



"Κωπήποδα, βασικά βιολογικά στοιχεία"

Γεώργιος Χώτος (καθηγητής)

Εργαστήριο καλλιέργειας πλαγκτού

Τμήμα Ζωικής Παραγωγής, Αλιείας & Υδατοκαλλιεργειών

Πανεπιστήμιο Πατρών, 30200 Μεσολόγγι, ghotos@upatras.gr

Αντί προλόγου

Έχοντας τα τελευταία χρόνια ασχοληθεί και με τη συλλογή από τα παράκτια νερά κωπηπόδων ποικίλων ειδών (κυρίως όμως αρπακτικοειδών) και κατόπιν καλλιέργειάς των στο εργαστήριο, μου δόθηκε η ευκαιρία και συνάμα μου γεννήθηκε το ενδιαφέρον να συνοψίσω τα βασικά στοιχεία της βιολογίας των. Το θεωρώ αναγκαίο καθώς διαπίστωσα την ταλαιπωρία των φοιτητών που ασχολούνται με θέματα που τους αναθέτω επ' αυτών να δυσκολεύονται να κατανοήσουν τόσο τη βασική δομή του σώματος των κωπηπόδων, όσο και του βιολογικού τους κύκλου καθώς οι σχετικές πληροφορίες υπάρχουν μεν σε αναρίθμητες πηγές όμως είναι τόσο "θραυσματοποιημένες" που καταλήγουν δύσκολες να ενοποιηθούν σε ενιαία νοητική σύλληψη. Από την άλλη μεριά βέβαια η μελέτη ενός βιβλίου σχετικά με τα κωπήποδα μπορεί να αποτελέσει βοήθημα μιας ζωής στο πεδίο αυτό (πράγμα βέβαια που το συνιστώ ανεπιφύλακτα) όμως ο μεγάλος όγκος μπορεί στην αρχή να απογοητεύσει τον φέρελπι ερευνητή και να μην το μελετήσει επισταμένως. Σε αυτό το πεδίο λοιπόν ελπίζω με την παρούσα εγκυκλοπαιδικού τύπου πραγματεία μου να δώσω το έναυσμα σε κάποιον/α να ασχοληθεί με τα κωπήποδα κατανοώντας τα βασικά για αυτή την εκπληκτική κατηγορία των μεταζώων.

Βιολογικά στοιχεία κωπηπόδων

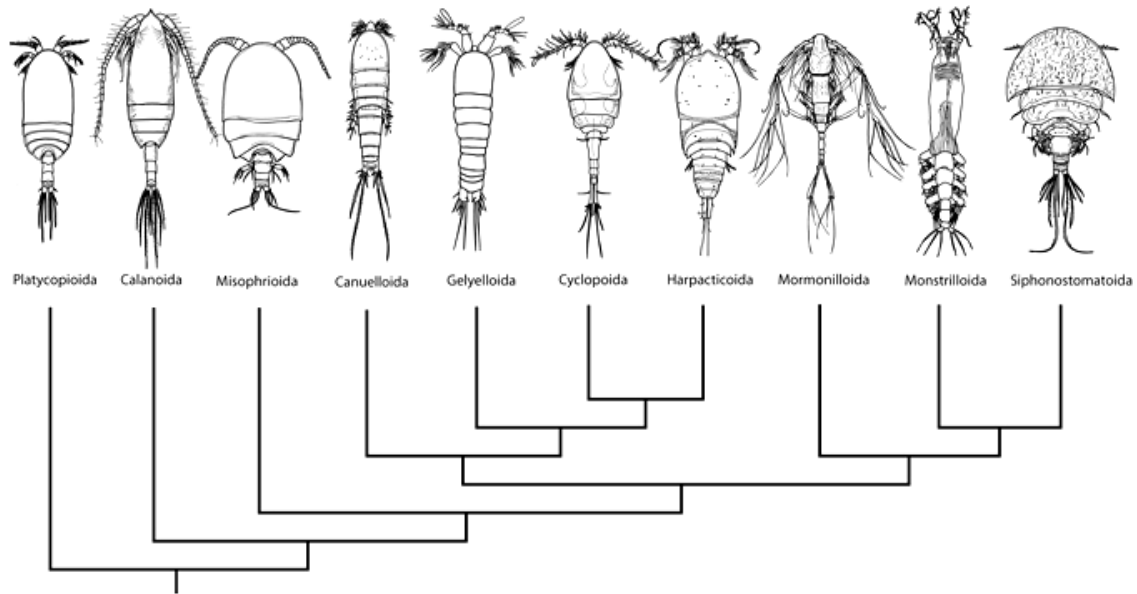
Τα **κωπήποδα (copepods)** των οποίων η ονομασία σημαίνει με "πόδια σαν κουπιά" είναι ένα άθροισμα μικρού μεγέθους καρκινοειδών υδρόβιων ζώων που ανευρίσκονται σε κάθε τύπο νερού, από θαλασσινό (κυρίως) έως γλυκό. Από τα 13.000 περίπου καταγεγραμμένα είδη τα 2800 ζουν στο γλυκό νερό. Τα 6500 είδη περίπου από το σύνολο των ειδών είναι παρασιτικά (σε άλλα ζώα) και τα υπόλοιπα πλαγκτονικά (ολοπλαγκτονικά) ή βενθικά (και μερικώς πλαγκτονικά).

Ανήκουν στο Φύλο (Phylum) (Συνομοταξία) **Arthropoda** (Αρθρόποδα), στο Υπο-Φύλο (Subphylum) (Υποσυνομοταξία) **Crustacea** (καρκινοειδή), στην Υπερομοταξία (Superclass) **Multicrustacea** (πολυκαρκινοειδή), στην Ομοταξία (Class) **Hexanauplia** (Εξιναύπλια) και στην Υφομοταξία (Subclass) **Copepoda** (κωπήποδα).

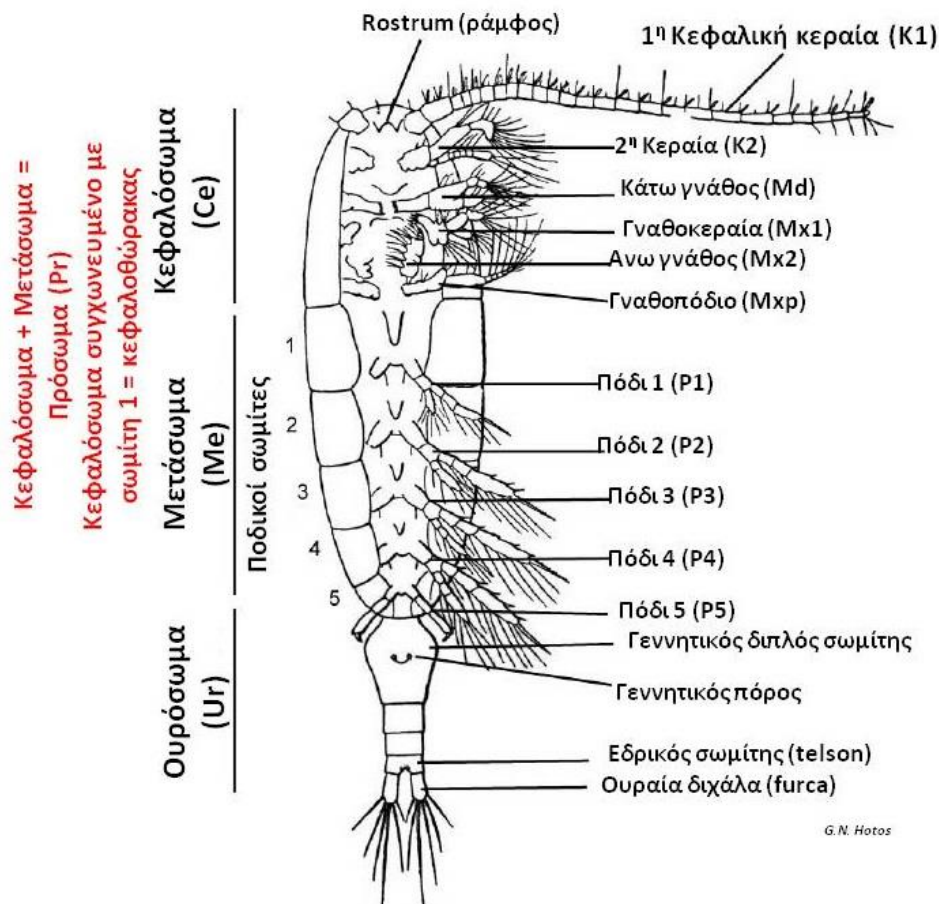
Στην Υφομοταξία κωπήποδα διακρίνονται 10 **Τάξεις** οι: **Calanoida**, **Cyclopoidea**, **Harpacticoida**, Canuelloida, Gelyelloida, Misophrioida, Monstrilloida, Mormonilloida, Platycoripoidea και Siphonostomatoida (Σχήμα 1).

Αν και γενικώς ως προς τον τρόπο διαβίωσης μπορούν να διακριθούν σε πλαγκτονικά και βενθικά, όλα λίγο ή περισσότερο καθ' όλη τη ζωή τους ή εν μέρει έχουν πλαγκτονική φάση η οποία αποτελεί και τον τυπικό τρόπο ζωής των. Όπως όλα τα καρκινοειδή έτσι και στα κωπήποδα από την εκκόλαψη των αβγών τους προκύπτει μια λαρβική (νυμφική) μορφή που ονομάζεται **ναύπλιος** στην οποία διακρίνονται κεφαλή και ουρά όχι όμως θώρακας και κοιλιά τα οποία χαρακτηρίζουν το ενήλικο στάδιο και τα οποία προκύπτουν σταδιακά καθώς ο ναύπλιος μεγαλώνει κατά στάδια μέσω διαδοχικών εκδύσεων (συνήθως 6 ναυπλιακά στάδια), γίνεται **κωπηποδίτης** και μετά άλλες 6 εκδύσεις γίνεται ενήλικο με

ποικιλία μορφών ανάλογα με το είδος αλλά με κοινή τη βασική δομή **κεφαλή-θώρακας-κοιλία**.

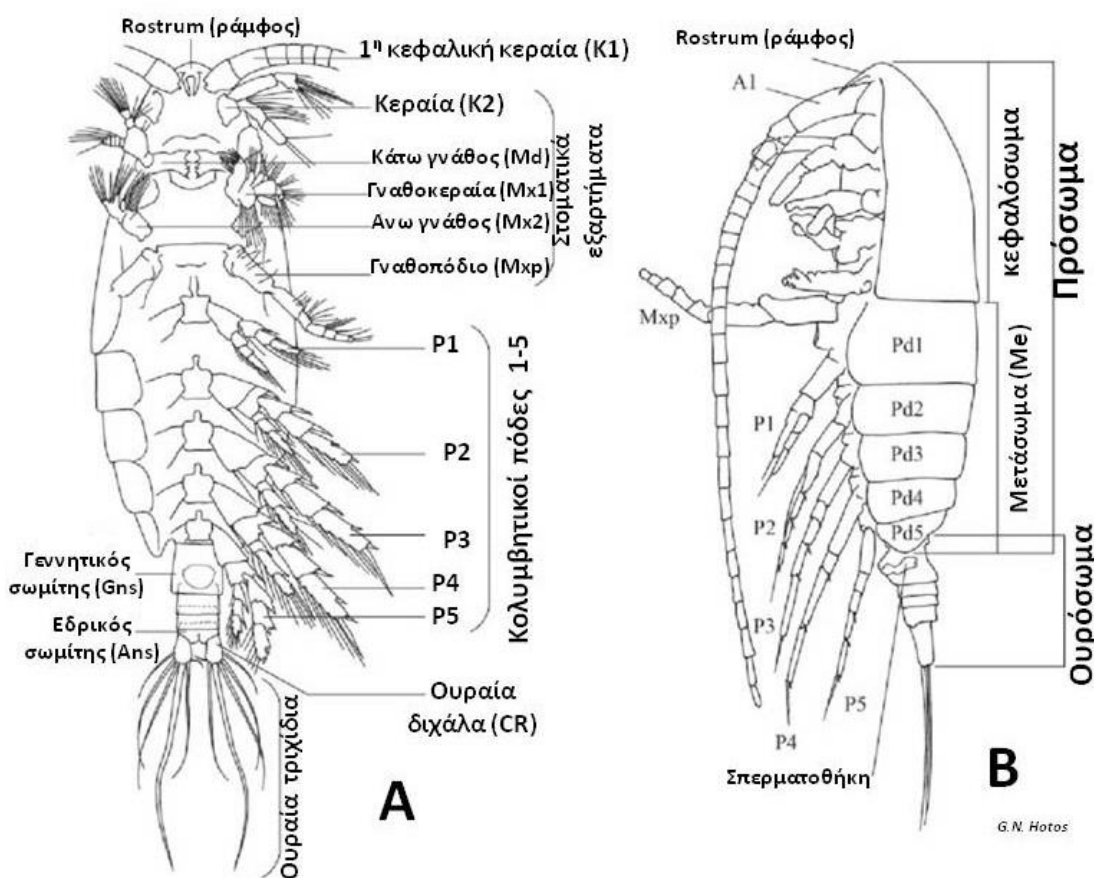


Σχήμα 1. Γενικευμένη μορφολογική σχηματοποίηση των 10 Τάξεων των κωπηπόδων και δενδρόγραμμα των φυλογενετικών τους σχέσεων (από Khodami et al, 2017).

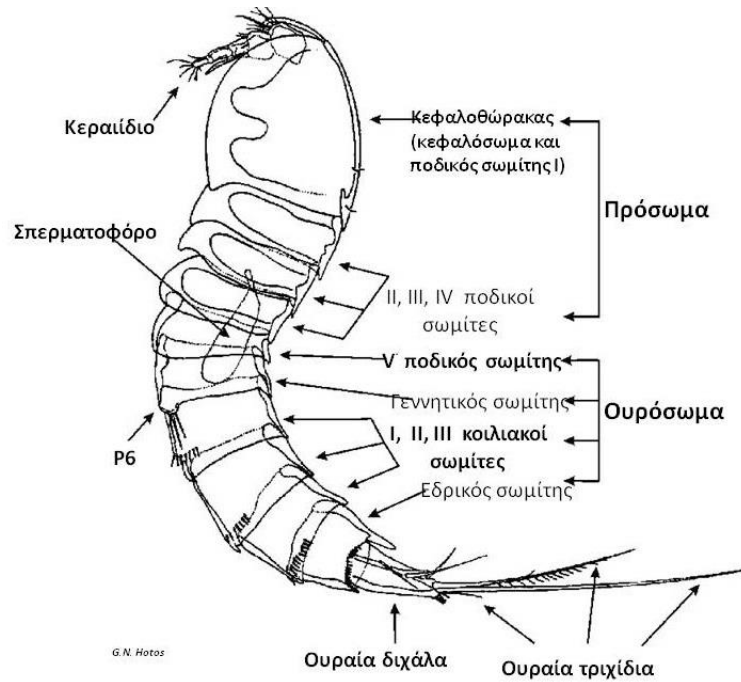


Σχήμα 2. Κοιλιακή όψη και ονοματολογία των μερών του σώματος και των εξαρτημάτων του ενός τυπικού κυκλωποειδούς κωπηπόδου (από Conway, D.V.P., 2012, τροποποιημένο).

Το σώμα των κωπηπόδων (Σχήματα 2 & 3) που κατά γενική θεώρηση έχει μήκος από λιγότερο του 1 mm έως περίπου 2 mm (με εξαίρεση κάποια γιγαντιαία πολικά είδη του ~1 cm), είναι επίμηκες, χαρακτηρίζεται από ένα ζεύγος μεγάλων κεραιών στο κεφάλι και καλύπτεται από μια "θωράκιση" τον **εξωσκελετό** ο οποίος όμως είναι τόσο λεπτός (σε αντίθεση με καβούρια, αστακούς, κ.λπ.) που αφήνει το σώμα να είναι σχεδόν εντελώς διαφανές. Στην πλειονότητα των κωπηπόδων στο εμπρόσθιο κεντρικό μέρος της κεφαλής υπάρχει ένας σύνθετος οφθαλμός κοκκινωπού χρώματος. Το πιο χαρακτηριστικό γνώρισμα των κωπηπόδων είναι τα 2 ζεύγη κεραιών στο εμπρός της κεφαλής με το πρώτο ζεύγος (το ακρότατο) πολύ μεγαλύτερο από το δεύτερο. Ο χρωματισμός του σώματος των ζωντανών κωπηπόδων είναι πολυποίκιλος και σε γενική θεώρηση μπορούμε να πούμε ότι τα είδη των θερμών νερών έχουν συνήθως μπλε και πράσινη απόχρωση ενώ το κόκκινο επικρατεί στα είδη των ψυχρών νερών.

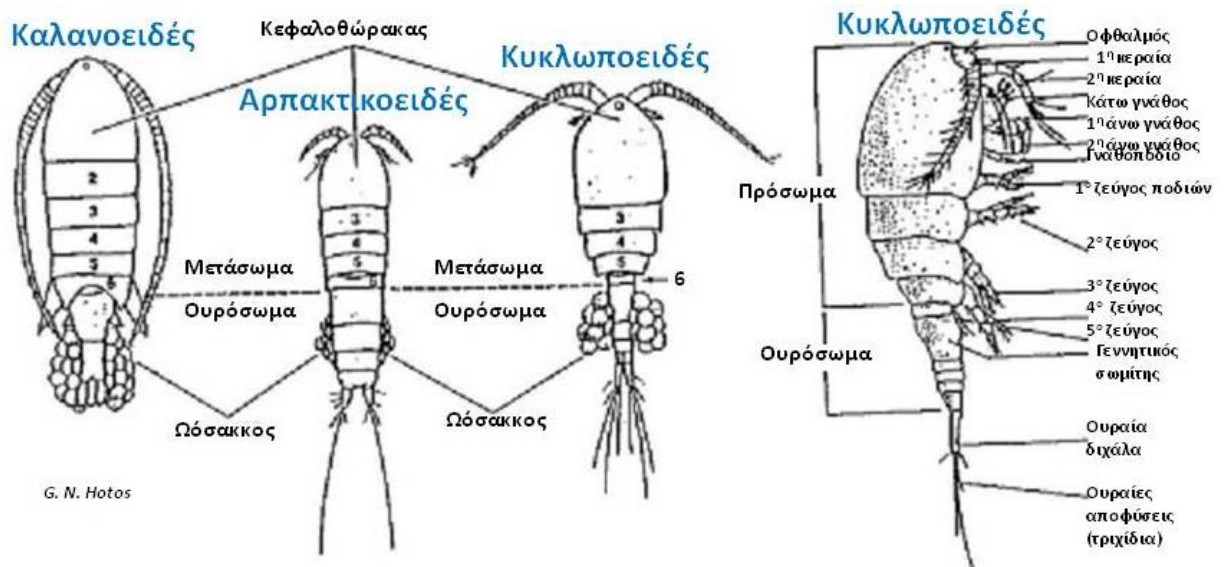


Σχήμα 3. Κουλιακή κάτοψη (A) και πλευρική όψη (B) ενός τυπικού καλανοειδούς κωπηπόδου με την ονοματολογία των διακριτών σωματικών τμημάτων του καθώς και των εξαρτημάτων που αυτά φέρουν. Ως γναθοκεραία (Mx1) νοείται η 1^η άνω γνάθος και ως άνω γνάθος (Mx2) η 2^η άνω γνάθος. Αυτό που μπορεί να ξενίσει εκ πρώτους τον αναγνώστη δηλαδή το ό,τι κάτω γνάθος (Md) ονομάζεται το προς τα άνω της κεφαλής στοματικό (γναθικό) εξάρτημα και άνω γνάθος (Mx) τα προς τα κάτω της κεφαλής εξαρτήματα προκύπτει από την ευρέως χρησιμοποιούμενη ορολογία στην ξενόγλωσση βιβλιογραφία όπου αναφέρονται ως mandible (κάτω γνάθος) και maxilla (άνω γνάθος) αντίστοιχα (από Prusova et al, 2012, τροποποιημένο).



Σχήμα 4. Πλευρική όψη του σώματος (με σκόπιμη παράλειψη των εξαρτημάτων του) ενός αρπακτικοειδούς κωπηπόδου με την ονοματολογία των σωματικών τμημάτων (από Stoch, 2007, τροποποιημένο).

Οι 3 πολυπληθέστερες Τάξεις κωπηπόδων **Calanoida**, **Cyclopoida**, **Harpacticoida** (καλανοειδή ~1800 είδη, κυκλωποειδή ~2250 είδη, αρπακτικοειδή ~3000 είδη) χαρακτηρίζονται από κυλινδροειδές σώμα με αποστρογγυλεμένη ενίοτε με μικρό εξόγκωμα κεφαλή, η οποία κεφαλή συντήκεται με το πρώτο ή τα δύο πρώτα τμήματα του θώρακα σε ενιαία κατασκευή τον **κεφαλοθώρακα**, ενώ τα υπόλοιπα 3-5 τμήματα του θώρακα παραμένουν ανεξάρτητα φέροντα από ένα ζεύγος αποφύσεων-ποδιών το καθένα (Σχήματα 4 & 5).



Σχήμα 5. Ραχιαίες όψεις τυπικών σχηματικών αναπαραστάσεων των 3 κύριων Τάξεων των κωπηπόδων (καλανοειδή, αρπακτικοειδή, κυκλωποειδή) με σύγκριση των αναλογιών του μετασώματος και ουροσώματος, μήκους 1^{ου} ζεύγους κεραιών και αριθμού ωσασκκων που τα χαρακτηρίζουν. Ακρο δεξιά σχήμα, θέση και ονοματολογία των εξαρτημάτων ενός τυπικού κυκλωποειδούς κωπηπόδου (από Shiel J.R., 1995, τροποποιημένο).

Το πρώτο ζεύγος των θωρακικών εξαρτημάτων (εκτός των ποδιών) είναι διαμορφωμένο κατάλληλα σε **γναθοπόδια** που υποβοηθούν στη θρέψη. Το κοιλιακό τελευταίο τμήμα του σώματος καλείται **ουρόσωμα** είναι στενότερο από το θώρακα και χωρίζεται σε 5 τμήματα χωρίς εξαρτήματα, εκτός από το τελευταίο διχαλωτό (ουραία διχάλα) με κατάληξη σε κάθε σκέλος της διχάλας θυσσανωτού τύπου και ποικίλου μήκους (ανάλογα με το είδος) ουραίων αποφύσεων υπό μορφή τριχιδίων. Στα αρπακτικοειδή και κυκλωποειδή κωπήποδα το 5^ο θωρακικό τμήμα με το ζεύγος των ποδιών του είναι ενσωματωμένο στο ουρόσωμα. Το 1^ο τμήμα-σωμίτης του ουροσώματος καλείται **γεννητικός σωμίτης** καθώς εκεί υπάρχει ο γεννητικός πόρος όπου καταλήγουν οι αγωγοί των γεννητικών προϊόντων (ωαγωγός/οί ή σπερματοαγωγός) και των δύο φύλων. Το τελευταίο τμήμα του ουροσώματος (πριν την ουραία διχάλα) καλείται **εδρικό** (telson) και φέρει το εδρικό (πρωκτικό) άνοιγμα για την έξοδο των κοπροειδών περιττωμάτων.

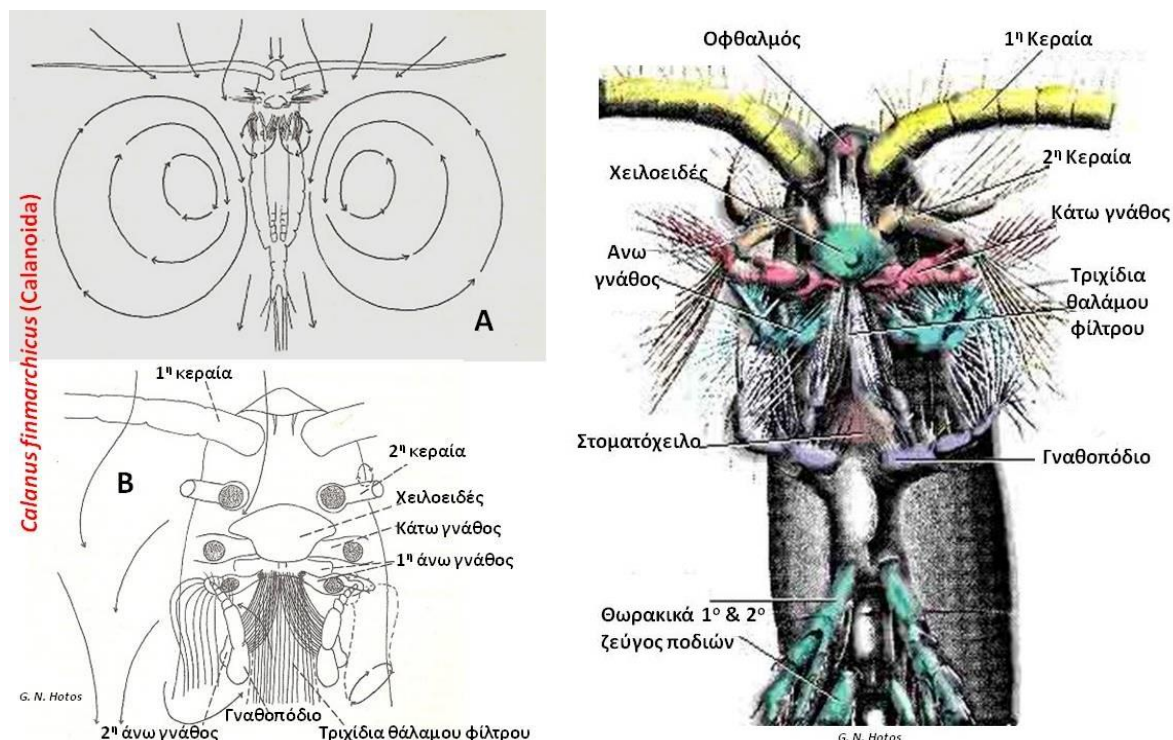
Τα διάφορα εξαρτήματα του κεφαλοθώρακα με τις τριχοειδείς αποφύσεις τους (γνάθοι & γναθοπόδια, βλ. παρακάτω) από κοινού με το 2^ο ζευγάρι των κεφαλικών κεραιών (το βραχύτερο) επιτελούν τη συνήθη αργή κολύμβηση. Το κωπηλατικό χτύπημα αυτών των εξαρτημάτων και κατά περίπτωση και των θωρακικών ποδιών προωθεί το ζώο στο νερό κατά ποικίλο τρόπο. Έτσι τα καλανοειδή παρουσιάζουν σχεδόν συνεχή κίνηση με εξάρσεις μεγάλων τιναγμάτων διαφυγής, τα κυκλωποειδή διακοπτόμενη κίνηση με τινάγματα, ενώ τα αρπακτικοειδή πιο αργή κίνηση, λιγότερο απότομα τινάγματα και συχνά παρατεταμένα διαστήματα ακινησίας. Τα εξαρτήματα του σώματος των κωπηπόδων προσφέρουν μεγάλη πλευστότητα στο σώμα και εξυπηρετούν την άνετη οριοθέτηση και προσανατολισμό στο χώρο για να εξυπηρετήσουν είτε την κολύμβηση για αποφυγή θηρευτών, ή την προσέλευση των αρσενικών προς τα θηλυκά (κάποια είδη παράγουν φερομόνες), είτε τη σύλληψη της τροφής. Από τη βιβλιογραφία προκύπτουν ποικίλες και ενίοτε αντιφατικές πληροφορίες σχετικά με την κίνηση-κολύμβηση των κωπηπόδων. Παραβλέποντας τον τρόπο κίνησης της περίπτωσης των βενθικών ειδών που ζουν στο βυθό ανάμεσα στα μορφώματα του ιζήματος, ή ανάμεσα στις θαλλικές διακλαδώσεις του στύπου των μακροφυκών όπου χρησιμοποιούν τα 4 τουλάχιστον ζεύγη των ποδιών τους (από τα 5) για κολύμβηση και ερπυσμό ενώ συνάμα το κυλινδρικό τους σώμα επιτρέπει να τρυπώνουν στους διαύλους του υποστρώματος, ας ξεκαθαρίσουμε στο μέγιστο δυνατό βαθμό το θέμα αυτό αναφορικά με την πλειονότητα των πλαγκτονικών και βενθικών κωπηπόδων.

Εξαρτήματα του σώματος των κωπηπόδων

Τα εξαρτήματα του σώματος των κωπηπόδων (τουλάχιστον στις 3 σημαντικές κατηγορίες, καλανοειδών, κυκλωποειδών, αρπακτικοειδών) διακρίνονται σε:

1. Κεφαλικά. Δύο ζεύγη κεραιών, ένα πολύ μακρύτερο μπροστά και ένα πολύ κοντύτερο ακριβώς από κάτω. Το πρώτο μακρύτερο ζεύγος κεραιών είναι αδιακλάδωτο, τμηματοποιημένο κατά μήκος και με ποικίλο αριθμό αισθητικών τριχιδίων σε κάθε τμήμα. Εξυπηρετεί στην ισορροπία του κωπηπόδου κατά την κολύμβηση και συνάμα είναι δέκτης ποικίλων σημάτων (μηχανικών και χημικών) από το νερό. Σε ορισμένα είδη καλανοειδών κωπηπόδων στα αρσενικά άτομα η μία κεραία του 1^{ου} ζεύγους είναι τροποποιημένη σε κυρτό σχήμα προκειμένου να "γραπώνει" το θηλυκό κατά τη συνουσία. Το 2^ο κοντύτερο ζεύγος κεραιών ακριβώς κάτω από το 1^ο είναι διχαλωτό και τμηματοποιημένο με τον εξώτερο κλάδο (εξωποδικό) να αποτελείται από περισσότερα τμήματα απ' ό,τι ο εσωτερικός (ενδοποδικός). Εξυπηρετεί την προώθηση του κωπηπόδου, επίσης συμβάλλει στη

δημιουργία στροβίλων στο νερό οι οποίοι δημιουργούν δίνη που παρασύρει τα αιωρούμενα σωματίδια της τροφής (φυτοπλαγκτόν) προς τη στοματική περιοχή.

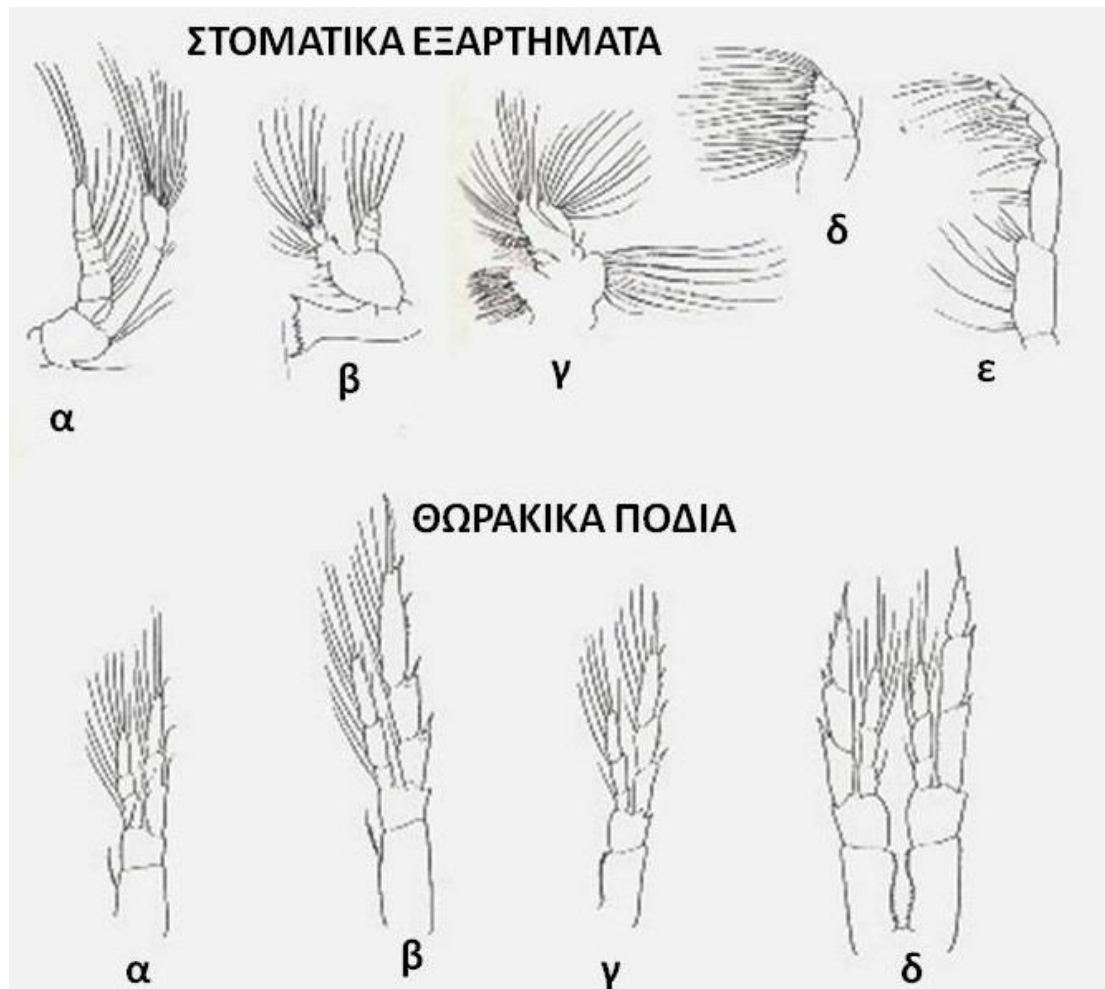


Σχήμα 6. Αριστερά στο **A** οι δίνες που δημιουργούν στο νερό οι παλμικές κινήσεις των κεφαλικών εξαρτημάτων και οι οποίες συγκεντρώνουν τα αιωρούμενα σωματίδια της τροφής στη στοματική περιοχή (**B**). Δεξιά, κοντινή κάτοψη της στοματικής περιοχής καλανοειδούς κωπήποδου (από Barnes, 1980 τροποποιημένα).

2. Στοματικά (Σχήματα 6 & 7). Σε αυτά περιλαμβάνεται ένα ζεύγος κάτω γνάθου (mandible), δύο ζεύγη άνω γνάθου (maxillae) και ένα ζεύγος γναθοποδίων (maxillipedes) (όλα με τη σειρά από το κεφάλι προς την ουρά). Η κάτω γνάθος που έχει μασητική χρησιμότητα είναι διχαλωτή και τμηματοποιημένη με τριχίδια στα ακραία της τμήματα. Πιο πίσω στο κεφάλι (προς την ουραία κατεύθυνση) βρίσκεται η διχαλωτή και ατμηματοποιητή 1^η άνω γνάθος με πολλά τριχίδια στα άκρα της. Πιο πίσω η αδιακλάδωτη 2^η άνω γνάθος επίσης με τριχίδια στα άκρα της. Τέλος πιο κάτω στο κεφάλι το ζεύγος των αδιακλάδωτων αλλά τμηματοποιημένων γναθοποδίων με πολλά τριχίδια στην εσωτερική πλευρά όλων των τμημάτων του κάθε γναθοποδίου. Στα αρσενικά άτομα κατά κανόνα το μέγεθος αυτών των εξαρτημάτων είναι μικρότερα από του θηλυκού. Γενικώς τα παραπάνω 4 ζεύγη στοματικών εξαρτημάτων υποβοηθούνε στη δράση τους και από το 2^ο ζεύγος κεραιών λειτουργούν ως "λεκάνη συγκέντρωσης τροφής" ιδιαίτερα στα κωπήποδα που τρέφονται αποκλειστικώς διηθώντας φυτοπλαγκτόν (π.χ. καλανοειδή). Στα θηρευτικά (αρπακτικά) κωπήποδα χρησιμεύουν στη σύλληψη θηραμάτων ή στην απόξεση περιφυτικής τροφής από στέρεα υποστρώματα στα βοσκητικά βενθικά κωπήποδα. Κάθε τύπος όμως τροφοληπτικής μεθόδου των κωπήποδων σε κάποιες περιόδους περιλαμβάνει εκτός από θήρευση ή βόσκηση και διήθηση του νερού.

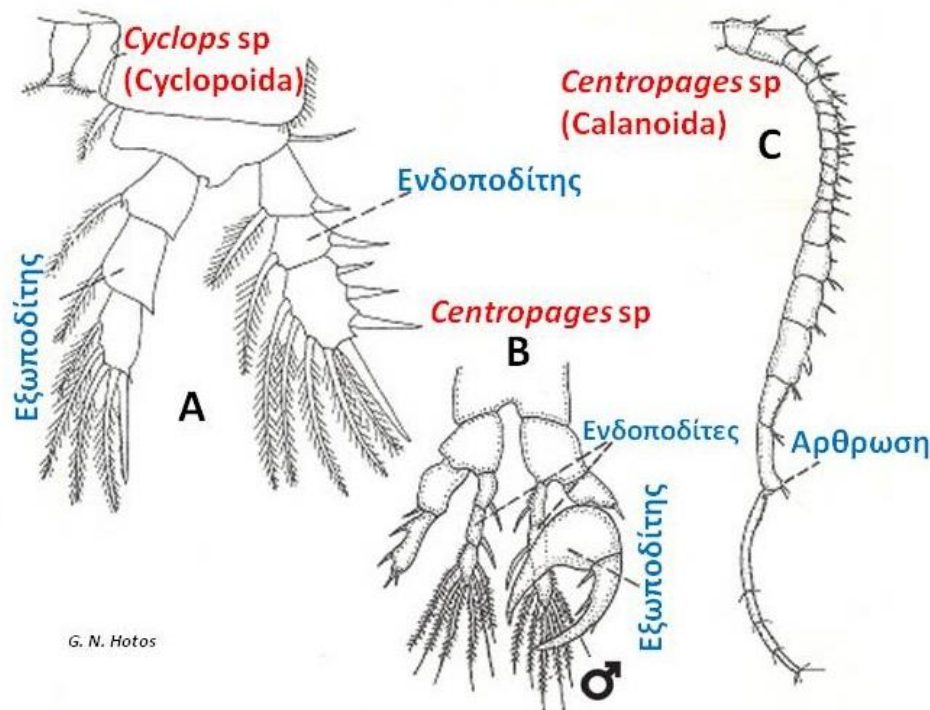
3. Θωρακικά. Τα τμήματα (σωμίτες) της θωρακικής περιοχής στην πλειονότητα των κωπήποδων διαθέτουν 5 ζεύγη ποδιών κατά μήκος του θώρακα (ένα ζεύγος ανά σωμίτη),

σχετικά ομοιόμορφα με μόνο το 5^ο ζεύγος (τελευταίο προς την ουρά) ποικίλως διαμορφωμένο στα αρσενικά ανά είδος για να εξυπηρετήσει τη μεταφορά του σπερματοφόρου στο θηλυκό. Πιο αναλυτικά (Σχήμα 7), τα 5 ζεύγη των θωρακικών ποδιών που ονομάζονται και κολυμβητικοί πόδες, είναι διχάλωτα και τμηματοποιημένα με το τμήμα της διχάλας που βρίσκεται προς τα έξω να ονομάζεται εξωποδίτης και το τμήμα προς το εσωτερικό ενδοποδίτης. Τα 2 σκέλη της κάθε διχάλας εκφύονται από ένα βασικό τμήμα (βασοποδίτης) το οποίο αποτελεί το τμήμα εκείνο που εκφύεται από το θώρακα. Ολα τα πόδια στους ενδοποδίτες και εξωποδίτες τους είναι εξοπλισμένα με ακάνθινες αποφύσεις που μερικές από αυτές φέρουν τριχίδια ποικίλου μήκους και αριθμού η μορφή και το πλήθος των οποίων ποικίλλει και αποτελούν γνωρίσματα των διαφόρων ειδών των κωπήποδων. Στα καλανοειδή και αρπακτικοειδή κωπήποδα το 5^ο ζεύγος των ποδιών είναι και στα δύο φύλα πολύ μικρότερο από τα υπόλοιπα 4 ζεύγη. Πάντως στα είδη που πραγματοποιούν τη γονιμοποίηση με συνουσία και ιδιαίτερα στα κυκλωποειδή, το ένα πόδι του 5^{ου} ζεύγους των αρσενικών είναι πολύ τροποποιημένο στον εξωποδίτη έτσι ώστε να μεταφέρει το σπερματοφόρο στο γεννητικό άνοιγμα του θηλυκού (Σχήμα 8).



Σχήμα 7. Η κατασκευή των **στοματικών εξαρτημάτων** (άνω σειρά) του καλανοειδούς *Calanus finmarchicus*. **α**: διχάλωτη κεραία του 2^{ου} ζεύγους κεραιών. **β**: κάτω γνάθος. **γ**: 1^η άνω γνάθος. **δ**: 2^η άνω γνάθος. **ε**: γναθοπόδιο. **Θωρακικά πόδια** (κάτω σειρά). **α**: πόδι 1^{ου} ζεύγους. **β**: πόδι 4^{ου} ζεύγους. **γ**: πόδι 5^{ου} ζεύγους. **δ**: 5^ο ζεύγος ποδιών αρσενικού (από Tanaka, 1969 τροποποιημένο). Αξιοσημείωτη η παρουσία ακάνθινων αποφύσεων στους πόδες προς την εξωτερική πλευρά και τριχιδίων στην εσωτερική. Στα στοματικά εξαρτήματα και στην κεραία δεν υπάρχουν ακάνθινες αποφύσεις αλλά υπάρχει αφθονία τριχιδίων.

4. Ουραίες ζευγαρωτές αποφύσεις στο τελικό τμήμα του σώματος, ποικίλων σχηματισμών. Το τελευταίο τμήμα-σωμίτης του ουροσώματος, ο εδρικός σωμίτης (τέλσον-telson), καταλήγει σε ένα διχαλωτό τμήμα την ουραία διχάλα το κάθε τμήμα της οποίας καταλήγει σε 6 συνήθως ακτίνες-τριχίδια που σχηματίζουν θύσανο. Στα καλανοειδή τα τριχίδια των θυσάνων είναι κοντά και σχετικά ισομήκη, στα κυκλωποειδή 2 από αυτά είναι πολύ μακρύτερα από τα υπόλοιπα και στα αρπακτικοειδή παρουσιάζονται επίσης πολύ μακριά τριχίδια με χαρακτηριστική πολύ μεγάλη επιμήκυνση του κεντρικού του κάθε θυσάνου. Τα ουραία τριχίδια προσφέρουν επίπλευση και ισορροπία στο κωπήποδο.



G. N. Hotos

Σχήμα 8. **A.** Δεξιό 2^ο θωρακικό πόδι του κυκλωποειδούς *Cyclops* με χαρακτηριστική διχαλωτή μορφή, τμηματοποίηση ενδοποδίτη και εξωποδίτη που φέρουν άκανθες και τριχίδια. **B.** Χαρακτηριστική μορφή του 5^{ου} ζεύγους θωρακικών ποδιών του αρσενικού του καλανοειδούς *Centropages* όπου ο δεξιός εξωποδίτης είναι διαμορφωμένος σε δαγκάνα για σύλληψη της κοιλιάς του θηλυκού. **C.** Η κατάλληλα διαμορφωμένη προς σύλληψη (του θηλυκού) 1^η κεραιά του αρσενικού *Centropages* (από Barnes, 1980, τροποποιημένο).

Όλα τα παραπάνω εξαρτήματα είναι τμηματοποιημένα (π.χ. για την κάθε κεραιά του 1^{ου} ζεύγους πάνω από 23 τμήματα στα καλανοειδή, περί τα 17 στα κυκλωποειδή, λιγότερα από 10 στα αρπακτικοειδή) και φέρουν πλήθος τριχιδίων στην επιφάνειά τους ("πτέρωμα"). Ειδικά το πρώτο μακρύ ζεύγος κεραιών έχει καθ' όλο το μήκος της κάθε κεραιάς απολήξεις νευρώνων στη βάση καθενός από τα δεκάδες τριχίδια, οι οποίοι λαμβάνουν νευρικά σήματα από την όποια κίνηση των τριχιδίων που προκαλείται από την κίνηση του νερού. Τα σήματα αυτά ταχύτατα επεξεργάζονται στο κεντρικό εγκεφαλικό γάγγλιο και το κωπήποδο αντιδρά καταλλήλως είτε με κίνηση διαφυγής από πλησιάζοντες θηρευτές, είτε κινούμενο προς πηγή τροφής, είτε προς κάποιο θηλυκό. Το ό,τι υπάρχουν παρόμοιες νευρικές απολήξεις και σε άλλα εξαρτήματα ή μέρη της σωματικής επιφάνειας είναι εξακριβωμένο αλλά σε τι βαθμό δεν είναι απόλυτα ξεκαθαρισμένο. Συνεπώς ενάντια σε ορισμένες απόψεις που θεωρούν το 1^ο μακρύ ζεύγος των κεραιών ως όργανο κολύμβησης, αυτό δεν

είναι σωστό διότι αυτές οι κεραίες επιτελούν αισθητήριο έργο και διά της μεγάλης των έκτασης προσφέρουν επίσης πλευστότητα και ισορροπία. Αν χρησιμοποιούνταν και για κολύμβηση τότε τα νευρικά ερεθίσματα από την κίνηση του νερού θα δημιουργούσαν σύγχυση στην αντίληψη του ζώου για την όποια κινούμενη μάζα στον περιβάλλοντα χώρο. Από τις υπόλοιπες 3 κατηγορίες εξαρτημάτων (στοματικά, θωρακικοί πόδες, ουραίες αποφύσεις) ως προς την ώθηση αποκλείονται οι ουραίες αποφύσεις οι οποίες προσφέρουν απλώς πλευστότητα και μείωση της τυρβώδους ροής κατά την κίνηση (αεροδυναμικότητα). Βάσει και των νεώτερων ευρημάτων από κάμερες μικροσκοπικής καταγραφής κατανοήθηκε ότι η κίνηση των κωπηπόδων επιτυγχάνεται ως προς τη συνήθη κολύμβηση με τη συνεχή κίνηση του 2^{ου} κοντύτερου ζεύγους κεραιών μαζί με την κίνηση των στοματικών εξαρτημάτων. Για τις απότομες κινήσεις-τινάγματα των κωπηπόδων ενεργοποιούνται τα ζεύγη των θωρακικών ποδών με ταχύτατες παλμικές κινήσεις.

Κολυμβητική ικανότητα

Ο συνδυασμός της δράσης των παραπάνω εξαρτημάτων προσδίδει σε αυτά τα μικροσκοπικά πλάσματα δυνατότητες ταχύτητας της τάξεως των 90 m/h, δηλαδή 45.000 φορές το μήκος (~1-2 mm) του σώματός των /h, κάτι που ισοδυναμεί με ταχύτητα 81 km/h ενός ανθρώπου με ύψος 1,8 m !! Γενικώς και αναλυτικότερα ως προς την κίνηση, στα κωπήποδα διακρίνονται δύο τρόποι κολύμβησης, ένας αργός που σχετίζεται με τη λήψη της τροφής και ένας ταχύτατος και απότομος που σχετίζεται με τη διαφυγή. Ο πρώτος τρόπος (ο αργός) συμβαίνει συνεχώς ενόσω το άτομο είναι ζωντανό και προκαλείται από τις αδιάκοπες δονήσεις των στοματικών εξαρτημάτων. Κατά τη διάρκεια αυτών των δονήσεων οι κεραίες του 1^{ου} ζεύγους παραμένουν εκτεταμένες οριζοντίως (κάθετα προς τον άξονα του σώματος) ενώ τα κολυμβητικά πόδια είναι ακίνητα με εμπρόσθια κατεύθυνση. Ο αργός τρόπος κολύμβησης με όλα τα παραπάνω γνωρίσματα χαρακτηρίζει κυρίως τα καλανοειδή κωπήποδα. Στις άλλες κατηγορίες των κωπηπόδων ισχύει το ίδιο με κάποιες παραλλαγές. Ο ταχύς τρόπος κολύμβησης-διαφυγής αποτελεί το αποτέλεσμα μιας αντανάκλαστικής αντίδρασης του ζώου και συνίσταται στην ταχύτατη κωπηλατική κίνηση των ποδιών καθώς η προς τα πίσω κίνησή τους προκαλείται από τη σύσπαση των μυών με τους οποίους συνδέονται με το μετάσωμα (εξυπακούεται ότι η χαλάρωση των μυών επαναφέρει τα πόδια στην κανονική θέση, κ.ο.κ.). Επιπροσθέτως λόγω του ικανοποιητικού του εξοπλισμού με μύες, το κωπήποδο μπορεί να κατευθύνει την κίνησή του προς κάθε επιθυμητή κατεύθυνση μέσω της σύσπασης των επίμηκων ραχιαίων μυών που καταλήγει σε λύγισμα του μετασώματος και ουροσώματος ενώ συγχρόνως οι μύες που καταλήγουν στις μακριές κεραίες του 1^{ου} ζεύγους τις διπλώνουν προς τα πίσω σε επαφή σχεδόν με το σώμα προσφέροντας πιο αεροδυναμικό σχήμα.

Μυικό σύστημα

Το μυικό σύστημα των κωπηπόδων διατρέχει με τις μυικές του λωρίδες το μετάσωμα και το ουρόσωμα και λόγω της ημιδιαφάνειας του σώματος μπορεί να διακριθεί όταν τα ζωντανά άτομα μελετώνται στο μικροσκόπιο. Οι κύριοι μύες είναι το ζευγάρι των ραχιαίων και κοιλιακών επιμήκων μυών που διατρέχουν το σώμα. Εγκαρσίως του σώματος υπάρχουν οι δέσμες μυών που συνδέουν τα εξαρτήματα του μετασώματος (γναθοπόδια, πόδες) με το ραχιαίο τμήμα του εξωσκελετού. Επίσης μύες που στηρίζουν τους γεννητικούς αγωγούς.

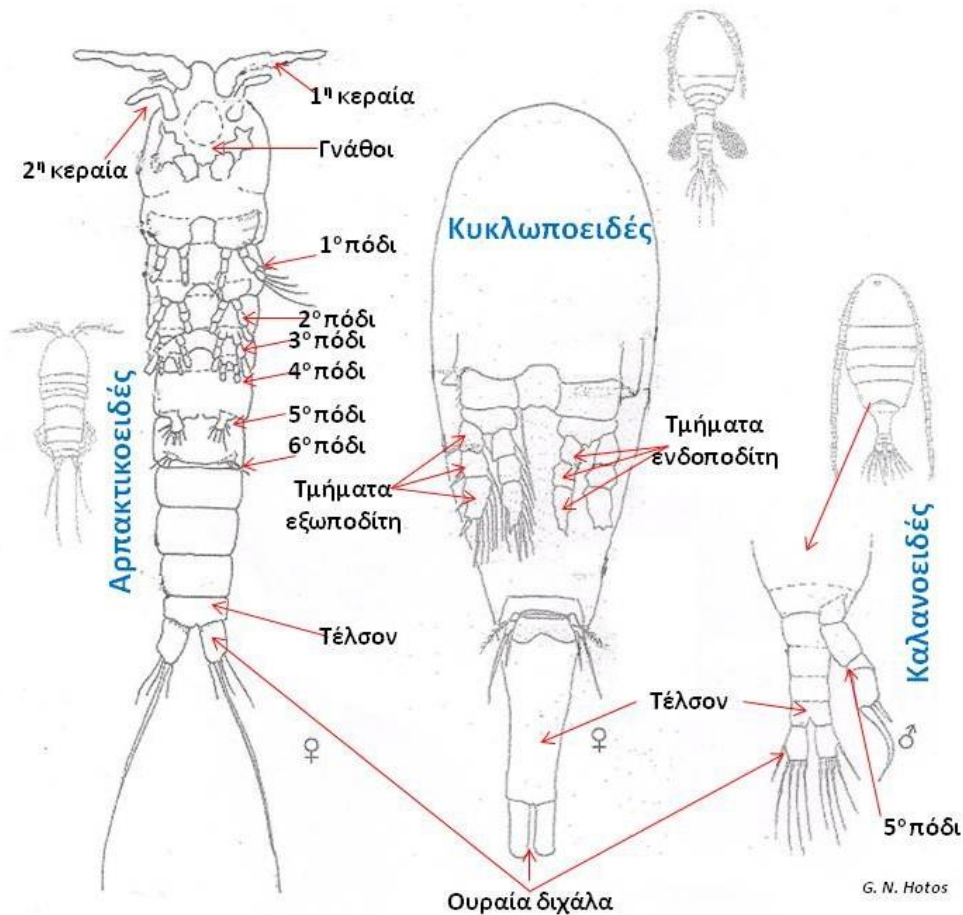
Στα είδη των καλανοειδών που διαθέτουν καρδιά υπάρχουν μύες που τη στηρίζουν καθώς και άλλοι που ενεργούν για τη συστολή και διαστολή του περικαρδίου.

Νευρικό σύστημα και αισθητήρια όργανα

Τα κωπήποδα διαθέτουν νευρικό σύστημα που συνίσταται σε ένα ευμεγέθη εγκέφαλο έμπροσθεν του οισοφάγου οποίος συνδέεται με τη ραχιαίως (νωτιαία) ευρισκόμενη νευρική χορδή η οποία διατρέχει όλο το μήκος του σώματος. Από το εμπρόσθιο άκρο του εγκέφαλου εκφύονται νεύρα προς τον οφθαλμό και τα κεφαλικά εξαρτήματα. Αλλα νεύρα εκκινώντας είτε από τον εγκέφαλο, είτε από τη νωτιαία χορδή καταλήγουν στα υπόλοιπα εξαρτήματα του σώματος. Συνεπώς μπορούμε να θεωρήσουμε τα κωπήποδα επαρκώς εξοπλισμένα ως προς τη λήψη ερεθισμάτων και την αντίδραση σε αυτά. Ιδιαίτερη μνεία αξίζει στο αισθητήριο σύστημα της όρασης στα κωπήποδα. Η συντριπτική πλειονότητα των κωπήποδων διαθέτει ένα κεντρικώς τοποθετημένο στο εμπρόσθιο μέρος της κεφαλής οφθαλμό. Αυτή η οφθαλμική κατασκευή ονομάζεται ναυπλιακό μάτι διότι εμφανίζεται ήδη από το ναυπλιακό στάδιο της οντογεννητικής εξέλιξης του κωπήποδου. Πρόκειται για μια απλή δομή φωτοευαίσθητης χρωστικής μάζας στην κάθε πλευρά της οποίας υπάρχει μια υποτυπώδης φακοειδούς τύπου κατασκευή. Δεν μπορούμε συνεπώς να θεωρήσουμε ότι αυτή η κατασκευή λειτουργεί ως πραγματικός οφθαλμός αλλά μάλλον ως ένας ανιχνευτής έντασης φωτός. Ομως υπάρχουν και ορισμένα γένη κωπήποδων που διαθέτουν αμφιπλευρικώς της κεφαλής τοποθετημένους πραγματικούς οφθαλμούς. Τέτοια κωπήποδα είναι τα καλανοειδή των γενών *Labidocera* και *Pontella*, τα κυκλωποειδή του γένους *Corycaeus*, τα αρπακτικοειδή του γένους *Clytemnestra*, το γένος *Copilia* των *Roecilstomatoida* και τα παρασιτικά του γένους *Sapphirina*. Σε αυτά οι οφθαλμοί τους έχουν μεγάλους φακούς και εξειδικευμένη δομή με τα αρσενικά να έχουν μεγαλύτερους φακούς από τα θηλυκά. Σε πολλά κωπήποδα υπάρχει στο εμπρόσθιο μέρος της κεφαλής το λεγόμενο όργανο-Χ ή μετωπικό όργανο το οποίο αποτελείται από ένα ζεύγος νηματίων σε καθένα από τα οποία καταλήγει ένα νεύρο από τον εγκέφαλο. Οπως δηλώνει και η ονομασία του η λειτουργία αυτού του οργάνου είναι ασαφής.

Κυκλοφορικό σύστημα

Τα κωπήποδα λόγω του μικροσκοπικού τους μεγέθους δεν έχουν ανάγκη (και δεν διαθέτουν) ούτε καρδιάς, ούτε κυκλοφορικού συστήματος, ούτε βραγχίων, απορροφώντας το απαραίτητο οξυγόνο με διάχυση απευθείας μέσω της επιφάνειας του σώματος (μόνο τα καλανοειδή έχουν καρδιά αλλά χωρίς αναπτυγμένο αγγειακό σύστημα). Η κατανάλωση οξυγόνου υπολογίζεται περί τα 0,5 $\mu\text{L O}_2$ /άτομο/ώρα (1 μL = 0,000001 L). Η απλή διάχυση μπορεί να καλύπτει αυτή την ανάγκη αλλά πρέπει επίσης να σημειωθεί ότι οι κινήσεις των κολυμβητικών ποδιών ιδιαίτερα κατά τα τινάγματα των κωπήποδων, καθώς και οι κινήσεις των άλλων εξαρτημάτων επιταχύνουν τις ανταλλαγές των αερίων (πρόσληψη οξυγόνου - αποβολή διοξειδίου του άνθρακα). Η πρόσληψη νερού από το στόμα αν και χρησιμεύει στη διαστολή του εντέρου για να διευκολύνει την αφόδευση, ενδέχεται να συμβάλλει και στην πρόσληψη του οξυγόνου από το διερχόμενο νερό. Το απεκκριτικό τους σύστημα το αποτελούν αδένες στη γναθική περιοχή.



Σχήμα 9. Αφαιρετική σχεδιαστική σύνθεση (με επιλεκτική παράλειψη μερών και εξαρτημάτων) για να αναδείξει τις βασικές διαφορές των 3 κυριότερων Τάξεων των κωπηπόδων. Τα καλανοειδή έχουν τις μακρύτερες κεραίες και το βραχύτερο ουρόσωμα. Το ουρόσωμα των αρπακτικοειδών είναι σχεδόν το ίδιο μακρύ με το μετασώμα τους και μόνο ελαφρά στενότερο ενώ το ουρόσωμα κυκλωποειδών και καλανοειδών πολύ στενότερο από το μετασώμα τους. Σε όλα ο οδρικός σωμίτης (τέλσον) καταλήγει στην ουραία διχάλα στην οποία τα μακρύτερα τριχίδια υπάρχουν στα αρπακτικοειδή. Επίσης στα αρπακτικοειδή είδη υπάρχει και 6^ο ζεύγος πολύ υποπλασμένων ποδιών. Δεξιά αποτυπώνεται επίσης το τροποποιημένο πόδι του 5^{ου} ζεύγους στα αρσενικά καλανοειδή (από Fenwick, G., 2007, τροποποιημένο).

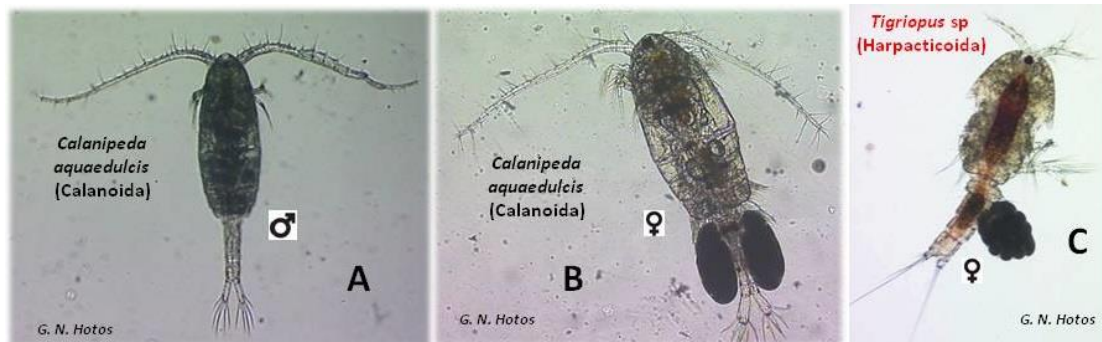
Καλανοειδή, κυκλωποειδή, αρπακτικοειδή κωπήποδα

Αυτό που πρωταρχικώς πρέπει να κατανοήσει ο μελετών τα κωπήποδα είναι οι βασικές μορφολογικές διαφορές μεταξύ των 3 κυριότερων Τάξεων δηλαδή καλανοειδών (Calanoida), κυκλωποειδών (Cyclopoida) και αρπακτικοειδών (Harpacticoida). Ετσι συνοπτικώς μπορεί να δοθεί ο συνοπτικός οδηγός διάκρισης των όπως παρακάτω (Σχήματα 5 & 9):

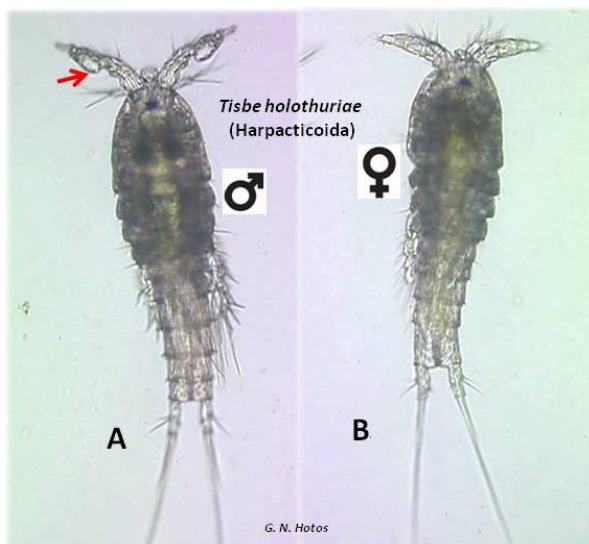
1. **Καλανοειδή.** Χαρακτηρίζονται από πολύ μακριές μονόκλαδες κεραίες του 1^{ου} ζεύγους κεραιών όπου το μήκος της κάθε μιας ξεπερνάει το μήκος του μετασώματος (Σχήμα 10), σε πολλά είδη μάλιστα φτάνει μέχρι το τέλος του ουροσώματος. Οι κεραίες του 2^{ου} ζεύγους είναι δίκλαδες. Υπάρχει άρθρωση μεταξύ του 5^{ου} σωμίτη του μετασώματος και του αμέσως επόμενου γεννητικού σωμίτη (ο τελευταίος σωμίτης του μετασώματος). Το 5^ο ζεύγος ποδιών είναι διχαλωτού τύπου (biramous). Το σώμα τους στο περίγραμμα του μετασώματος είναι σχήματος οβάλ. Το ουρόσωμα είναι πολύ στενό και κοντό. Η διχαλωτή

ουρά καταλήγει σε θυσσάνους με κοντά τριχίδια. Τα έγκυα θηλυκά φέρουν ένα ή δύο ωόσακκους σε λίγα είδη καθώς η πλειονότητα των ειδών τους (από τις 48 οικογένειες που τα απαρτίζουν) απελευθερώνουν τα γονιμοποιημένα αυγά στο νερό (αβγοδιασκορπιστές).

2. Κυκλωποειδή. Χαρακτηρίζονται από κοντύτερες (συγκριτικά με τα καλανοειδή) μονόκλαδες κεραίες του 1^{ου} ζεύγους με την κάθε μία απ' αυτές να μην ξεπερνά σε μήκος τον κεφαλοθώρακα (ή κεφαλόσωμα). Οι κεραίες του 2^{ου} ζεύγους είναι επίσης μονόκλαδες. Υπάρχει και σε αυτά άρθρωση μεταξύ του 4^{ου} σωματίτη του μετασώματος και του αμέσως επόμενου γεννητικού σωματίτη, όμως σε αντίθεση με τα καλανοειδή οι 5^{οι} πόδες είναι αδιακλάδωτοι. Παρόλο που το περίγραμμα του μετασώματος είναι οβάλ διαφέρουν από τα καλανοειδή καθώς ο κεφαλοθώρακας είναι πιο πλατύς και το πίσω μέρος του μετασώματος πιο στενό. Το ουρόσωμα σαφώς διακριτό από το μετάσωμα καθώς είναι πολύ πιο στενό με το μήκος του αρκετά μακρύτερο από το ουρόσωμα των καλανοειδών. Η διχαλωτή ουρά καταλήγει σε θυσσάνους με μακρύτερα απ' ότι τα καλανοειδή τριχίδια. Τα κυοφορούντα θηλυκά χαρακτηρίζονται στην πλειονότητα των ειδών τους από 2 ωόσακκους συμμετρικά τοποθετημένους στις πλευρές του ουροσώματος.



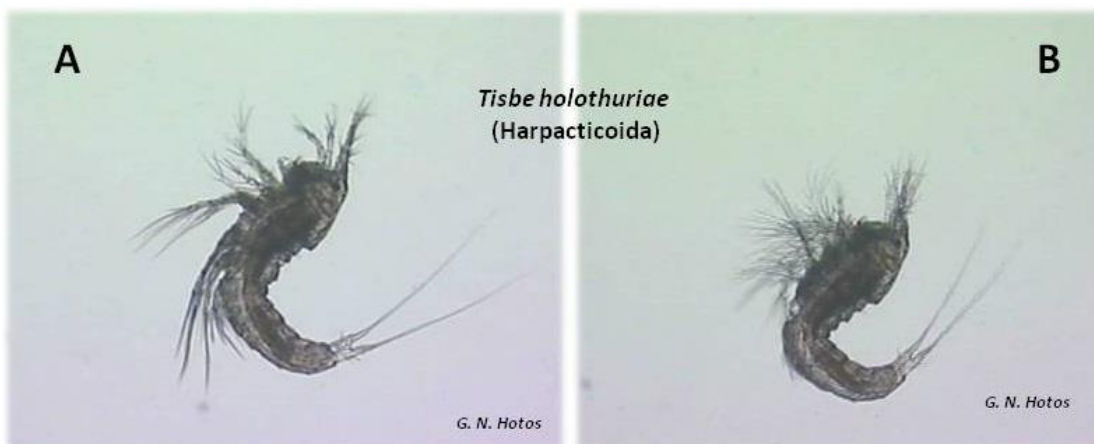
Σχήμα 10. **A:** Καλανοειδές αρσενικό. Αξιοσημείωτη η δεξιά κεραία του της οποίας το άκρο είναι διαμορφωμένο κατάλληλα για να μαγκώνει το θηλυκό προκειμένου να το γονιμοποιήσει. **B:** θηλυκό καλανοειδές με 2 ωόσακκους. **C:** Αρπακτικοειδές με χαρακτηριστικές κοντές κεραίες και ένα ωόσακκο (φωτογρ. Γ. Χώτος, 2017).



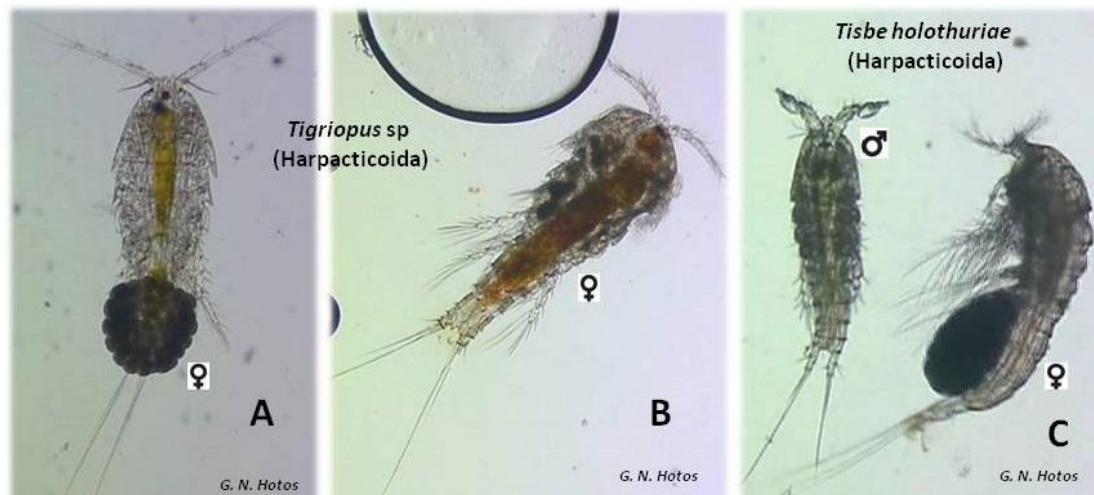
Σχήμα 11. Αρσενικό και θηλυκό του αρπακτικοειδούς *Tisbe holothuriae* με χαρακτηριστικές διογκώσεις (βέλος) στις κεραίες του αρσενικού (φωτογρ. Γ. Χώτος 2017).

3. Αρπακτικοειδή (Σχήματα 10, 11, 12 & 13). Χαρακτηρίζονται από πολύ κοντές μονόκλαδες κεραίες του 1^{ου} ζεύγους με την κάθε μια απ' αυτές να φθάνει μέχρι το μέσον περίπου του μήκους του κεφαλοθώρακα. Οι κεραίες του 2^{ου} ζεύγους είναι δίκλαδες. Οι κεραίες αυτές

διαφέρουν επίσης ανάμεσα στα δύο φύλα με τις των αρσενικών να φέρουν από ένα εξόγκωμα. Το σχήμα του σώματος είναι επίμηκες κυλινδρικό με το ουρόσωμα να πλησιάζει σε πλάτος το μετάσωμα. Πάντως στα αρπακτικοειδή παρουσιάζεται μεγάλη ποικιλία τόσο στο γενικό σχήμα του σώματος όσο και στη μορφολογία των διαφόρων εξαρτημάτων τους. Υπάρχει άρθρωση μεταξύ του 4^{ου} και 5^{ου} σωματίτη του μετασώματος και μάλιστα (εξ αιτίας αυτού) αυτό που τα χαρακτηρίζει όταν παρατηρούνται μικροσκοπικώς είναι η μεγάλη ευλυγισία του σώματος καθώς μπορούν να στρέψουν-λυγίσουν το κάτω μέρος του σώματος προς τα πάνω (Σχήμα 12) μέχρι που να ακουμπήσει στον κεφαλοθώρακα (ιδιαίτερα στο γένος *Tisbe*). Προφανώς αυτή η ευλυγισία τους είναι αποτέλεσμα προσαρμογής στο βενθικό (κυρίως) τρόπο διαβίωσης που επιβάλλει ευλύγιστη κίνηση ανάμεσα σε στερεά σώματα. Η διχαλωτή ουρά καταλήγει σε πολύ μακριά τριχίδια. Τα κυοφορούντα θηλυκά στη συντριπτική πλειονότητα των ειδών τους (460 γένη) φέρουν ένα μόνο ωόσακκο.



Σχήμα 12. Αρπακτικοειδές *Tisbe holothuriae* σε πλευρική όψη κατά την οποία φαίνεται ο εκπληκτικός βαθμός ευλυγισίας του σώματος, το μεγάλο μήκος των θωρακικών ποδιών, οι μακριές ακτίνες-τριχίδια της ουραίας διχάλας και οι κοντές κεραίες του 1^{ου} ζεύγους (φωτογρ. Γ. Χώτος, 2017).



Σχήμα 13. Δύο αρπακτικοειδή κωπήποδα. **A & B.** γένος *Tigriopus* θηλυκό με ωόσακκο (A) και χωρίς ωόσακκο (B). Στο **C** τα 2 φύλα του *Tisbe holothuriae* με το θηλυκό να φέρει ωόσακκο. Προσέξτε τις διαφορές στις κεραίες μεταξύ των 2 φύλων. Αξιοπρόσεκτη επίσης η τύπου "κράνος" μεγάλη κεφαλή του *Tigriopus* και τα οξύληκτα άκρα κεφαλής και θώρακα (φωτογρ. Γ. Χώτος, 2017).

Τροφοληψία των κωπηπόδων

Τα κωπήποδα μπορούν ως τυπικοί ζωοπλαγκτονικοί οργανισμοί να χαρακτηριστούν ως ηθμοφάγοι (filter feeders) όμως συνάμα και συλληπτικά ζώα μια και η στοματική τους περιοχή διαθέτει ζεύγη εξαρτημάτων που έχουν ρόλο γνάθων (άνω και κάτω γνάθος) ή παγίδευσης των τροφικοσωματιδίων (γναθοπόδια). Η κάτω γνάθος (mandible) βρίσκεται προς το εμπρόσθιο μέρος της κεφαλής και η άνω γνάθος (maxillae) αποτελούμενη από 2 ζεύγη (1^η και 2^η άνω γνάθος) κάτω από αυτή.

Η κύρια τροφή των κωπηπόδων είναι το φυτοπλαγκτόν το οποίο συγκεντρώνεται από το περιβάλλον νερό στη στοματική περιοχή μέσω μιας στροβιλιστικής κίνησης των αιωρούμενων σωματιδίων η οποία προκαλείται από τις ταχύτερες παλμικές κινήσεις του ζεύγους των 2^{ων} κεφαλικών κεραιών και των με πολλά τριχίδια άνω και κάτω γνάθου. Εχει υπολογιστεί στα κωπήποδα της Τάξης Calanoida (καλανοειδή) ότι αυτές οι παλμικές κινήσεις-δονήσεις αυτών των εξαρτημάτων γίνονται 600-2640 φορές το λεπτό. Αυτές οι δονήσεις δημιουργούν από μία δίνη νερού στην κάθε πλευρά του σώματος. Τα σωματίδια του φυτοπλαγκτού που μεταφέρονται με αυτές τις δίνες όταν φθάνουν κοντά στο σώμα "ρουφιώνται" προς μια προ-στοματική περιοχή που μπορεί να ονομαστεί θάλαμος φίλτρου και βρίσκεται στο χώρο που οριοθετείται ανάμεσα στο ζεύγος της 1^{ης} άνω γνάθου, το ζεύγος της 2^{ης} άνω γνάθου και του ζεύγους των γναθοποδίων (maxillipedes), εξαρτημάτων που εκφύονται στον κεφαλοθώρακα κάτω από τη 2^η άνω γνάθο. Πολλά και πυκνά τριχίδια από τη 2^η άνω γνάθο καλύπτουν το θάλαμο φίλτρου δημιουργώντας ένα πλέγμα-σίτα που συγκρατεί σωματίδια μεγέθους από 2 έως 22 μm περίπου ανάλογα με το είδος (π.χ. καλανοειδές *Calanus finmarchicus*). Από εκεί τα σωματίδια της τροφής ωθούνται προς την κάτω γνάθο και τελικά στο στόμα. Η πολύ αποτελεσματική συσκευή φιλτραρίσματος των κωπηπόδων τους δίνει τη δυνατότητα να παγιδεύουν δεκάδες χιλιάδες κύτταρα φυτοπλαγκτού ανά ώρα διηθώντας όγκο νερού που σε ημερήσια βάση μπορεί να αντιπροσωπεύει δεκάδες ή και εκατοντάδες χιλιάδες φορές τον όγκο του σώματός των.

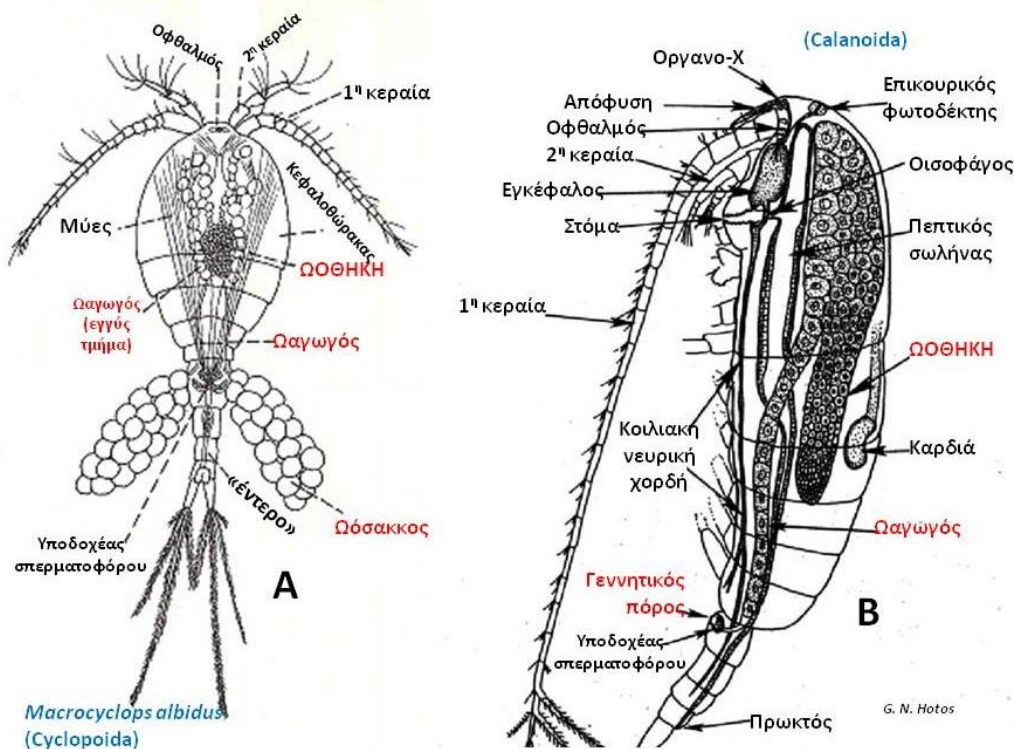
Εκτός από το φυτοπλαγκτόν τα κωπήποδα φιλτράρουν και καταναλώνουν και διάφορα άλλα οργανικά θραύσματα τα οποία αιωρούνται ή βυθίζονται αργά στη στήλη του νερού ("θαλάσσια χιονόπτωση"). Υπάρχουν όμως και κωπήποδα που επιδεικνύουν και άλλους τύπους διατροφής. Τα αρπακτικοειδή λόγω χάριν με τον κυρίως βενθικό τρόπο διαβίωσης εκτός από την ηθμοφαγία μπορούν να τρέφονται και με οργανική σαπίζουσα ύλη στον πυθμένα ή με περίφυτον που αναπτύσσεται στην επιφάνεια στερεών σωμάτων καθώς διαθέτουν ικανότητα με τα στοματικά τους εξαρτήματα να "ξύνουν" επιφάνειες και να καταναλώνουν οργανικά συσσωματώματα και με τα βακτήρια που αυτά περιέχουν εν αφθονία. Αλλα πάλι αρπακτικοειδή αλλά κυρίως τα κυκλωποειδή είναι και θηρευτές συλλαμβάνοντας πρωτόζωα ή μικροσκοπικές νύμφες ζώων. Πολλά πάλι από τα κωπήποδα είναι παράσιτα ζώων όπως π.χ. το γένος *Ergasilus* στα βράγχια των ψαριών. Αλλα πάλι καλανοειδή των πολικών περιοχών τρέφονται μόνο κατά την περίοδο των ανθίσεων του φυτοπλαγκτού (άνοιξη-καλοκαίρι) και συσσωρεύουν σε περίσσεια οργανικό υλικό υπό μορφή σφαιριδίων ελαίου σε ποσότητες που καταλαμβάνουν περί τον μισό όγκο του σώματός των. Με λίγα λόγια η τροφοληπτική αποτελεσματικότητα των κωπηπόδων τα καθιστά τους αδιαφιλονίκητους πρωταθλητές των επιτυχημένων ειδών υπό το πρίσμα της εξέλιξης.

Η άκρη του στόματος αποτελεί μέρος του πεπτικού συστήματος και είναι διαμορφωμένη ως χείλος που διαθέτει δύο σειρές από μικροσκοπικά χιτινώδη δόντια καθώς και 8

μικροσκοπικές σπές για τους χειλικούς αδένες. Από το στόμα το πεπτικό σύστημα των κωπηπόδων συνεχίζει με ένα κοντό οισοφάγο που ενώνει το στόμα με τον πεπτικό σωλήνα. Το πρώτο αυτό τμήμα του πεπτικού σωλήνα παρουσιάζει μια διόγκωση προς το κεφάλι η οποία (διόγκωση) μπορεί να εκτείνεται μέχρι σχεδόν το εμπρόσθιο άκρο του κεφαλιού. Περί την περιοχή του 2^{ου} θωρακικού μεταμερούς (σωμίτη) ο πεπτικός σωλήνας στενεύει απότομα και συνεχίζεται μέχρι το εδρικό άνοιγμα στο τελευταίο τμήμα του ουροσώματος. Στη μεσαία περιοχή του πεπτικού σωλήνα τα επιθηλιακά του κύτταρα διαθέτουν πολλά κενोटόπια. Αυτά τα κενोटόπια με τις βλεννώδεις εκκρίσεις τους συγκολλούν τα ρευστά περιττώματα σε συσσωματωμένες μάζες οι οποίες αποβάλλονται ως συμπαγή κόπρανα υποβοηθούμενες από τις συσπάσεις του εντέρου και το καταπυθέν νερό.

Αναπαραγωγή των κωπηπόδων

Τα κωπήποδα είναι **γονοχωριστικά**. Η ωθήκη (Σχήμα 14) σε άλλα είδη είναι μονή και σε άλλα υφίσταται ως ζεύγος. Ο ένας ή οι δύο ωαγωγοί αντίστοιχα καταλήγουν στην κοιλιακή επιφάνεια του πρώτου κοιλιακού μεταμερούς (σωμίτης) του ουροσώματος (γεννητικός σωμίτης). Αυτό το τμήμα διαθέτει επίσης ένα ζεύγος **σπερματοποθηκών** με ξεχωριστό άνοιγμα προς τα έξω από το κάθε μέλος του ζεύγους. Συνήθως υπάρχει μια εσωτερική σύνδεση μεταξύ σπερματοθήκης και ωαγωγού. Στα αρσενικά συνήθως και ιδιαίτερα στα ολοπλαγκτονικά είδη υπάρχει ένας όρχις και συνήθως (καλανοειδή και αρπακτικοειδή) ένας σπερματικός αγωγός σε μία μόνο πλευρά του σώματος. Τα κωπήποδα είναι από τα λίγα αθροίσματα μεταξύ των εντομόστρακων που σχηματίζουν **σπερματοφόρα** δηλαδή μάζες σπέρματος σε υμενόσακκο, ένα μόρφωμα που δημιουργείται στο κατάλληλα διαμορφωμένο τελικό τμήμα του σπερματοαγωγού. Το σπερματοφόρο προορίζεται για να μεταφερθεί ολόκληρο στο θηλυκό κατά τη σεξουαλική επαφή. Όπως και στις ωθήκες το άνοιγμα του σπερματοαγωγού βρίσκεται στο πρώτο μεταμερές (σωμίτης) του ουροσώματος.

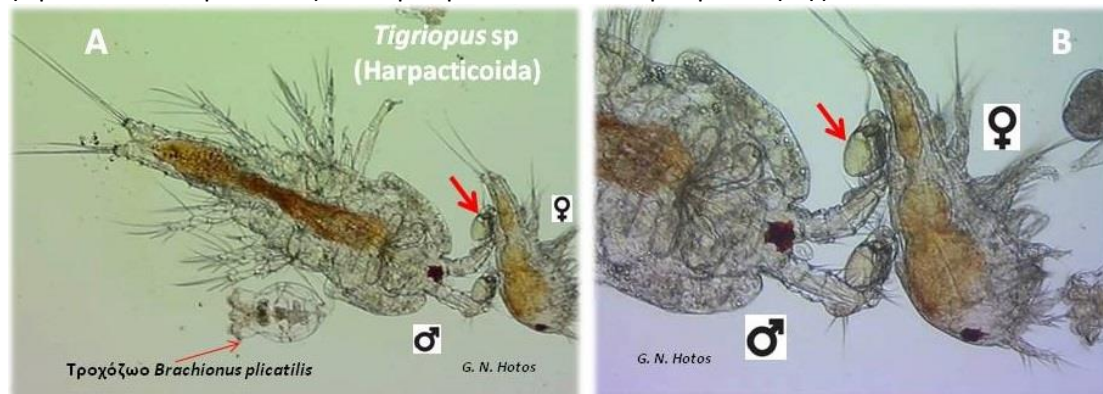


Σχήμα 14. **A:** Το αναπαραγωγικό και μυϊκό σύστημα ενός κυκλοποειδούς. **B:** Πλευρική όψη της εσωτερικής ανατομίας ενός καλανοειδούς. Αξιοπρόσεκτη η προς την κεφαλή διόγκωση του πεπτικού σωλήνα, η ύπαρξη καρδιάς και ο μεγάλος χώρος που καταλαμβάνει η ωθήκη και ο ωαγωγός (A: από Barnes, 1980, τροποποιημένο, B: από Eckelbarger, K. & Eckelbarger, P, 2005, τροποποιημένο).

Κατά τη σύζευξη-συνουσία το αρσενικό "μαγκώνει" το θηλυκό με τις ειδικά διαμορφωμένες κεραιές του 1^{ου} ζεύγους (Σχήμα 15). Γενικά τα αρσενικά φέρουν ιδιαίτερα εξαρτήματα πολλές φορές σε μόνο ένα μέλος του ειδικού ζεύγους αυτών των εξαρτημάτων προκειμένου να εξυπηρετηθεί η σύλληψη του θηλυκού και η μεταφορά του σπερματοφόρου σάκκου. Αν και παρουσιάζεται μεγάλη ποικιλία μεταξύ των ειδών σε αυτά τα τροποποιημένα εξαρτήματα, το γενικό πρότυπο συνίσταται αρχικά στο κυνήγι του θηλυκού, στη σύλληψή του με τη βοήθεια του 1^{ου} ζεύγους κεραιών (από τη ραχιαία πλευρά), στην κολύμβηση του ζεύγους για αρκετή ώρα και κατόπιν κάποια στιγμή αλλαγή θέσης κοιλιά με κοιλιά όπου με τη βοήθεια του ενός διαμορφωμένου αγκιστροειδώς 5^{ου} πόδα (του αρσενικού) οι κοιλιακές περιοχές ενώνονται ενώ ο απέναντι πόδας του αγκιστροειδούς (του 5^{ου} ζεύγους ποδών) μεταφέρει το κολλώδες σπερματοφόρο στο άνοιγμα του ωαγωγού όπου υπάρχει χώρος για την αποθήκευσή του, δηλαδή δημιουργείται μια σπερματοαποθήκη. Μετά από όλα αυτά η γονιμοποίηση έχει τελειώσει και το ζεύγος των κωπηπόδων χωρίζει. Γενικώς η συμπεριφορά της αρπαγής του θηλυκού από το αρσενικό που είναι ιδιαίτερα αναπτυγμένη στα αρπακτικοειδή κωπήποδα, ίσως να δηλώνει ανταγωνισμό μεταξύ πολλών αρσενικών για λίγα διαθέσιμα θηλυκά. Σε τι βαθμό αυτό συμβαίνει σε εργαστηριακές συνθήκες συγκριτικά με αντίστοιχες στη φύση είναι άγνωστο. Σε κάποια είδη τα αρσενικά μετά τη συνουσία φυλούν τα θηλυκά τους για ένα διάστημα που απαιτείται για το περιεχόμενο των σπερματοφόρων να εκχύσουν (αδειάσουν) το σπερματικό τους περιεχόμενο στον ωαγωγό του θηλυκού και να γονιμοποιήσουν τα ωοκύτταρα. Ετσι εξασφαλίζεται ότι όλοι οι προκύπτοντες ναύπλιοι προέρχονται από τον ίδιο "πατέρα", χωρίς όμως αυτό να μπορεί να εξηγηθεί ως προς τα βιολογικά πλεονεκτήματα που προσφέρει.

Περί αναπαραγωγικής διαδικασίας σε καλλιέργειες αρπακτικοειδών κωπηπόδων

Τα κωπήποδα αναπαράγονται αμφιγονικώς και η σεξουαλική συμπεριφορά τους ακολουθεί κάποια πρότυπα που ιδιαίτερα στα αρπακτικοειδή κωπήποδα συνίσταται στη σύλληψη του θηλυκού από ένα αρσενικό και τη γονιμοποίηση που ακολουθεί. Για να συμβεί η γονιμοποίηση απαιτείται βεβαίως (και αυτό συμβαίνει στο ζωικό Βασίλειο) το θηλυκό να είναι δεκτικό στη σύζευξη και αυτό απορρέει φυσικά από ορμονικά σήματα που το φέρνουν σε οίστρο καθώς τα ωάρια γίνονται δεκτικά γονιμοποίησης.



Σχήμα 15. Η σύλληψη ενός μη ενήλικου ακόμα θηλυκού κωπηποδίτη από ένα αρσενικό *Tigriopus*. Στο Α εκτός από τους εκτεταμένους πόδες φαίνεται και το μέγεθος του κωπηπόδου συγκριτικώς με ένα τροχόζωο (μήκους ~ 200 μm) καθώς και το περιεχόμενο του πεπτικού σωλήνα. Στο Β η αιχμή του βέλους δείχνει τις χαρακτηριστικές διογκώσεις των κεραιών του αρσενικού. Επίσης φαίνεται η σκούρα κηλίδα-ναυπλιακός οφθαλμός (φωτογρ. Γ. Χώτος, 2017).

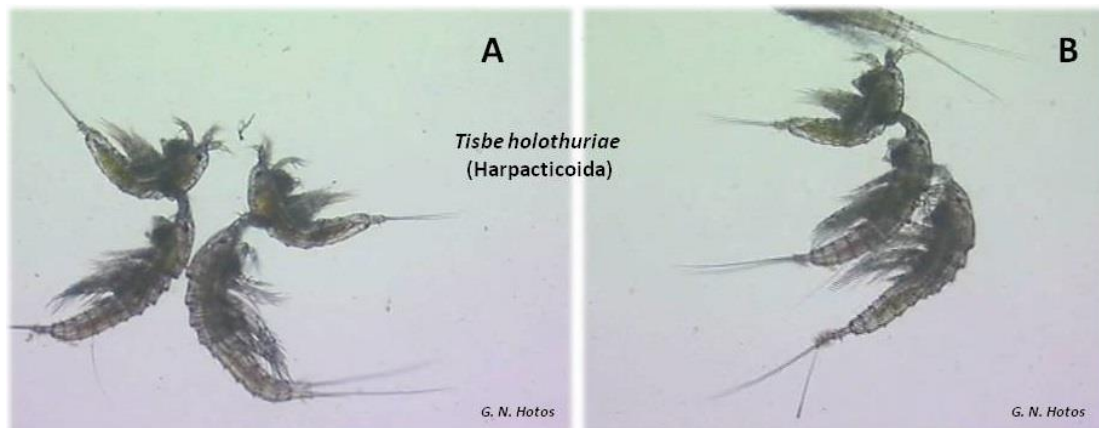
Ειδικά στα καρκνιοειδή όμως, και στα κωπήποδα ιδιαίτερα, το ζευγάρωμα περιλαμβάνει μια μακρά λίγο ή πολύ φάση περίοδο σύλληψης ενός θηλυκού από ένα αρσενικό και

κολύμβηση ως ζεύγη (Σχήμα 16Α) η οποία μπορεί να διαρκέσει ακόμα και μια εβδομάδα (ή και περισσότερο) χωρίς να υπάρξει μεταφορά σπέρματος. Πριν οι δύο "εραστές" δημιουργήσουν ζευγάρι προηγείται μια πολύπλοκη διαδικασία πολιορκίας-κυνηγήματος του θηλυκού από το αρσενικό η οποία μπορεί να διαρκέσει επί μακρόν και να μην καταλήξει σε ζευγάρωμα. Προφανώς πρόκειται για θηλυκά που είτε δεν είναι ακόμα έτοιμα, είτε για θηλυκά που έχουν ήδη γονιμοποιηθεί. Σε κάθε περίπτωση πάντως είναι πιθανόν το όλο φαινόμενο να εξαρτάται από χημικές ουσίες που εκκρίνει το θηλυκό. Αφού σχηματίσουν κολυμβητικό ζεύγος κάποια στιγμή η οποία δεν μπορεί να προσδιοριστεί βάσει κάποιου προτύπου, το αρσενικό τοποθετεί το σπέρμα του (υπό μορφή σπερματοφόρου σάκκου) στη σπερματοποθήκη του θηλυκού και το απελευθερώνει. Κατόπιν το θηλυκό χρησιμοποιεί όλο ή μέρος του σπέρματος κατά περιόδους για να γονιμοποιήσει είτε μία και μοναδική φουρνιά ωοκυττάρων του (αβγά), είτε διαδοχικές φουρνιές αβγών αντίστοιχα. Δηλαδή, και αυτό παρατηρήθηκε σε καλλιέργειες που διατηρούνται στο εργαστήριο τόσο στο γένος *Tisbe* όσο και στο γένος *Tigriopus*, τα θηλυκά δημιουργούν ωόσακκο (με γονιμοποιημένα αβγά) πολλές φορές, με το περιεχόμενο σε αβγά στον καθένα από αυτούς να αδειάζει πρώτα με την εκκόλαψη των ναυπλίων και μετά λίγες ημέρες (εξαρτάται από τις συνθήκες) να δημιουργείται νέος ωόσακκος κ.ο.κ.

Η μακρά περίοδος της σύλληψης του θηλυκού από το αρσενικό στερεί σε αυτό (το αρσενικό) τη δυνατότητα να γονιμοποιήσει άλλα θηλυκά. Λαμβανομένου υπόψη του συντόμου της ζωής των κωπηπόδων (το πολύ 2-3 μήνες) η κατάσταση αυτή εκ πρώτοισ και από την άποψη της εξέλιξης φαίνεται παράδοξη. Διάφορες υποθέσεις μπορούν να γίνουν που να τη δικαιολογούν όπως, το ό,τι τα θηλυκά είναι δεκτικά γονιμοποίησης μόνο για μια σύντομη περίοδο και η μακρά περίοδος σύλληψης από το αρσενικό εξασφαλίζει ότι η γονιμοποίηση θα γίνει ακριβώς στην ώρα της. Επίσης αν το θηλυκό γονιμοποιείται μόνο μία φορά στη ζωή του τότε η μακρά σύλληψη σημαίνει ότι το αρσενικό μια και βρήκε ένα θηλυκό που θα γονιμοποιηθεί για πρώτη φορά προτιμά να επενδύσει χρόνο σε αυτό συλλαμβάνοντάς το με σιγουριά γονιμοποίησης κάποια στιγμή, παρά να τριγυρνά σπαταλώντας δυνάμεις ανάμεσα σε θηλυκά που έχουν ήδη γονιμοποιηθεί άρα μη διαθέσιμα. Πέραν αυτού δημιουργούνται και άλλα ερωτήματα τα οποία όμως απαιτούν επένδυση μακρού χρόνου και πολύπλοκων πειραματισμών για να απαντηθούν ξεκάθαρα. Δηλαδή ένα αρσενικό που διεξήγαγε τη σύλληψη ενός θηλυκού, κολύμπησε ζευγαρωμένο μαζί του για μια μακρά περίοδο και κατόπιν το γονιμοποίησε, επαναλαμβάνει αυτή τη διαδικασία και με άλλο ή άλλα θηλυκά κατόπιν; Επίσης έχουν τα αρσενικά την ικανότητα να διαλέγουν θηλυκά που είναι πιο ώριμα από άλλα στο να δεχτούν σπέρμα για γονιμοποίηση των ωοκυττάρων τους; Περαιτέρω, πόσος χρόνος μεσολαβεί από τη στιγμή που το θηλυκό δέχεται το σπέρμα μέχρι τη γονιμοποίηση της πρώτης φουρνιάς των ωοκυττάρων του;

Στις καλλιέργειες των κωπηπόδων μας τόσο στο *Tisbe* όσο και στο *Tigriopus* παρατηρήθηκαν 2 τύποι ζευγαρώματος. Ο ένας τύπος αποτελούνταν από ένα αρσενικό να έχει συλλάβει ένα ενήλικο θηλυκό (ενίοτε μεγαλύτερου μεγέθους από το αρσενικό) και ο άλλος τύπος το αρσενικό να έχει συλλάβει ένα ανώριμο θηλυκό στο στάδιο του κωπηποδίτη. Το στάδιο του συλληφθέντος θηλυκού κωπηποδίτη ποίκιλε από το εκπληκτικά νεαρό στάδιο C2 έως και το τελευταίο στάδιο C5. Τα θηλυκά κατά τη διάρκεια της σύλληψης των υφίστανται όλες τις διαδοχικές εκδύσεις μέχρι να ολοκληρώσουν και την τελευταία τους έκδυση και να εισέλθουν στο τελικό στάδιο C6 όπου πλέον θεωρούνται ενήλικα και συνεπώς δεκτικά γονιμοποίησης.

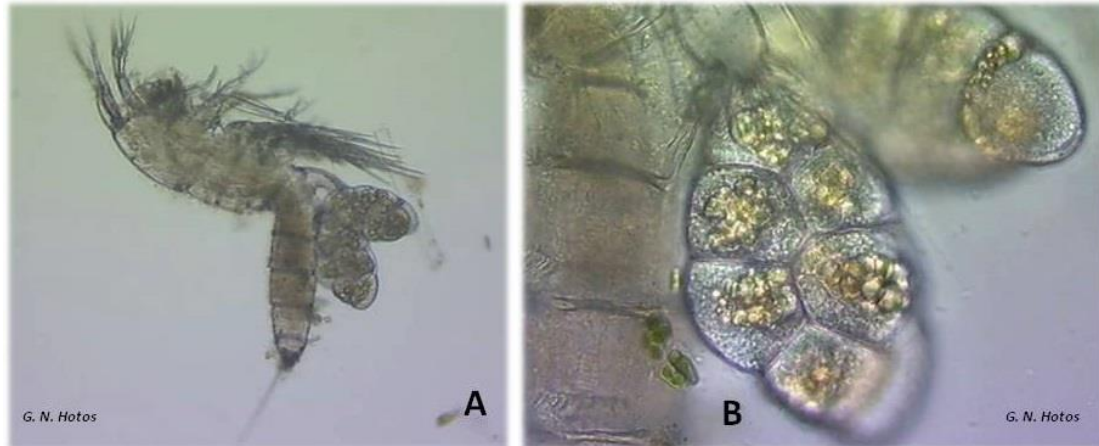
Αυτή η στρατηγική αναπαραγωγής προφανώς αποβλέπει στην εξασφάλιση της γονιμοποίησης του θηλυκού και αξίζει την επένδυση χρόνου από το αρσενικό. Ο χρόνος αυτός ποικίλλει ανάλογα με το στάδιο ανάπτυξης του θηλυκού. Από λίγες ώρες όταν πρόκειται για ενήλικο θηλυκό έως και περισσότερο της εβδομάδας όταν πρόκειται για θηλυκό κωπηποδίτη σταδίου C2 ή C3. Ειδικά στο γένος *Tisbe* παρατηρήθηκε το ανεξήγητο φαινόμενο (και μάλιστα αρκετές φορές) να υπάρχουν ζεύγη αναπαραγωγής τα οποία γίνονται τριάδα καθώς στη ράχη του αρσενικού έχει προσκολληθεί με τις κεραιές σύλληψης και ένα άλλο αρσενικό (Σχήμα 16B) με αποτέλεσμα η τριάδα αυτή να κολυμπά για αρκετή ώρα (άγνωστο πόση) συγχρονισμένα. Η εξήγηση αυτού του παράδοξου φαινομένου δεν είναι εύκολο να δοθεί. Ίσως το δεύτερο αρσενικό να έχει παραπλανηθεί και να νομίζει ότι έχει συλλάβει κάποιο θηλυκό, ίσως να πρόκειται για επιπρόσθετη γονιμοποίηση του θηλυκού και από άλλο αρσενικό αμέσως μόλις το πρώτο αρσενικό το εγκαταλείψει.



Σχήμα 16. Στο **A** φαίνονται 2 ζεύγη της ιεροτελεστίας της αναπαραγωγής κωπηπόδων *Tisbe holothuriae* με τα ευμεγέθη αρσενικά να συγκρατούν με τις κεραιές του 1^{ου} ζεύγους των το θηλυκό. Στο **B** μια παράξενη συνεύρεση όπου στη ράχη του αρσενικού που έχει συλλάβει ένα θηλυκό έχει προσκολληθεί ένα άλλο αρσενικό. Αγνοστη η σημασία αυτής της πρακτικής η οποία παρατηρήθηκε συχνά στο είδος αυτό (φωτογρ. Γ. Χώτος, 2017).

Τα ώριμα ωοκύτταρα του θηλυκού γονιμοποιούνται από το σπέρμα καθώς διέρχονται και εξέρχονται από το άνοιγμα του ωαγωγού όπου βρίσκεται η σπερματοθήκη. Ετσι απελευθερώνονται ως γονιμοποιημένα αυγά και εκκολαπτόμενα δίδουν πλαγκτονικούς ναυπλίους. Αυτό όμως συμβαίνει σε ορισμένα μόνο είδη ενώ η πλειονότητα των κωπηπόδων απαρτίζεται από είδη όπου τα θηλυκά συγκεντρώνουν τα απελευθερωμένα από τον ωαγωγό γονιμοποιημένα αυγά σε ένα υμενώδη σάκκο (φτιαγμένο από εκκρίσεις του ωαγωγού) προσκολλημένο στο σώμα της μητέρας (τον **ωόσακκο**). Μέσα στον ωόσακκο (Σχήμα 17) τα αυγά υφίστανται την εμβρυακή ανάπτυξη και κατόπιν (μετά 12 ώρες ή μερικές ημέρες ανάλογα με το είδος) εκκολάπτονται σχεδόν ταυτόχρονα ενώ ο ωόσακκος διαλύεται. Μερικά είδη κωπηπόδων με το που σχηματίζουν ωόσακκο τον ελευθερώνουν στο νερό. Στη συνέχεια μετά από λίγες ημέρες το ίδιο θηλυκό μπορεί να ξανασηματίσει ωόσακκο με νέα φουρνιά γονιμοποιημένων αυγών και αυτό να επαναληφθεί αρκετές φορές. Όλες τις φορές η κάθε καινούργια παρτίδα αυγών γονιμοποιείται από το αποθηκευμένο σπέρμα της σπερματοθήκης που προήλθε από το αρσενικό που τη γονιμοποίησε. Το αν το ίδιο θηλυκό μετά την εξάντληση του σπέρματος ξαναζευγαρώνει με άλλο αρσενικό δεν είναι ξεκάθαρα γνωστό. Κάθε ωόσακκος ανάλογα με το είδος του

κωπηπόδου περιέχει μια παρτίδα αβγών συνήθως 20-60 τον αριθμό (παρουσιάζεται μεγάλη ποικιλία στα είδη). Χαρακτηριστική είναι η μορφή του ωόσακκου ανάμεσα στις 3 γνωστότερες και καλύτερα μελετημένες κατηγορίες των κωπηπόδων. Έτσι η πλειονότητα των αρπακτικοειδών παρουσιάζουν ένα ωόσακκο, τα κυκλωποειδή 2 ωόσακκους (μερικά 1) και τα καλανοειδή 1 ή 2 ωόσακκους ανάλογα με τον αριθμό των ωαγωγών του είδους.



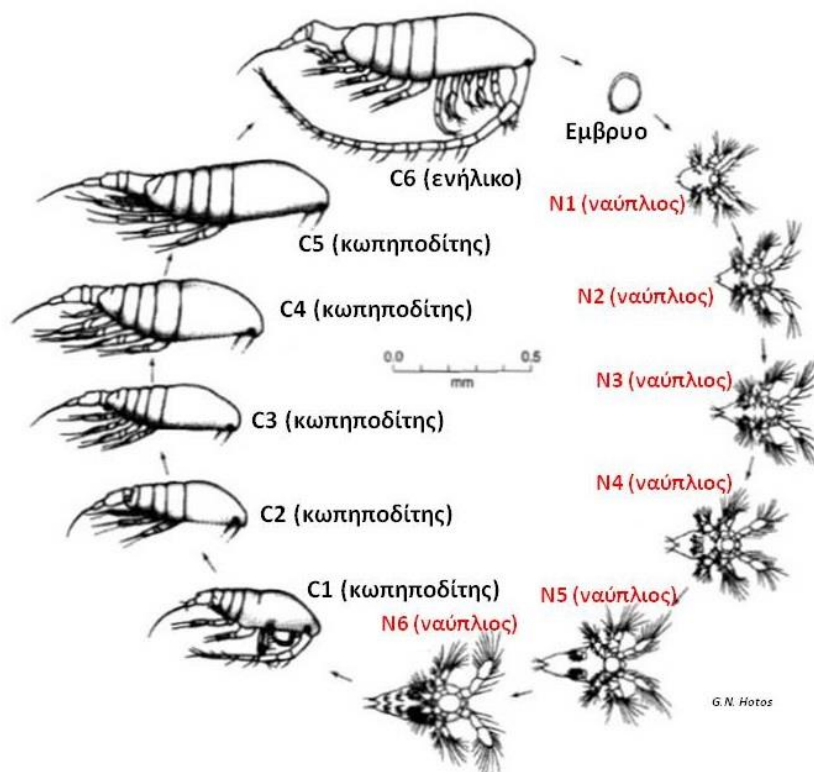
Σχήμα 17. Στο **A** ένα μη ταυτοποιημένο είδος αρπακτικοειδούς κωπηπόδου από τη λιμνοθάλασσα της Κλείσοβας που φέρει 2 ωόσακκους. Χαρακτηριστικό το ευρύ ουρόσωμα και τα μακριά θωρακικά πόδια. Στο **B** κοντινή όψη ενός ωόσακκου που περιέχει λίγα σχετικά αβγά (~10) (φωτογρ. Γ. Χώτος, 2018).

Σε ορισμένα καλανοειδή και αρπακτικοειδή κωπήποδα των γλυκών νερών όταν οι συνθήκες περιβάλλοντος γίνουν δυσμενείς (συνήθως αποξήρανση της λιμνούλας) τα αβγά περιβάλλονται από σκληρυμένο χόριο και περιπίπτουν σε λαθροβίωση για μεγάλο χρονικό διάστημα για να εκκολαφθούν όταν το νερό ξανα-πλημμυρίσει το κοίλωμα. Παρόμοια στρατηγική προστασίας με τα αβγά τους επιδεικνύουν και ορισμένα κωπήποδα των γλυκών νερών κατά την οποία είτε οι κωπηποδίτες τους, είτε τα ενήλικα άτομα εκκρίνουν μια ουσία που περιβάλλει το σώμα και μεταπίπτουν έτσι σε εγκυστωμένη αδρανή μορφή με ελάχιστο ξόδεμα ενέργειας καθ' όλη τη διάρκεια της αδράνειάς τους. Αυτές οι εγκυστωμένες μορφές εγκλωβισμένες στη λάσπη της αποξηραμένης λίμνης μπορούν να μεταφερθούν-διασπαρούν και σε άλλους βιότοπους μέσω της μεταφοράς των από τη λάσπη που κολλά στα πόδια των πουλιών. Με την ενυδάτωσή τους στο περιβάλλον που θα βρεθούν η κύστη διαλύεται και το άτομο συνεχίζει τη ζωή του.

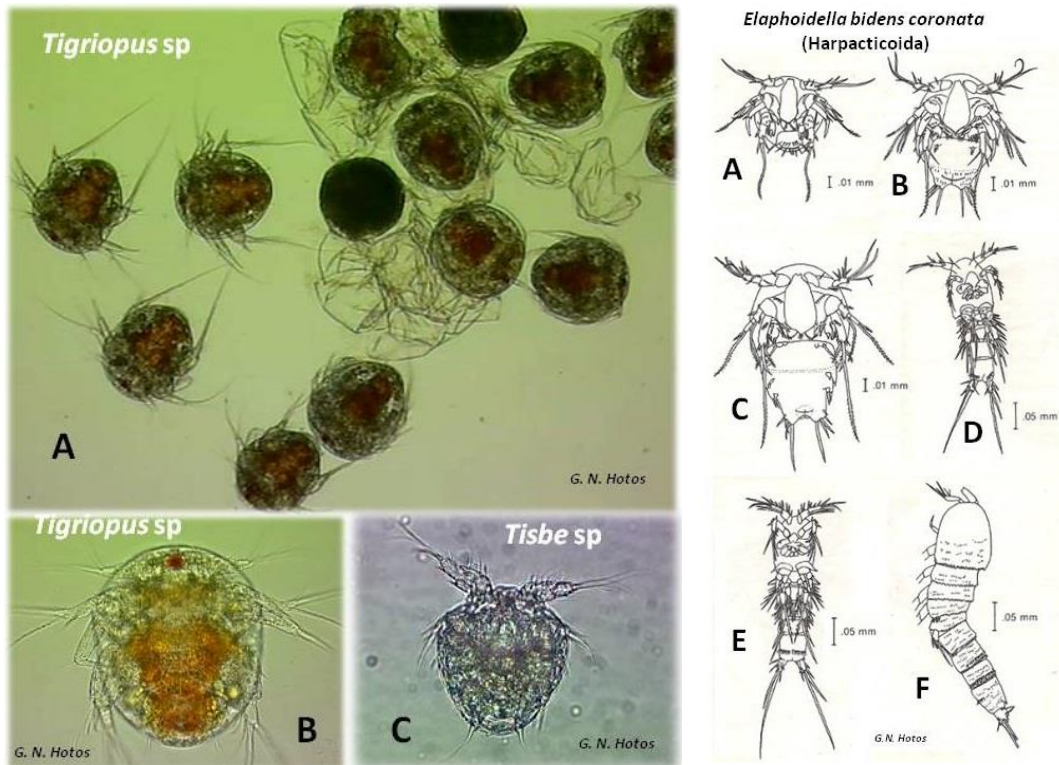
Κύκλος ζωής των κωπηπόδων (Σχήματα 18 - 25)

Τα μη παρασιτικά κωπήποδα (καλανοειδή, κυκλωποειδή, αρπακτικοειδή, κ.ά.) δεν παρουσιάζουν δραματικές αλλαγές στη μορφή του σώματός των κατά τον τρόπο που συμβαίνει στο φαινόμενο της "μεταμόρφωσης". Τα διαδοχικά στάδια ανάπτυξης των από τη γέννηση μέχρι την ενηλικίωση αποτελούν απλώς βήματα-στάδια στην αύξησή τους (Σχήμα 18). Έτσι τα αβγά εκκολάπτονται σε μικροσκοπική λάρβα (~50 μm) οβάλ σχήματος που ονομάζεται **ναύπλιος** ο οποίος αποτελείται από κεφάλι και πρωταρχική ουρά χωρίς να έχει σχηματίσει θώρακα ή ουρόσωμα (κοιλιακή χώρα). Σε αυτό το αρχικό στάδιο διαθέτει μόνο 3 ζεύγη εξαρτημάτων (1^ο & 2^ο ζεύγος κεραιών και κάτω γνάθο) τα οποία του χρησιμεύουν για κολύμβηση και θρέψη. Ο ναύπλιος από αυτό το αρχικό στάδιο που ονομάζεται ναυπλιακό (ναύπλιος 1 ή N1) υφίσταται 5 διαδοχικές εκδύσεις (μία περίπου κάθε 24 ώρες ανάλογα με τη θερμοκρασία) και αναπτύσσεται μέσω σταδίων που

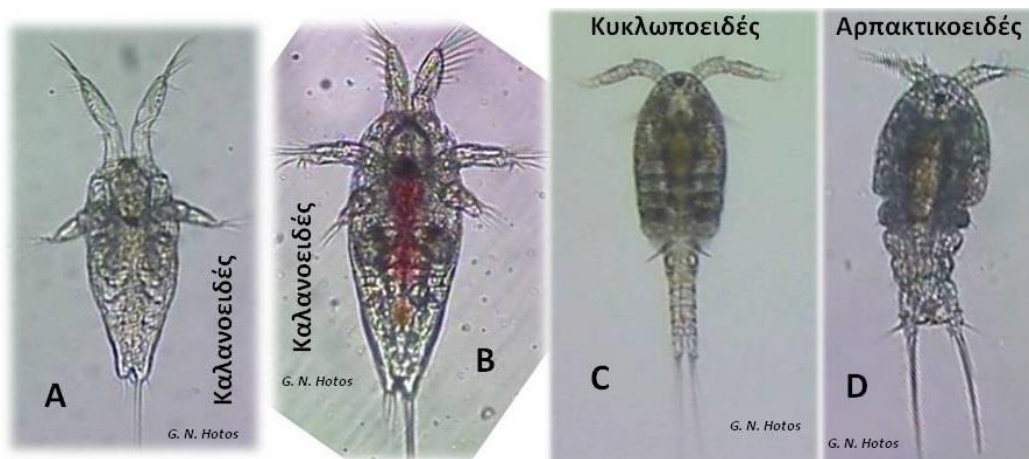
ονομάζονται N1, N2, N3, N4, N5 και N6 αποκτώντας όγκο καθώς τρέφεται με φυτοπλαγκτόν ήδη από το στάδιο N1, αναπτύσσοντας τα εξαρτήματά του με τον N6 ναύπλιο να διαθέτει 5 ζεύγη κεφαλικών εξαρτημάτων και 2 ζεύγη ποδιών. Ο N6 ναύπλιος τελικώς με την 6^η έκδυση μεταμορφώνεται σε **κωπηποδίτη**. Ο αρχικός κωπηποδίτης (στάδιο C1) ο οποίος αποκτά και 3^ο ζεύγος ποδιών έχει ήδη πάρει παρόμοιο αλλά ακόμα ατελές σχήμα με το ενήλικο. Μέσω διαδοχικών 5 εκδύσεων (στάδια C1, C2, C3, C4, C5 και C6) μεταμορφώνεται σε ενήλικο άτομο (στάδιο C6) ικανό για αναπαραγωγή. Ήδη από το στάδιο C1 ο κωπηποδίτης αρχίζει να μοιάζει με το ενήλικο άτομο καθώς το μετάσωμα αρχίζει να τμηματοποιείται και να εξελίσει τα 5 ζεύγη κολυμβητικών ποδιών και το ουρόσωμα μεγαλώνει και αυτό. Συνεπώς ανακεφαλαιώνοντας, δεν υπάρχουν απότομες αλλαγές μεταξύ των παραπάνω σταδίων της αύξησης αλλά μάλλον μάλλον μια σταδιακή αύξηση των τμημάτων του σώματος καθώς και ανάπτυξη των εξαρτημάτων από τη στοιχειώδη μορφή του σε πλήρως αναπτυγμένα. Η όλη διάρκεια της διαδικασίας ανάπτυξης από την εκκόλαψη του αβγού μέχρι το ενήλικο κωπήποδο ποικίλλει πάρα πολύ (από 1 εβδομάδα έως μήνες) ανάλογα με το είδος, την τροφή (ποιότητα, ποσότητα) και τη θερμοκρασία, π.χ. στο καλανοειδές γένος *Parvocalanus* διαρκεί περίπου 7 ημέρες στους 25 °C και 19 ημέρες στους 15 °C. Τα ενήλικα κωπήποδα δεν υφίστανται άλλη έκδυση για το υπόλοιπο της ζωής των η διάρκεια του οποίου ποικίλλει από περίπου 6 μήνες έως 1 έτος.



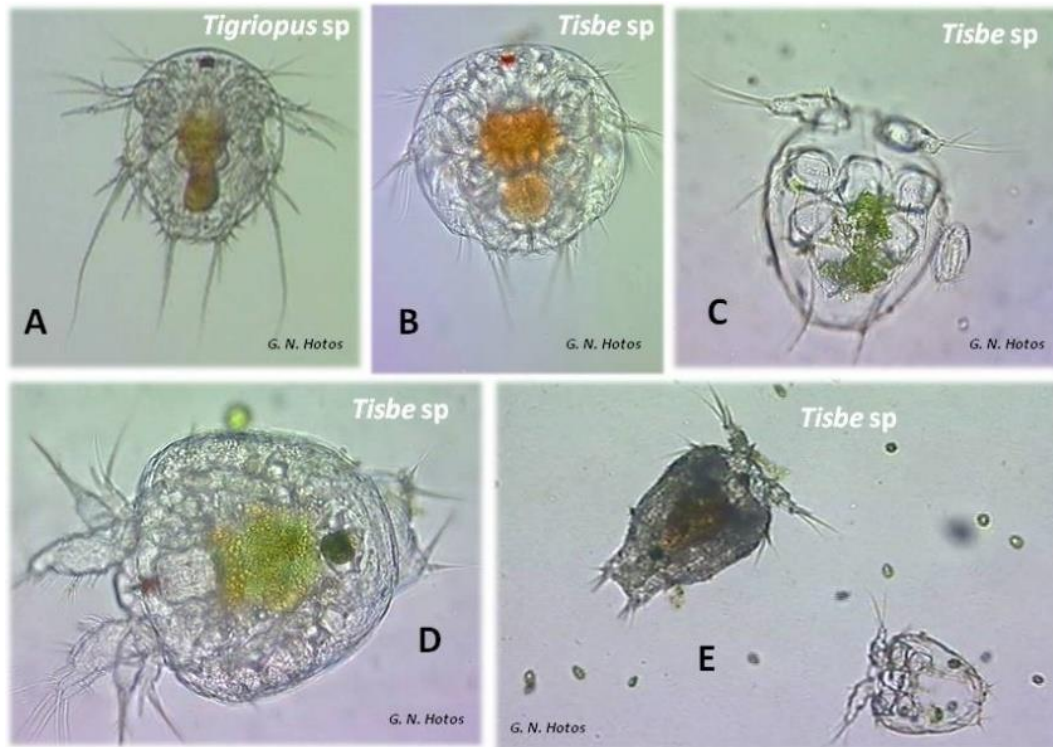
Σχήμα 18. Σχηματική αναπαράσταση του κύκλου ζωής ενός τυπικού καλανοειδούς κωπήποδου. Μετά την εκκόλαψη του εμβρύου από το αβγό προκύπτει ο ναύπλιος ο οποίος υφίσταται διαδοχικές εκδύσεις και αυξάνεται σε κωπηποδίτη ο οποίος με συνεχή αύξηση των μεταμερών του μετασώματος και ουροσώματος γίνεται ενήλικο (από Chafe J. διαδικτυακή πηγή: <https://slideplayer.com/slide/1737929/>, τροποποιημένο).



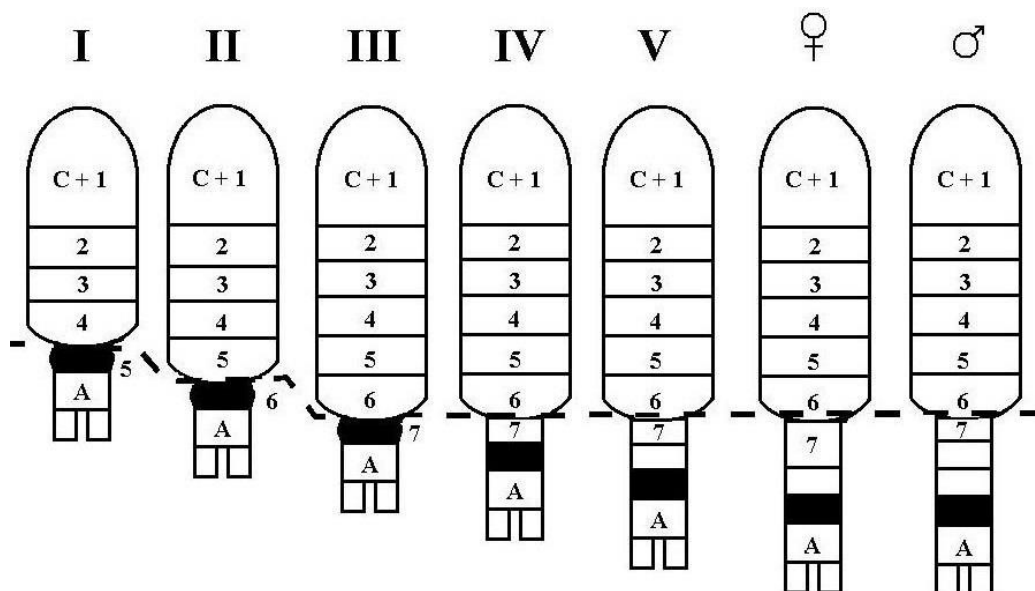
Σχήμα 19. Αριστερά στις φωτογραφίες φαίνονται: Στο **A** η εκκόλαψη των αβγών και η ελευθέρωση των ναυπλίων του αρπακτικοειδούς *Tigriopus*. Στα **B** και **C** οι μορφές των ναυπλίων στα αρπακτικοειδή *Tigriopus* και *Tisbe* αντίστοιχα με χαρακτηριστικά μεγαλύτερες κεραιές του 1^{ου} ζεύγους στο *Tisbe* (φωτογρ. Γ. Χώτος, 2018). Δεξιά στα σχήματα ένα άλλο αρπακτικοειδές είδος, **A**: εκκολαφθείς ναύπλιος, **B**: ναύπλιος N4, **C**: ναύπλιος N6, **D**: κωπηποδίτης C1, **E**: κωπηποδίτης C2, **F**: κωπηποδίτης C5 (από Barnes, 1980 τροποποιημένο).



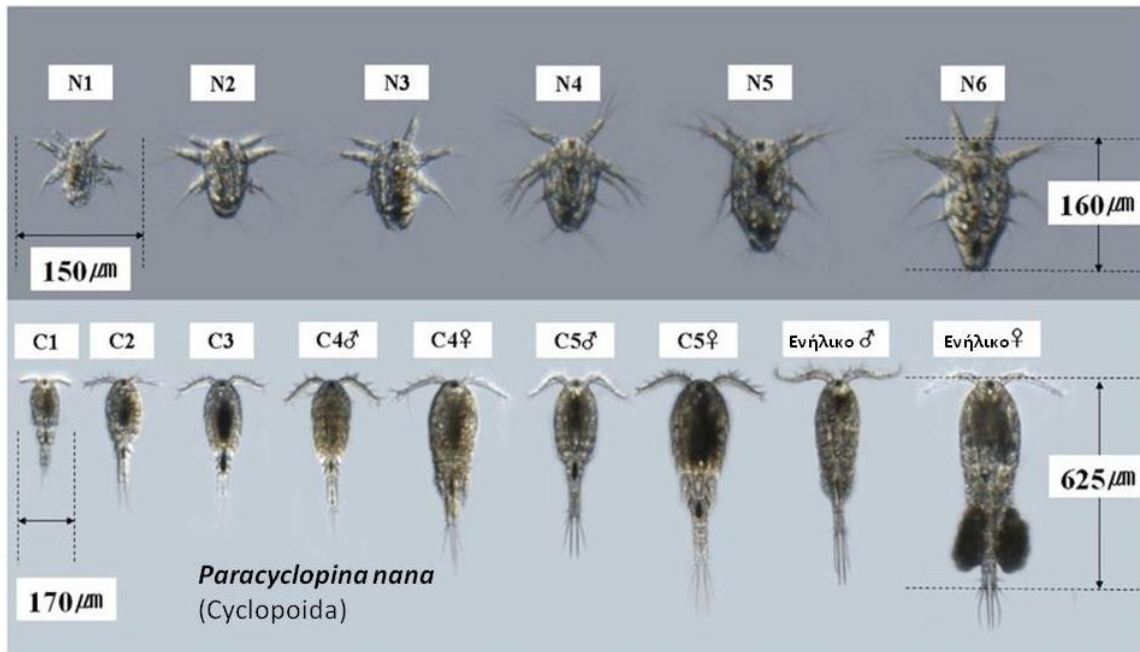
Σχήμα 20. Κοντινές όψεις ναυπλίων N2 (A) και N3 (B) ενός καλανοειδούς κωπηπόδου, κωπηποδίτης C4 (C) ενός κυκλωποειδούς και (D) ενός αρπακτικοειδούς (φωτογρ. Γ. Χώτος, 2017).



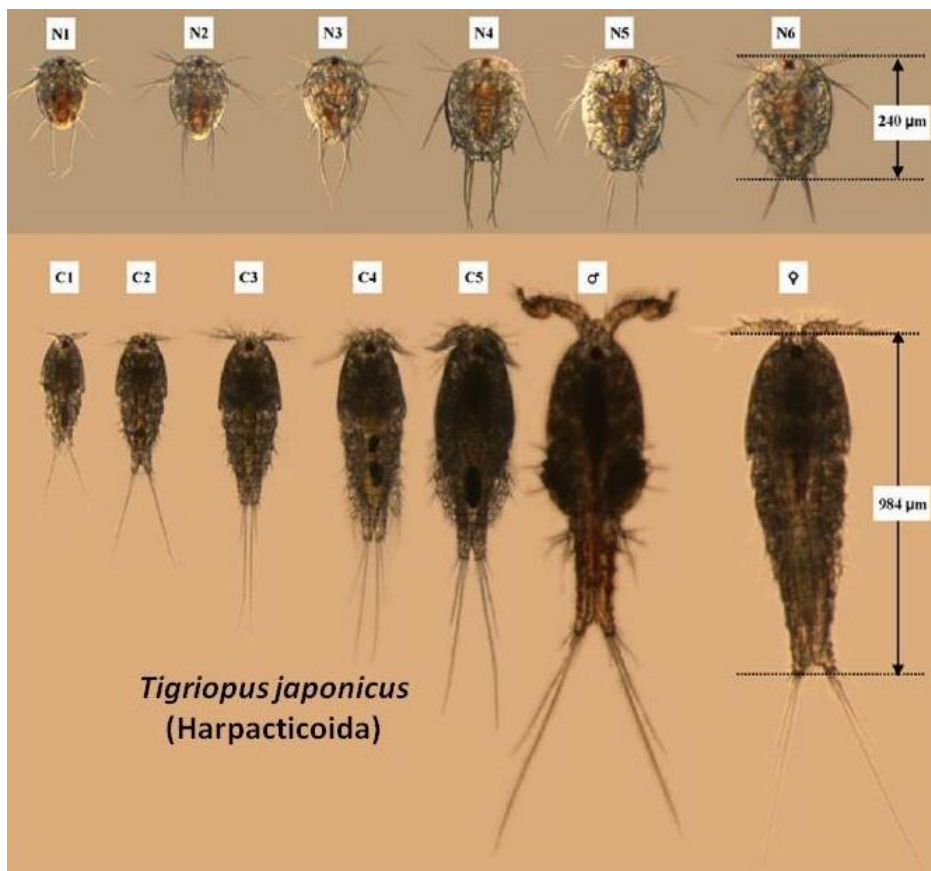
Σχήμα 21. Χαρακτηριστικές εικόνες των πρώτων σταδίων της ζωής κωπηπόδων. **A:** νεοεκκολαφθείς ναύπλιος (N1) *Tigriopus*, **B:** νεοεκκολαφθείς ναύπλιος (N1) *Tisbe*, **C:** απορριφθείς εξωσκελετός από έκδυση ναυπλίου N1 του *Tisbe*, **D:** Ναύπλιος N2 του *Tisbe* με εμφανές το καταναλωθέν φυτοπλαγκτόν στο εσωτερικό του, **E:** ναύπλιος N6 του *Tisbe* και δίπλα απορριφθείς εξωσκελετός ναυπλίου N2 (φωτογρ. Γ. Χώτος 2017).



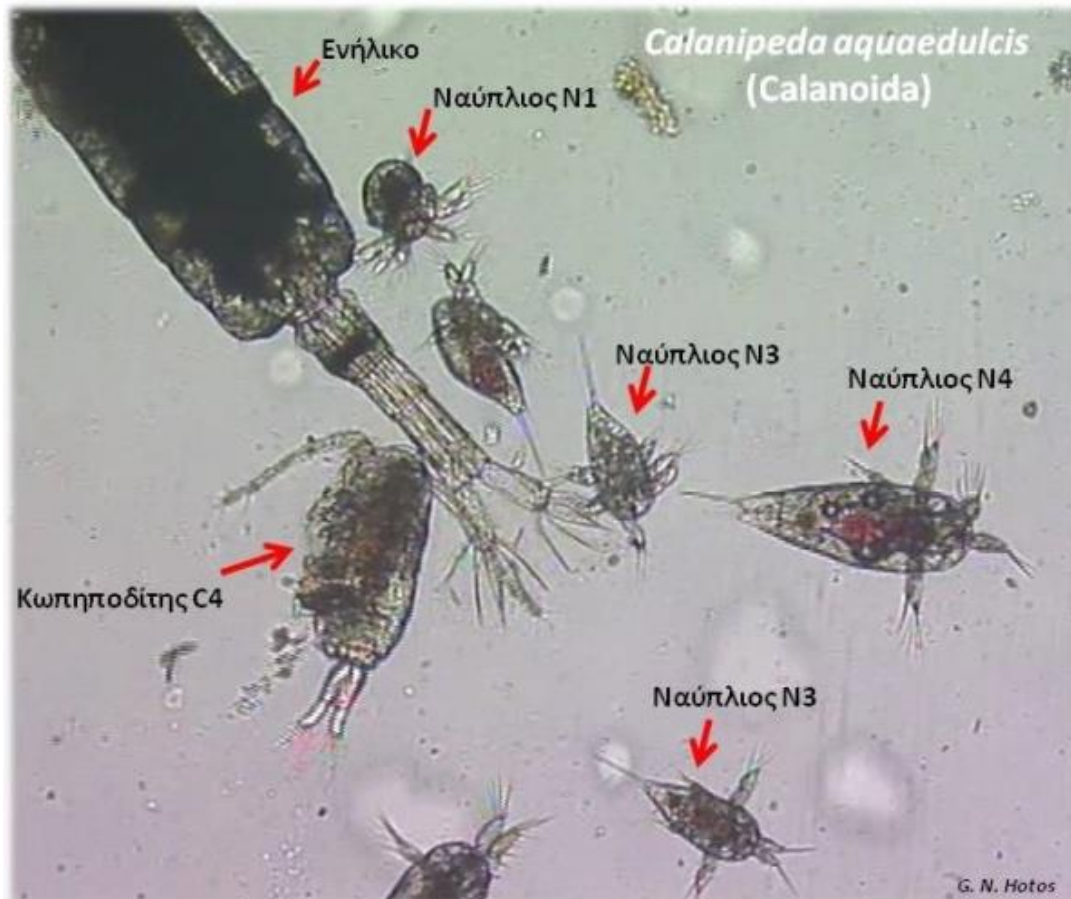
Σχήμα 22. Γενική σχηματική αναπαράσταση των σταδίων ανάπτυξης των κωπηποδιτών σε ένα καλανοειδές κωπήποδο. Φαίνονται οι διαδοχικές αναπτύξεις των τμημάτων του κεφαλοθώρακα (μετασώματος) και του ουροσώματος από τον κωπηποδίτη C1 (I) έως τον κωπηποδίτη C6 (VI) θηλυκού και αρσενικού ατόμου. Η διακεκομμένη γραμμή δείχνει το σημείο όπου ξεχωρίζει το ουροσώμα από το μετάσωμα. Η συμπαγής μαύρη λωρίδα δείχνει το νέο τμήμα που προέκυψε από την εκάστοτε προηγούμενη έκδυση. C+1 = κεφάλι + 1ος θωρακικός σωματίτης ενοποιημένοι. 2-7 = θωρακικοί σωματίτες (από Mauchline, 1998).



Σχήμα 23. Τακτοποιημένες φωτογραφικές απεικονίσεις στη σειρά και υπό κλίμακα των αναπτυξιακών σταδίων του κυκλοποειδούς κωπηπόδου *Paracyclops nana* (από Hwang et al, 2010).



Σχήμα 24. Τακτοποιημένες φωτογραφικές απεικονίσεις στη σειρά και υπό κλίμακα των αναπτυξιακών σταδίων του αρπακτικοειδούς κωπηπόδου *Tigriopus japonicus* (από Jung Soo Seo et al, 2007).



Σχήμα 25. Χαρακτηριστική φωτογραφία με άτομα διαφόρων σταδίων ανάπτυξης από καλλιέργεια πληθυσμού του καλανοειδούς κωπηπόδου *Calanipeda aquaedulcis*. Το συγκεκριμένο είδος χαρακτηρίζεται από μακρύ σχετικά με άλλα καλανοειδή ουρόσωμα (φωτογρ. Γ. Χώτος 2017).

Η οικολογική σημασία των κωπηπόδων

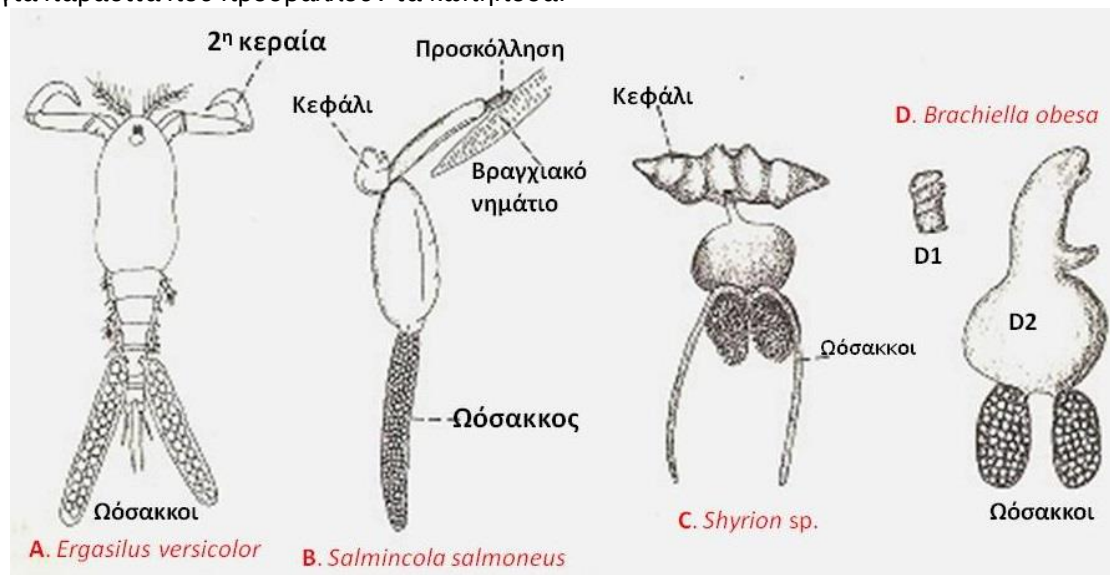
Τα κωπήποδα αποτελούν τη μεγαλύτερη από άποψη μάζας κατηγορία ετερότροφων οργανισμών στους ωκεανούς (ίσως και στον πλανήτη) αποκαλούμενα περιπαικτικώς "έντομα της θάλασσας". Κατακλύζουν τη στήλη του νερού, κυκλοφορούν μέσα στο ίζημα του βυθού, στους κοραλλιογενείς υφάλους, εκτεθειμένα για ώρες στον αέρα όταν υποχωρούν τα νερά με τις παλιρροιακές φάσεις, ανευρίσκονται ακόμα και στις πτυχώσεις της βαθιάς ωκεάνιας ράχης. Και στα γλυκά νερά όμως η παρουσία τους είναι παντού από λίμνες και ρυάκια έως λίμνες παγετώνων, από υπόγεια νερά έως βάλτους, από τις υγρές υπώρειες των δασών της βροχής έως τους σωρούς φύλλων που σαπίζουν στα δάση.

Ως είναι φυσικό τα κωπήποδα αποτελώντας το μεγαλύτερο ποσοστό του παγκόσμιου ζωπλαγκτού διαδραματίζουν σπουδαιότατο ρόλο στην παγκόσμια οικολογία και στον κύκλο του άνθρακα. Αποτελούν την κύρια τροφή των μικρών ψαριών (έχουν καταμετρηθεί περί τα 60.000 κωπήποδα στο στομάχι μιας ρέγκας) και του **κρίλ** που με τη σειρά του αποτελεί τη μοναδική τροφή των φαλαινών της Ανταρκτικής. Τα ναυπλιακά στάδια των κωπηπόδων είναι η βασική τροφή όλων των λαρβικών σταδίων των ψαριών και ως εκ τούτου η βάση επάνω στην οποία στηρίζεται η αλιευτική παραγωγή προς όφελος του ανθρώπου. Αν το κρίλ της Ανταρκτικής (*Euphasia superba*) είναι διαβόητο για τις τεράστιες

ζωοπλαγκτονικές μάζες που συγκροτεί, το ίδιο και περισσότερο συμβαίνει και με τα κωπήποδα των αρκτικών περιοχών (π.χ. *Calanus glacialis*) που κατακλύζουν τα νερά από την άνοιξη όταν οι πάγοι υποχωρούν. Συγκριτικά με το κριλ αλλά και με άλλους οργανισμούς που ανήκουν στους πρωτογενείς καταναλωτές των ωκεανών, τα κωπήποδα λόγω του μικρού τους μεγέθους και του γρήγορου ρυθμού ανάπτυξης των πληθυσμών τους συμβάλλουν μακράν των άλλων περισσότερο στη δευτερογενή παραγωγικότητα καθώς και στην μεταφορά στο βυθό του οργανικού άνθρακα (carbon sink). Μιλώντας για την απομάκρυνση του άνθρακα (carbon sequestration) αξίζει να σημειωθεί ότι τα επιφανειακά ευφωτικά στρώματα των ωκεανών συμβάλλουν περισσότερο από κάθε άλλο μέρος της Γης με ένα ρυθμό δέσμευσης περί τα 2 δισεκατομμύρια τόνων άνθρακα ανά έτος (περίπου το 1/3 των συνολικά ανθρωπογενών εκπομπών). Ετσι λοιπόν τα πλαγκτονικά κωπήποδα που τρέφονται νύχτα στα επιφανειακά νερά και μεταναστεύουν στα βαθύτερα κατά την ημέρα (στρατηγική αποφυγής θηρευτών επιτυγχανόμενη με τη μετατροπή των σωματικών ελαίων τους σε βαρύτερα λίπη), μέσω των απορριπτόμενων από τις εκδύσεις των εξωσκελετών τους, των περιττωμάτων τους και της κυτταρικής αναπνοής (μεταβολική ενέργεια) δημιουργούν τεράστιες ποσότητες νεκρής οργανικής ύλης (φυσικά ανθρακούχας) η οποία βυθιζόμενη μεταφέρει και εναποθέτει άνθρακα στα ιζήματα από τα οποία η ανακύκλωσή του για να γίνει διαθέσιμος για πρόσληψη από τους φωτοσυνθέτες παίρνει εκατοντάδες ή και χιλιάδες χρόνια.

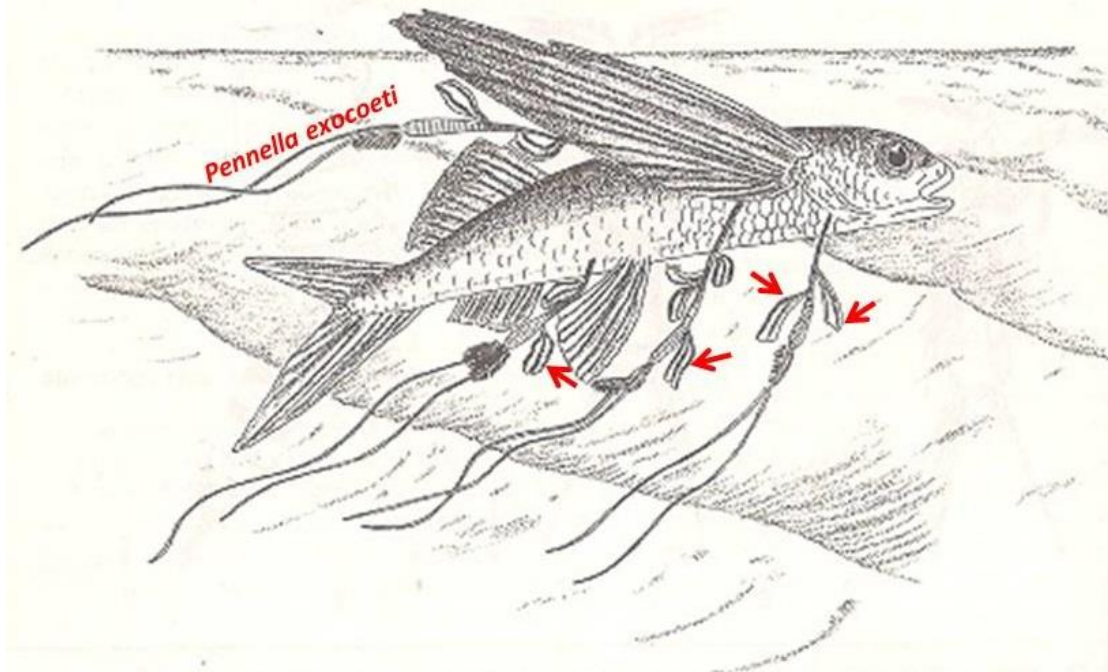
Παρασιτισμός στα κωπήποδα

Αν και ο σκοπός του παρόντος είναι να εστιαστεί στα πλαγκτονικά (με την ευρεία έννοια του όρου) κωπήποδα, δεν είναι σωστό να μην αναφερθούν και συνοπτικά στοιχεία για τα κωπήποδα που διαβιούν **παρασιτικώς** (και είναι πάρα πολλά αυτά) σε άλλα ζώα αλλά και για παράσιτα που προσβάλλουν τα κωπήποδα.



Σχήμα 26. Παρασιτικά κωπήποδα. **A:** *Ergasilus versicolor* (Cyclopoidea), παρασιτεί στα βράγχια των ψαριών των γλυκών νερών αγκιστρωμένο με τις ειδικά τροποποιημένες κεραίες του 2ου ζεύγους κεραίων. Μόνο το θηλυκό παρασιτεί. **B:** *Salmincola salmoneus* (Siphonostomatoida) ώριμο θηλυκό προσκολλημένο στα βράγχια του σολομού *Salmo salar*. **C:** *Sphyrion* sp. (Siphonostomatoida) το κεφάλι είναι χωμένο στην επιδερμίδα του ψαριού το υπόλοιπο σώμα αιωρείται στο νερό. **D:** *Parabradiella bispinosa* (Siphonostomatoida) D1 αρσενικό, D2 θηλυκό, παρασιτούν στα βράγχια του κόκκινου καπониού (από Barnes, 1980 τροποποιημένο).

Από τα παρασιτικά καρκινοειδή ζώα τα κωπήποδα κατέχουν τη μεγαλύτερη μερίδα. Αν και μεταξύ των κυκλωποειδών και αρπακτικοειδών κωπηπόδων υπάρχουν και λίγα παρασιτικά είδη, τα κωπήποδα που ανήκουν στις Τάξεις των Monstrilloida και Siphonostomatoida είναι αποκλειστικώς παρασιτικά με μεγάλη ποικιλία στη μορφολογία και στα χαρακτηριστικά του κύκλου ζωής των (Σχήμα 26). Οι πιο κοινοί ξενιστές των κωπηπόδων είναι τα ψάρια τόσο των αλμυρών όσο και των γλυκών νερών. Στα ψάρια τα κωπήποδα προσκολλώνται ως εκτοπαράσιτα στα βράγχια, στα πτερύγια ή γενικώς στη σωματική επιφάνεια (Σχήμα 27) γι' αυτό και τους έχει δοθεί η ονομασία "ψείρες των ψαριών". Εκτός από τα ψάρια τα κωπήποδα παρασιτούν ή και συμβιώνουν στο εσωτερικό του σώματος (ενδοπαρασιτισμός) και συγκεκριμένα στον πεπτικό σωλήνα των πολύχαιτων σκωλήκων, των χιτωνοφόρων και των δίθυρων μαλακίων. Επιπλέον κάποια κωπήποδα παρασιτούν σε άλλα καρκινοειδή.



Σχήμα 27. Παρασιτικά κωπήποδα *Pennella exocoeti* (Siphonostomatoida) προσκολλημένα στην επιδερμίδα του χελιδονόψαρου. Αξιοπρόσεκτο το τεράστιο μήκος των κωπηπόδων με τις πολύ μακριές ουραίες αποφύσεις-τριχίδια. Στο σώμα των κωπηπόδων είναι προσκολλημένα (κόκκινα βέλη) θυσσανόποδα (barnacles) του είδους *Conchoderma virgatum* (από Barnes, 1980 τροποποιημένο).

Η μορφολογία του σώματος των παρασιτικών κωπηπόδων είναι πολυπόικλη και πάντως έντονα τροποποιημένη συγκριτικά με τα ελεύθερης διαβίωσης κωπήποδα. Πάντως υπάρχουν και ορισμένα παρασιτικά κυκλωποειδή είδη σαν κι' αυτά που ζουν κοινοβιακώς αλλά χωρίς προσκόλληση στο φάρυγγα των χιτωνόζων ή προσκολλημένα στα βράγχια των ψαριών (π.χ. *Ergasilus versicolor*) στα οποία το σχήμα του σώματος λίγο-πολύ συμβαδίζει με την τυπική μορφολογία των πλαγκτονικών μη παρασιτικών κωπηπόδων. Στο άλλο άκρο υπάρχουν εκτοπαρασιτικά και ενδοπαρασιτικά κωπήποδα τόσο έντονα σωματικώς τροποποιημένα και αλλόκοτα που δεν θυμίζουν σε τίποτα τα πλαγκτονικά. Σε αυτά η τμηματοποίηση του σώματος είτε είναι ελάχιστη ή απύσχη, τα εξαρτήματα νανισμένα ή απόντα και το σώμα εν γένει σκωληκοειδούς μορφής. Τα εξαρτήματα χρησιμοποιούνται για να εξυπηρετούν την προσκόλληση στον ξενιστή όπως τα αγκιστροειδώς τροποποιημένα θωρακικά πόδια στα ενδοπαρασιτικά κυκλωποειδή του εντερικού σωλήνα των χιτωνόζων

ή οι αγκιστροειδώς διαμορφωμένες κεραιές του 2^{ου} ζεύγους στα είδη του *Ergasilus*. Σε ορισμένα παρασιτικά κωπήποδα της Τάξης Siphonostomatoida ένας ειδικός αδένας στο εμπρόσθιο μέρος του κεφαλιού παράγει μια διόγκωση και ένα νήμα για να προσκολλάται και συγκρατείται το παράσιτο στα βράγχια των ψαριών και κατόπιν με μια δεύτερη διόγκωση να αγκιστρώνεται εκεί η άνω γνάθος του κωπηπόδου. Γενικώς στα εκτοπαρασιτικά κωπήποδα τα κεφαλικά και στοματικά εξαρτήματα, κεραιές, χειλοειδή, γνάθοι και γναθοπόδια χρησιμοποιούνται από κοινού ως όργανο διάτρησης, προσκόλλησης και απομύζησης των υγρών του ξενιστή.

Στα ενδοπαρασιτικά κωπήποδα πάλι, τα στοματικά εξαρτήματα έχουν εξαφανιστεί και οι θρεπτικές ουσίες του ξενιστή απορροφώνται διά μέσου ενός (ή και περισσότερων) απλού προεκταμένου σωλήνα όπως π.χ. συμβαίνει με τους ναυπλίους του *Monstrilla anglica* (Monstrilloida) που ενδοπαρασιτούν στα αιμοφόρα αγγεία των πολυχαιτων. Άλλες ακραίες καταστάσεις παρασιτισμού περιλαμβάνουν περιπτώσεις όπως του κυκλωποειδούς *Xenocoeloma brumpti* που παρασιτεί επιδερμικά στους πολύχαιτους και όπου το εμπρόσθιο μέρος του σώματος έχει το άνοιγμά του τρυπωμένο στο σώμα του πολύχαιτου απορροφώντας υγρά από την εσωτερική του κοιλότητα ενώ το απέναντι μέρος του έχει άνοιγμα προς το εξωτερικό του πολύχαιτου. Συνάμα όλο το σώμα του κωπηπόδου αυτού περιβάλλεται από το επιθήλιο του πολύχαιτου-ξενιστή. Κατά γενική θεώρηση τα θηλυκά των παρασιτικών κωπηπόδων είναι πιο πολύ διαμορφωμένα για παρασιτική διαβίωση απ' ό,τι τα αρσενικά. Σε μερικά είδη μάλιστα το αρσενικό δεν παρασιτεί καθόλου και επιδεικνύει την τυπική κωπηποδική μορφή.

Στα περισσότερα είδη των παρασιτικών κωπηπόδων μόνο τα ενήλικα άτομα διάγουν παρασιτική ζωή ενώ τα ναυπλιακά και κωπηποδικά στάδια είναι ελεύθερης διαβίωσης. Η επαφή με τον ξενιστή όμως μπορεί να γίνει σε οποιοδήποτε στάδιο και το κωπήποδο συνεχίζει κανονικά τις εκδύσεις του και σταδιακά αποκτά τις μετατροπές που θα του επιτρέψουν ως ενήλικο να παρασιτήσει. Το πιο χαρακτηριστικό παράδειγμα ίσως του πολυποίκιλου κύκλου ζωής είναι του παρασιτικού κωπηπόδου *Salmincola salmoneus* (Siphonostomatoida) που παρασιτεί στα βράγχια του σολομού των Ευρωπαϊκών νερών. Ενώ έχει ένα τυπικό κωπηποδικό κύκλο ζωής, όταν οι σολομοί εισέρχονται στις εκβολές των ποταμών για να μεταναστεύσουν προς τα ανάντη των ποταμών, οι κωπηποδίτες σταδίου C1 προσκολλώνται στα βράγχια των ψαριών με τη βοήθεια μιας τροποποιημένης 2^{ης} άνω γνάθου των. Ο κωπηποδίτης συνεχίζει κατόπιν κανονικά τις εκδύσεις του και σχηματίζει πρώτα ώριμα αρσενικά τα οποία βρίσκουν και συνουσιάζονται με ανώριμα θηλυκά. Κατόπιν το αρσενικό πεθαίνει ενώ το θηλυκό μεταφέροντας τη σπερματοθήκη του αρσενικού σταδιακά ωριμάζει και με την τελευταία του έκδυση γίνεται γεννητικώς λειτουργικό. Συνάμα προσκολλάται μόνιμα στα βράγχια του ψαριού με τη βοήθεια της 2^{ης} άνω γνάθου του. Κατόπιν σχηματίζει τεράστιους μακρούς ωόσακκους (μέχρι και 10 mm) από όπου εκκολάπτονται εκατοντάδες πελαγικοί ναύπλιοι κατά "φουρνιές".

Υπάρχουν όμως και περιπτώσεις παρασιτισμού όπως αυτές των κωπηπόδων της Τάξεως Monstrilloida κατά τις οποίες μόνο οι ναύπλιοι πρώτου σταδίου (N1) παρασιτούν σε πολύχαιτους ή γαστερόποδα. Κατά το συγκεκριμένο παρασιτισμό ο νεο-εκκολαφθείς ναύπλιος εντοπίζει ένα πολύχαιτο ή γαστερόποδο ξενιστή και τρυπώνει στο σώμα τους. Εσωτερικώς κατόπιν ο ναύπλιος ατροφεί τόσο πολύ που χάνει όλα τα τυπικά κωπηποδικά γνωρίσματα. Τρεφόμενος από τον ξενιστή μεγαλώνει και όταν αποκτήσει το κατάλληλο μέγεθος με μία έκδυση απελευθερώνεται ως πλαγκτονικό ενήλικο χωρίς όμως στοματικά

εξαρτήματα ή πεπτικό σωλήνα με μόνη αποστολή να διεξάγει την αναπαραγωγική διαδικασία για να προκύψουν ναύπλιοι οι οποίοι θα γίνουν νέα παράσιτα κ.ο.κ.

Εκτός όμως από το να είναι παράσιτα άλλων ζώων τα κωπήποδα υφίστανται και αυτά παρασιτισμό από άλλους οργανισμούς. Αν το γενικό πρότυπο που συμβαίνει στη φύση είναι ο ξενιστής να έχει πολύ μεγαλύτερο μέγεθος από τον παρασιτώντα οργανισμό (και αυτό είναι λογικό), τότε τα παράσιτα των κωπήποδων δεν μπορεί παρά να είναι κάποια πρώτιστα (φύκη ή πρωτόζωα) και όντως αυτό συμβαίνει. Η πιο χαρακτηριστική (και κοινή συνάμα) περίπτωση παρασιτισμού στα κωπήποδα είναι αυτή του δινομαστιγωτού μικροφύκου *Blastodinium* spp. στο πεπτικό σύστημα των ενήλικων θαλασσινών κωπήποδων (π.χ. καλανοειδές *Calanus finmarchicus*) και των δύο φύλων. Η προσβολή από το δινομαστιγωτό συμβαίνει με την κατανάλωσή από τους ναυπλίους δινοσπορίων που αιωρούνται στο νερό μετά το σχηματισμό τους κατά την πολλαπλή κυτταρική διαίρεση του *Blastodinium*. Το καταναλωθέν δινοσπόριο δεν υφίσταται πέψη και μεγαλώνει στον πεπτικό δίαυλο του ναυπλίου σχηματίζοντας με πολλαπλές κυτταρικές διαιρέσεις ένα μεγάλο τροφοβλάστη αποτελούμενο από χιλιάδες κύτταρα. Ο τροφοβλάστης έχει πρασινωπή απόχρωση λόγω των χλωροπλαστών των κυττάρων του αν και αυτά δεν βασίζονται τόσο στη φωτοσύνθεση όσο στις οργανικές ουσίες που απορροφούν από το κωπήποδο για να καλύψουν τις ενεργειακές τους ανάγκες. Ο ώριμος τροφοβλάστης κάποια στιγμή διαρρηγνύεται και τα δινοσποριακά κύτταρα αποβάλλονται από το εδρικό άνοιγμα του κωπήποδου. Ως είναι φυσικό η επίδραση του παρασιτικού αυτού δινομαστιγωτού είναι αρνητική για τον ξενιστή του (χωρίς να είναι θανατηφόρα) καθώς του στερεί θρεπτικές ουσίες και έτσι το μολυσμένο κωπήποδο παρουσιάζει μειωμένη αύξηση, κακή ανάπτυξη των γονάδων του και εν γένει μειωμένο μεταβολισμό. Μια άλλη περίπτωση παρασίτωσης στα κωπήποδα η οποία μάλιστα έχει επιπτώσεις και στον άνθρωπο, είναι αυτή των κωπήποδων του γλυκού νερού του Γένους *Cyclops* κατά την οποία τα κωπήποδα αποτελούν τον ενδιάμεσο ξενιστή του νηματώδους σκώληκα *Dracunculus medinensis* ο οποίος προσβάλλει το μυϊκό σύστημα του ανθρώπου δημιουργώντας επιδερμικές επώδυνες κύστεις-πληγές. Άνθρωποι που πίνουν ακατέργαστο νερό που περιέχει αυτά τα κωπήποδα μπορεί να προσβληθούν από το παράσιτο αυτό. Εξυπακούεται ότι σε αναπτυσσόμενες χώρες με αποτελεσματικό σύστημα κατεργασίας του οικιακού νερού τέτοιο πρόβλημα δεν υφίσταται.

Χρήσεις των κωπήποδων από τον άνθρωπο

Οι χομπίστες των θαλασσινών ενυδρείων χρησιμοποιούν ευρέως τα κωπήποδα ως εξαιρετικής ποιότητας ζωντανή (ή και αποξηραμένη) τροφή για τα ενυδρειακά ψάρια. Επίσης οι ναύπλιοι των κωπήποδων αποτελούν εξαιρετική τροφή για τις λάρβες των ψαριών κατά την ελεγχόμενη αναπαραγωγή τους. Επιπλέον στα ενυδρεία τα κωπήποδα καταναλώνουν την άχρηστη οργανική ύλη που συσσωρεύεται και επιπλέον βοηθούν στην απαλλαγή από τα υπερβολικά σε ποσότητα μικροφύκη που ενίοτε αναπτύσσονται λόγω των ευνοϊκών συνθηκών. Στις ιχθυοκαλλιέργειες καταβάλλονται πολλές προσπάθειες για τη μαζική παραγωγή ναυπλιακών σταδίων κωπήποδων καθώς αποτελούν εξαιρετική τροφή για τις λάρβες των ψαριών λόγω της ιδανικής περιεκτικότητάς των ποσοτικώς και ποιοτικώς στα απαραίτητα πολυακόρεστα λιπαρά οξέα. Τα κυκλωποειδή κωπήποδα των γενών *Mesocyclops* και *Macroscyclops* είναι θηρευτικά και επιτίθενται και καταναλώνουν τις λάρβες των κουνουπιών *Aedes aegypti*, απαλλάσσοντας έτσι πηγάδια ή δεξαμενές

αποθήκευσης πόσιμου νερού από τα έντομα αυτά που μεταφέρουν επικίνδυνες για τον άνθρωπο ασθένειες σε χώρες όπως π.χ. το Βιετνάμ.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Barnes, D. R., 1980. Invertebrate Zoology. Holt-Saunders Int. Ed. ISBN4-8337-0001-8. 1089 pages.

Eckelbarger, K. & Eckelbarger, P. 2005. Oogenesis in calanoid copepods. Invertebrate Reproduction and Development, 47(3):167-181. DOI: 10.1080/07924259.2005.9652157.

Fenwick, G., 2007. Quick guide to free-living orders of New Zealand freshwater copepoda. Niwa Taihoro Nukurangi.

Hwang, D.S., Lee, K.W., Han, J., Park, H.G., Lee, J., Lee, Y.M. & Lee, J.S., 2010. Molecular characterization and expression of vitellogenin (Vg) genes from the cyclopoid copepod, *Paracyclops nana* exposed to heavy metals. Comp. Biochem. Physiol., 151C, 360–368 (15).

Jung Soo Seo, Kyun-Woo Lee, Jae-Sung Rhee, Jae-Seong Lee, Dae-sik Hwang, Young-Mi Lee, Heum Gi Park, 2007. In-Young Ahn. Environmental stressors (salinity, heavy metals, H₂O₂) modulate expression of glutathione reductase (GR) gene from the intertidal copepod *Tigriopus japonicus*. Aquatic Toxicology, 80(3):281-9. DOI: 10.1016/j.aquatox.2006.09.005.

Khodami, Sahar, J., Vaun McArthur, Leocadio Blanco-Bercial & Pedro Martinez Arbizu, 2017. Molecular Phylogeny and Revision of Copepod Orders (Crustacea: Copepoda). Scientific Reports, 7: 9164. DOI:10.1038/s41598-017-06656-4.

Mauchline, J., 1998. Advances in Marine Biology: The Biology of Calanoid Copepods. San Diego, Academic Press.

Prusova, I., Smith, L. S. & Popova, E., 2012. Calanoid Copepods of the Arabian Sea Region. Sultan Qaboos University-Academic Publishing Board. 240 pp.

Rose, M. (1933). Faune De France: Copéodes Pélagiques. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. Office Central De Faunistique.

Shiel, J. R., 1995. Guide to identification of rotifers, cladocerans and copepods from Australian inland waters. Co-operative research centre for freshwater ecology, identification guide No. 3. Taxonomy workshop, Murray-Darling freshwater research centre, Albury, 8-10 Feb. 1995.

Stoch, F., 2007. Copepods colonising Italian springs. In: Cantonati M., Ber-tuzzi E. & Spitale D., The spring habitat: biota and sampling methods. Museo Tridentino di Scienze Naturali, Trento: 217-235.

Tanaka Otohiko, 1969. Copepods, in:F. E. Firth (editor) The encyclopedia of marine resources. Van Nostrand Reinhold Company. 740 pages.

Wikipedia. <https://en.wikipedia.org/wiki/Copepod>.