calanoida* сканируют создаваемый их конечностями при движении ток воды (Kjørboe, 2011). Они способны обнаруживать гидромеханические и химические раздражители, исходящие от пищевых объектов, используя специализированные рецепторы. Установлено, что хемо- и механорецепция может осуществляться за счет чувствительных щетинок, расположенных на ротовых конечностях, в основном антеннулах (антенны I) (Huys and Boxshall, 1991; Kjørboe, 2011, Heuschele and Selander, 2014). Кроме того, в хеморецепции могут принимать участие поры и щетинки, локализованные на поверхности тела копепод (Elofsson, 1971; Heuschele and Selander, 2014). Ранее считалось (Afanasyeva, 1998), что *E. baikalensis* питается, отфильтровывая пище-

вые частицы из водной толщи с помощью ротовых частей — I и II максилл, и максиллипед (Рис.1). Недавние, более детальные исследования показали (Наумова и Зайдыков, 2020), что строение ротовых конечностей и скорости, на которых они работают, не позволяют использовать их для фильтрации пищевых объектов. Вместо фильтрации максиллы и максиллипеды создают ток воды и направляют его к ротовому отверстию, где и происходит удержание пищевых частиц. При этом в пищевом комке *E. baikalensis* встречаются в значительном количестве пикоцианобактерии размером около 1-4 мкм (Наумова и др., 2001).

Целью работы является изучение ультраструктурных особенностей пищевода и верхней губы в качестве первого шага к пониманию механизмов функционирования пищеварительной системы, а также пищевого поведения этих животных. В свете имеющихся данных о питании, актуальным становится изучение структур вовлеченных в процесс улавливания пищевых частиц.

2. Материалы и методы

Для исследования использовали 479 экземпляров половозрелых самок *E. baikalensis* выловленных в Южном Байкале сетью Джели и зафиксированных 4% формалином в течение трех недель. После фиксации образцы отмывали в дистиллированной воде и дегидратировали сменой спиртов (30%, 50%, 70%, 96%) по 3 смены длительностью 5 минут для каждой концентрации, а остатки спирта удаляли с помощью гексаметилдисилазана (Laforsch and Tollrian, 2000). Сушка объектов производилась в установке CPD-030 (BALZERS) методом «сушки в критической точке». Далее все объекты напыляли золотом в установке SCD-004 (BALZERS) и изучали в электронном микроскопе PHILIPS SEM 525 M (СЭМ).

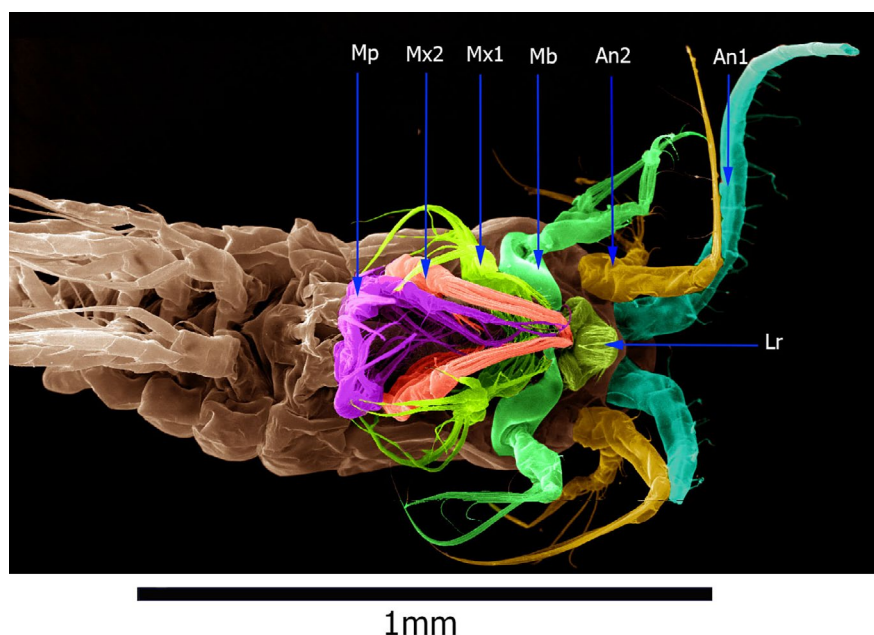


Рис.1. Самка *E. baikalensis* (СЭМ). Цветом выделены различные группы ротовых конечностей. Mp — максиллипеды; Mx2 — вторые максиллы; Mx1 — первые максиллы; Mb — мандибулы; An2 — вторые антенны; An1 — первые антенны (антеннулы); Lr — верхняя губа.

3. Результаты и обсуждение

С помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) изучены структурные особенности ротового отверстия самки эндемичного рачка *E. baikalensis* из озера Байкал.

На полученных фотографиях видны лопасти верхней губы, опушенные щетинками разной длины и толщины. Верхняя губа (Рис. 2) состоит из трех лопастей: самой крупной средней и двух боковых. Длина щетинок верхней губы варьирует в диапазоне 2.1-60.4 мкм; ширина щетинок составляет 0.4-2.6 мкм, а расстояние между ними — 2.3-5.0 мкм (Таблица 1). Самые длинные и толстые щетинки расположены на средней лопасти верхней губы, в то время как боковые лопасти опушены щетинками размером поменьше. Нижняя губа (Рис. 3) представлена в виде двух крупных лопастей, тоже покрытых щетинками. Размеры щетинок на нижней губе имеют меньший разброс, чем на верхней губе и составляют: длина — 6.3-14.2 м, а ширина — 0.3-1.8 мкм. Расстояние между щетинками на нижней губе сопоставимо с таковым на верхней губе и составляет 2.0-4.3 мкм. Верхняя и нижняя губа образуют камеру вокруг пищевода (эзофагуса), в которую открываются поры диаметром 0.5 мкм (Рис. 3А и В), по три слева и справа от эзофагуса, расстояние между которыми составляет 1.5-2 мкм. Поры расположены на внутренней стороне боковых лопастей верхней губы. Мы предполагаем, что через эти поры осуществляется секреция пищеварительных ферментов в ротовую полость. Исследования пищеварительных желез и их протоков у других копепод описаны в литературе (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994; Bell et al., 2000; Øvergård et al., 2016), но для *E. baikalensis* подобное сделано впервые. Из литературных данных (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994) следует, что обнаруженные у калянид выходы пищеварительных желез,

Таблица 1. Размеры щетинок и расстояния между ними на верхней и нижней губах. Размеры представлены в микрометрах (мкм).

| | Верхняя губа | Нижние губы |
|----------------------------|--------------|-------------|
| Длина щетинок | 2.1-60.4 | 6.3-14.2 |
| Ширина щетинок | 0.4-2.6 | 0.3-1.8 |
| Расстояние между щетинками | 2.3-5.0 | 2.0-4.3 |

как правило, множественные, открывающиеся в область ротовой полости несколькими отверстиями. Так, у *Centropages typicus* (Arnaud et al., 1988) описано три пары пор диаметром 1 мкм, расположенных на задней стенке верхней губы и по две поры диаметром 5 мкм, расположенных на каждой из боковых лопастей. Предполагается, что секрет, выделяемый пищеварительными железами копепод комплексный, включает пищеварительные ферменты гликопротеиновой природы и мукополисахариды, склеивающие пищевые частицы (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994).

Питание веслоногих ракообразных индуцирует экспрессию пищеварительных ферментов (Freese et al., 2012), хотя сам механизм регуляции данного процесса не описан. Известно, что копеподы обнаруживают гидромеханические и химические раздражители, используя специализированные органы — хемо- и механочувствительные щетинки, расположенные на антеннах и ротовых частях. Возможно, что в хеморецепции используются небольшие поры и щетинки на поверхности тела, к которым, как это было обнаружено у некоторых других копепод, подходят отростки дендритов нервных клеток (Strickler and Bal, 1973; Huys and Boxshall, 1991; Heuschele and Selander, 2014). Подобные поры и щетинки на поверхности тела *E. baikalensis* были обнаружены нами ранее (Наумова и Зайдыков, 2016).

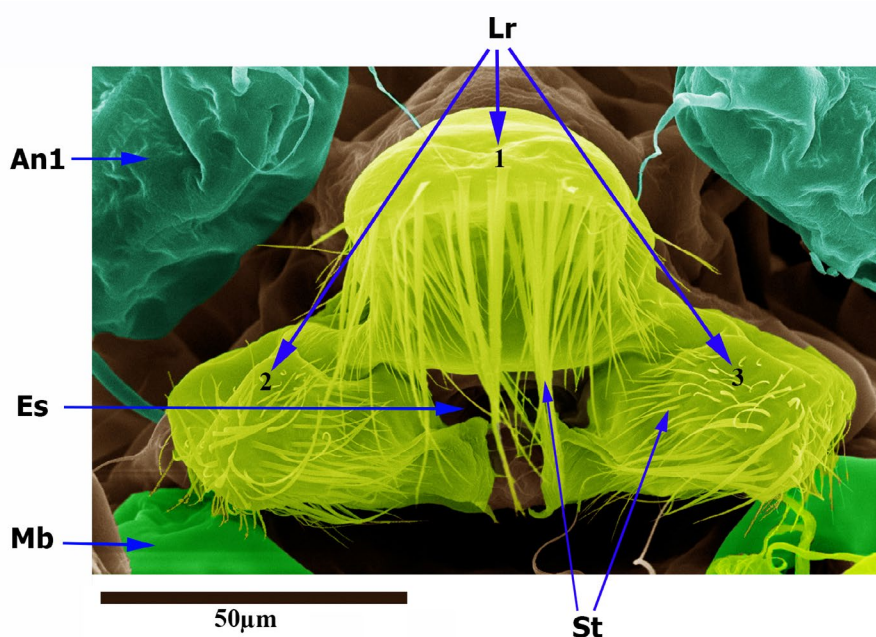


Рис.2. Район ротового отверстия у самки *E. baikalensis* (СЭМ). Lr — Labrum (верхняя губа), состоящая из трех лопастей — самой крупной средней (1) и двух боковых (2, 3); St — щетинки; самые длинные и толстые щетинки расположены на средней лопасти верхней губы, в то время как боковые лопасти опушены щетинками размером поменьше; Es — пищевод; An1 — фрагмент первых антенн (антеннулы); Mb — фрагмент мандибулы.

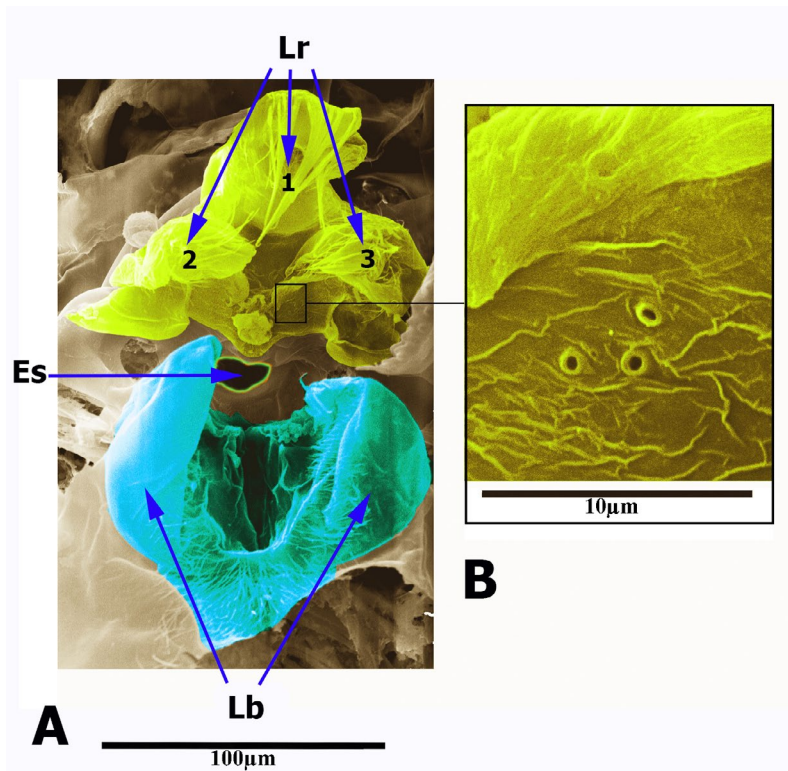


Рис.3. : Область ротового отверстия у самки *E. baikalensis* (СЭМ). А. Lr — Средняя (1) и две боковые (2, 3) лопасти верхней губы, опушенные щетинками разной длины; Es — пищевод; Lb — Лопасты нижней губы, покрыты щетинками разной длины, между которыми формируется пищевая камера. В. Увеличенный участок места расположения пор на верхней губе.

Наши данные хорошо соотносятся с высказанным предположением, что роль желез верхней губы у калянид может быть двойка (Arnaud et al., 1988): 1) производство мукополисахаридов для агглютинации частиц пищи (особенно растительных клеток); 2) продукция ферментов, важных в начальной фазе пищеварения, которая осуществляется в верхних отделах пищеварительного тракта, возможно, уже в камере, образованной лопастями губ.

Полученные данные о строении ротового аппарата могут говорить о ведущей роли верхней и нижней губ в улавливании приносимых током воды частиц. В то время как, ротовые конечности (максиллы и максиллипеды) создают приносящие потоки воды к ротовому отверстию, губы формируют подобие воронки, в которую направляется ток воды. Массово опушающие верхнюю и нижнюю губы щетинки служат для снижения скорости потока воды и задержки улавливаемых частиц. Выделяемый расположенными на верхней губе порами секрет может содержать связывающие частицы мукополисахариды, позволяющие приклеивать улавливаемые частицы к щетинкам и формировать из них пищевой комок, который будет проглочен.

Большинство исследований, касающихся механизмов питания, охватывают небольшое количество таксонов ракообразных. Хотя описание структур ротового аппарата у копепоид встречается в литературе (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994; Bell et al., 2000; Øvergård et al., 2016), морфо-функциональные характеристики таких структур трудно сопоставлять. Подробное исследование желез ракообразных, открывающихся в область эзофагуса, проведено только для *Mystacocarida* – мел-

ких рачков (0,3-1 мм), питающихся мелкими частицами детрита (Herrera-Alvarez et al., 1996). Имеются исследования и для более крупных раков (Vogt, 2021). В свете малой изученности данного вопроса, начало исследований тонкого строения пищеварительной системы у копепоид особенно важно. Не менее важным остается и то, что *E. baikalensis* является эндемиком и самым массовым представителем ракообразных в озере Байкал, составляя около 80% численности и 70% биомассы зоопланктона, населяющего водную толщу (Afanasyeva, 1998). *E. baikalensis* является единственным массово, повсеместно и круглогодично встречающимся в пелагиали озера Байкал представителем веслоногих ракообразных. Этот вид смог приспособиться к уникальным особенностям данного древнего самого глубокого в мире олиготрофного озера. Особенности строения ротового аппарата *E. baikalensis* могли сформироваться под давлением отбора, обусловленного необходимостью питаться в олиготрофном озере, что дало данному виду эволюционные преимущества.

4. Заключение

С помощью сканирующей электронной микроскопии у эндемичного байкальского вида *E. baikalensis* в районе ротового отверстия обнаружены густо опушенные разноразмерными щетинками губы, формирующие улавливающую воронку. Внутри этой воронки открываются поры, которые, по нашему мнению, служат для выделения пищеварительного секрета. Пищеварительный секрет может служить для приклеивания пищевых частиц к щетинкам губ и формирования пищевого комка.

Таким образом, здесь формируется механизм, позволяющий улавливать даже мелкие (около 4 мкм) пищевые частицы.

Благодарности

Авторы выражают благодарность центру коллективного пользования (ЦКП) «Электронная микроскопия» входящему в состав ЦКП «Ультрамикроанализ» ЛИН СО РАН. Данное исследование поддержано Государственным проектом No. 0279-2021-0005 (121032300224-8).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

Afanasyeva E.L. 1998. Life cycle of *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) in Lake Baikal. *Journal of marine systems* 15: 351-357.

Arnaud J., Brunet M., Mazza J. 1988. Labral glands in *Centropages typicus* (Copepoda, Calanoida). I. Sites of synthesis, *Journal of Morphology* 197: 21-32.

Bell S., Bron J.E., Sommerville C. 2000. The distribution of exocrine glands in *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* (Copepoda: Caligidae). *Contributions to Zoology* 69 (1/2): 9-20.

Bowman L.L., MacGuigana D.J., Gorchelsb M.E. et al. 2019. Revealing paraphyly and placement of extinct species within *Epischura* (Copepoda: Calanoida) using molecular data and quantitative morphometrics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 140 (106578): 1-7. DOI: [10.1016/j.ympev.2019.106578](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106578)

Brunet M., Arnaud J., Mazza J. 1994. Gut structure and digestive cellular processes in marine Crustacea. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 32: 335-367.

Burkholder J.M., Glibert P.M. 2024. Eutrophication and Oligotrophication. *Encyclopedia of Biodiversity (Third Edition)* 6: 442-478. DOI: [10.1016/B978-0-12-822562-2.00052-9](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822562-2.00052-9)

David G.M., Moreira D., Reboul G. et al. 2021. Environmental drivers of plankton protist communities along latitudinal and vertical gradients in the oldest and deepest freshwater lake. *Environmental Microbiology* 23(3): 1436-1451. DOI: [10.1111/1462-2920.15346](https://doi.org/10.1111/1462-2920.15346)

Dussart B.H., Defaye D. 1983. *World Directory of Inland Water Copepod Crustaceans. I. Calanoides*. Paris: CNRS. (in French)

Elofsson R. 1971. The ultrastructure of a chemoreceptor organ in the head of copepod crustaceans. *Acta Zoologica* 52: 299-315.

Freese D., Kreibich T., Niehoff B. 2012. Characteristics of digestive enzymes of calanoid copepod species from different latitudes in relation to temperature, pH and food. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 162 (4): 66-72.

Herrera-Alvarez L., Fernández I., Benito J. et al. 1996. Ultrastructure of the labrum and foregut of *Derocheilocaris remanei* (Crustacea, Mystacocarida) *J. Morphol.* 230: 199-217. DOI: [10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199611\)230:2<199::AID-JMOR7>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199611)230:2<199::AID-JMOR7>3.0.CO;2-C)

Heuschele J., Selander E. 2014. The chemical ecology of copepods. *Journal of Plankton Research* 36(4): 895-913. DOI: [10.1093/plankt/fbu025](https://doi.org/10.1093/plankt/fbu025)

Huys R., Boxshall G. 1991. *Copepod evolution*. London: The Ray Society.

Jenner R.A. 2010. Higher-level crustacean phylogeny: Consensus and conflicting hypotheses. *Arthropod Structure & Development* 39: 143-153. DOI: [10.1016/j.asd.2009.11.001](https://doi.org/10.1016/j.asd.2009.11.001)

Kjørboe T. 2011. What makes pelagic copepods so successful? *Journal Of Plankton Research* 33 (5): 677-685.

Kolbasov G.A., Savchenko A.S., Dreyer N. et al. 2022. A synthesis of the external morphology of cypridiform larvae of Facetotecta (crustacea: Thecostraca) and the limits of the genus Hansenocaris. *Ecology and Evolution* 12(11): e9488. DOI: [10.1002/ece3.9488](https://doi.org/10.1002/ece3.9488)

Laforsch C., Tollrian R. 2000. A new preparation technique of daphnids for scanning electron microscopy using hexamethyldisilazane. *Archiv fur Hydrobiologie* 149: 587-596.

Lerosey-Aubril R., Meyer R. 2013. The sensory dorsal organs of crustaceans. *Biological Reviews* 88: 406-426. DOI: [10.1111/brv.12011](https://doi.org/10.1111/brv.12011)

Ortega-Hernández J., Janssen R., Budd G.E. 2017. Origin and evolution of the panarthropod head - A palaeobiological and developmental perspective. *Arthropod Structure & Development* 46 (3): 354-379. DOI: [10.1016/j.asd.2016.10.011](https://doi.org/10.1016/j.asd.2016.10.011)

Øvergård A.-C., Hamre L.A., Harasimczuk E. et al. 2016. Exocrine glands of *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae): Distribution, developmental appearance, and site of secretion. *Journal of Morphology* 277 (12):1616-1630. DOI: [10.1002/jmor.20611](https://doi.org/10.1002/jmor.20611)

Strickler J.R., Bal A.K. 1973. Setae of the first antennae of the copepod *Cyclops scutifer* (Sars): their structure and importance. *Proc Natl Acad Sci USA* 70: 2656-2659.

Vogt G. 2021. Synthesis of digestive enzymes, food processing, and nutrient absorption in decapod crustaceans: a comparison to the mammalian model of digestion. *Zoology* 147: 125945. DOI: [10.1016/j.zool.2021.125945](https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125945)

Башенхаева М.В., Титова Л.А., Марциничко А.С. и др. 2023. Сезонные изменения фито-, бактериопланктона и автотрофного пикопланктона в фотическом слое озера Байкал. *Limnology and Freshwater Biology* 2: 31-47. DOI: [10.31951/2658-3518-2023-A-2-31](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2023-A-2-31)

Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. 1991. *Определитель Calanoida пресных вод СССР*. Санкт-Петербург: Наука.

Вотинцев К.К., Афанасьева Э.Л. 1968. Об использовании первичной продукции Байкала организмами первого гетеротрофного уровня. *Докл. АН СССР* 178 (2): 455-457.

Кузьмин М.И., Карабанов Е.Б., Каваи Т. и др. 2001. Глубоководное бурение на Байкале — основные результаты. *Геология и геофизика* 42 (1-2): 8-34.

Наумова Е.Ю., Зайдыков И.Ю. 2016. Опыт применения флуктуирующей асимметрии у ракообразных для оценки влияния экологических и популяционных факторов. *Вода: химия и экология* 2: 89-93.

Наумова Е.Ю., Зайдыков И.Ю. 2020. Сравнительный анализ строения ротовых конечностей двух видов рода *Epischura* (Copepoda, Calanoida) из озер с разным трофическим статусом. *Журнал Сибирского Федерального Университета. Биология* 13 (4): 453-463.

Наумова Е.Ю., Таничев А.И., Тереза Е.П. и др. 2001. О питании *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) автотрофным пикопланктоном в озере Байкал. В: Тахтеев В.В. (Ред.), *Исследование фауны водоемов Восточной Сибири*. Иркутск, С. 35–42.

Смирнов С.С. 1936. *Epischura baikalensis* G.O. Sars (Crustacea, Copepoda) на Камчатке. *Труды ЗИН АН СССР* 3: 59-65.