**ПИТАНИЕ водных животных**

**Определение.** Питание – обеспечение себя органической пищей для жизнедеятельности. Включает, при необходимости, поиск и захват пищи, ее поглощение и переваривание.

**Биологический смысл.** Для животных, не способных к синтезу органических веществ из неорганических, пища служит как источником энергии (энергетический обмен), так и строительным материалом для наращивания собственной биомассы (пластический обмен). Соответственно, для энергетического обмена оптимальным является полное разложение органических молекул на воду и углекислоту (что обычно и происходит, с помощью кислорода и ряда ферментов, в ходе так называемого цикла Кребса). Для пластического обмена молекулы пищи проходят частичное разложение (главным образом до органических мономеров – аминокислот, глюкозы, жирных кислот и т.п.), после чего встраиваются в полимеры собственного тела. Заметим, что обеспечению своего питания большинство животных отдают львиную долю своего времени и сил, и их облик (а нередко и план строения) во многом обусловлен именно способом добычи пищи.

# Методы изучения питания животных

Это уже проблема не гидробионтов, а наша. Кстати, до сих пор набор имеющихся методов исследования оставляет желать много лучшего, так что наши знания о питании животных, мягко говоря, не исчерпывающи. А скорее отрывочны. Что же мы умеем.

1. Изучение содержимого кишечника животного. Наиболее обычный способ, доступный даже при работе с давно зафиксированными пробами. Однако, часто дает неполные представления о составе и особенно соотношении разных видов пищи. В измельченном и полупереваренном содержимом кишечника хорошо узнаются твердые фрагменты – головы и ноги насекомых, панцири рачков, створки диатомей и т.п. А вот мягкие остатки (мелкий детрит, бактерии) и тем более исходно полужидкая пища уже практически не узнаваемы. Поэтому нередко изучаемые таким образом животные кажутся гораздо более специализированными хищниками или альгофагами, чем на самом деле. Возможны даже такие коллизии: кишечник хищной нематоды, поедающей инфузорий, набит створками диатомей, которых ели эти инфузории; от самих же инфузорий ничего узнаваемого не остается. Так что все непросто. Добавим: специалисты, скажем, по рыбам, изучающие их питание, обычно не сильны в определении насекомых по их фрагментам – для этого нужны совсем другие специалисты.

2. Содержание изучаемого животного на разных «чистых» видах пищи. Это удобно делать для мелких видов, легко содержимых в лаборатории. Например, одной группе испытуемых в банку запустили рачков, другой – водорослей, третьей – листьев опавших и т.п. Потом смотрим, какая группа будет активно питаться и процветать, а какие – постепенно сходить на нет. Правда, в лаборатории трудно изобразить все возможные кормовые варианты, но кое-что такой метод дает. Часто оказывается, что поставленная в безвыборную ситуацию особь начинает «есть что дают» и неплохо с этим справляется. Тогда данный вид предстает весьма всеядным – на самом деле более всеядным, чем в природе, где он, как правило, может выбирать из нескольких видов пищи. Но зато расширяются представления о потенциальных возможностях вида.

3. Если организм достаточно велик и нагляден (как рыбы или речной рак, например), можно предлагать ему разные виды пищи в аквариуме на выбор и наблюдать пищевые предпочтения (а также способ добывания пищи) напрямую. Мелких организмов иногда выпасают прямо под бинокуляром в чашке Петри. Но тоже не факт, что удастся воспроизвести природную ситуацию – доступность разных кормов в природе неодинакова, и это тоже влияет на пищевые предпочтения.

Например, тот же речной рак при случае наиболее охотно ест падаль, но в ее отсутствие охотится на мелких беспозвоночных, а при неудачной охоте – копается в детрите, поедает макроводоросли и т.п. Понятно, что все три описанных выше метода, скорее всего, дадут нам разную картину: метод 1 обнаружит в кишечнике кусочки ракушек и насекомых (которые там лучше всего сохраняются); метод 2 сочтет рака практически всеядным; метод 3 сочтет его падальщиком (если экспериментатор догадается подобрать вкусную для рака падаль).

4. Вспомогательную, но существенную роль играет морфологический метод – интерпретация питания животного по строению его ротового и двигательного аппарата. Она дает хорошие результаты, если уже изучено питание достаточного ряда видов данной группы, и интерпретатор обладает приличным сравительным материалом. Например, если мы знаем, как использует свои фильтрующие веера один вид личинок мошек, мы можем легко предположить, что и другие виды мошек с такими же веерами будут питаться сходным образом. Но, видя у одного из этих видов щетинки втрое толще, а их число – вдвое меньше, мы уже должны проверять – не перешел ли он с питания микроводорослями на, например, детрит. Ну и так далее.

# Основные варианты пищи и стратегии питания

В водоемах существует несколько источников пищи, каждый из которых подразумевает один или несколько способов его добычи. Жизнь достаточно разнообразна, чтобы реализовать все более или менее разумные варианты, причем несколькими, конкурирующими в этой нише таксонами животных. Мы сведем их в таблицу.

Таблица. Разнообразие пищи и способов питания водных животных.

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| **Пища** | Способ питания | **Примеры** |
| Микропланктон  и мелкая органическая взвесь | Фильтрация | Двустворки Мошки  Ручейники Hydropsychidae  Cladocera Calanoida Губки  Мшанки Брахиоподы |
| Седиментация | Коловратки  Полихеты Sabellidae  Морские лилии Офиуры |
| Фитоперифитон | Соскребание | Брюхоногие  Хитоны Морские ежи  Головастики Ranidae |
| Макрофиты | Пастьба | Брюхоногие  Жуки Chrysomelidae |
| Детрит мелкий | Собирание | Брюхоногие  Ручейники Limnephilidae  Harpacticoida  Нематоды  Олигохеты Tubificidae  Клопы Corixidae  Chironomidae |
| Детрит грубый | Разгрызание | Веснянки  Бокоплавы Gammaridae  Ракообразные Asellidae |
| Другие животные | Преследование | Кальмары Рыбы  Жуки Dytiscidae |
| Поиск | Веснянки Perlidae  Вислокрылки Sialidae  Турбеллярии Tricladida  Брюхоногие Naticidae |
| Засада-хватание | Медузы Стрекозы  Клопы Notonectidae |
| Питание падалью | Крабы  Ручейники Molannidae  Harpacticoida |
| Паразитирование | Пиявки  Нематоды Сосальщики  Волосатики |
| Выделения симбионтов | Содержание симбионтов | Кораллы  Погонофоры |
| Растворенная органика | Поглощение из среды | Большинство простейших |

**Микрофаги-фильтраторы.** Питание микроскопическими взвешенными в воде частицами (бактериями, простейшими и водорослями – живыми или мертвыми) связано для животных с одной существенной проблемой: концентрирования и собирания этих частиц (очень мелких для большинства животных, даже беспозвоночных). Большая часть способов концентрирования фитопланктона себе в рот называется фильтрацией. Она практически всегда достигается пропусканием воды через сетчатые или клейкие органы тела с большой поверхностью (чаще всего эти же поверхности являются дыхательными). Часто фильтрующие органы снабжены слизисто-речничными поверхностями, которые умеют транспортировать ко рту захваченные из воды частицы; либо эти органы (как разного рода щупальца) сами умеют подносить добычу ко рту.

Самый экономичный вариант – так называемая пассивная фильтрация, когда фильтрующие органы прямо омываются течением. Так фильтруют речные прикрепленные животные (личинки мошек Simuliidae и ручейников Hydropsychidae, Polycentropodidae), а в море – усоногие рачки (морские желуди и уточки), некоторые кораллы и морские лилии. В стоячих водах требуется активная фильтрация – нагнетание воды через себя (или плавание через воду). Так делают почти все двустворчатые моллюски, губки, ветвистоусые ракообразные.

Один из близких к фильтрации вариантов питания – седиментация, когда сидячий на дне организм питается оседающими из толщи воды частицами, и обычно сам подгребает к себе эти оседающие потоки, соответствующим образом направляя воду. В основном на дно оседают не живые водоросли, а мертвые тела (частицы) различной природы – то, из чего на дне образуется детрит.

Для истинных альгофагов (специализирующихся на питании именно одноклеточными водорослями) существует и вторая существенная проблема – разгрызание обычно твердых клеток водорослей. Для этого служит специальный твердый челюстной аппарат; реже – хрянящиеся в недрах пищеварительной системы песчинки. Так или иначе (кстати, не всегда понятно – как именно), но альгофаги справляются и с этой задачей. Кто не справляется, работает детритофагом.

Заметим, что жизненные формы фильтраторов очень различны – от мелких и подвижных планктонных рачков до малоподвижных двустворчатых моллюсков и прикрепленных радиально-симметричных кишечнополостных и иглокожих.

**Альгофаги-соскребатели.** Для питания водорослями, обрастающими плотные субстраты, требуется иной тип приспособлений. Прежде всего, это скребущий орган, способный отодрать перифитон от камня и, по возможности, максимально измельчить его для последующего переваривания. Во-вторых, организм, сидящий на камне и методично скребущий его поверхность, должен сам быть хорошо защищен (со спины), в противном случае он станет добычей любого хищника. Наиболее известная группа, освоившая эту экологическую нишу как в морях, так и в пресных водах – брюхоногие моллюски, имеющие специальный скребущий аппарат (радулу и челюсти) и защитную спинную раковину. Кроме них, в морских сообществах соскребателями выступают низшие моллюски – хитоны, многие морские ежи и некоторые ракообразные, а в пресноводных – многие ручейники (Limnephilidae, Goeridae, Glossosomatidae, Apataniidae) и поденки (Heptageniidae, Baetidae). Причем поденки, в отличие от панцирных и малоподвижных моллюсков и ручейников, спасаются от врагов бегством в укрытие.

**Фитофаги**. Питание живыми макрофитами (цветковыми растениями и морскими макроводорослями) требует, с одной стороны, тех же грызуще-скребущих систем, что и питание перифитоном, но ставит и дополнительные условия. Макрофиты защищают клетки мощными целлюлозными оболочками; а переваривать целлюлозу для большинства животных довольно проблематично, в силу отсутствия у большинства таксонов нужных ферментов. Поэтому питание живыми растениями – довольно сложная стратегия, доступная далеко не всем. Известны следующие основные пути решения этой проблемы.

Брюхоногие моллюски (по крайней мере некоторые) все же вырабатывают ферменты для расщепления целлюлозы, и могут честно поедать макрофиты – в море, в пресных водах и на суше.

Более известный путь – содержание в собственном кишечнике бактерий, умеющих разлагать целлюлозу, и дальнейшее употребление в пищу этих бактерий. Лучше всего с этим справляются травоядные млекопитающие, имеющие большой объем кишечника, постоянно высокую температуру тела и возможность переваривать пищу подолгу (в силу, кстати, относительно замедленного метаболизма). Кроме того, симбионтами пользуются многие жуки-фитофаги, тараканы, термиты, а в море – некоторые морские ежи.

Возможно также механическое (например, с помощью челюстей) разгрызание отдельных целлюлозных клеток, с дальнейшим употреблением только их содержимого. Проблема в том, что клетки мелки, и разжевать их все проблематично. Неразгрызенные клетки и вся целлюлоза (обычно 60-80% пищи) выбрасывается с фекалиями. Этот неэкономичный путь, в условиях изобилия самой растительной биомассы, применяется гусеницами, кузнечиками, листоедами и отчасти брюхоногими моллюсками.

Прокалывание тканей растений и высасывание хоботком межклеточного содержимого. Применяется главным образом тлями; среди водных животных, кажется, не распространено. Однако, некоторые нематоды сами живут в межклеточных щелях растений, таким образом паразитируя в них.

**Разгрызатели.** Грубый детрит отличается тем, что в рот его не положишь, и для поедания его требуется грызть на мелкие кусочки. Так что в целом детритофаги-разгрызатели имеют примерно те же проблемы и приспособления, что и фитофаги. Однако, им помогают микроорганизмы, населяющие все детритные частицы и постепенно размягчающие их. И снова не очень понятно – из чего в основном черпает питание, скажем, грызущий опавшие листья водяной ослик – из самих растительных тканей или из населяющих их грибов и бактерий.

**Детритофаги-собиратели**. Как правило, существенная часть органической пищи, так и не съеденной, оседает на дно водоемов, отчасти перемешивается с минеральными частицами и образует детрит, постепенно разлагаемый бактериями и грибами. Детрит может быть грубый (кусочки древесного происхождения – палочки, кусочки коры, шишки и особенно опавшие листья) и мелкий, вплоть до пылевидного ила (с которым не имеет четкой границы, хотя ил считается в целом минеральным субстратом, и детрит – органическим). Так или иначе, детрит включает много разных частиц, очень варьирующих по питательной ценности. Поэтому детритофаги должны либо пропускать через себя большие детритный массы (большую часть которых переварить не могут и выбрасывают обратно), либо каким-то образом тщательно сортировать детритные частицы. Часто (у многих морских полихет, голотурий) для сортировки используются слизистые щупальца, на которые налипают главным образом наиболее мелкие и легкие органические частицы (которые затем и поедаются). И похоже, что наибольшую питательную ценность в составе детрита имеют именно разлагающие его микроорганизмы, а не сами растительные фрагменты.

**Хищники**. Охота на других животных – особое искусство, довольно разнообразное, но всегда требующее специальных приспособлений. Различают три типа охоты: преследование (когда высокоподвижный хищник догоняет и хватает также высокоподвижную добычу); поиск (когда подвижный хищник охотится на малоподвижную добычу) и засада (когда малоподвижный хищник подстерегает более подвижную жертву). Таким образом, преследователь должен быть оснащен, в первую очередь, мощным двигателем и эффективными хватающими органами (щупальцами, челюстями и т.п. – как кальмары, акулы и многие другие пелагические рыбы). Поисковик обычно сталкивается с панцирной и маскирующейся добычей; ему нужны специальные устройства для ее обнаружения и вскрытия ее обороны (сверления и разгрызания раковины, расковыривания убежищ и просто разрывания грунта). Наконец, засадчик должен маскироваться сам, а также иметь, подобно преследователю, эффективный аппарат захвата. Самые талантливые засадчики (как глубоководные удильщики) сами умеют приманивать жертву. С пищеварением хищники проблем не испытывают – мясную пищу усваивать легко и удобно.

**Паразиты**. Отличаются от хищников тем, что обычно мельче своих жертв и не доедают их до конца, а используют постепенно, в течение большей части собственной жизни. Приспособления паразитов обычно сводятся к механизму попадания на хозяина (часто в виде микроскопических яиц или личинок) и прикрепления к нему. Чаще всего системы ловли хозяина паразитом несовершенны (то есть большая часть особей не находит хозяина) и компенсируются огромной плодовитостью. Впрочем, между хищничеством и паразитизмом есть много промежуточных вариантов, и четкую грань провести довольно трудно.

**Смешанное питание и выбор пищи**.

Большинство животных, имея определенный предпочтительный для себя корм, тем не менее способны питаться еще несколькими типами пищи, и даже существенно варьировать способ их добычи. Например, бокоплавы Gammarus в первую очередь поедают мягких личинок насекомых, но в основном вынуждены питаться растительным детритом, и прекрасно себя чувствуют. В свою очередь, крупные перлоидные веснянки охотятся на поденок и бокоплавов, но также попутно соскребают диатомей и роются в детрите. Ручейники Hydropsychidae, сооружая фильтрационные сети на течении, выбирают из них как водоросли, так и детрит и зоопланктон, а также бросаются из засады на пробегающих мимо донных беспозвоночных. Многие легочные улитки летом питаются перифитоном в зарослях макрофитов, иногда обгрызая и сами макрофиты, а зимой, с отмиранием зарослей, переходят на преимущественное питание детритом. И так далее. Как и должно быть в экологии, на «надежных» (постоянных и обильных) источниках питания преобладают узкие специалисты, а в динамичных и разнородных экосистемах больше животных всеядных.

В целом же надо заметить, что различные источники питания «нагружены» животными далеко не с равной интенсивностью. Самая удобная для потребления пища – мясо (другие животные), оно имеет массу потребителей и служит, как правило, объектом интенсивной охоты всех типов. Напротив, растительные ткани – довольно трудноусваиваемая пища, для их полноценного переваривания нужна мощная и сложная пищеварительная система. Поэтому среди низших беспозвоночных фитофагов практически нет; и вообще большая часть макрофитов (как высших растений, так и макроводорослей) отмирает, так и не будучи никем съеденной, и служит основанием уже детритной пищевой цепи.

**Пищеварение**.

Пищеварение – в общем ступенчатый процесс, обычно включающий измельчение пищи до суспензии, растворение этой суспензии до полимерных молекул, расщепление их до мономеров и, наконец, окончательное окисление до углекислоты и воды (когда и выщепляется большая часть искомой энергии). У относительно крупных и высокоорганизованных животных эти стадии проходят в разных отделах пищеварительной системы, причем клетки, выстилающие кишечник, в основном занимаются секретированем необходимых ферментов в просвет кишки и всасыванием уже мономерных молекул для окончательного (внутриклеточного) окисления. У одноклеточных, губок и кишечнополостных пищеварительной системы как таковой нет, и все пищеварение проходит внутриклеточно: клетки фагоцитируют пищевые частицы и переваривают их уже в вакуолях.

# Сравнительный обзор питания разных групп животных

**Губки**. Принципиально неподвижные организмы, осуществляющие один тип питания – фильтрацию микропланктона. Имеют только внутриклеточное пищеварение, что требует определенной ловкости от самих клеток, выхватывающих пищевые частицы из тонких межклеточных каналов, по которым просачивается гонимая ресничками вода.

**Книдарии**. Как сидячие полипы, так и плавающие медузы главным образом ориентированы на питание зоопланктоном. Рачки улавливаются разными клейкими и стрекательными клетками на щупальцах и отправляются в гастральную полость. Кроме того, для большинства коралловых полипов установлено симбиотическое взаимодействие с фотосинтезирующими водорослями, живущими прямо в тканях полипа.

**Турбеллярии**. Хищники с замкнутой (мешковидной) пищеварительной системой. Обладая в общем небольшой подвижностью, охотятся как поисковики, нападая на еще менее подвижных животных.

**Нематоды**. При очень однородном внешнем облике «идеального червяка» довольно разнообразны по типу питания: среди них известны бактериофаги, альгофаги, детритофаги, хищники и паразиты. В зависимости от этого они имеют разный ротовой аппарат: без ротовой полости и вооружения (бактериофаги), с ротовой полостью без вооружения (детритофаги), с небольшими скребуще-колющими зубами (альгофаги, соскребающие и прокалывающие клетки водорослей), с крупными зубами (хищники, хватающие протистов и других нематод). Глотка нематод обычно совершает ритмичные пульсирующие движения, в ходе которых содержимое ротовой полости поступает в кишечник – выпивается (у бактериофагов, альгофагов и паразитов) или проглатывается (у детритофагов и хищников).

**Коловратки**. Очень мелкие и довольно подвижные животные, распространенные главным образом в планктоне. Малые размеры позволяют коловраткам «охотиться» на отдельные клетки фитопланктона, подгоняя их ко рту ресничным коловращательным аппаратом, а затем разгрызая специальным челюстным аппаратом (мастаксом). Некоторые виды (например, Brachionus) питаются бактериями и мелкой органической взвесью, а другие (Asplanchna) – хищники, нападающие на инфузорий, коловраток и даже ветвистоусых рачков.

**Полихеты**. Одна из центральных групп морских животных; реализуют практически все варианты по размерам, подвижности, защищенности, объектам и способам питания. Наиболее известные варианты: хватание других мягких червей выдвижной глоткой с челюстями (Nereidae), осаждение ко рту мелких взвешенных частиц (Sabellidae), поедание детрита с поверхности дна (Arenicolidae) и т.п.

**Олигохеты**. Пресноводные олигохеты – преимущественно мелкие незащищенные черви. Варианты их питания в основном сводятся в двум. Донные Tubificidae и Lumbriculidae собирают с поверхности дна мелкие иловые частицы, подгребая их в рот головной лопастью. Зарослевые Naididae собирают планктонные водоросли и, в меньшей степени, органическую взвесь на ритмично выворачивающейся и покрытой слизью глотке (то есть практически фильтруют воду). Кроме того, для нескольких видов из разных семейств показано хищничество.

**Пиявки**. Довольно крупные мускулистые черви с присосками, исключительно плотоядные: хищники и паразиты разных животных. Обычно используют челюсти для прокусывания кожи добычи, с последующим высасыванием содержимого. Некоторые глотают и переваривают добычу целиком.

**Брюхоногие моллюски**. Относительно крупные, массивные и малоподвижные животные, исходно приспособившиеся к соскабливанию обрастаний с плотных субстратов. Для этого служат твердые челюсти и радула – специальный скоблящий орган и виде языка, покрытого рядами мелких зубчиков. При этом большинство улиток довольно всеядны – то есть могут соскабливать как перифитон, так и ткани макрофитов (живые и разлагающиеся), а также поедать детрит и падаль. Для некоторых морских моллюсков показано также питание, близкое к фильтрации – мелкие частицы, оседающие на жабрах в мантийной полости, склеиваются слизью в капсулы, которые затем поступают ко рту и поедаются. Кроме того, известно довольно много морских хищных улиток (Strombidae, Conidae, Buccinidae, Muricidae и т.п.), разными способами поедающих червей, двустворчатых моллюсков и даже рыб.

**Двустворчатые моллюски**. В целом также массивные, малоподвижные и хорошо защищенные организмы, довольно четко специализированные по типу питания – они фильтраторы, потребляющие микропланктон и мелкую органическую взвесь. Фильтрация двустворок – активная, то есть они сами прогоняют через себя воду и способны питаться при полном отсутствии течения. Кроме того, некоторые формы видоизменили фильтрационную схему в сторону собирательства – они поводят вводным сифоном по поверхности заиленного дна, высасывая им мелкий детрит.

**Головоногие моллюски**. Как правило, крупные и подвижные организмы, играющие в сообществах роль верховных хищников или приближенных к таковым. Пелагические кальмары в основном ловят и едят рыбу, придонные осьминоги и каракатицы питаются разного рода макробентосом. До питания водорослями и детритом этот класс практически не снисходит.

**Ракообразные**. Практически не имеют единого облика, поскольку крайне разнообразны по размерам, подвижности, защищенности, также и по типу питания. Можно говорить о преимущественной специализации отдельных подклассов и отрядов группы. Так, мелкие планктонные ветвистоусые отряда Daphniiformes в основном – фильтраторы фитопланктона, веслоногие отряда Cyclopoida – мелкие хищники, а многие высшие ракообразные (декаподы, бокоплавы и изоподы) довольно всеядны (то есть способны питаться растениями, детритом и другими беспозвоночными – как, например, речной рак).

**Насекомые**. Водные личинки и имаго насекомых – в целом мелкие высокоподвижные организмы; однако подвижность большинства из них не связана прямо с добычей пищи, а служит, наоборот, способом защиты от выедания. С другой стороны, крайне разнообразные в пресных водах насекомые реализовали почти все возможные стратегии пищедобывания. Среди них есть, как минимум, фильтраторы (Simuliidae, Hydropsychidae), альгофаги-соскребатели (Baetidae, Heptageniidae, Elmidae, Goeridae, Glossosomatidae, Apataniidae), детритофаги-собиратели (Nemouridae, Limnephilidae), хищники-засадчики (Notonectidae, Aeshnidae, Calopterygidae), хищники-догонщики (Perlidae, Dytiscidae) и падальщики (Molannidae). Даже для отдельных отрядов обычно трудно указать общепринятый тип питания; более или менее специализированными являются только семейства. Для многих форм, кроме того, показано смешанное питание (например, детрит-макрофиты, макрофиты-перифитон, детрит-беспозвоночные и т.п.).

**Иглокожие**. В целом крупны, малоподвижны и хорошо защищены. Это не помешало разным классам и даже отрядам иглокожих проводить принципиально разную политику питания. Правильные морские ежи – главным образом литофильные соскребатели водорослевых обрастаний, для чего используют специальный зубной аппарат из нескольких пластинок – так называемый «аристотелев фонарь». Неправильные ежи в основном роются в мягких грунтах, тем же «фонарем» собирая детрит. Морские звезды – хищники, поедающие главным образом еще менее подвижных двустворчатых моллюсков. Большинство морских лилий, голотурий и офиур – в целом фильтраторы, использующие систему щупалец для отлавливания морского зоопланктона.

**Рыбы**. Обладают в целом высокой подвижностью и маневренностью, крупными размерами и удобной системой захвата добычи. Эти преадаптации определили основную стратегию питания рыб – зоофагию. Проще говоря, главенствуя в водных экосистемах, рыбы выбрали пищу «самую вкусную и питательную». При этом рыбы могут быть бентоядными (поедают донных беспозвоночных – большинство придонных рыб), планктоядными (некоторые мелкие пелагические рыбы) и рыбоядными (большинство крупных пелагических рыб). Напротив, настоящих фито-, детрито- и альгофагов (то есть собирателей, соскребателей и фильтраторов) среди рыб мало.

**Китообразные**. Наиболее крупные и подвижные водные организмы современности; однако по образу питания разделились на две примерно равные группы. Зубатые киты (кашалоты, касатки, дельфины и т.п.) находятся, где им и положено – в положении верховных хищников морских экосистем, поедающих крупную рыбу, кальмаров и даже тюленей. Напротив, усатые киты предпочли более обильный, но рассеянный источник пищи – макропланктон (главным образом эвфаузидных рачков), который научились довольно эффективно фильтровать.

# Трофические группировки в сообществах разных типов

В целом все природные сообщества образуют следующий трофический градиент. С одной стороны находятся «малокормные» сообщества, где практически не накапливается органический детрит, а продуцируемая органика поедается, в основном, еще будучи живой растительной массой. То есть присутствует жесткая конкуренция за пищу, заставляющая животных поедать не самые удобные для этого объекты – живые растения. В таких сообществах пробладают альгофаги (особенно соскребатели), фитофаги и хищники; а детритофагов (собирателей, седиментаторов и фильтраторов) почти нет. Это, как правило, сообщества чистых (олигосапробных) водоемов с незначительным поступлением внешнего органического питания – чистых холодных рек и озер (особенно горных) и, в меньшей степени, морской каменистой литорали.

С другой стороны этой градации находятся сообщества, где органическое питание в избытке и накапливается в виде массы осевших и взвешенных мертвых органических частиц. Большая часть животных в этой ситуации представлена детритофагами-собирателями (или просто грунтоедами) и седиментаторами. Обычно лимитирующим для развития сообщества фактором выступает не пища, а растворенный в воде кислород (которого не хватает в силу постоянного расхода на окисление органического детрита). Такая ситуация типична для заболоченных, сильно заросших или сильно загрязненных (полисапробных) водоемов.

А наиболее типичные природные сообщества находятся между этими полюсами. В них есть и живая, и мертвая растительная пища, а среди консументов богато представлены все трофические группы – альгофаги-соскребатели и фильтраторы, фитофаги, детритофаги и хищники. По содержанию кислорода и кормности они занимают среднее положение, а по разнообразию жизни – превосходят оба полюса. Это мезосапробные сообщества.

Литература.

Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные. М.: Мир. 1992.

Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН. 1998.