

Д.С.Павлов, А.О.Касумян

*Разнообразие рыб
по характеру и способам питания
(трофическая классификация рыб)*



Издательство Московского университета

2002

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова

Биологический факультет

Кафедра ихтиологии

Д.С.Павлов

А.О.Касумян

Разнообразие рыб
по характеру и способам питания
(трофическая классификация рыб)

Учебное пособие к курсам лекций
«Поведение рыб» и «Физиология рыб»

Издательство Московского университета

2002

УДК 597

ББК 28.693.32

П 12

Издание осуществлено в авторской редакции при поддержке Программы
“Ведущие научные школы”, проект 00-15-99769

ISBN 5-211-04730-3

© Павлов Д.С.,

Касумян А.О., 2002

ОГЛАВЛЕНИЕ

1.	Введение	4
2.	Классификация рыб по характеру, разнообразию и особенностям потребляемой пищи	5
3.	Классификация рыб по предпочитаемым объектам питания	10
4.	Классификация рыб по стратегии пищевого поведения	13
5.	Классификация рыб по способам захвата и механической обработки жертв	25
6.	Ритмика питания	33
7.	Классификация рыб в соответствии с сенсорным оснащением пищевого поведения	34
8.	Классификация рыб по признаку оседлости и типу социальных отношений при питании	35
9.	Пластичность питания и пищевого поведения рыб	38
10.	Морфологические особенности рыб разных трофических групп	42
11.	Заключение	44
12.	Рекомендованная литература	49

1. Введение

Рыбы характеризуются чрезвычайно высоким разнообразием видовых адаптаций, в том числе и связанных с питанием. Различаются характер и состав потребляемого рыбами корма, широта и вариабельность спектра используемых в пищу организмов, способы добывания корма, ритмика питания и т.п. Считается, что по этим показателям рыбы значительно превосходят всех остальных позвоночных животных. В сложно организованных и многокомпонентных трофических сетях, формирующихся в водных экосистемах и придающих им стабильность и устойчивость, рыбы представляют собой чаще всего консументов высшего порядка. Изучение питания рыб, особенностей их пищевого поведения, сенсорных основ поиска и обнаружения кормовых объектов, влияния на эффективность питания разнообразных внешних условий среды и внутреннего мотивационного состояния и физиологического статуса рыб относится к традиционным направлениям ихтиологических исследований. Продолжают активно разрабатываться они и в настоящее время, при этом особое внимание специалистов привлекает проблема выяснения механизмов и закономерностей, лежащих в основе реализации рыбами сложного комплекса биологических проявлений, связанных с питанием — экологических, физиологических, этологических и других. Разработка этих важных фундаментальных проблем представляет большой интерес и для решения многих острых вопросов современной аквакультуры и рыболовства, таких как оптимизация или создание новых способов и технологий кормления, разработка искусственных кормов, методов повышения уловистости орудий лова и т.п.

При решении научных и прикладных задач, касающихся различных аспектов питания рыб, а также при анализе и обобщении большого массива существующих в литературе сведений, неизбежно возникает необходимостью классификации рыб по характеру потребляемой ими пищи и другим особенностям биологии, связанным с питанием. Существует несколько

подобных систем классификации или попыток к их созданию, различающихся степенью детализации, подходами и критериями, положенными в основу. К сожалению, эти системы далеко не в полной мере отражают существующее многообразие рыб по способам и характеру питания. Установление трофической категории, к которой принадлежит тот или иной вид рыб, серьезно осложняется отсутствием специальных публикаций по анализу существующих или возможных принципов трофической классификации рыб. Цель настоящего пособия состоит в систематизации подходов и критериев, используемых для разделения видов на трофические группы. Основное внимание уделяется особенностям питания и пищевого поведения рыб - признакам, которые наиболее часто применяются для подобных задач. Предлагается разделение рыб в соответствии с совокупностью организмов, к которой принадлежат жертвы, по характеру и разнообразию потребляемой пищи, по предпочитаемым объектам питания, стратегии и способам добывания корма, типу социальности и степени оседлости рыб и многим другим особенностям их биологии. В пределах многих трофических групп предлагается дальнейшая детализация и выделение подгрупп. Дается характеристика и большое число примеров рыб каждой трофической группы. В цели настоящего пособия входит также формирование представления о том, что жесткое отнесение рыб к конкретной трофической группе во многих случаях бывает условным или крайне затруднительным из-за значительной пластичности питания и пищевого поведения рыб из-за смены внешних условий или внутреннего состояния рыб, их роста, половой принадлежности и т.п.

2. Классификация рыб по характеру, разнообразию и особенностям потребляемой пищи

В основу выделения различных трофических групп или типов может быть положено большинство критериев, характеризующих особенности питания рыб

и их пищевого поведения. Как и всех остальных животных, рыб в зависимости от потребляемой ими пищи, подразделяют на *фитофагов*, или растительноядных, *зоофагов* (хищников), или животнойядных и *сапрофагов*. Среди последних, в свою очередь, могут быть выделены *некрофаги* (падальщики), *детритофаги* и *копрофаги*. Хищных рыб часто противопоставляют так называемым мирным рыбам – фитофагам, *детритофагам*, *копрофагам* и др. Мирными рыбами могут быть и зоофаги, но те из них, которые используют в пищу не крупных, а относительно мелких животных (планктонных, бентосных и др.). В соответствии с разнообразием потребляемых кормовых объектов рыбы могут быть разделены на *монофагов*, *олигофагов*, *полифагов* и *эврифагов*. К сожалению, строгие общепризнанные критерии, с помощью которых можно уверенно относить тот или иной вид рыб к одной из этих групп, не разработаны. Монофагия и олигофагия рассматриваются в качестве примеров *стенофагии*, проявляющейся в условиях обильной и устойчивой обеспеченности пищей и отражающей высокий уровень пищевой специализации рыб. В условиях нестабильной кормовой базы преобладают рыбы-полифаги и рыбы-эврифаги, питающиеся разнообразной пищей. Использование в пищу многих кормовых объектов может сопровождаться у таких видов пониженной утилизацией потребляемого корма. Считается, что монофагия и олигофагия чаще встречается у рыб тропических и субтропических широт в группах с большим числом симпатрических видов, тогда как в бореальных и арктических зонах, где кормовая база рыб менее устойчива, а численность и доступность кормовых организмов подвержены значительным сезонным или иным флуктуациям, преобладают полифаги и эврифаги. Так, общее число видов-жертв, используемых в пищу палтусовидной камбалой *Hippoglossoides platessoides*, морской камбалой *Pleuronectes ferrugineus*, американской морской камбалой *Pleuronectes americanus* составляет, соответственно 184, 140 и 100 и включает представителей таких крупных таксонов, как Anthozoa, Mollusca, Polychaeta, Crustacea, Echinodermata, Chordata, Ectoprocta и ряд других. Пищевые спектры этих трех видов рыб в

местах симпатрии слабо перекрываются. Точка зрения о меньшей вариабельности в питании рыб тропических и субтропических водоемов по сравнению с бореальными и арктическими рыбами не всегда подтверждается фактическими данными, что, по-видимому, позволяет говорить лишь о существовании тенденции к увеличению относительного числа видов рыб с выраженной пищевой избирательностью по мере продвижения от высоких широт к низким. Среди исследованных 126 видов тропических рыб, обитающих в р.Укаяли (Перу), доля видов, имеющих узкую специализацию в питании, не превышает 30%. Рыбы-эврифаги составляют 11-14%, для них, как и для рыб бореальной и арктической зоны, характерны значительные сезонные изменения спектров питания.

Для многих рыб на протяжении значительных периодов их жизни характерна *афагия*, т.е. отказ от потребления пищи. Временная афагия свойственна многим анадромным рыбам, например, лососевым (Salmonidae) и осетровым (Acipenseridae) в период совершения ими нерестовых миграций, для цихловых Cichlidae в период вынашивания икры во рту, для рыб, впадающих в сезонную спячку или анабиоз (рыбы пересыхающих водоемов, например двоякодышащие (Dipnoi) родов *Lepidosiren* и *Protopterus*, вьюн *Misgurnus fossilis*, или рыбы промерзающих водоемов – далия *Dallia pectoralis*, ротан *Perccottus glenii*). Многие рыбы, например, атлантическая сельдь *Clupea harengus* или окунь *Perca fluviatilis* прекращают питание в нерестовый период. Некоторые рыбы резко снижают интенсивность питания или полностью перестают питаться в зимнее время при низких температурах воды (сом *Silurus glanis*, жерех *Aspius aspius*), другие – в летний период при экстремально высоких температурах (налим *Lota lota*). В целом, для рыб характерна способность переносить достаточно продолжительные периоды частичной или полной афагии. Периоды афагии могут сопровождаться глубокими дегенеративными изменениями в пищеварительном тракте, делающими невозможным протекание нормальных процессов пищеварения. Интересно, что несмотря на это, у рыб, например, у вошедших в реки производителей

атлантического лосося *Salmo salar*, сохраняются сильными охотничьи инстинкты. У рыб, испытавших длительную пищевую депривацию, наблюдается усиленное потребление корма – *гиперфагия*, состояние, противоположное афагии. Наблюдаются суточные или сезонные периоды повышенной пищевой активности рыб, иногда называемые «жором».

Специальная трофическая классификация существует для ранней молоди рыб. Когда обеспечение развивающегося организма происходит за счет запасов, накопленных в желточном мешке, говорят об *эндогенном* типе питания (эмбрионы под оболочкой икринки, предличинки). Использование ранней молодью (личинками) внешнего корма называют *экзогенным*, или *внешним* типом питания. Относительно непродолжительный период времени, когда перешедшие на внешнее питание личинки еще сохраняют остатки желтка, получил название этапа смешанного, или *экзогенно-эндогенного* питания. У рыб, которым свойственно облигатное живорождение, выделяют *лецитрофный* и *матротрофный* типы питания эмбрионов, т.е. питание за счет желтка эмбриона (гуппи *Poecilia reticulata*, морские окуни рода *Sebastes*, некоторые хрящевые рыбы), либо благодаря материнскому организму (латимерия *Latimeria chalumnae*, электрический скат *Torpedo acellata*, скат-хвостокол *Dasyatis pastinaca*, кунья акула *Mustelus canis* и большинство других видов хрящевых рыб). Своеобразный способ питания – *зародышевая копрофагия*, обнаружен у эмбрионов бычка-кругляка *Neogobius melanostomus*, у которых в осуществлении эндогенного питания наряду с перибластом принимает участие и рано дифференцирующаяся пищеварительная система. Гликопротеины желтка поступают по кровеносной системе в пищеварительный тракт эмбриона, где усваивается частично, остатки пищи выделяются в виде экскрементов в перивителлиновую полость и снова заглатываются эмбрионом.

Рыб принято делить также в соответствии с совокупностью организмов, к которым принадлежат предпочитаемые жертвы – на *планктонофагов* (верховка *Leucaspis delineatus*, уклейка *Alburnus alburnus*, синец *Abramis ballerus*, пестрый толстолобик *Aristichthys nobilis*, многие сиговые *Coregonidae*,

корюшковые Osmeridae, сельдевые Clupeidae, молодь большинства видов рыб), *бенитофагов* (сазан *Cyprinus carpio*, вьюн *Misgurnus fossilis*, пескарь *Gobio gobio*, серебряный карась *Carassius auratus* и мн. др.), *детритофагов* (кефалевые - лобан *Mugil cephalus*, сингиль *Liza aurata*, остронос *Liza saliens* и др.), *перифитофагов* (кутум *Rutilus frisii kutum*, подуст *Chondrostoma nasus*, амурская чернобрюшка *Xenocypris macrolepis*, мелкочешуйный желтопер *Plagiognathops microlepis*, дискогнаты *Discognathichthys*), *сестонофагов* (белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*, нильская тиляпия *Oreochromis niloticus*, катля *Catla catla*, роху *Labeo rohita*) и т.п. Сестонофагов по их способности улавливать и использовать в пищу мельчайшие взвешенные в воде частицы, размером от 5-10 мкм и выше, называют часто *суспензиофагами*. Многие речные рыбы, например молодь лососевых Salmonidae, могут быть отнесены к *дрифтофагам*, т.е. питающимся организмами, сносимыми потоком воды. Среди перечисленных групп возможна дальнейшая детализация, например, рыб-бенитофагов подразделяют на питающихся инфауной, онфауной, эпифауной или эпибентосом, т.е. организмами, населяющими толщу грунта, перемещающихся по поверхности дна, прикрепленных к грунту (сидячих) или плавающих в над дном и лишь изредка опускающихся на грунт. Рыб-фитофагов делят на *макрофитофагов*, использующих в пищу высшую водную растительность и другие крупные растительные объекты (белый амур *Stenopharyngodon idella*), и *микрофитофагов*, питающихся главным образом фитопланктоном (белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*). Последних часто называют *фитопланктонофагами*. Относительные размеры объектов питания и количество одновременно заглатываемой пищи могут отражать такие понятия, как *макрофагия* и *микрофагия*. Ярким примером макрофагии у рыб служат живоглоты Chiasmodontidae, некоторые из них способны заглатывать добычу, превышающую размеры самого хищника (рис. 1).

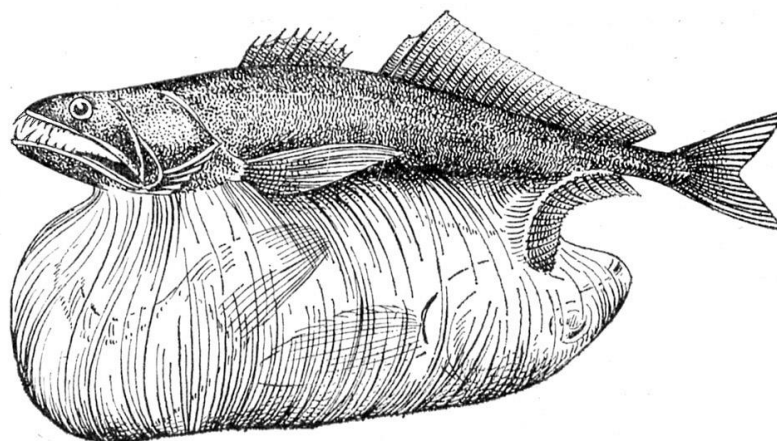


Рисунок 1. Хиазмод *Chiasmodon niger*.

Питание крупной добычей свойственно многим хищникам-ихтиофагам: так, судак *Stizostedion lucioperca* и щука *Esox lucius* могут заглатывать рыб, относительная длина тела которых достигает 40-50% и более от длины хищника. В соответствии с типом биотопа, представителями которого являются те или иные виды рыб и в котором преимущественно они питаются, их делят на пелагических, эпипелагических, придонных, донных, глубоководных, абиссальных хищников или планктонофагов, монофагов или полифагов и т.п.

3. Классификация рыб по предпочитаемым объектам питания.

Исходя из предпочитаемых объектов питания выделяют такие трофические группы рыб как *ихтиофаги*, *икроеды*, *личинкоеды*, *чешуееды* (*лепидофаги*), *моллюскоеды* и др.. Существует группа *рыб-бактериофагов*, большую долю в питании которых составляют бактерии – многие пещерные рыбы, нильская тилапия *Oreochromis niloticus*, белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*, катля *Catla catla*, роху *Labeo rohita*. К этой же

категории трофических групп принадлежат и *рыбы-чистильщики*, питающиеся эктопаразитами других рыб, а также поврежденными или отмирающими тканями вокруг ран, слизью и чешуей (рис. 2). Рыбами-чистильщиками являются, например, многие представители губановых Labridae, бычковых Gobiidae и некоторые другие мелкие морские рыбы побережья тропических и умеренных зон; встречаются рыбы-чистильщики и среди пресноводных рыб. Среди более чем 100 видов рыб-чистильщиков из 19 семейств имеются рыбы, для которых этот способ существования является облигатным; факультативные чистильщики могут сочетать питание эктопаразитами с

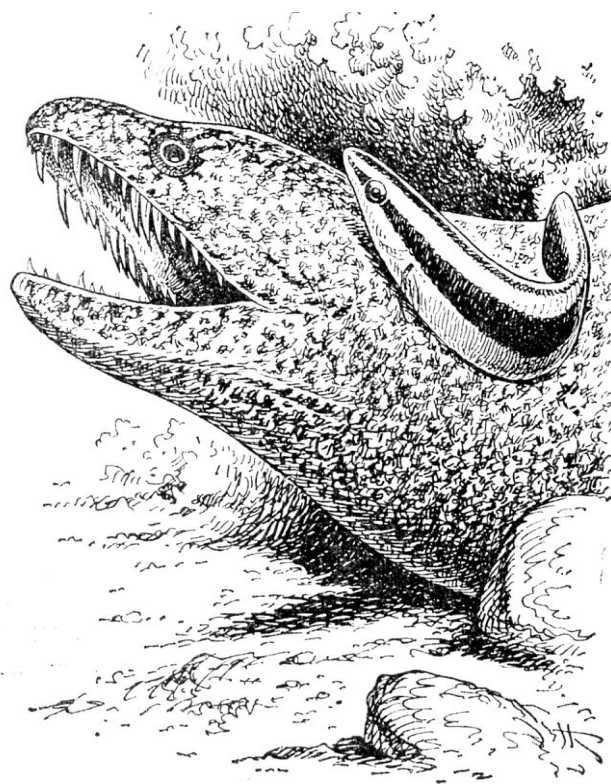


Рисунок 2. Чистильщик губан *Labroides phthiophagus* на мурене *Gymnothorax eurostus*

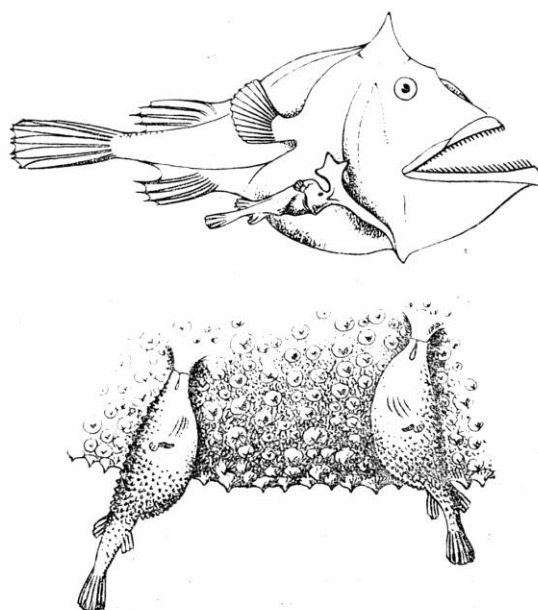
потреблением других групп кормовых организмов, либо быть чистильщиками лишь в течение ограниченного периода жизни. Существует достаточно многочисленная группа *рыб-каннибалов*, питающихся более мелкими представителями своего вида. Каннибализм отмечен у рыб, относящихся к 36 семействам, чаще всего он встречается среди хищных рыб и рыб, проявляющих заботу о потомстве – Cichlidae, Pomacentridae, Salmonidae, Percidae и др. Переход на питание представителями своего вида зависит от многих факторов, среди которых основным является недостаточная обеспеченность рыб кормом. Имеются водоемы, в которых ихтиофауна представлена лишь одним видом рыб – щукой *Esox lucius*, окунем *Perca fluviatilis*, рыбами из рода *Oreoleuciscus*, при

этом крупные особи являются ихтиофагами и используют в пищу более мелких конспецификов. Для рыб-каннибалов разработана специальная система классификации по возрасту, в котором они начинают проявлять каннибализм, возрасту потребляемых ими жертв и в соответствии с родственными отношениями между хищником и его жертвами. У ранней молоди некоторых матротрофных рыб существуют такие формы каннибализма, как *оофагия* и *адельфофагия* – питание овулировавшими яйцами или отставшими в развитии своими братьями, находящимися в матке самки (сельдевые акулы *Lamna*, песчаная акула *Odontaspis taurus*, латимерия *Latimeria chalumnae*).

В рассматриваемую категорию трофической классификации рыб по объектам питания может быть отнесена специфическая группа *рыб-паразитов*, которые подразделяются на временных эктопаразитов, использующих своих хозяев только как источник получения пищи, и на постоянных эктопаразитов, паразитирующих большую часть своей жизни. К временным эктопаразитам относятся миноги, миксины, некоторые представители сомовых рыб. Так, на жабрах крупных сомов рода *Pseudoplatystoma* паразитируют сомы *Branchioica bertinii*. Эти мелкие паразитические рыбы длиной тела до 2 см проникают в жаберную полость хозяина во время работы жаберных крышек, остаются там от 1 до 3 мин и выходят с раздувшимся от крови брюшком. По наблюдениям, у одной крупной особи *Pseudoplatystoma* массой тела около 30 кг могут одновременно кормиться тысячи таких рыб-эктопаразитов. Примером постоянного паразитизма у рыб могут служить самцы глубоководных удильщиков подотряда *Ceratioidei* (рис. 3).

Средиземноморский карапус *Carapus acus* из сем. *Carapidae* относится к редкой группе рыб-эндопаразитов - эта некрупная рыба, достигающая в длину 20 см, обитает в полости тела двух видов голотурий (*Holothuria tubulosa*, *Stichopus regalis*) и питается гонадами и водными легкими своих хозяев. Внедрившись в полость тела на стадии личинки (тенуис) карапус не покидает своего хозяина, если же его насильственно изгнать наружу из голотурии, то внедриться в нового хозяина карапус не в состоянии и быстро погибает.

Рисунок 3. Паразитические
самцы *Edriolychnus schmidtii*
(а) и *Ceratias* sp. (б) из
подотряда глубоководных
удильщиков (Ceratiodaei)
(Никольский, 1974).



4. Классификация рыб по стратегии пищевого поведения

Основываясь на общей стратегии пищевого поискового поведения, рыб можно разделить на две большие группы – *рыб-охотников* и *пастбищных рыб*. Рыбы первой группы ведут активный поиск добычи, отслеживают ее, используют различные, часто специфические, приемы поведения для преодоления защитных адаптаций рыб-жертв, схватывают их поштучно в результате прицельного броска. Такая стратегия пищевого поиска свойственна многим пелагическим пресноводным и морским рыбам, прибрежным, донным и другим видам рыб. Рыбы-охотники относятся преимущественно к хищникам, а также к рыбам, ведущим паразитический образ жизни. Подобная стратегия пищевого поведения характерна и для ранней молоди многих рыб.

Наиболее яркими представителями рыб-охотников являются так называемые *хищники-угонщики*, которые не только активно разыскивают, но и преследуют свою добычу. К таким рыбам относятся обитатели открытых участков больших водоемов - рек, озер, морей и океанов (судак *Stizostedion lucioperca*, жерех *Aspius aspius*, чехонь *Pelecus cultratus*, луфарь *Pomatomus*

saltatrix, сарган *Belone belone*, троегуб *Opsariichthys uncirostris*, верхогляд *Chanodichthys erythropterus*, желтощек *Elopichthys bambusa*, большая барракуда *Sphyraena barracuda*, алепизавр *Alepisaurus ferex*, тунцы *Thunnidae*, меч-рыбы *Xiphiidae*, парусники *Histiophoridae*, многие акулы, палтусы родов *Atherestes*, *Reinhardtius*, *Hypoglossus* и т.п.). Хищники-угонщики обладают хорошими скоростными качествами и способны в течение длительного времени поддерживать высокий уровень двигательной активности и обследовать в поисках жертвы значительные акватории. Обнаружение и преследование жертвы хищниками-угонщиками происходит благодаря высокоразвитой зрительной рецепции, а питание большинства представителей этой группы рыб связано со светлым или сумеречным временем суток.

Другой группой рыб-охотников являются *хищники-засадчики*. В эту

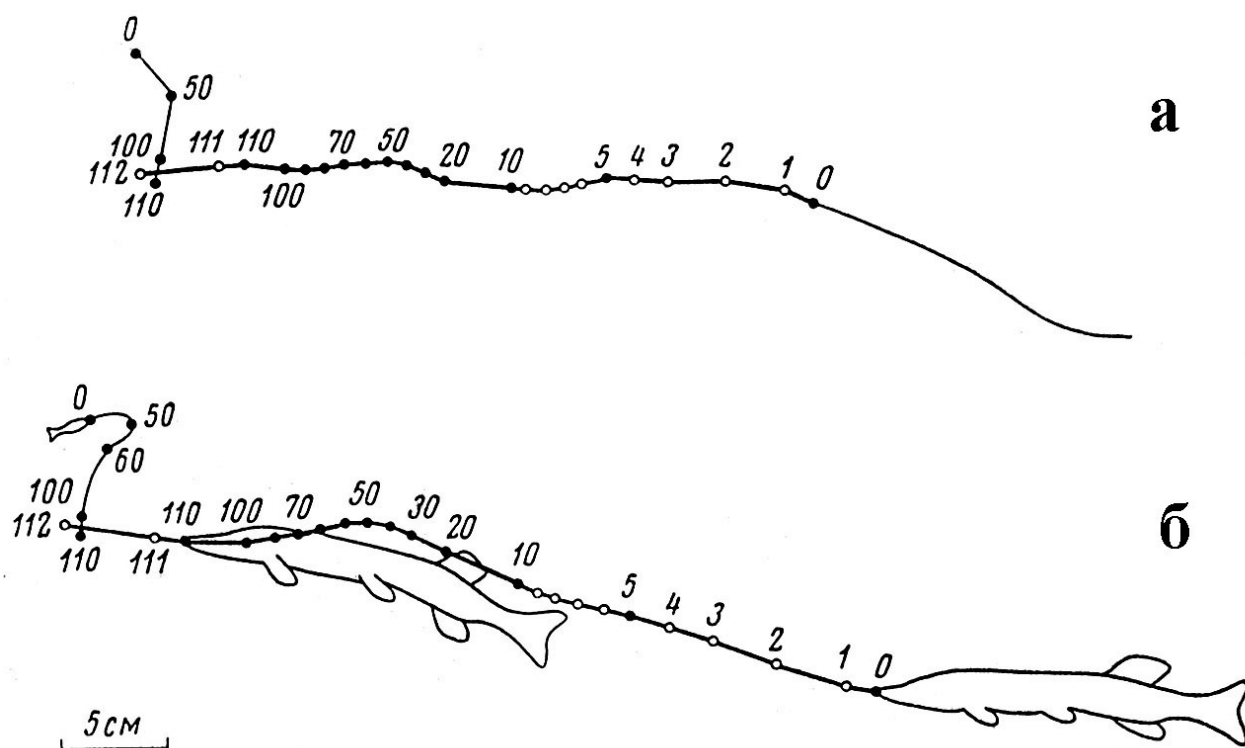


Рисунок 4. Траектория перемещения щуки *Esox lucius* к жертве (Кашин и др., 1977). а – вид сверху, б – вид сбоку. Цифры соответствуют номерам кадров кинозаписи, проводившейся со скоростью 25 кадров/с.

группу входят многие оседлые или территориальные рыбы, такие как щуки Esocidae, каменные окуни Serranidae, ушастые окуни Centrarchidae, муреновые Muraenidae, скорпеновые Scorpaenidae, некоторые бычковые Gobiidae, илистые прыгуны Periophthalmidae, звездчатовые Uranoscopidae, морские дракончики Trachinidae, карликовые камбалы *Zeugopterus punctatus* и *Phrynorhombus regius* и другие. Хищники-засадчики не ведут активного поиска добычи, а подкарауливают ее и совершают прицельный охотничий бросок лишь после того, как потенциальная жертва приблизится к ним на достаточно короткое расстояние. Большинство таких рыб совершают бросок из укрытия и сразу же возвращаются в него независимо от того, была схвачена жертва или нет, преследование жертвы для них не свойственно. Некоторые из хищников-засадчиков, например, щука *Esox lucius*, гладкий ромб *Scophthalmus rhombus*, длиннорылый панцирник *Lepisosteus osseus*, могут подкрадываться к жертве, которая попала в зону действия сенсорных систем хищника, корректируя свое положение таким образом, чтобы направление броска и направление хищника совпадали или были близкими (рис. 4). Однако такие направленные перемещения, как правило, незначительны и не превышают нескольких длин тела подстерегающего хищника. Большинство хищников-засадчиков имеют покровительственную окраску, которая делает их менее заметными для жертвы (рис. 5). Представители отряда камбалообразных Pleuronectiformes, семейства морских дракончиков Trachinidae, звездчатых Uranoscopidae и ряда других систематических групп способны полностью зарываться в грунт, оставляя над поверхностью субстрата лишь глаза, с помощью которых они следят за приближающейся добычей и совершают молниеносный и точный, результативный бросок. Некоторые из мелких морских прибрежных рыб, обитающих совместно с рыбами-чистильщиками, имитируют их окраску тела и поведение. В момент приближения к месту обитания чистильщика очередного клиента, крупной рыбы, она подвергается стремительной атаке псевdochистильщика, который, выхватив несколько чешуек или небольшую часть плавника, быстро скрывается в укрытии (рис. 6).

К наиболее специализированной группе хищников-засадчиков

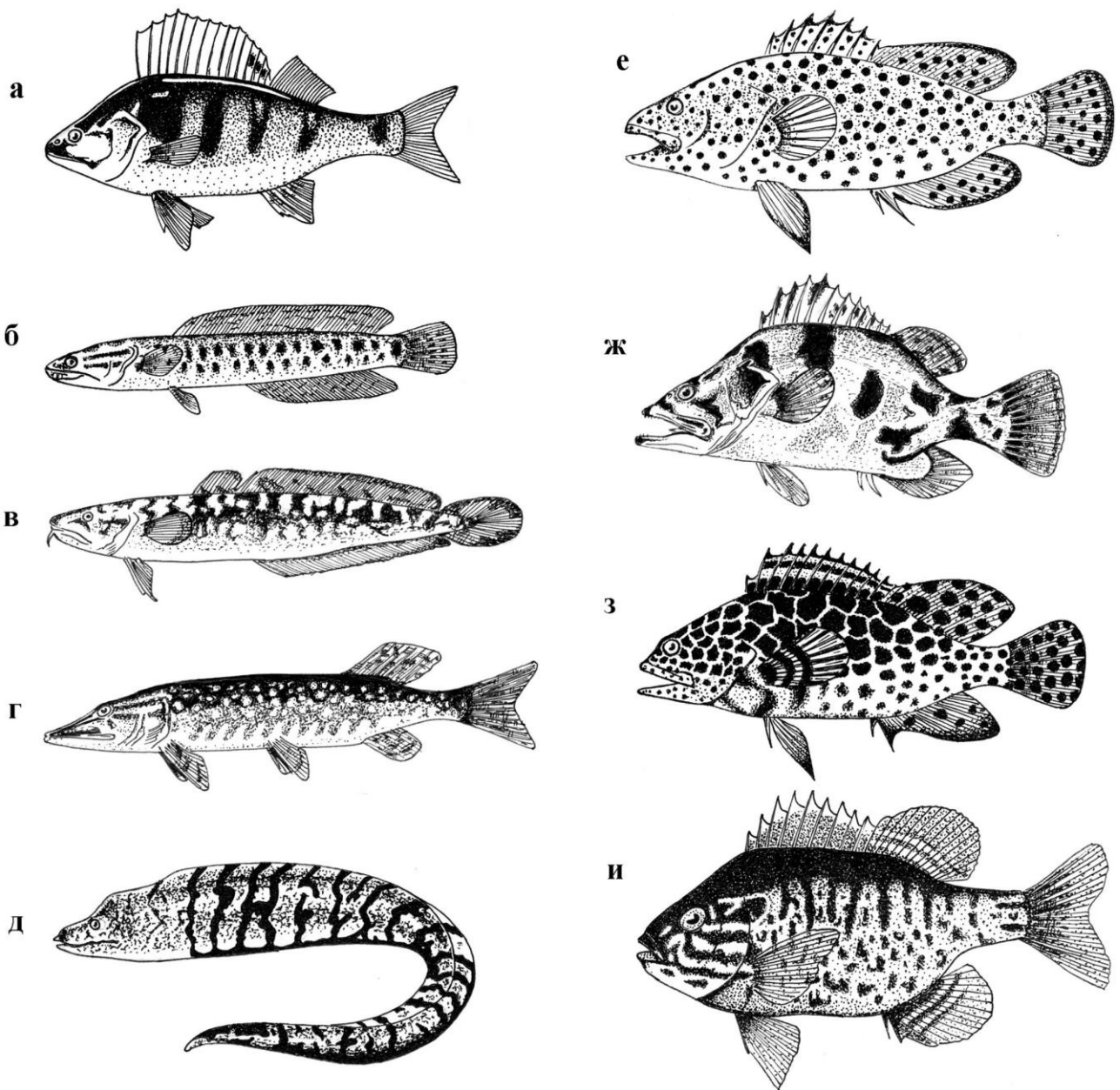


Рисунок 5. Покровительственная окраска хищников-засадчиков. а – речной окунь *Perca fluviatilis*; б – змееголов *Channa argus*; в – налим *Lota lota*; г – щука обыкновенная *Esox lucius*; д – мурена *Gymnothorax berndti*; е – красный групер *Serpheopholis miniatus*; ж – китайский окунь *Siniperca chuatsi*; з – сотовый групер *Epinephelus merra*; и – обыкновенная солнечная рыба *Lepomis gibbosus*.

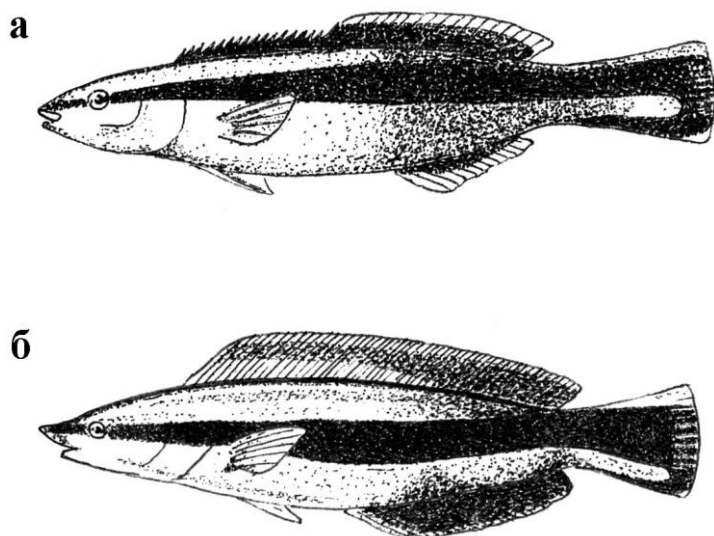


Рисунок 6. Чистильщик голубой губанчик *Labroides dimidiatus* (Labridae) (а) и чешуеед короткоперый петросциртек *Petroscurtes breviceps* (Blenniidae) (б).

принадлежат рыбы, которые привлекают к себе жертв, используя своеобразные приманки – специальные структуры, обладающие подвижностью или способностью к свечению (рис. 7). Приблизившихся к приманке жертв такие рыбы схватывают стремительным коротким броском или быстро всасывают в неожиданно раскрывающуюся ротовую полость, объем которой в этот момент резко увеличивается, что создает мощный направленный поток воды. К таким рыбам относятся главным образом донные или глубоководные рыбы. У удильщиковых (сем. Lophiidae) и клоуновых (сем. Antennariidae) из отряда Lophiiformes в качестве приманки служит обладающий подвижностью модифицированный свободный первый луч спинного плавника – илициум. Мелкая антарктическая рыба *Histodraco velifer* (сем. Artedidraconidae) для этих целей использует выступающий вперед длинный подбородочный усик, чувствительный к сильным тактильным воздействиям. Усик колеблется в такт с дыхательными движениями рыбы – опускается и вновь поднимается в течение 1.9-2.9 с после чего остается неподвижным 14-18 с. Приманив жертву на достаточное расстояние, хищники подобного типа резко раскрывают рот и всасывают добычу. Весь этот процесс продолжается в среднем 0.006 секунды и обеспечивается за счет увеличения объема ротовой полости в 12-14 раз. У других глубоководных рыб в роли приманки служит язык, который

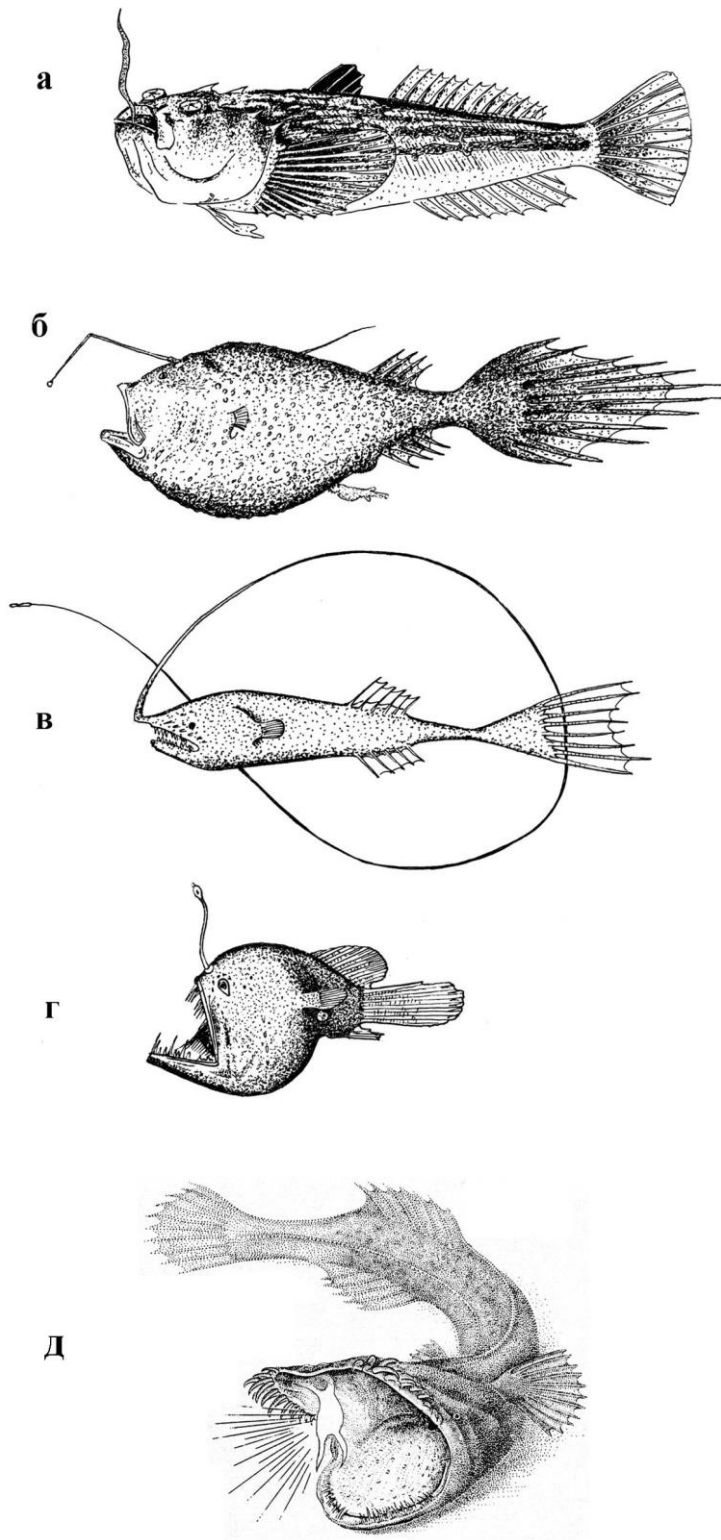


Рисунок 7.

Европейский звездочет *Uranoscopus scaber* (а), приманивающий рыб с помощью языка; глубоководные удильщики *Ceratidae*, приманивающие рыб с помощью иллициума – измененного переднего луча спинного плавника: б – церация *Ceratias holboelli*, в – *Gigantactis macronema*, г – *Melanocetus apogon*; д – галатеатаума *Galatheochara axeli*, использующая для привлечения рыб светящуюся приманку – эску.

периодически высовывается рыбой и извивается, привлекая жертв. Рыбы, использующие подобные приманки, также, как и другие хищники-засадчики, обладают высокоразвитой мимикрией, делающей их трудно различимыми благодаря способности зарываться в грунт, из которого выступают только "приманка" и глаза рыбы, следящие за жертвой.

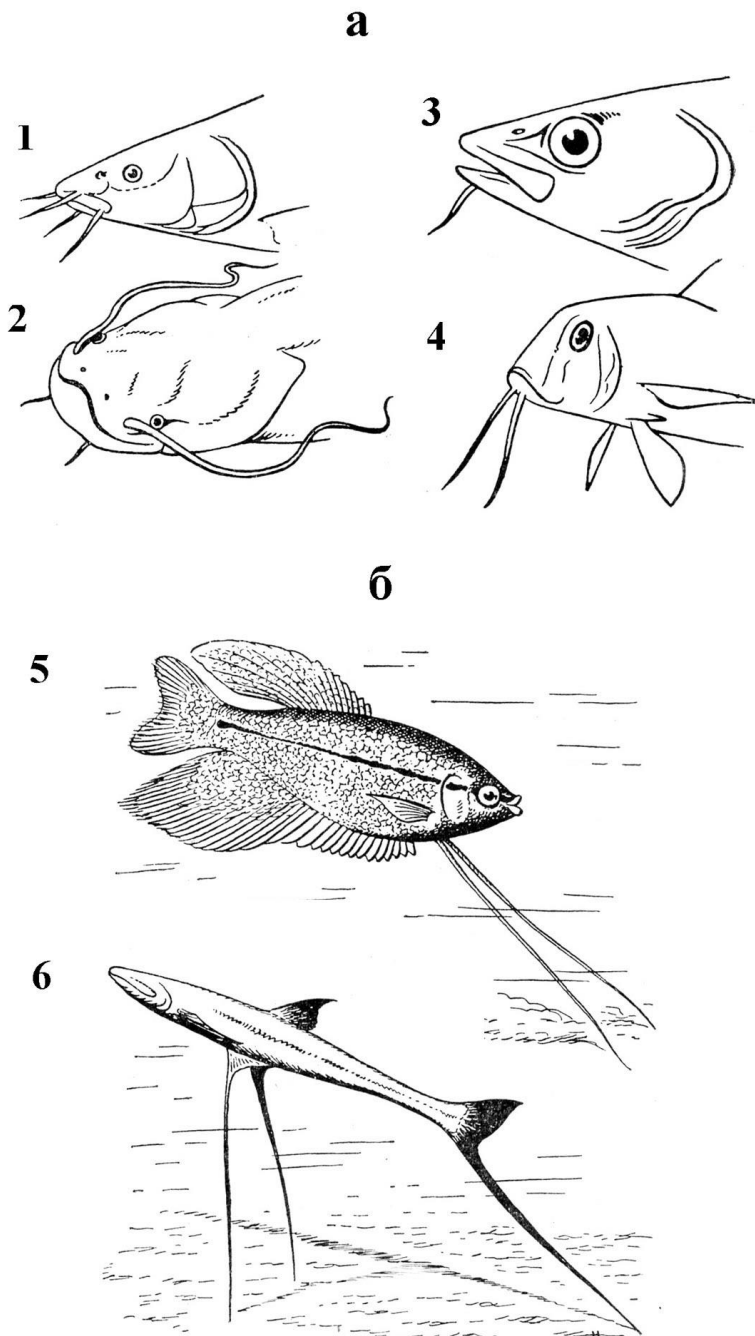


Рисунок 8.

Усы (а) и удлиненные лучи плавников (б), используемые рыбами для пищевого поиска (Никольский, 1974):

- 1 – усач *Barbus barbus*;
 2 – сом *Silurus glanis*;
 3 – треска *Gadus morhua*; 4 – султанка *Mullus barbatus*;
 5 – гурами *Osphronemus gourami*;
 6 – бентозавр *Benthosaurus grallator*.

Среди рыб-охотников выделяют группу *хищников скрадывающего или выслеживающего типа*. Охотничья стратегия рыб этой группы занимает положение, промежуточное между стратегиями охоты хищников-угонщиков и хищников-засадчиков. Рыб этой группы нельзя отнести к хорошим пловцам, способным развивать или поддерживать в течение относительно длительного времени высокую скорость плавания. Разыскивая корм, эти рыбы перемещаются с небольшой скоростью, тщательно обследуя места наиболее

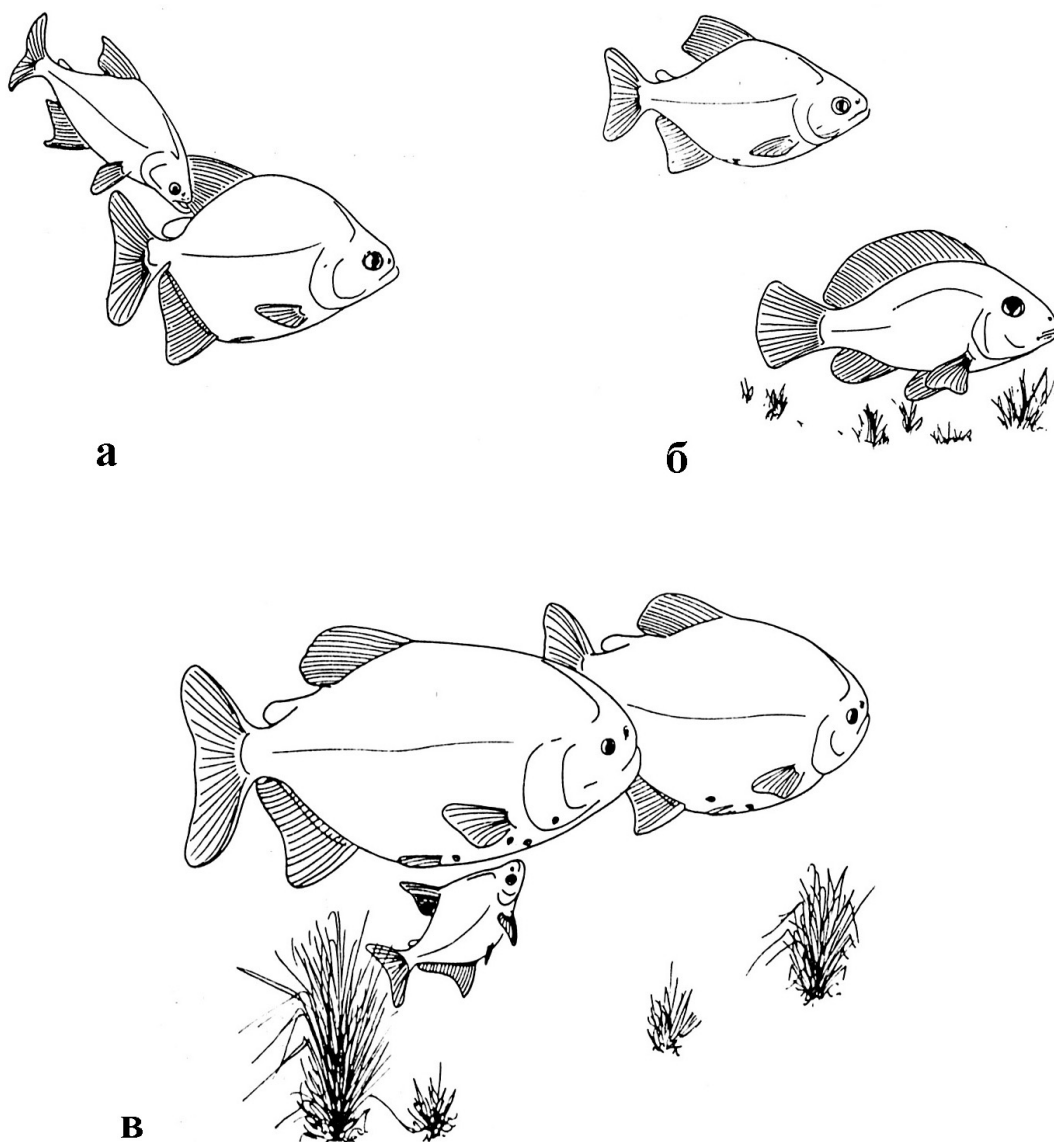


Рисунок 9. Стратегии скрадывания у пирании *Serrasalmus marginatus* (Sazima, Machado, 1990): а – плавание в стае совместно с жертвой – пиранией *Serrasalmus spilopleura*; б – поведение «безразличия» к жертве – цихлиде *Gymnogeophagus balzanii*; в – медленное приближение и внезапное нападение на пираний *Pygocentrus nattereri*, зараженных эктопаразитами (аргулюсами *Dolops* sp.).

вероятного обитания жертв, которые могут быть отнесены либо к слабо подвижным организмам в целом, либо резко снижающим свою двигательную активность, например, в ночные часы. В своем поиске рыбы-охотники этой группы полагаются на различные сенсорные системы – зрение, обоняние,

боковую линию, слух, тактильную рецепцию, электрорецепцию. Некоторые из этих рыб имеют специализированные структуры, используемые для точной локализации жертвы – усы, удлиненные лучи плавников и др. (рис. 8а и 8б). Обычно бросок следует после того, как обнаружив жертву, эти рыбы незаметно приближаются к ней на расстояние прицельного короткого броска. К представителям хищников скрадывающего типа может быть отнесена большая группа рыб, выслеживающих своих жертв в ночное время – многие из сомообразных *Siluriformes*, угреобразных *Anguilliformes*, прибрежные акулы-бентофаги, налим *Lota lota*, гладкий ромб *Scophthalmus rhombus*, убанги *Gnathonemus petersi* и другие представители клюворылых *Mormyridae* и мн. др. Некоторые из южно-американских лепидофагов (пирании родов *Serrasalmus*, *Pugocentrus*), обнаружив рыб, чешуей которых они питаются, незаметно подкрадываются к жертве и резко бьют ее закрытым ртом. Место и направление удара таковы, что рыба-жертва теряет значительное число чешуй, которые затем подбираются рыбами-чешуедами. Сходными приемами пирании пользуются и для приближения к жертвам, у которых они откусывают кусочки плавников (рис. 9). Скрадывает свою добычу и брызгун *Toxotes jaculator* – заметив сидящее над водой насекомое, он прицельно сбивает его струйкой воды, выпущенной из особым образом устроенного ротового отверстия (рис. 10).

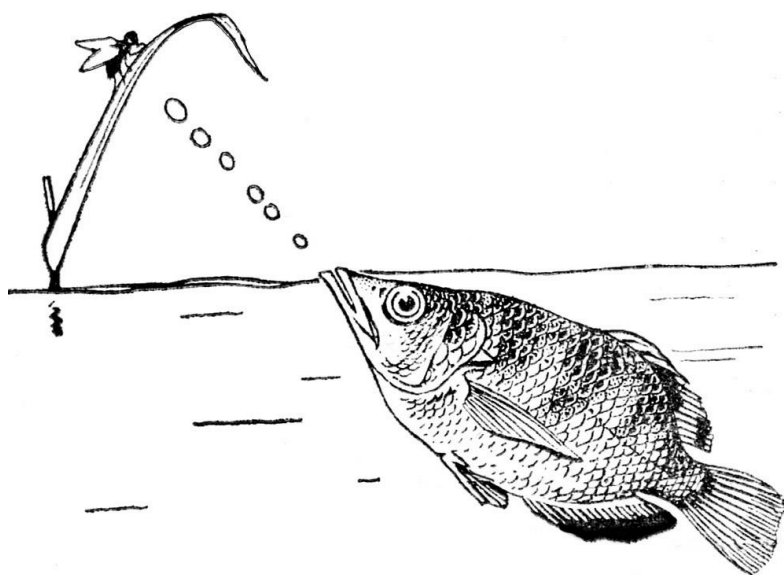


Рисунок 10.
Охотящийся брызгун
Toxotes jaculator
(Парин, 1971а).

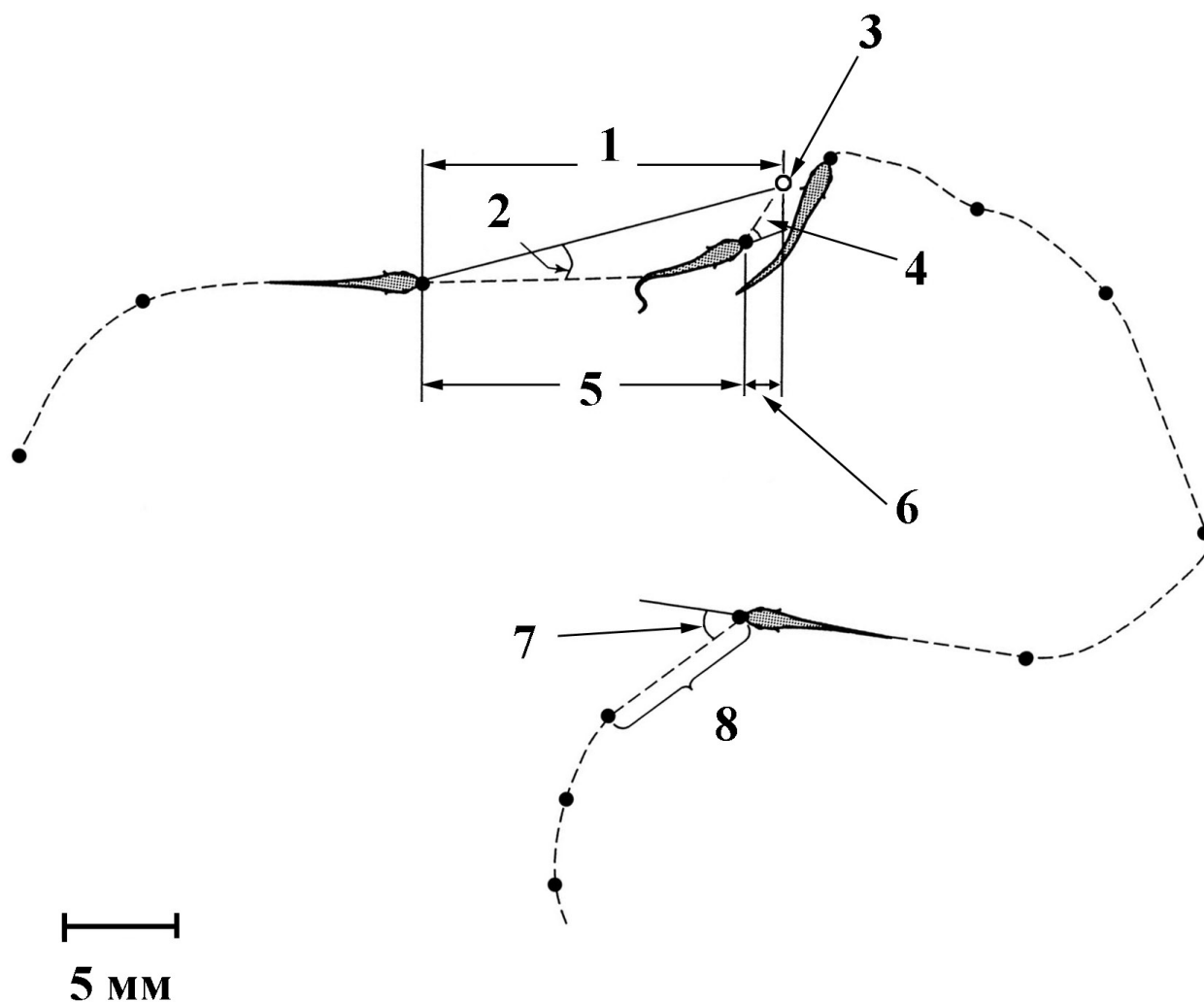


Рисунок 11. Траектория плавания личинок краппи *Pomoxis annularis* при скачкообразном пищевом поиске (Browman, O'Brien, 1992). 1- дистанция обнаружения; 2 – угол обнаружения; 3 – расположение жертвы; 4 – угол атаки; 5 – дистанция скрадывания; 6 дистанция атаки; 7 – угол смены направления движения после остановки во время пищевого поиска; 8 – длина пути, проходимая молодью между остановками. Пунктирная линия – траектория движения молоди при скачкообразном пищевом поиске, черные кружки – места остановок молоди.

Своеобразной трофической группой рыб-охотников является пелагическая ранняя молодь многих морских и пресноводных рыб – анчоусовых *Engraulidae*, сельдевых *Clupeidae*, тресковых *Gadidae*, карповых

Cyprinidae и мн. др. По стратегии пищевого поведения молодь также занимает промежуточное положение между рыбами-засадчиками и рыбами-угонщиками и напоминает хищников скрадывающего или отслеживающего типа. Молодь имеет полупрозрачное слабо пигментированное тело, что делает ее незаметной не только для жертв, но и для врагов. Питается она различными мелкими планктонными организмами, которых схватывает прицельным коротким броском. Обнаруживает молодь добычу с помощью зрения во время коротких остановок, которые чередуются с двигательными актами, имеющими у разных видов либо прямолинейную, либо извилистую траекторию. Подобное плавание получило название *сальтационного поведения* (saltatrix behaviour) (рис. 11). Если молодь обнаруживает жертву, то прежде чем совершить прицельный бросок, она обычно приближается и ориентируется на нее, что повышает результативность питания. После успешного схватывания жертвы скорость и характер поискового плавания молоди меняется – после кратковременной остановки перемещения молоди становятся менее направленными, хаотичными. Такой локализованный случайный поиск (area restricted searching) обеспечивает тщательное обследование места поимки жертвы. Если новая жертва не обнаружена, то скорость плавания возрастает, что приводит к расширению зоны случайного поиска, а спустя некоторое время у молоди восстанавливается исходный, более экономичный стереотип поведения – плавание в предпочтительном направлении с умеренно высокой скоростью, так называемый *векторизированный поиск*.

В отличие от рыб-охотников, рыбы с пастбищной стратегией пищевого поведения не преследуют и не подкарауливают своих жертв. Основная их особенность – отсутствие способности к точной локализации объекта питания и его прицельного поштучного схватывания. Многие из рыб с пастбищной стратегией поведения питаются неподвижными или малоподвижными объектами. Эти рыбы либо разыскивают и сосредотачиваются в зонах с повышенной концентрацией кормовых организмов, либо придерживаются тех участков биотопа, в которых имеется повышенная вероятность обнаружения

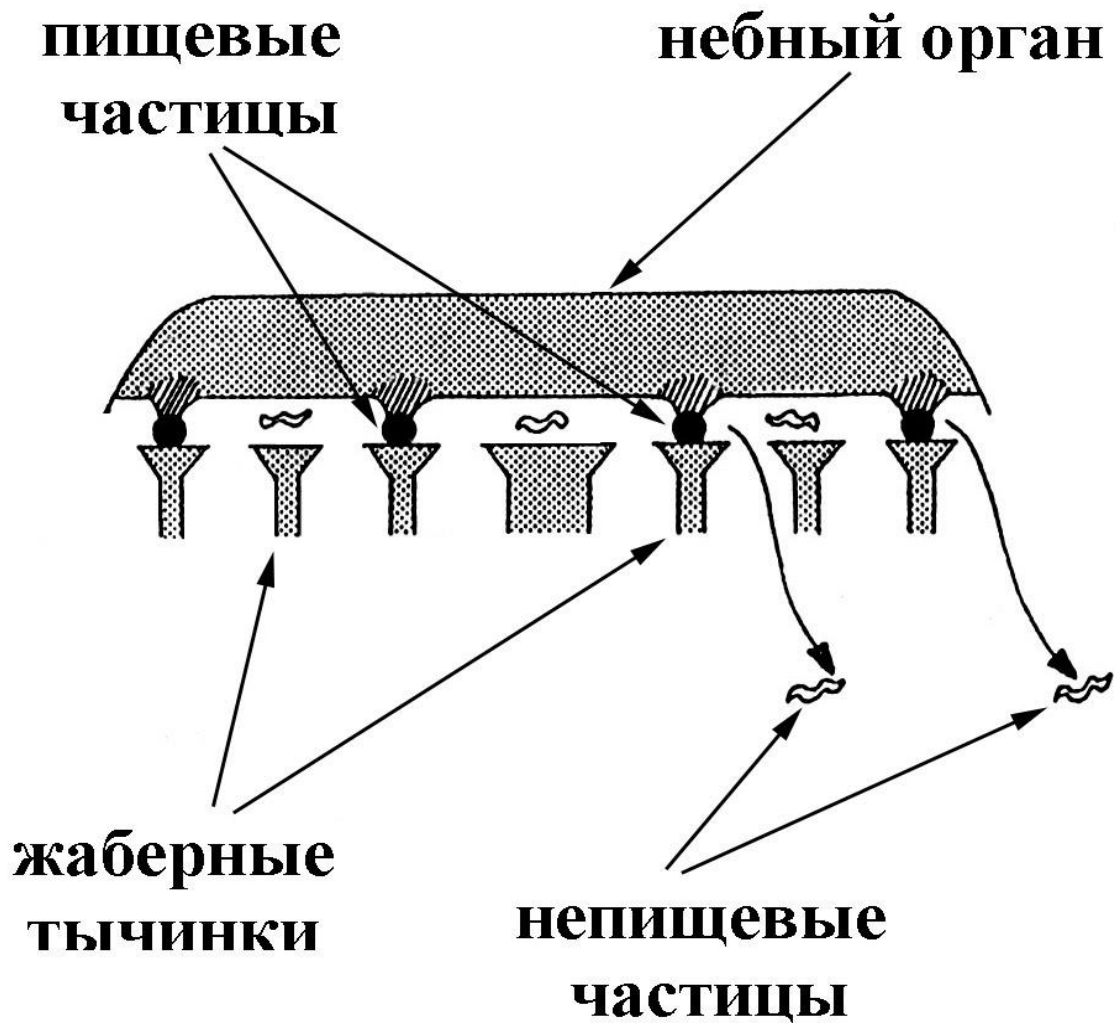


Рисунок 12. Избирательное удержание пищевых объектов карповыми рыбами-бентофагами в небном органе (Sibbing, 1988).

или случайной встречи с подходящими для них пищевыми объектами. Питание пелагических рыб с этой стратегией поведения происходит благодаря профильтровыванию значительных объемов воды – у китовой акулы *Rhincodon typus*, веслоноса *Polyodon spathula*, белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, пестрого толстолобика *Aristichthys nobilis*, анчоусов *Engraulidae*, сельдей *Clupeidae* и др.). Примерами пастбищных рыб-бентофагов служат сазан

Cyprinus carpio, лещ *Abramis brama*, густера *Blicca bjoerkna*, султанка *Mullus barbatus*, морской язык *Solea solea* и мн. др. При питании некоторых из них вместе с кормовыми объектами захватывается большое количество грунта, от значительной части которого рыбы избавляются благодаря специальным механизмам сепарации организмов (рис. 12). К группе пастбищных рыб могут быть отнесены, например, рыбы-попугаи (сем. *Scaridae*), которые питаются кораллами, рыбы-макрофитофаги (белый амур *Ctenopharyngodon idella*), питающиеся моллюсками плотва *Rutilus rutilus*, черный амур *Mylopharyngodon piceus*, вырезуб *Rutilus frisii*, зубатки *Anarhichas*, рыбы-бентофаги – пескарь *Gobio gobio*, вьюн *Misgurnus fossilis*, голец *Barbatula barbatula* и др. К типичным рыбам с пастбищной стратегией питания относятся осетровые рыбы *Acipenseridae* – они концентрируются на участках с повышенной плотностью бентосных организмов, которых во время ненаправленных поисковых перемещений в этой зоне схватывают и быстро всасывают в ротовую полость только после случайного касания жертвы усами. Пастбищная стратегия питания характерна для латимерии *Latimeria chalumnae*. Эти крупные малоподвижные рыбы, населяющие глубины в 200-400 м, схватывают мелких рыб во время медленного прямолинейного плавания. Схватывание происходит при случайном столкновении с жертвой с расстояния в 10-20 см, по-видимому, благодаря хорошо развитым органам электрорецепции, располагающимся у латимерии на рооструме.

5. Классификация рыб по способам захвата и механической обработки жертв

Рыбы с разной стратегией пищевого поведения отличаются по способу захвата жертвы. Рыбы-охотники – хищники-угонщики, хищники-засадчики, хищники выслеживающего типа, схватывают жертв поштучно. Основной особенностью этого способа питания является выбор хищником в доступной

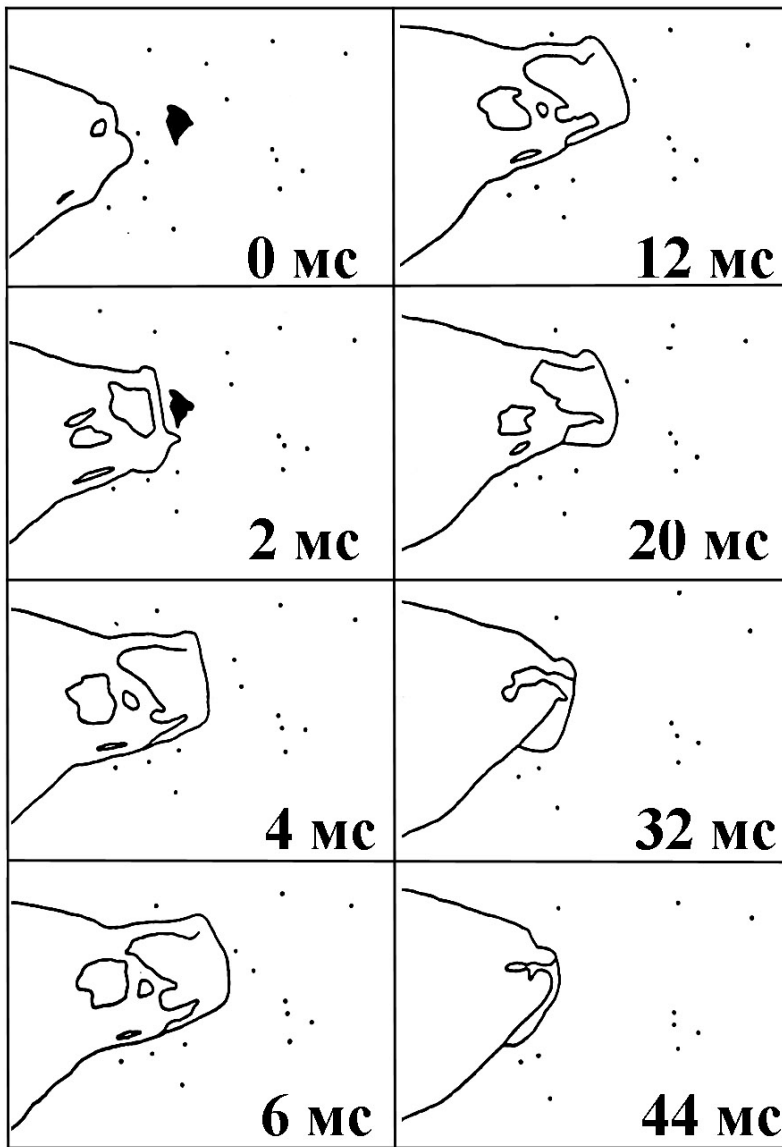


Рисунок 13. Динамика схватывания копеподы *Eucalanus crassus* хромисом *Chromis viridis* (из Coughlin, Strickler, 1990).

Черный силуэт – копепода, черные точки – взвешенных в воде мелкие частицы; мс – миллисекунды.

5 мм

для него зоне конкретной жертвы и целенаправленного ее схватывания. Поштучное питание характерно для многих пелагических зоопланктонофагов, как взрослых особей, так и молоди, например, карповых или окуневых рыб. Как показывают результаты специальных исследований с применением высокоскоростной киносъемки и последующего покадрового анализа записей, для хромиса *Chromis viridis*, поштучно питающегося науплиями *Artemia* или копеподами *Eucalanus crassus* достаточно не более 6-10 мсек для того, чтобы совершить прицельный выброс выдвижным ртом и засосать жертву в ротовую полость. В целом, весь охотничий цикл, включающий выброс ротовой трубки, открытие рта, всасывание, закрытие рта и складывание ротовой трубки занимает около 50 мсек (рис. 13).

Столь же быстрый захват жертвы происходит при поштучном питании планктоном у рыб-бабочек *Chaetodon miliaris*, осетровых *Acipenseridae*, удильщиков *Lophiidae*. Предполагается, что при поштучном питании за счет менее направленных всасывающих движений, совершаемых во время медленных перемещений рыб (молодь карпа *Cyprinus carpio*, лещ *Abramis brama*, густеры *Blicca bjoerkna* и др.) в местах скопления пищевых планктонных организмов, может происходить одновременный захват не одного, а нескольких объектов (gulping). В обоих случаях механизм всасывания основан на создании отрицательного давления в ротовой полости благодаря многократному увеличению ее объема и отставленному по времени резкому раскрытию рта (рис. 14).

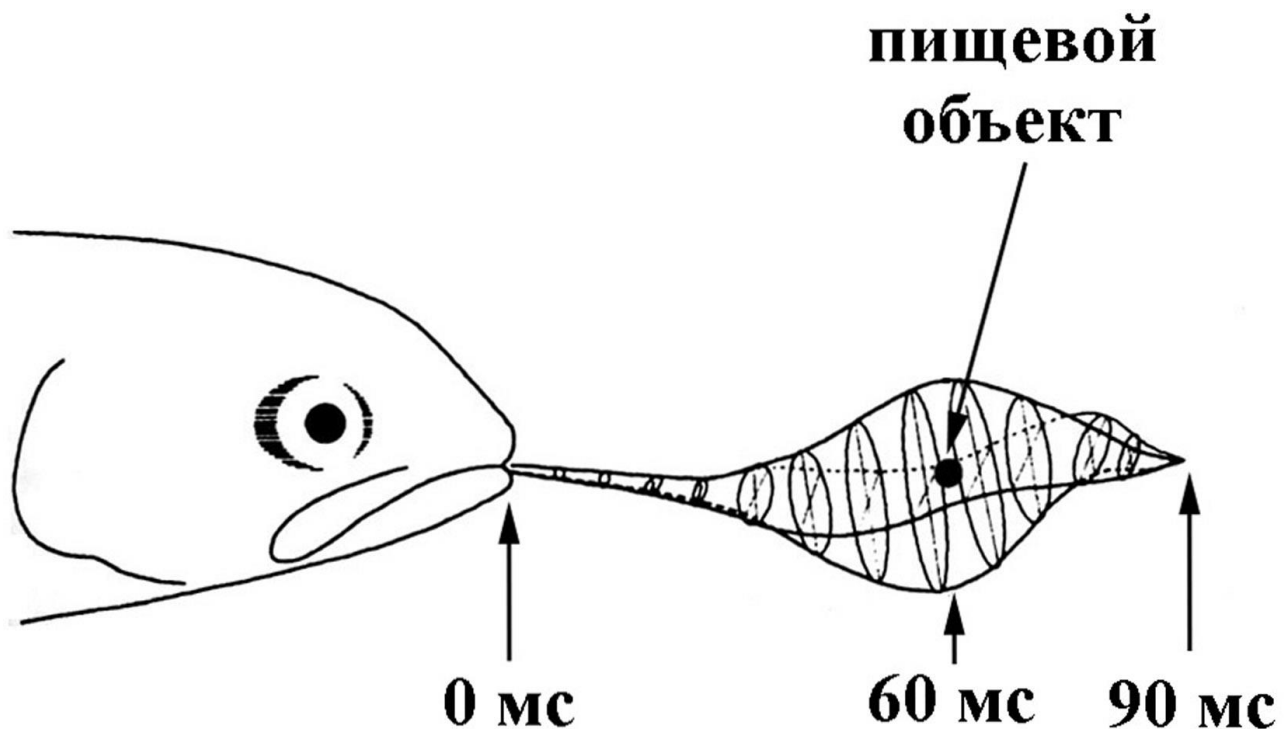


Рисунок 14. Всасывание жертвы радужной форелью *Oncorhynchus mykiss* (Osse et al., 1997). Скорость поступательного движения рыбы – 1.3 м/с, объем засасываемой в ротовую полость воды за один акт всасывания – 31.5 мм³, длина головы рыбы – 66 мм. Стрелки указывают время начала, максимума и завершения акта всасывания; мс – миллисекунды.

Противоположным поштучному питанию служит одновременный захват многих жертв при фильтрации, когда не происходит вычленения конкретной жертвы во время поиска и прицельного схватывания добычи. Рыб, использующих этот способ питания, называют фильтраторами или цедильщиками; к ним чаще всего относятся пелагические планктонофаги. Питание рыб-фильтраторов может происходить двумя разными путями. Первый наблюдается у рыб-планктонофагов при питании в ночные часы (молодь карпа, леща и др.) – в это время рыбы обычно неподвижны или изредка меняют свое расположение, всасывают в ротовую полость воду и отфильтровывают кормовые объекты. Второй путь заключается в процеживании значительных объемов воды при медленном поступательном движении рыб, для улавливания кормовых объектов используется специальный фильтрующий аппарат или сеть, которую образуют жаберные тычинки. Достаточно сложно устроенный фильтрующий аппарат имеется у белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*. Во время питания рыб этой группы рот у них приоткрыт, некоторые из них (веслонос *Polyodon spathula*, манты *Mobulidae*) имеют своеобразную форму тела или специальные морфологические приспособления, направляющие поток воды в ротовую полость.

Одновременный неприцельный захват большого числа жертв может происходить не только у планктонофагов, но и при питании рыб-бентофагов (карповые *Cyprinidae*, цихловые *Cichlidae*, окуневые *Percidae* и др.). При питании скрытой в грунте добычей они захватывают в рот большое количество грунта, а затем используют различные способы сепарации кормовых объектов. В поисках предпочитаемых организмов инфауны бентофаги могут проникать в грунт на глубину 10-15 см и более (сазан *Cyprinus carpio*, ерш *Gymnocephalus cernuus* и др.), при этом глубина проникновения в мягких грунтах значительно больше, чем в грунтах повышенной плотности. Таких рыб называют иногда роющими рыбами или диггерами. При их питании происходит захватывание не отдельного, а многих кормовых объектов, находящихся в попавшей в ротовую

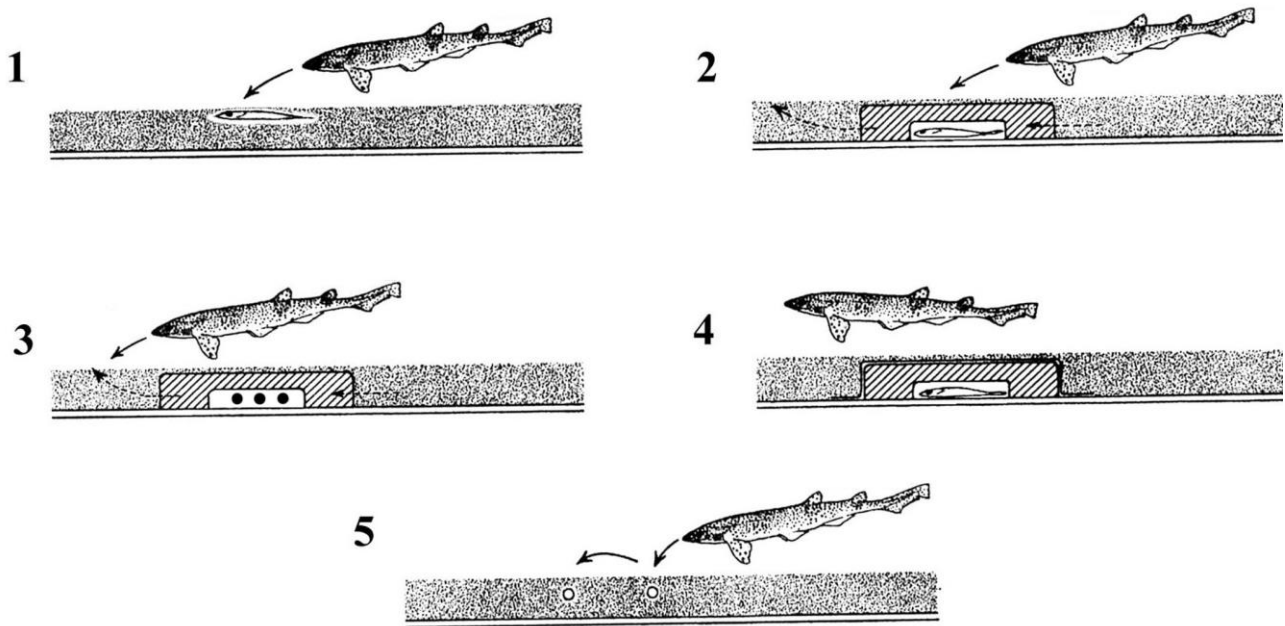


Рисунок 15. Пассивная электролокация мелкопятнистой кошачьей акулой *Scyliorhinus canicula* скрытой в грунте жертвы (камбалы) или ее имитации (Kalmijn, 1971):

1 – живая камбала; 2 – живая камбала, помещенная в агар-агаровую камеру; 3 – куски тушки камбалы; 4 – живая камбала в агар-агаровой камере, покрытой электронепроводящим материалом; 5 – электроды для имитации электрического поля, образуемого живой камбалой. Черными стрелками указано направление прицельного броска акулы, пунктирными стрелками – направления потоков воды, проходящих через агар-агаровую камеру.

полость порции грунта. Число кормовых организмов определяется их плотностью в зоне кормления рыб. В редких случаях, когда рыбы-бентофаги питаются относительно крупной добычей, находящейся под слоем грунта, может наблюдаться прицельное схватывание обнаруженной жертвы. Такой способностью обладают рыбы, например, многие акулы и скаты, имеющие хорошо развитую электросенсорную систему и использующие ее для пассивной электролокации объектов питания (рис. 15) или донные рыбы-бентофаги, такие как *Cottus bairdi* (рис. 16).

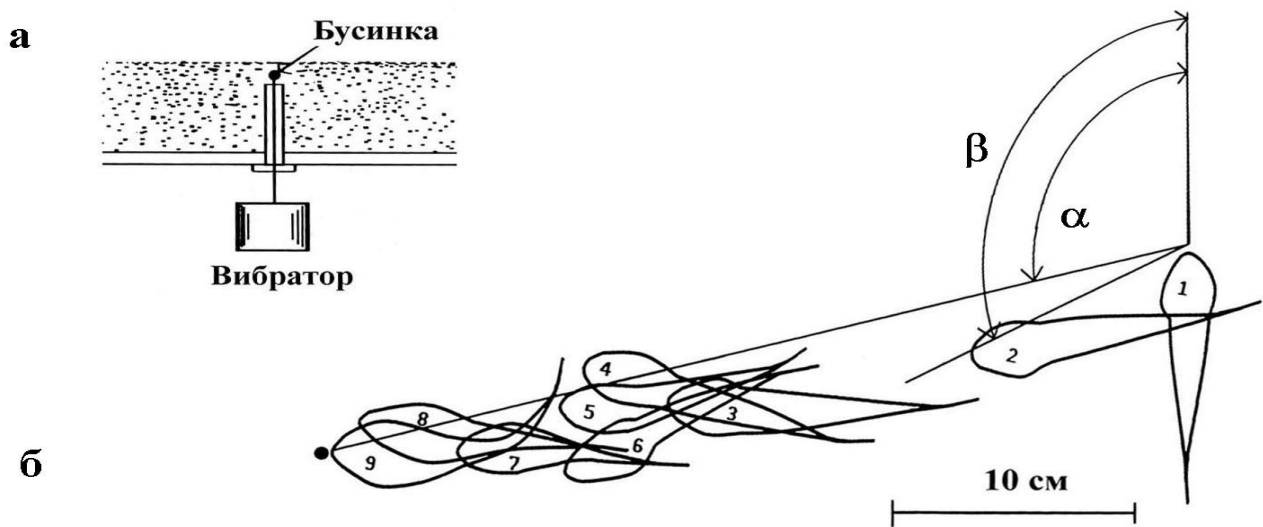


Рисунок 16. Обнаружение бычком-подкаменщиком *Cottus bairdi* скрытого в грунте источника колебаний, имитирующего подвижный пищевой объект (Janssen, 1990). а – бусинка, подключенная к вибратору; б – поисковые перемещения бычка. Силуэты (1-9) указывают последовательное изменение положения и ориентации рыбы, углы между направлением первоначальной ориентации рыбы (до начала стимуляции) и направлением на источник колебаний (α) и направлением рыбы после переориентации в результате первого броска (β).

Кроме роющих рыб или рыб-диггеров, по способам добывания корма часто выделяют так называемых рыб-грызунов, с помощью крепких зубов и сильно развитых челюстей откусывающих мелкие и твердые кусочки пищи, например, кораллы. Рыбы-грызуны обычны среди представителей спинороговых (Balistidae), единороговых (Monacanthidae), иглобрюхих (Tetraodontidae), рыб-ежей (Diodontidae) и некоторых других групп. Некоторых рыб из отряда камбалообразных (Pleuronectiformes) объединяют в группу рыб-стригунов. Питаясь сифонами моллюсков, которые составляют в рационе ряда

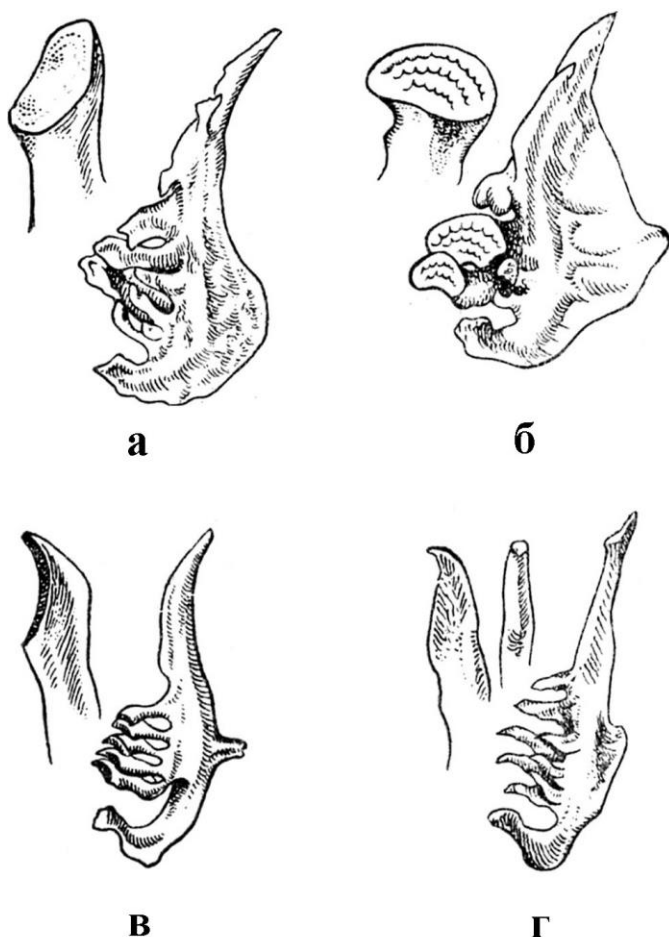


Рисунок 17. Глоточные зубы карповых рыб:

а – аральский усач *Barbus brachycephalus*;

б – сазан *Cyprinus carpio*;

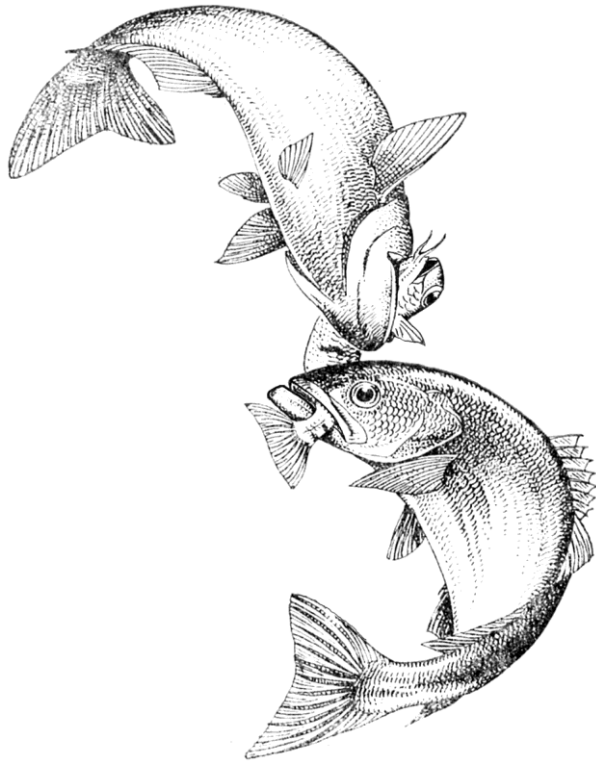
в – лещ *Abramis brama*;

г – жерех *Aspius aspius* (Никольский, 1974).

камбал значительную долю, рыбы-стригуны схватывают и срезают их быстрыми движениями челюстей.

Основываясь на способах добывания корма, можно выделить группу рыб-скребунов, соскабливающих корм с поверхности подводных предметов (подуст *Chondrostoma nasus*, кутум *Rutilus frisii kutum*, остролучка *Carpiotobrama kuschakewitschi*, лорикариевые сомы *Loricariidae*), или рыб, способных дробить схваченную добычу (раковины моллюсков, панцири морских ежей и крабов и т.п.) сильными челюстными или глоточными зубами (зубатковые *Anarchihadidae*, плотва *Rutilus rutilus*, черный амур *Mylopharyngodon piceus*, сазан *Cyprinus carpio*, некоторые цихлиды *Cichlidae*). Многие карповые рыбы перед заглатыванием перетирают пищевые объекты с помощью хорошо развитого глоточного аппарата – глоточных зубов и жерновка (рис. 17), степень измельчения пищи разными видами карповых рыб различается. Выделяют также рыб, способных выкусывать у жертв куски тела или даже разрывать их

Рисунок 18. Луфари
Pomatomus saltatrix,
 разрывающие султанку
Mullus barbatus
 (Шубников, 1971).



на куски – многие акулы, пираниевые Serrasalminidae, протоптерусы *Protopterus*, большая тигровая рыба *Hydrocyon goliath*, представляющая опасность даже для человека, луфарь *Pomatomus saltatrix* и др. (рис. 18).

Имеются рыбы, применяющие весьма специфические способы подготовки жертв к заглатыванию. Так, спинорог *Balistes fuscus* мощной струей воды, выпускаемой изо рта, переворачивает морских ежей, которыми он питается и выгрызает у них незащищенный иглами перистом, а затем съедает и всего морского ежа. Более мелкий спинорог *Balistes undulatus*, неспособный перевернуть струей воды морского ежа последовательно обгрызает все иглы и лишь затем съедает его. Сходным образом поступают при питании морскими ежами и другие виды спинорогов. Губановые рыбы *Cheilinus trilobatus* и *Coris angulata*, также использующие морских ежей в пищу, предварительно разбивают их о камни. Губановая рыба *Halichoeres garnoti*, питающаяся моллюсками (*Pectinidae*), разрушает их раковину резкими ударами о камни и только после этого заглатывает добычу. Время, которое затрачивает рыба на разрушение раковины и заглатывание моллюска составляет около 3-4 мин.

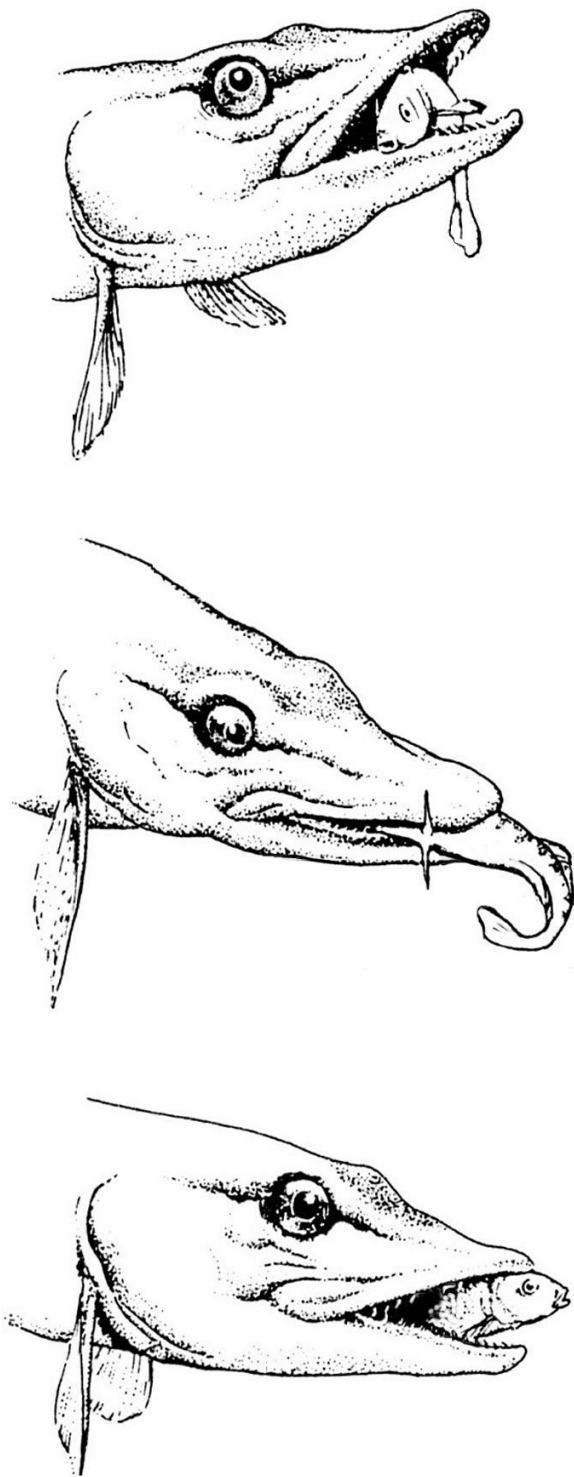


Рисунок 19. Возможное положение жертвы, трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, схваченной хищником, щукой *Esox lucius* (Hoogland et al., 1957).

Разбивает о грунт схваченную крупную добычу терапон *Leioprotherapon unicolor*. Черный марлин *Makaira indica* во время охоты пронзает или оглушает рыб-жертв ударами своей копьеобразной верхней челюсти. Многие хищники-ихтиофаги прежде чем проглотить схваченную жертву ориентируют ее головой вперед по направлению заглатывания (рис. 19).

6. Ритмика питания

Рыбы могут резко отличаться друг от друга по суточной динамике питания, что позволяет разделять их на группы с дневным, сумеречным и ночным типом пищевой активности, а в некоторых случаях выделять промежуточные группы, например, рыб с сумеречно-ночным типом пищевой активности. В умеренных и высоких широтах наблюдаются отчетливые сезонные колебания пищевой активности рыб, имеются виды с преимущественно летним или зимним типом питания.

7. Классификация рыб в соответствии с сенсорным оснащением пищевого поведения

В соответствии с уровнем развития сенсорных систем, их участием и ролью в обеспечении пищевого поведения, рыбы могут быть подразделены на группы с полисенсорным (треска *Gadus morhua*, плотва *Rutilus rutilus*) и преимущественно моносенсорным оснащением пищевого поведения, когда ведущее значение принадлежит одному из органов чувств. Среди последней группы рыб возможно выделение более мелких групп, объединяющих рыб, в пищевом поведении которых ведущими органами чувств являются, например, зрение, как у большинства пелагических зоопланктонофагов (верховка *Leucaspius delineatus*, уклейка *Alburnus alburnus*, сельди *Clupeidae*, корюшки *Osmeridae*), пелагических хищников-угонщиков (судак *Stizostedion lucioperca*, жерех *Aspius aspius*, скумбровые *Scombridae*, тарпоновые *Megalopidae*, барракудовые *Sphyrnidae*), хищников-засадчиков (удильщики *Lophiidae*, звездчатовые *Uranoscopidae*, морские дракончики *Trachinidae*). У рыб с ночным типом активности, у глубоководных и пещерных рыб или рыб со слабым развитием зрительной системы, пищевое поведение может основываться на обонятельной рецепции (осетровые *Acipenseridae*, многие сомовые *Siluridae*, угревые *Anguillidae*, муреновые *Muraenidae*, мелкие прибрежные акулы) или на функции других сенсорных систем – боковой линии, электрорецепции и др. Разделение рыб на эти две группы касается прежде всего сенсорного обеспечения пищевого поиска, тогда как заключительная фаза пищевого поведения у всех рыб полностью контролируется вкусовой рецепцией.

8. Классификация рыб по признаку оседлости и типу социальных отношений при питании

По признаку оседлости при питании рыб подразделяют на территориальных и кочующих. Первые большую часть жизни или в течение значительного времени питаются в пределах своих собственных территорий, практически не покидая их даже на короткое время. К таким рыбам относится большинство обитателей морских побережий, прежде всего в тропическом и субтропическом поясе, многие коралловые виды, молодь лососевых (*Salmonidae*) и мн. др. Некоторые пресноводные хищники, например, таймень *Hucho hucho*, крупные жерехи *Aspius aspius*, щука *Esox lucius*, сом *Silurus glanis* занимают в водоеме определенные домашние участки, где они предпочитают откармливаться. Кочующие рыбы не придерживаются каких-либо постоянных участков и перемещаются в пределах значительных акваторий. В поисках добычи или следуя за ней, они за относительно короткое время могут преодолевать сотни и тысячи километров. К числу этих рыб относятся прежде всего крупные океанические хищники – тарпоны (*Megalopidae*), марлины и парусники (*Istiophoridae*), тунцы, макрели и многие другие представители скумбриевых (*Scombridae*), меч-рыба (*Xiphiidae*), корифеновые *Coryphaenidae*), многие из сельдевых (*Clupeidae*), тресковых (*Gadidae*), осетровых (*Acipenseridae*), лососевых (*Salmonidae*), акул и др.

Питающиеся рыбы могут существенным образом различаться особенностями социальных контактов между собой, уровнем групповой объединенности. Типично стайные рыбы на время откорма рассредоточиваются, их расположение и ориентация полностью определяется особенностями пищевого поведения отдельных особей и поведения объектов охоты. Такие стаи называют питающимися или стаями питания (рис. 20). В этих стаях рыбы проявляют характерное пищедобывательное поведение, например у мелких планктоноядных рыб в это время можно видеть резкие и

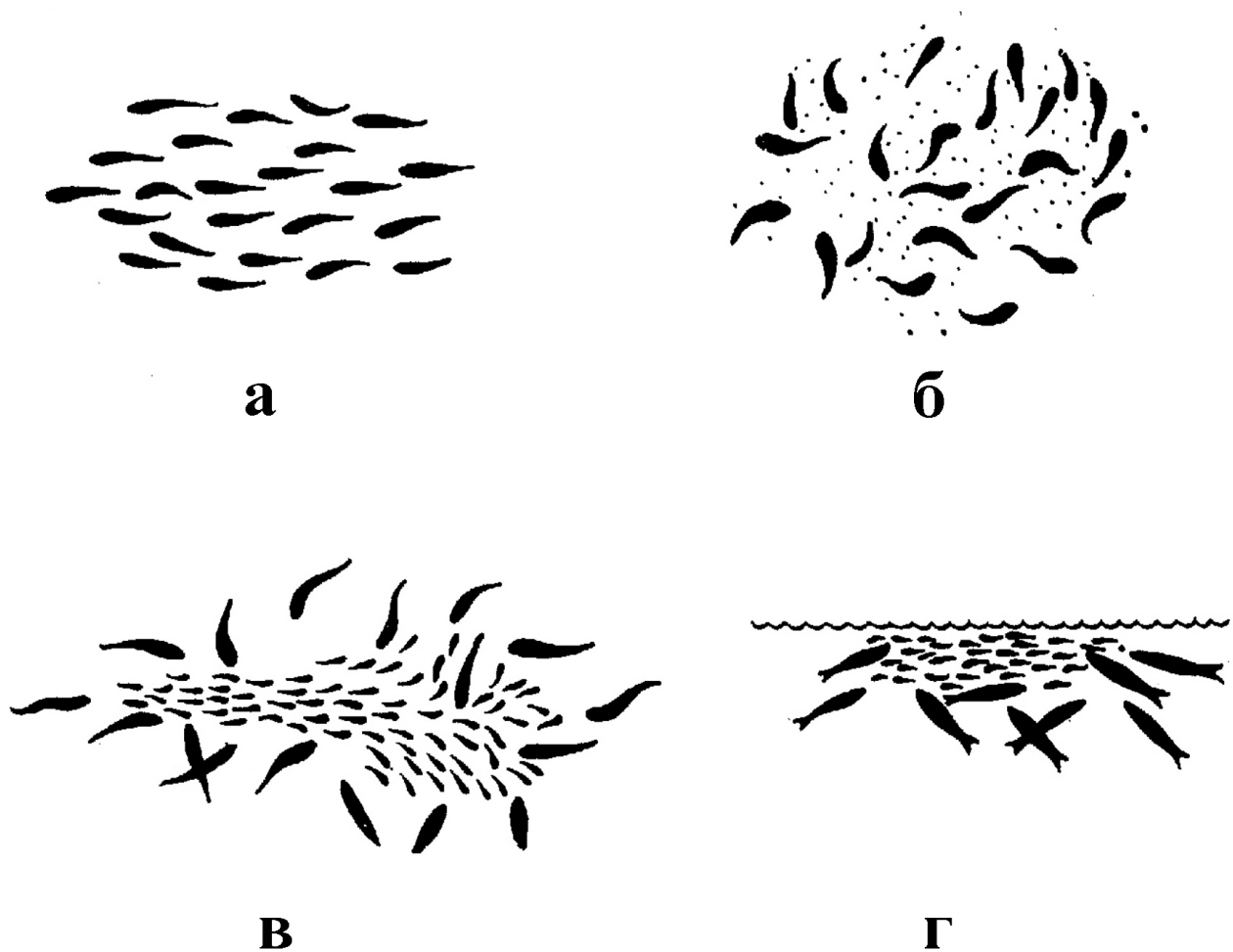


Рисунок 20. Структура стай рыб. а и б – ходовая и питающаяся стая рыб-планктофагов; в и г – коллективная охота стайных пелагических хищников (вид сверху и сбоку) (Радаков, 1972, с изменениями).

частые короткие броски и повороты в стороны. При возникновении малейшей опасности или при снижении доступности корма характерное стайное поведение сразу же полностью восстанавливается. Пребывание мирных рыб в стае существенно облегчает поиск добычи, прежде всего благодаря хорошо развитому у рыб подражательному поведению: рыбы, первыми обнаружившие корм и проявившие направленную поведенческую реакцию к нему, увлекают за собой остальных партнеров по стае (рис. 21). Быстрое обнаружение корма,

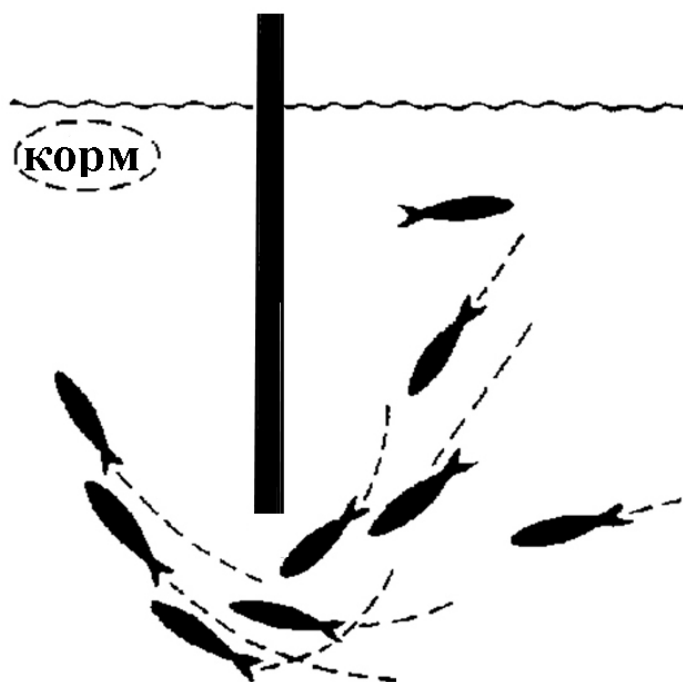


Рисунок 21. Обнаружение
стаей рыб корма,
отделенного непрозрачной
перегородкой (Радаков,
1972).

более эффективное
добывание пищи,
повышенная интенсивность
питания у рыб, находящихся
в стае, по сравнению с
одиночками,

экспериментально продемонстрировано на достаточно большом числе примеров. В стаях рыбы не только чаще и больше потребляют корма, но и значительно быстрее восстанавливают пищевое поведение после стрессовых нагрузок, вызванных, например, нападением хищника или сменой биотопа. Стая делает рыб более конкурентно способными в добывании корма, расширяет спектр доступных им пищевых объектов, позволяет осваивать новые пространственные и пищевые ресурсы.

Некоторые из хищных рыб также способны объединяться для питания в стаи и подобно другим хищным позвоночным животным использовать тактику коллективной охоты, дающую возможность преодолеть защитные стайные механизмы мелких стайных рыб – объектов охоты (рис. 20). Тактика коллективной охоты характерна для каранкса *Caranx adscensionis*, пятнистого тунца *Euthynnus alletteratus*, восточного тунца *Euthynnus lineatus*, полосатой лакедры *Seriola lalandei*, крупных окуней *Perca fluviatilis*. Атакуя группой, хищники вначале стремятся окружить стаю и не дать возможность рыбам скрыться в укрытиях или уйти на глубину, где меньшая освещенность делает их

менее заметными и уязвимыми, а затем последовательно истребляют большую часть жертв. В некоторых случаях стаю рыб-жертв одновременно атакуют рыбы-хищники и рыбадные птицы.

9. Пластичность питания и пищевого поведения рыб

Стратегия и тактика пищевого поведения не остаются постоянными и могут изменяться в зависимости от возраста рыб, условий питания или вида пищи, от многих других биотических и абиотических факторов. Так, ранняя молодь тиляпии *Sarotherodon galilaeus* длиной менее 20 мм является типичным хищником-зоопланктонофагом, поштучно схватывая планктонных жертв, а при длине тела более 62 мм молодь становится облигатным фильтратором-зоопланктонофагом. Молодь акары *Geophagus brasiliensis* и тиляпии *Tilapia rendalli* до достижения длины тела 30 мм питается исключительно за счет поштучного схватывания планктонных жертв, тогда как при длине тела свыше 70 мм она использует фильтрационный тип питания. Такие же изменения пищевого поведения происходят в онтогенезе многих рыб-планктонофагов. Мелкий тугорослый окунь *Perca fluviatilis* в озерах и водохранилищах держится в прибрежье и питается ракообразными и личинками насекомых. Крупная быстрорастущая форма окуня обитает в открытой части водоемов и представляет собой типичного ихтиофага. Способ питания рыб зависит от размеров кормовых объектов – при их относительно небольших размерах многие пелагические планктонофаги (синец *Abramis ballerus*, сельдевые *Clupeidae*, анчоусовые *Engraulidae* и др.) переходят от поштучного схватывания жертв на энергетически более выгодный фильтрационный тип питания. Смена способа питания или спектра потребляемых организмов происходит не только по мере роста рыб, но и при изменении плотности жертв и их доступности, например в разное время суток и т.п.. Переход с дневного типа пищевой активности к ночному может быть связан с сезонными изменениями фотопериода и температуры воды или быть вызван усилением

внутрипопуляционной пищевой конкуренции или конкуренции с другими представителями сообщества. Так, американский голец *Salvelinus fontinalis* переходит с питания зообентосом на питание планктоном в местах совместного обитания с чукучаном *Catostomus commersoni*. Кумжа *Salmo trutta* и более пластичный по питанию арктический голец *Salvelinus alpinus* в местах совместного обитания имеют разные спектры питания, тогда как при аллопатрии питаются сходной пищей. Межвидовая пищевая конкуренция служит одной из причин питания разными кормовыми организмами кумжей *Salmo trutta* и хариусом *Thymallus thymallus* при их симпатрии. При повышенной плотности популяции американского гольца *Salvelinus fontinalis* часть рыб использует в пищу представителей донной и придонной фауны, используя преимущественно пастбищную стратегию добывания корма, другие же особи добывают корм в толще и в верхнем слое воды за счет активного поиска и преследования своих жертв.

Рыбы в своем охотничьем арсенале обычно имеют несколько стратегий пищевого поведения, каждая из которых реализуется при соответствующих условиях среды или условиях откорма. Так, щука *Esox lucius* в северных водоемах, где основу ее питания составляют преимущественно придонные реофилы, из типичного хищника-засадчика превращается в активно преследующего добычу хищника-угонщика. Окунь *Perca fluviatilis* в дневные часы при высокой освещенности (свыше 100 лк) ведет себя как хищник-засадчик, подкарауливая и схватывая добычу из зарослей или других укрытий. С понижением освещенности (ниже 10 лк) окунь покидает укрытия и начинает активно преследовать своих жертв, которые в этих условиях становятся более доступными из-за потери стайных защитных механизмов. Эффективность охоты окуня в это время резко возрастает. Подобная трансформация пищевого поведения свойственна многим морским хищникам (черноморская скорпена-ерш *Scorpaena porcus* из семейства скорпеновых *Scorpaenidae*, многие каменные окуни *Serranidae* и др.), которые в дневные часы являются типичными засадчиками, но в условиях сумеречной и ночной освещенности покидают

укрытия и начинают активно разыскивать своих жертв, используя поведение скрадывания. Многие из таких рыб большую часть суточного рациона получают именно благодаря последнему способу добывания пищи. Подводные наблюдения за пираниями показали, что рыбы одного и того же вида могут одновременно использовать различные приемы, позволяющие приблизиться к жертве на достаточное для результативного броска расстояние, не вызвав у нее настороженности или испуга (рис. 9). Так, пирания *Serrasalmus marginatus*, выкусывающая кусочки плавников у рыб-жертв или схватывающая поселяющихся на их теле паразитических ракообразных *Dolops* sp. (Argulidae), может внедряться и плавать совместно с рыбами-жертвами (пираниями *Serrasalmus spiloptera*, близкими по окраске, форме и размерам тела) в одной и той же стае и лишь затем неожиданно нападать на них. Мирная цихлида *Gymnogeophagus balzanii* может подвергаться неожиданной атаке *S. marginatus*, когда хищник проплывает мимо жертвы не проявляя какого-либо явного охотничьего интереса к ней. Быстрый и резкий бросок на проплывающих мимо крупных хищных пираний *Pygocentrus nattereri*, пораженных эктопаразитами, *S. marginatus* может совершать из укрытия. У рыб имеются примеры полового диморфизма в характере и способах питания, который, по-видимому, наиболее ярко проявляется у глубоководных удильщиков *Ceratioidei*. У этих глубоководных рыб самцы по размерам многократно (по массе тела - в тысячи раз) уступают самкам, у многих видов самцы ведут паразитический образ жизни, тогда как самки являются высокоспециализированными хищниками (рис. 3). Возможность использования нескольких стратегий питания является важной адаптацией, позволяющей успешно конкурировать с другими видами и полнее использовать кормовые ресурсы.

Многие рыбы, прежде всего представители низких широт, обитающие в условиях большей стабильности внешней среды, используют на протяжении значительной части своей жизни один и тот же способ питания или охоты. В связи с разной выраженностью возрастной, сезонной и иной пластичности пищевого поведения, рыб делят на факультативных и облигатных хищников

или мирных рыб, планктонофагов или бентофагов, фитофагов или зоофагов, хищников-угонщиков или хищников-засадчиков и т.п. Близкими, но имеющими несколько иной смысл являются понятия «пищевые специалисты» и «пищевые генералисты», используемые для характеристики наличия или отсутствия узкой пищевой специализации у животных. Примером типичного «специалиста» может служить цихловая рыба *Cichlasoma tuba*, которая в естественных и экспериментальных условиях питается исключительно черешками листьев. Примером типичного «генералиста» служит плотва *Rutilus rutilus*, использующая в пищу чрезвычайно широкий спектр кормовых организмов – от мало доступных для других пресноводных рыб умеренной зоны двустворчатых моллюсков до разнообразных представителей планктона, бентоса и даже нитчатых водорослей, икры и ранней молоди других рыб. Термины «специалисты» и «генералисты» близки к предложенным понятиям пищевой пластичности и пищевой активности, соответственно способности рыб под воздействием различных факторов менять характер своего питания или сохранять наиболее свойственный им, при данном физиологическом состоянии, характер питания несмотря на изменение состава кормовой базы или конкурентного воздействия со стороны других потребителей того же корма.

Присущая рыбам стратегия поиска, схватывания и обработки добычи, тип питания, суточный ритм пищевой активности и другие параметры питания и пищевого поведения являются в значительной мере врожденными свойствами. На это указывают данные о проявлении различных стратегий поиска жертвы карповыми рыбами – лещом *Abramis brama*, плотвой *Rutilus rutilus*, сыртью *Vimba vimba* несмотря на то, что подопытные особи этих рыб были выращены в идентичных искусственных условиях.

10. Морфологические особенности рыб разных трофических групп

С питанием рыб тесно связаны многие особенности их морфологии, прежде всего устройство их ротового и жаберного аппарата, строение пищеварительного тракта, его функциональные характеристики. Особенно наглядно эта связь проявляется при рассмотрении многообразия рыб по форме, размерам и положению зубов (рис. 17 и 22), размерам, положению и строению рта (рис. 23).

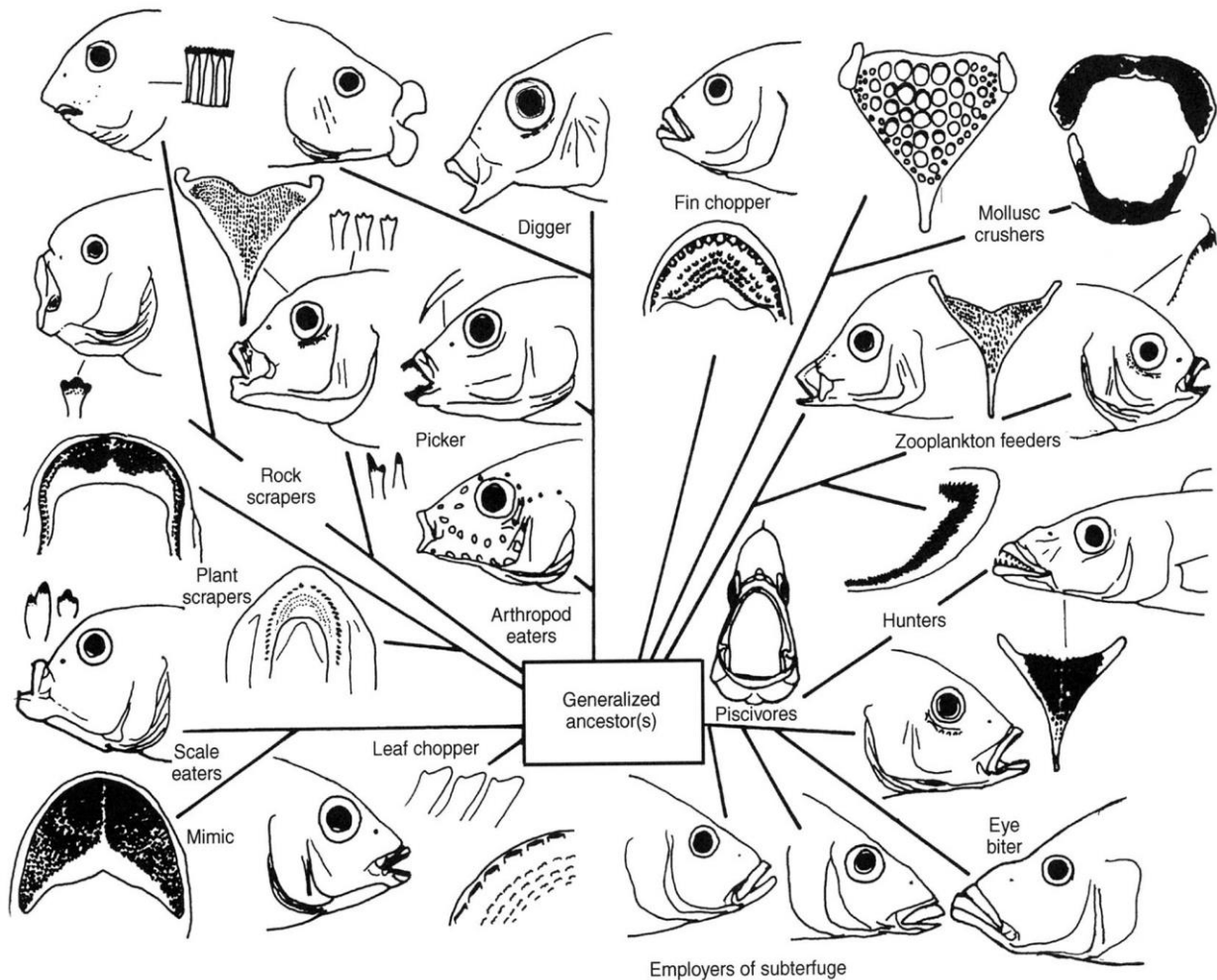


Рисунок 22. Разнообразие форм озубления у цихлид озера Малави (Wootton, 1998).

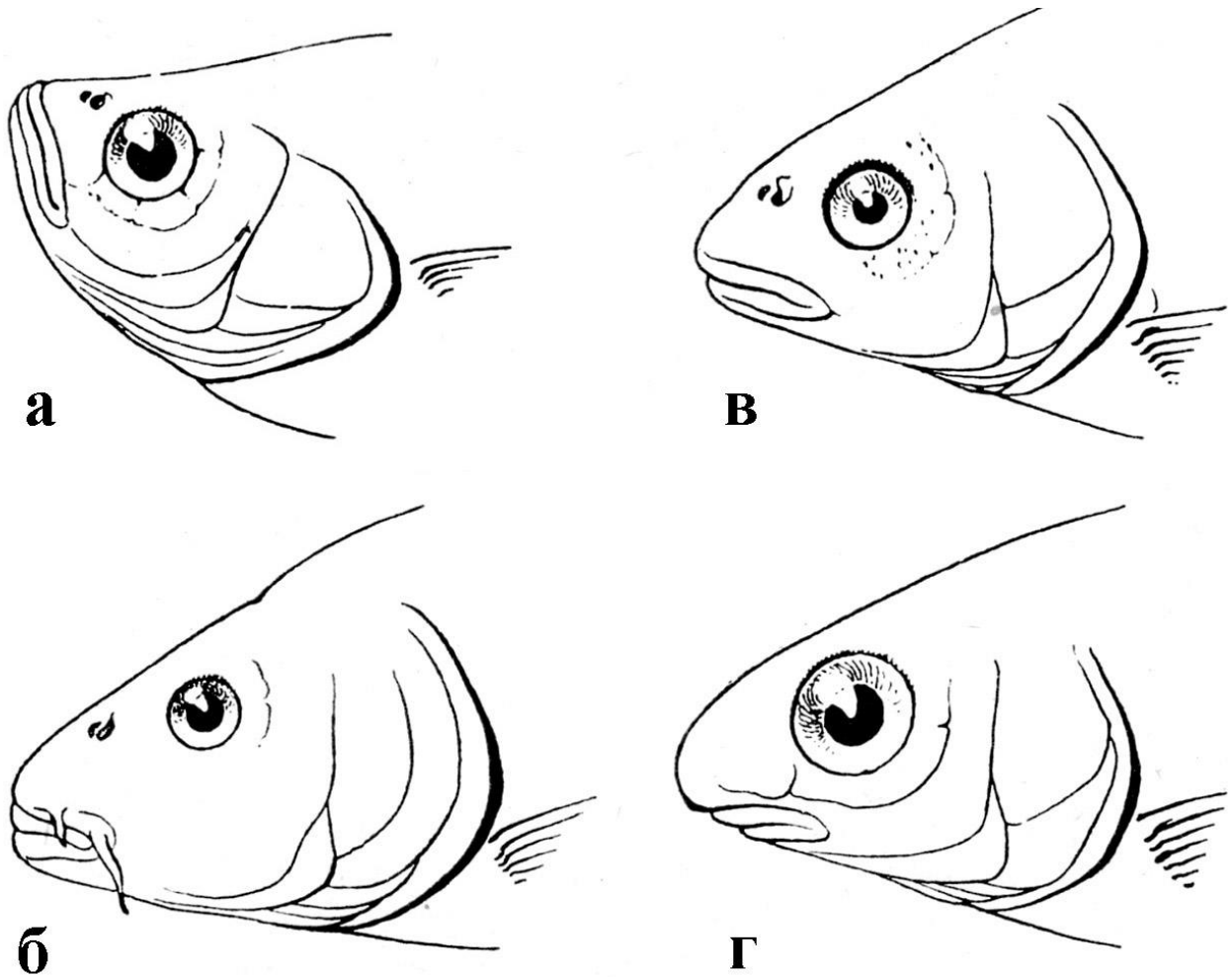


Рисунок 23. Различное положение рта у карповых рыб: а – верхний рот, чехонь *Pelecus cultratus*; б – конечный рот, жерех *Aspius aspius*; в – полунижний рот, елец *Leuciscus leuciscus*; г – нижний рот, остролючка *Sapoetobrama kuschakewitschi* (Никольский, 1974, с изменениями).

Выделяют рыб с верхним, например, шемая *Chalcalburnus chalcoides*, чехонь *Pelecus cultratus*, красноперка *Scardinius erythrophthalmus*, конечным (судак *Stizostedion lucioperca*, омуль *Coregonus autumnalis*, пелядь *Coregonus peled*, голавль *Leuciscus cephalus*, треска *Gadus morhua*) и нижним ртом (чир *Coregonus nasus*, осетровые *Acipenseridae*, скаты *Rajidae*, акулы). По строению и функции ротового аппарата рыбы могут быть объединены в несколько типов: имеющих рот хватательный (большинство ихтиофагов), всасывательный

(выдвижной рот рыб-бентофагов), дробящий (моллюскоеды, грызуны), рот-присоску (миноги, миксины, самцы из сем. *Ceratiidae*, рыбы горных потоков), рот планктонофагов-фильтраторов, перифитонофагов. Между этими основными типами строения и положения рта существует ряд переходных форм. С типом потребляемого корма тесно связана длина пищеварительного тракта: у зоофагов длина кишечника обычно не превышает длины тела рыб, тогда как у фитофагов (толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*, храмуля *Varicorhinus baroeta*, лабео *Labeo fimbriata*) относительная длина кишечника достигает 1500% и более от длины тела. Рыбы с разной стратегией пищевого поведения резко различаются по форме тела, например, хищники-угонщики имеют обычно торпедовидную или стреловидную форму тела, многие рыбы-бентофаги уплощены в дорзо-вентральном направлении, питающиеся среди зарослей и камней рыбы могут иметь вытянутую змеевидную или лентовидную форму и т.п. Многообразие форм проявления морфологических адаптаций рыб к питанию чрезвычайно велико, их детальное рассмотрение требует специального анализа и не входит в задачи настоящей статьи.

11. Заключение

Таким образом, в основу классификации рыб по способам и особенностям питания могут быть положены разнообразные критерии и подходы. Отнесении того или иного вида рыб к определенной трофической группе следует исходить из комплексной оценки биологии питания, спектра и характера потребляемых организмов, стратегии пищевого поведения, особенностей морфологии рыб и многих других биологических параметров. Иными словами, трофическая характеристика вида может включать все или большую часть тех признаков, которые были рассмотрены выше. Безусловно, отнесение рыб конкретного вида к какой-либо из трофических групп иногда условно из-за вариабельности или существенного изменения питания и пищевого поведения при смене внешних

условий или внутреннего состояния рыб, их роста и развития и т.п. Определяющими при трофической классификации могут быть признаки, наиболее ярко или рельефно отражающие особенности питания рыб конкретного вида. Систематизация различного рода подходов и взглядов, используемых для трофической классификации рыб, составлявшая цель настоящей статьи, крайне важна для унификации тех терминов и понятий, которые используются в публикациях, посвященных вопросам питания рыб и многим другим ихтиологическим проблемам. В заключение считаем целесообразным привести схему, которая может быть использована для трофической классификации рыб. В ней представлена лишь часть трофических групп, рассматриваемых в пособии. Выделение или отнесение некоторых из них к тому или иному типу может быть условным и отражать устоявшиеся и часто встречающиеся в литературе представления.

Схема трофической классификации рыб.

Группы рыб по характеру потребляемой пищи:

- фитофаги, или растительноядные,
- зоофаги, или животнойядные (хищники),
- сапрофаги:
 - некрофаги, или падальщики,
 - детритофаги,
 - копрофаги.

Группы рыб по разнообразию потребляемой пищи:

- стенофаги:
 - монофаги,
 - олигофаги;
- полифаги,
- эврифаги.

Группы рыб в соответствии с совокупностью организмов, к которой относится жертва:

- планктонофаги:
 - фитопланктонофаги,
 - зоопланктонофаги;
- бентофаги:
 - питающиеся инфауной,
 - питающиеся эпифауной;
- перифитонофаги,
- сестонофаги,
- дрифтофаги.

Группы рыб в соответствии с зоной водоема, где происходит питание:

- пелагические:
 - батипелагические,
 - абиссальные;
- эпипелагические,
- придонные,
- донные,
- прибрежные.

Группы рыб в соответствии с предпочитаемой пищей:

- ихтиофаги:
 - каннибалы:
 - оофаги,
 - адельтофаги;
 - икроеды;
- моллюскоеды,
- ракоеды,
- чешуееды (лепидофаги),
- бактериофаги.

Группы рыб в соответствии со стратегией пищевого поведения:

- охотники, или хищники:
 - хищники-угонщики,
 - хищники выслеживающего или скрадывающего типа,
 - хищники-засадчики,
 - сальтационный пищевой поиск ранней молодежи;
- пастбищные рыбы,
- паразиты:
 - эктопаразиты,
 - эндопаразиты;
- чистильщики.

Группы рыб в соответствии с типом социальности:

- одиночные,
- групповые и колониальные,
- стайные.

Группы рыб по признаку оседлости:

- территориальные,
- оседлые,
- мигрирующие, или кочующие.

Группы рыб по способу захвата и механической обработки жертв:

- прицельное поштучное схватывание,
- фильтраторы,
- роющие (диггеры),
- грызущие,
- стригущие,
- соскабливающие,
- дробящие,
- выкусывающие.

Группы рыб в соответствии с суточной и сезонной динамикой питания:

- дневные,
- сумеречные,
- сумеречно-ночные,
- ночные;
- с летним максимумом пищевой активности,
- с зимним максимумом пищевой активности.

Группы рыб в соответствии с сенсорным обеспечением пищевого поведения:

- моносенсорщики, пользующиеся преимущественно:
 - зрением,
 - обонянием,
 - боковой линией,
 - электрорецепцией;
- полисенсорщики.

Группы рыб в соответствии с уровнем видовой пластичности питания:

- факультативные (“генералисты”, или “универсалы”),
- облигатные (“специалисты”).

Группы рыб в соответствии с источником питательных веществ:

- эндогенное (внутреннее), или лецитрофное питание,
- экзогенно-эндогенное (смешанное) питание,
- экзогенное (наружное, или внешнее) питание,
- матротрофное питание.

12. Рекомендованная литература

Гаевская Н.С. 1966. Роль высших растений в питании животных пресных водоемов. М.; Наука. 327 с.

Мантейфель Б.П., Гирса И.И., Лещева Т.С., Павлов Д.С. 1965. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука, С.3-81.

Никольский Г.В. 1953. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Изд-во АН СССР. С.261-281.

Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк., 357 с.

Павлов Д.С., Касумян А.О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т.30. Вып.5. С.720-732.

Павлов Д.С., Касумян А.О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т.30. Вып.5. С.720-732.

Радаков Д.В. 1972. Стайность рыб как экологическое явление. М.: Наука, 174 с.

Решетников Ю.С., Сабино Атенсио Л., Проворова Г.В., Трунов В.Л. 1993. Питание рыб в бассейне р.Укаяли // Экология и культивирование амазонских рыб. М.: Наука. С.66-143.

Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР. 263 с.

Фортулатова К.Р., Попова О.А. 1973. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука. 299 с.

Хиатт К.Д. 1983. Стратегия питания // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть. С.70-111.

Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 268 с.

Gerking S.D. 1994. Feeding ecology of fish. San Diego: Acad. Press, 416 p.

Hart P.J.B. 1993. Foraging in teleost fishes // Behaviour of teleost fishes, 2nd edition (ed. T.J.Pitcher). London: Chapman and Hall. P.252-284.

Hart P.J.B. 1997. Foraging tactics // Behavioural ecology of teleost fishes (ed. J.-G.J.Godin). Oxford: Oxford Univ. Press. P.104-133.

Keenleyside M.H.A. 1979. Diversity and adaptation in fish behavior. Heidelberg: Springer-Verlag, 208 p.

Wootton R.J. 1998. Ecology of teleost fishes. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 386 p.

Учебное издание

Павлов Дмитрий Сергеевич
Касумян Александр Ованесович

Разнообразие рыб по характеру и способам питания
(трофическая классификация рыб)

Подписано в печать 17.10.2002.

Формат 60х84/16. Бумага офс. №1.

Печать Ризо. Усл. печ. л. 3,0.

Уч.-изд. л. 2,5. Тираж 150 экз. Заказ 538.

Ордена «Знак Почета» Издательство Московского университета.

125009, Москва, ул. Б.Никитская, 5/7.

Отдел печати МГУ.

119992, Москва, Ленинские горы.