

DOI 10.17516/1997-1389-0318

УДК 574.52

## A Comparative Analysis of the Mouthpart Structures of Two *Epischura* Species (Copepoda, Calanoida) from Lakes Differing in their Trophic Status

Elena Yu. Naumova\* and Igor Yu. Zaidykov

*Limnological Institute SB RAS  
Irkutsk, Russian Federation*

Received 13.11.2018, received in revised form 15.04.2019, accepted 22.06.2019, published online 30.04.2020

**Abstract.** Planktonic copepods, being a connecting link between primary production and higher order consumers, are often a key component of the food net in limnetic ecosystems. Many studies indicate a strong relationship between feeding mode and the structure of the mouthparts of copepods. Early studies attributed members of the genus *Epischura* to different groups according to their feeding mode and assumed that the species inhabiting the territory of Asia were only adapted to feeding on phytoplankton. We compared the fine morphology of the mouthparts of the Asian species, *Epischura baikalensis* and *E. chankensis*, living in different environments. The measurements were made using electron and light microscopy. The mesh sizes of the food capture net formed by the setae and setules ranged between 3.2  $\mu\text{m}$  for *E. chankensis* and 9.1  $\mu\text{m}$  for *E. baikalensis*. The area presumably covered by the first maxillae was 13215  $\mu\text{m}^2$  and 66470  $\mu\text{m}^2$ , respectively. The resistance force of one seta is ten times higher for *E. baikalensis* than for *E. chankensis*. According to the results of calculations of hydrodynamic characteristics based on Reynolds number, these species are unable to filter food particles, but they capture them by drawing them into the mouth. The significant difference in the length of the oral appendages indicates that *E. baikalensis* is better adapted to living in an oligotrophic lake. For feeding on small particles at low concentrations, it is more beneficial to have long oral appendages even at high energy costs.

**Keywords:** calanoid copepods, herbivorous feeding, morphology, mouthparts.

Citation: Naumova E.Yu., Zaidykov I.Yu. A comparative analysis of the mouthpart structures of two *Epischura* species (Copepoda, Calanoida) from lakes differing in their trophic status. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(4), 453–463. DOI: 10.17516/1997-1389-0318

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

\* Corresponding author E-mail address: elena.baikalensis@gmail.com

ORCID: 0000-0001-5829-9138 (Naumova E.); 0000-0001-6669-682X (Zaidykov I.)

## Сравнительный анализ строения ротовых конечностей двух видов рода *Epischura* (Copepoda, Calanoida) из озер с разным трофическим статусом

Е.Ю. Наумова, И.Ю. Зайдыков  
Лимнологический институт СО РАН  
Российская Федерация, Иркутск

**Аннотация.** Планктонные копеподы из-за своей связующей роли между первичной продукцией и консументами более высоких порядков часто являются ключевым компонентом пищевой сети лимнических экосистем. Многие исследования указывают на сильную связь между пищевым статусом и структурой ротовых частей у копепод. Ранние исследования отнесли представителей рода *Epischura* к разным группам по способу захвата пищи. Предполагалось, что виды, обитающие на территории Азии, приспособлены к питанию только фитопланктоном. В данной работе мы сравнили тонкую морфологию ротовых частей азиатских видов *Epischura baikalensis* и *E. chankensis*, живущих в разных экологических условиях. Промеры проводились с использованием электронной и световой микроскопии. Средние длины ячеек сетки для сбора пищи, образованной сетулами на вторых максиллах (Mx2), составляли 3,2 мкм для *E. chankensis* и 9,1 мкм для *E. baikalensis*. Рассчитанная площадь, предположительно покрываемая первыми максиллами (Mx1), составляла 13215 мкм<sup>2</sup> и 66470 мкм<sup>2</sup> соответственно. Сила сопротивления при движении одной сеты для *E. baikalensis* в десять раз выше, чем у *E. chankensis*. По результатам расчетов гидродинамических характеристик на основании промеров эти виды не имеют возможности отфильтровать пищевые частицы и захватывают их, подгоняя к ротовому отверстию. Обнаруженная нами значительная разница в длине ротовых придатков свидетельствует о лучшей приспособленности *E. baikalensis* к обитанию в олиготрофном водоеме. Удлинение конечностей увеличивает площадь рецепции и возможности эффективного захвата мелких частиц. При мелкой и малочисленной пище выгоднее наличие длинных конечностей, даже если они увеличивают затраты на движение ими.

**Keywords:** питание копепод, морфология, ротовые конечности.

Цитирование: Наумова, Е.Ю. Сравнительный анализ строения ротовых конечностей двух видов рода *Epischura* (Copepoda, Calanoida) из озер с разным трофическим статусом / Е.Ю. Наумова, И.Ю. Зайдыков // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(4). С. 453–463. DOI: 10.17516/1997-1389-0318

### Введение

Питание – одна из основных функций организма. Морфология ротовых придатков артропод (и в частности ракообразных) актуальна не только для диагностики видов, но и для сравнительных исследований и филогене-

тических реконструкций (Dahl, Hessler, 1982; Scholtz et al., 1998; Browne, Patel, 2000; Bitsch, Bitsch, 2004; Naumova et al., 2015). Многие исследования указывают на сильную связь между пищевым статусом и структурой ротовых частей у копепод (Turner, 1978; Ohtsuka,

Onbe, 1991; Romano et al., 1999). Планктонные каланиды из-за своей связующей роли между первичной продукцией и консументами более высоких порядков часто являются ключевым компонентом пищевой сети лимнических экосистем. Питание каланид не является истинно фильтрующим: они сканируют произведенный ими ток воды; но механизм питания все еще не полностью понят и не описан (Кjørbø, 2011). Выявление морфологических маркеров способа питания и образа жизни ракообразных упростило бы изучение их экологии.

Различные виды каланид выполняют последний этап захвата пищевых частиц щетинками, действующими на числах Рейнольдса ( $Re$ ) критического диапазона (от 1 до  $10^{-2}$ ), в котором происходит переход между веслоподобным и ситоподобным поведением конечности (Koehl, 1981; Koehl, Strickler, 1981; Koehl, 1992, 1995). Ранние исследования отнесли представителей рода *Epischura* к разным группам по способу захвата пищи: азиатские виды считаются абсолютными фильтраторами, американские – образуют смешанный тип, использующий и фильтрацию, и хватание (Монаков, 1998). Например, после изучения тонкой морфологии ротовых конечностей азиатский *Epischura baikalensis* Sars, 1900 был охарактеризован как фильтратор, способный захватывать частицы размером 1 мкм (Афанасьева, 1989). В данной работе мы сравнили тонкую морфологию ротовых частей двух представителей одного рода каланид, живущих в разных экологических условиях.

*E. baikalensis* живет в большом, древнем, самом глубоком в мире озере Байкал и считается эндемиком озера. Тем не менее этот вид проник по реке Ангара в Иркутское водохранилище, а в Братском основал самовоспроизводящуюся популяцию (Афанасьева, 1977; Башарова, 1978; Аннотированный список..., 2004). Байкал – олиготрофное озеро, для него

характерно в течение года развитие двух пиков фитопланктона: крупноклеточного весеннего и мелкоклеточного осеннего. В некоторые годы осенний пик меньше весеннего в 100 раз (Popovskaya, 2000). Во время весеннего пика в разные годы в 100-метровой фотической зоне может создаваться продукция водорослей до  $250 \text{ г } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$ , при этом численность диатомовых водорослей возрастает до 250 тыс. кл./л (Shchur, Bondarenko, 2012). Межгодовые колебания биомассы весеннего фитопланктона составляют от 30 до  $2800 \text{ мг}/\text{м}^3$  (Popovskaya, 2000). Таким образом, байкальская эпишура обитает в условиях резко меняющихся по сезонам и годам основных пищевых ресурсов (в том числе и по структуре альгоценоза), включая ситуации их крайней ограниченности. Основу рациона эпишуры составляют планктонные водоросли, второстепенное место принадлежит бактериопланктону (Кожова, 1953, 1956; Афанасьева, Мессинева, 1981; Наумова, 2006). В некоторые сезоны большая часть потребляемых этими копеподами частиц меньше 5 мкм, это связано с преобладанием в пищевом комке цианобактерий (Наумова и др., 2001). Заметные сезонные изменения температуры громадной толщи вод в Байкале охватывают лишь верхний слой воды до глубин 200-250 м. В центральной области озера верхний слой воды редко летом прогревается выше 12-14 °C. *E. baikalensis* встречается при температуре воды от 0 до 13 °C (Афанасьева, 1977).

*E. chankensis* Rylov, 1928 довольно широко распространен в бассейне реки Амур, включая озеро Ханка (Приморский край) и пойменные озера, отмечен и в самом Амуре. Данный вид был встречен в пресных водоемах Китая (Боруцкий, 1961). *E. chankensis*, обитающий в мелководном мезотрофном озере Ханка, питается водорослями и детритными частицами, флуктуации концентрации

которых в течение безледного периода незначительны. Высокая мутность озера связана с большим содержанием взвешенного вещества (от 11,8 до 154,0 мг/л), которое поднимается со дна озера во время волнения (Апонасенко и др., 2000). Наличие подобной взвеси в водоеме очень важно для всей экосистемы. Частицы, состоящие из минерального вещества, абсорбированного на частицах органического вещества, и покрытые бактериальной пленкой, являются пищей для планктонных животных, т.е. могут рассматриваться как дополнительное звено в пищевой цепи (Остапеня, 1988). Данные о составе пищевого комка в разные сезоны показывают, что *E. chankensis* потребляет минеральные и детритные частицы размером 2-10 мкм (Наумова, Барабанщиков, 2008). После полного разрушения ледового покрова температура воды в озере Ханка постепенно растет и достигает максимума в первой декаде августа, когда ее среднемесячные значения колеблются около 24 °С. В безледный период, благодаря мелководности водоема и сильному ветровому перемешиванию, вертикальное распределение температуры воды в озере близко к гомотермии (Апонасенко и др., 2000).

## Материалы и методы

Для исследования использовались половозрелые самки *E. baikalensis* и *E. chankensis*. *E. baikalensis* собран в озере Байкал. Образцы *E. chankensis* из озера Ханка любезно предоставлены Е.И. Барабанщиковым. Пробы фиксированы 4%-ным формалином. Для исследования морфологии рачков при помощи электронного сканирующего микроскопа (СЭМ) QUANTA 200 фирмы FEI образцы отмывались в дистиллированной воде и сушились сменой спиртов (30 %, 50 %, 70 %, 96 %), а остатки спирта удалялись с помощью гексаметил-

дисилазана (Laforsch, Tollrian, 2000), после чего напылялись золотом.

В данном исследовании проведены промеры общей длины тела рачков (от рострума до конца фуркальных ветвей) под световым микроскопом. Измерения длины вторых антенн, пальпы мандибулы, первой и второй максиллы и их сет (рис. 1) проводились по фотографиям, полученным на СЭМ, с использованием программы ImagePro 4.0.

Площадь, предположительно покрываемая максиллами для захвата пищи ( $F_3$ ), была посчитана как  $F_3 = L_{\text{mx}} * L_s * 2$ , где  $L_{\text{mx}}$  – средняя длина максилл, мкм;  $L_s$  – средняя длина сет, мкм (Норр, Маиер, 2005).

Расчеты числа Рейнольдса проводились по формуле:

$Re = (\rho * V * L) / \mu$ , где  $\rho$  – плотность жидкости, кг/м<sup>3</sup>,  $V$  – скорость объекта, м/с,  $L$  – длина объекта, м,  $\mu$  – коэффициент динамической вязкости жидкости, кг/(м · с).

Скорость движения конечностей ( $V$ , м/с) вычисляли, используя частоту вращения 50 Гц, взятую из литературных данных (Vanderploeg, Paffenhofer, 1985) для организмов с близкими размерными характеристиками, и траекторию движения самой дальней части придатка (средняя длина конечности плюс средняя длина сет), исходя из полученных нами измерений.

Сила сопротивления ( $F$ , (кг · м)/с<sup>2</sup>) при малых значениях  $Re$  посчитана по закону Стокса:

$F = \mu * V * I$ , где  $\mu$  – коэффициент динамической вязкости жидкости, кг/(м · с),  $V$  – скорость движения тела относительно жидкости, м/с,  $I$  – характерный размер тела (для цилиндра  $I = \pi * D * L$ , где  $D$  – диаметр, а  $L$  – длина сет, м).

## Результаты

При проведении СЭМ-исследования мы обнаружили, что вторые антенны

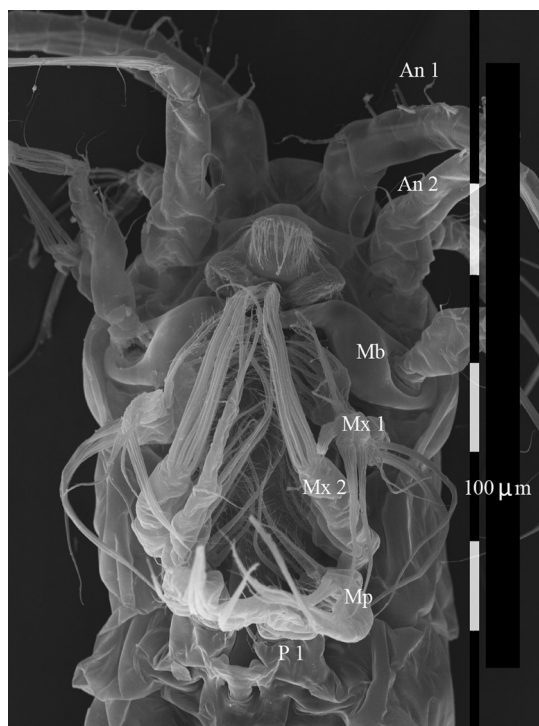


Рис. 1. СЭМ фотография *E. baikalensis*. An 1 – первая антенна, An 2 – вторая антенна, Mb – мандибула, Mx1 – первая максилла, Mx2 – вторая максилла, Mp – максиллипеда, P 1 – плавательные ноги

Fig. 1. Scanning electron micrographs of *E. baikalensis*: An 1 – first antenna, An 2 – second antenna, Mb – mandible, Mx1 – first maxilla, Mx2 – second maxilla, Mp – maxilliped, P 1 – swimming legs

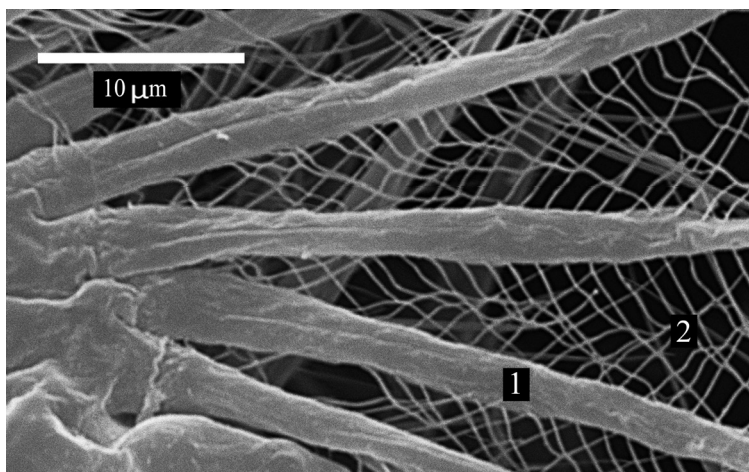


Рис. 2. Участок сет и сетул на первой максилле (Mx1) *E. baikalensis*. 1 – сета, 2 – сетулы

Fig. 2. Scanning electron micrographs of setae on the first maxilla (Mx1) of *E. baikalensis*. 1 – seta, 2 – setules

(An2) и пальпы мандибулы *E. chankensis* и *E. baikalensis* несут по несколько длинных гладких сет (щетинок). Первая и вторая мак-

силлы (Mx1 и Mx2) и максиллипеды (Mp) обоих видов имеют сети, покрытые небольшими сетулами. Результаты измерения ко-

Таблица 1. Результаты измерений длины тела и ротовых конечностей двух видов рода *Epischura* ( $\pm$  SD(N), где N – число измерений, SD – стандартное отклонение)Table 1. Body length and characteristics of oral limbs of *Epischura* species ( $\pm$ SD(N), N – number of measurements)

Название объекта, единица измерения	<i>E. baikalensis</i>	<i>E. chankensis</i>
Длина тела, мкм	1184 $\pm$ 84,1 (30)	864 $\pm$ 60,2 (25)
Длина вторых антенн, мкм	230,2 $\pm$ 36,9 (10)	176,2 $\pm$ 32,8 (10)
Длина сет вторых антенн, мкм	261 $\pm$ 68,9 (10)	198 $\pm$ 67,2 (10)
Длина пальпы мандибулы, мкм	170,5 $\pm$ 18,2 (10)	80,5 $\pm$ 15,1 (10)
Длина сет пальпы мандибулы, мкм	263,1 $\pm$ 70,2 (10)	111,8 $\pm$ 40,4 (10)
Длина первой максиллы Mx1, мкм	144,5 $\pm$ 21,3 (30)	69,7 $\pm$ 16,1 (25)
Длина сет первой максиллы Mx1, мкм	230,7 $\pm$ 35,2 (25)	94,8 $\pm$ 40,2 (25)
Диаметр сет первой максиллы Mx1, мкм	2,4 $\pm$ 1,3 (180)	1,7 $\pm$ 0,7 (180)
Длина сетул первой максиллы Mx1, мкм	10,9 $\pm$ 2,3 (37)	12,7 $\pm$ 2,3 (25)
Диаметр сетул первой максиллы Mx1, мкм	0,29 $\pm$ 0,06 (25)	0,29 $\pm$ 0,08 (112)
Расстояние между сетулами первой максиллы Mx1, мкм	1,03 $\pm$ 0,31 (102)	0,34 $\pm$ 0,18 (106)
Длина второй максиллы Mx2, мкм	165,8 $\pm$ 21,3 (5)	98,7 $\pm$ 11,3 (4)
Длина сет второй максиллы Mx2, мкм	181,5 $\pm$ 41,1 (40)	83,0 $\pm$ 17,8 (31)
Диаметр сет второй максиллы Mx2, мкм	3,57 $\pm$ 0,78 (150)	3,15 $\pm$ 1,12 (150)
Расстояние между сетами второй максиллы Mx2, мкм	20,9 $\pm$ 8,7 (25)	8,6 $\pm$ 3,3 (20)
Длина сетул второй максиллы Mx2, мкм	10,7 $\pm$ 2,6 (150)	7,9 $\pm$ 2,4 (120)
Расстояние между сетулами второй максиллы Mx2, мкм	9,1 $\pm$ 2,7 (100)	3,2 $\pm$ 0,7 (120)
Площадь Fз для Mx1, мкм <sup>2</sup>	66 470	13 215
Площадь Fз для Mx2, мкм <sup>2</sup>	30 089	17 572

нечностей приведены в табл. 1. У обоих видов сетулы на Mx1 создают плотную сеть (рис. 2). Средняя длина ячейки сети, образованной сетами и сетулами Mx1, составляет около 1 мкм для *E. baikalensis* и 0,3 мкм для *E. chankensis*. Размер ячейки сети, образованной сетами и сетулами на Mx2, составляет 3,2 мкм для *E. chankensis* и 9,1 мкм для *E. baikalensis*. При этом диаметр (толщина) самих сетул не различается как между этими двумя видами, так и между Mx1 и Mx2 каждого вида.

Длина сет на всех оральных придатках *E. baikalensis* больше, чем *E. chankensis*, в некоторых случаях более чем в два раза. Также значительно различается длина конечностей. Отношение средней длины тела к средней длине Mx1 составляет у *E. chankensis* 12,3, а

у *E. baikalensis* 8,2. Отношение длины тела к длине Mx2 у этих видов отличается не так сильно и у *E. chankensis* составило 8,6, а у *E. baikalensis* 7,2. Отношение длины тела к длине сет Mx2 составило 10,8 у *E. chankensis* и 6,9 у *E. baikalensis*. Таким образом, *E. baikalensis* имеет ротовые конечности значительно длиннее, чем *E. chankensis*. Поэтому и площадь, покрываемая Mx2 у *E. chankensis*, почти в два раза меньше, чем у *E. baikalensis*. Площадь, которую охватывают Mx1, у этих видов различается почти в пять раз (табл. 1).

Опираясь на эти данные, мы вычислили, что скорость движения средней части Mx1 при вероятной частоте 50 Гц при питании водорослями (Vanderploeg, Paffenhofer, 1985) составляет  $45,2 \cdot 10^{-3}$  м/с для *E. baikalensis* и

Таблица 2. Число Рейнольдса, посчитанное для сет первой (Mx1) и второй максиллы (Mx2) при разной температуре воды

Table 2. The Reynolds number for the first maxilla (Mx1) and second maxilla (Mx2) at different water temperatures

Температура, °C	<i>E. baicalensis</i> Mx1	<i>E. chankensis</i> Mx1	<i>E. baicalensis</i> Mx2	<i>E. chankensis</i> Mx2
0	0,15	0,08	0,22	0,10
12	0,22	0,07	0,30	0,14
25	0,28	0,08	0,38	0,17

Таблица 3. Сила сопротивления (F) для одной сеты первой (Mx1) и второй максиллы (Mx2) при разной температуре воды

Table 3. The resistance force (F) for the first maxilla (Mx1) and second maxilla (Mx2) at different water temperatures

Температура, °C	<i>E. baicalensis</i> Mx1	<i>E. chankensis</i> Mx1	<i>E. baicalensis</i> Mx2	<i>E. chankensis</i> Mx2
0	$3,64 \cdot 10^{-13}$	$0,47 \cdot 10^{-13}$	$4,02 \cdot 10^{-13}$	$0,40 \cdot 10^{-13}$
12	$2,71 \cdot 10^{-13}$	$0,34 \cdot 10^{-13}$	$2,93 \cdot 10^{-13}$	$0,29 \cdot 10^{-13}$
25	$2,06 \cdot 10^{-13}$	$0,26 \cdot 10^{-13}$	$2,25 \cdot 10^{-13}$	$0,22 \cdot 10^{-13}$

$21,7 \cdot 10^{-3}$  м/с для *E. chankensis*. Мы использовали эту скорость, как скорость входящего потока ко второй максилле, и вычислили число Рейнольдса, на котором работают сеты (табл. 2).

Сила сопротивления одной сеты для различных конечностей, вычисленная нами, приведена в табл. 3. При той же частоте движения длинная конечность обеспечивает высокую скорость, но увеличивается сила сопротивления. Сила сопротивления при движении одной сеты для *E. baicalensis* в десять раз выше, чем у *E. chankensis*.

### Обсуждение

Ряд исследований (Koehl, 1981; Koehl, Strickler, 1981; Koehl, 1995) показал, что одни виды копепод, с крупноячеистыми Mx2, работающими при  $Re = 1$ , фильтруют пищу от воды во время сжатия, а другие виды, с мелкоячеистыми, медленно движущимися

Mx2, работающими при  $Re = 10^{-2}$ , захватывают пищу, подтягивая порцию воды ко рту, подобно веслу. Таким образом, несмотря на то, что движения Mx2 выглядят качественно схожими у различных видов, механизмы, с помощью которых они захватывают пищу, различны, поскольку действуют на  $Re$  выше и ниже перехода от весла к сити.

В диапазоне  $Re$  от  $10^{-2}$  до 1 небольшие изменения морфологии и поведения приводят к значительному изменению проницаемости конечности (Koehl, 1992). Основываясь на полученных данных, мы предполагаем, что оба исследованных нами вида питаются аналогично *Temora longicornis* Müller (van Duren, Videler, 2003). Так, вторая антенна, пальпа мандибулы и первая максилла у эпишуры активно движутся, создавая ток, направленный вдоль тела, от переднего конца к заднему. В это время вторая максилла делает движения, перпендикулярные этому току,

направляя его в ротовое отверстие, подобно воронке. При этом вокруг сет и сетул образуется, благодаря вязкости воды, связанный слой жидкости и частицы осаждаются на сетах Mx1 и Mx2. Связанный слой толще при медленном движении и тоньше при активном движении.

Опираясь на наши результаты (табл. 2) и в соответствии с выводами Koehl (Koehl, 1992), максиллы *E. chankensis* действуют как весло, создавая поток воды в сторону ротового отверстия. При средних температурах обитания *E. baikalensis* большая часть длины максилл работает при Re около 0,15. Таким образом, у обоих видов средние части конечности, по нашему мнению, не могут фильтровать. Полагаем, что фильтрация возможна на концах конечностей, где больше расстояние между щетинками и выше скорость. На конце длинной конечности больше фильтрация, а ближе к телу, где скорость ниже, образуется зона удержания частиц.

Вклад мелких объектов в размерный спектр частиц в озерах выше, чем в океане (Vanderploeg, Paffenhof, 1985). При этом обнаружение рачками столь мелкого объекта как цианобактерии затруднено (Tiselius et al., 2013). Возмущенное поле вокруг движущейся конечности соизмеримо с длиной конечности (Jiang et al., 2002). Поэтому логично предположить, что удлинение конечности увеличит объем жидкости, захваченной в процессе питания. Длина конечности дает преимущество в хеморецепции, так как хеморецепция происходит в основном при касании (Vanderploeg, Paffenhof, 1985). При длинной конечности больше площадь захвата и детекции частиц. При мелкой и малочисленной пище выгоднее наличие длинных конечностей, даже если они уве-

личивают затраты на движение ими. При крупной и многочисленной пище для осуществления захвата достаточны короткие конечности.

Высокое сопротивление конечности может свидетельствовать в пользу того, что *E. baikalensis* не совершает постоянно высокоскоростных движений, а, подобно *Diaptomus sicilis* (Vanderploeg, Paffenhof, 1985), имеет два типа движений для питания. Активное движение совершается Mx2 при захвате крупных частиц, при высокой скорости. При пассивном движении Mx2 вибрируют на малой амплитуде, создавая течение, направляющее мелкие частицы в сторону ротового отверстия. Размер детектируемой частицы – главный фактор для осуществления активного движения захвата.

Отношение длины тела к длине первой максиллы у *E. chankensis* соизмеримо с данным параметром у *Cyclops vicinus* (Hopp, Maier, 2005). То есть относительно короткие конечности делают ее ближе к циклопам и ей становится доступно хищное питание (Wu et al., 2010).

### Заключение

Особенности морфологии ротовых конечностей *E. baikalensis* и *E. chankensis* несомненно связаны с условиями в водоеме обитания в части состава и количества пищи. Обнаруженная нами значительная разница в длине ротовых придатков свидетельствует о лучшей приспособленности *E. baikalensis* к обитанию в олиготрофном водоеме. Удлинение конечностей увеличивает площадь рецепции и возможности эффективного захвата мелких частиц. Оба вида питаются седиментационным способом, подгоняя воду с частицами пищи к ротовому отверстию.



## Благодарности / Acknowledgements

Работа выполнена в рамках бюджетного проекта 0345–2019–0002 (АААА-А16-116122110066-1) «Молекулярная экология и эволюция живых систем Центральной Азии в условиях глобальных экологических изменений». Автор благодарен двум анонимным рецензентам, ценные замечания которых позволили значительно улучшить работу.

This research was supported by the budget project 0345–2019–0002 (АААА-А16-116122110066-1) “Molecular Ecology and the Evolution of Living Systems in Central Asia under the Conditions of Global Ecological Changes”. The authors would like to thank the two anonymous reviewers for their insightful suggestions and careful reading of the manuscript.

## Список литературы / References

Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна (2004) Т. 1(1). Новосибирск, Наука, 832 с. [*An annotated list of fauna of Lake Baikal and its drainage basin* (2004) Vol. 1(1). Novosibirsk, Nauka, 832 p. (in Russian)]

Апонасенко А.Д., Лопатин В.Н., Щур Л.А., Филимонов В.С., Назаров В.А. (2000) Современное состояние озера Ханка по некоторым гидробиологическим и гидрофизическим показателям. *Известия ТИНРО*, 127: 535-558 [Aponassenko A.D., Lopatin V.N., Shchur L.A., Filimonov V.S., Nazarov V.A. (2000) Modern state of Khanka Lake by some hydrobiological and hydrophysical indices. *Transactions of the Pacific Research Institute of Fisheries and Oceanography* [Izvestiya TINRO], 127: 535-558 (in Russian)]

Афанасьева Э.Л. (1989) Строение и онтогенез конечностей синцефалона у *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida). *Черви, моллюски, членистоногие*. Новосибирск, Наука, с. 210–226 [Afanas'eva E.L. (1989) Structure and ontogeny of sincephalon limbs in *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida). *Worms, mollusks and arthropods*. Novosibirsk, Nauka, p. 210–226 (in Russian)]

Афанасьева Э.Л. (1977) *Биология байкальской эпишуры*. Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 144 с. [Afanas'eva E.L. (1977) *Biology of Epischura baicalensis*. Novosibirsk, Nauka, Siberian Branch, 144 p. (in Russian)]

Афанасьева Э.Л., Мессинева М.А. (1981) К вопросу о взаимодействии бактерио- и зоопланктона в олиготрофных водоемах. *Водные ресурсы*, 4: 180–184 [Afanas'eva E.L., Messineva M.A. (1981) On the interaction of bacterio- and zooplankton in oligotrophic water bodies. *Water Resources* [Vodnye resursy], 4: 180–184 (in Russian)]

Башарова Н.И. (1978) Ракообразные пелагиали братского водохранилища. *Экологические исследования водоемов Сибири*. Издательство НИИ биологии при ИГУ, с. 3–29 [Basharova N.I. (1978) Crustaceans in the pelagic zone of the Bratsk reservoir. *Ecological studies of water bodies in Siberia*. Institute of Biology at Irkutsk State University, p. 3–29 (in Russian)]

Боруцкий Е.В. (1961) Новые Copepoda, Calanoida Дальнего Востока. *Сборник трудов Зоологического музея МГУ*, 8: 3-19 [Borutskii E.V. (1961) New Copepoda, Calanoida in the Far East. *Archives of the Zoological Museum of Moscow State University* [Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU], 8: 3-19 (in Russian)]

Кожова О.М. (1956) К биологии *Epischura baicalensis* Sars в оз. Байкал. *Известия Биолого-Географического научно-исследовательского института при Государственном Иркутском университете*, 16(1–4): 92–120 [Kozhova O.M. (1956) On biology of *Epischura baicalensis*

Sars in Lake Baikal. *Proceedings of the Biological and Geographical Research Institute at the State Irkutsk University* [Izvestiya Biologo-Geographicheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta pri Gosudarsvennom Irkutskom universitete], 16: 92–120 (in Russian)]

Кожова О.М. (1953) Питание *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) на озере Байкал. *Доклады Академии наук СССР*, 90(2): 299–301 [Kozhova O.M. (1953) Feeding of *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) at Lake Baikal. *Reports of the USSR Academy of Sciences* [Doklady Akademii Nauk SSSR], 90: 299–301 (in Russian)]

Монаков А.В. (1998) Питание пресноводных беспозвоночных. М., Институт проблем экологии и эволюции РАН, 319 с. [Monakov A.V. (1998) *Feeding of freshwater invertebrates*. Moscow, Institute of Ecology and Evolution RAS, 319 p. (in Russian)]

Наумова Е.Ю. (2006) *Жизненные циклы и морфология представителей рода Epischura Forbes, 1882 (Copepoda: Calanoida)*. Автореферат канд. дисс. Владивосток, 23 с. [Naumova E.Yu. (2006) *Life cycle and morphology of the genus Epischura Forbes 1882 (Copepoda, Calanoida)*. *Extended abstract of PhD thesis*. Vladivostok, 23 p. (in Russian)]

Наумова Е.Ю., Барабанщиков Е.И. (2008) К вопросу о питании *Epischura chankensis* Rylov 1928 (Copepoda: Calanoida) в озере Ханка. *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова*, 4: 252–257 [Naumova E.Yu., Varabanshchikov E.I. (2008) To the problem of feeding of *Epischura chankensis* Rylov, 1928 (Copepoda, Calanoida) in Khanka Lake. *Vladimir Ya. Levaniidov's Biennial Memorial Meetings* [Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levaniidova], 4: 252–257 (in Russian)]

Наумова Е.Ю., Таничев А.И., Тереза Е.П., Белых О.И., Мельник Н.Г. (2001) О питании *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) автотрофным пикопланктоном в озере Байкал. *Исследование фауны водоемов Восточной Сибири*. Иркутск, Иркутский университет, с. 35–42 [Naumova E.Yu., Tanchichev A.I., Tereza E.P., Belykh O.I., Melnik N.G. (2001) The autotrophic picoplankton feeding of *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) in Lake Baikal. *The fauna of Eastern Siberia water bodies*. Irkutsk, Irkutsk University, p. 35–42 (in Russian)]

Остапеня А.П. (1988) Трансформация органического вещества в системе сестон – донные отложения. *Итоги гидробиологических исследований водных экосистем Белоруссии*. Минск, с. 9-18 [Ostapenya A.P. (1988) The transformation of organic matter in the system seston – bottom sediments. *The results of hydrobiological studies of aquatic ecosystems of Belarus*. Minsk, p. 9-18 (in Russian)]

Bitsch C., Bitsch J. (2004) Phylogenetic relationships of basal hexapods among the mandibulate arthropods: a cladistic analysis based on comparative morphological characters. *Zoologica Scripta*, 33(6): 511-550

Browne W.E., Patel N.H. (2000) Molecular genetics of crustacean feeding appendage development and diversification. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 11(6): 427-435

Dahl E., Hessler R.R. (1982) The crustacean lacinia mobilis: a reconsideration of its origin, function and phylogenetic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 74(2): 133-146

Hopp U., Maier G. (2005) Implication of the feeding limb morphology for herbivorous feeding in some freshwater cyclopoid copepods. *Freshwater Biology*, 50(5): 742 – 747

Jiang H.S., Osborn T.R., Meneveau C. (2002) The flow field around a freely swimming copepod in steady motion. Part I: Theoretical analysis. *Journal of Plankton Research*, 24(3): 167 –189

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

Koehl M.A.R. (1981) Feeding at low Reynolds number by copepods. *Lectures in Mathematics in the Life Sciences*, 14: 89-117

Koehl M.A.R. (1992) Hairy little legs: Feeding, smelling, and swimming at low Reynolds number. Fluid dynamics in biology. *Contemporary Mathematics*, 141: 33-64

Koehl M.A.R. (1995) Fluid flow through hair-bearing appendages: feeding, smelling, and swimming at low and intermediate Reynolds number. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 49: 157-182

Koehl M.A.R., Strickler J.R. (1981) Copepod feeding currents: food capture at low Reynolds number. *Limnology and Oceanography*, 26(6): 1062-1073

Laforsch C., Tollrian R. (2000) A new preparation technique of daphnids for scanning electron microscopy using hexamethyldisilazane. *Archiv fur Hydrobiologie*, 149(4): 587–596

Naumova E.Y., Zaidykov I.Yu., Tauson V.L., Likhoshway Y.V. (2015) Features of the fine structure and Si content of the mandibular gnathobase of four freshwater species of *Epischura* (Copepoda: Calanoida). *Journal of Crustacean Biology*, 35(6): 741–746

Ohtsuka S., Onbe T. (1991) Relationship between mouthpart structures and in situ feeding habits of species of the family Pontellidae (Copepoda: Calanoida). *Marine Biology*, 111: 213–225

Popovskaya G.I. (2000) Ecological monitoring of phytoplankton in Lake Baikal. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 3(2): 215–225

Romano P., Feletti M., Mariottini G.L., Carli A. (1999) Ecological and nutritional implications of the mandibular structure in the Antarctic calanoid copepod *Metridia gerlachei* Giesbrecht, 1902: an ultrastructural study. *Polar Biology*, 22(1): 7–12

Scholtz G., Mittmann B., Gerberding M. (1998) The pattern of Distal-less expression in the mouthparts of crustaceans, myriapods and insects: new evidence for a gnathobasic mandible and the common origin of Mandibulata. *International Journal of Developmental Biology*, 42(6): 801-810

Shchur L.A., Bondarenko N.A. (2012) Comparative analysis of phytoplankton of the Baikal and Khanka Lakes. *Hydrobiological Journal*, 48(3): 14–23

Tiselius P., Saiz E., Kjørboe T. (2013) Sensory capabilities and food capture of two small copepods, *Paracalanus parvus* and *Pseudocalanus* sp. *Limnology and Oceanography*, 58(5): 1657–1666

Turner J.T. (1978) Scanning electron microscope investigations of feeding habits and mouthpart structures of three species of copepods of the family Pontellidae. *Bulletin of Marine Science*, 28(3): 487–500

van Duren L.A., Videler J.J. (2003) Escape from viscosity: the kinematics and hydrodynamics of copepod foraging and escape swimming. *Journal of Experimental Biology*, 206(2): 269-279

Vanderploeg H.A., Paffenhofer G.A. (1985) Modes of algal capture by the freshwater copepod *Diatomus sicilis* and their relation to food-size selection. *Limnology and Oceanography*, 30(4): 871-885

Wu C.-H., Dahms H.-U., Buskey E.J., Strickler J.R., Hwang J.-S. (2010) Behavioral interactions of the copepod *Temora turbinata* with potential ciliate prey. *Zoological Studies*, 49(2): 157-168