

**ТРОФОДИНАМИКА
ЭКОСИСТЕМЫ РИТРАЛИ «ЛЮСОСЕВОЙ»
РЕКИ ЮЖНОГО САХАЛИНА НА ПРИМЕРЕ РЕКИ ЛЮТОГА**

**В. С. Лабай¹, Л. А. Живоглядова², В. Д. Никитин³,
Н. В. Коновалова³, И. В. Мотылькова³**

¹Сахалинский государственный университет, ул. Ленина, 290,
г. Южно-Сахалинск, 693008. E-mail: v.labaj@yandex.ru

²Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства, ул. Береговая, 21-в,
г. Ростов-на-Дону, 344002. E-mail: l.zhivoglyadova@mail.ru

³Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
ул. Комсомольская, 196, г. Южно-Сахалинск, 693023. E-mail: nik-vitus@yandex.ru

Описаны трофические взаимодействия и потоки энергии в целом для экосистем притоков и ритрали «люсосево́й» реки на примере р. Лютога и их сезонная изменчивость. Экосистемы ритрали (верховые притоки, низовые притоки и среднее течение) характеризуются отрицательным балансом энергии, и их существование определяется преимущественным поступлением готового органического вещества извне.

Развитие трофической цепи верховых притоков в течение года проходит различными путями. Летом – преимущественно по пастбищному пути, в холодное время года – по детритному. В низовых притоках поток энергии в течение всего года проходит преимущественно по пути потребления осажденного органического вещества и растительного детрита. В среднем течении основную роль начинает играть путь перехода энергии от планктона к донным фильтраторам.

Низовые притоки в отдельные месяцы характеризуются недостатком продукции водной биоты и существуют не только за счет привноса органического вещества извне, но и за счет постоянного пополнения извне консументами I порядка, что обуславливает преобладание консументов II порядка.

Роль бентоса в переходе энергии на высшие трофические уровни (к рыбам) гораздо ниже, чем предполагалось ранее. Определяющее значение в существовании и продуцировании высших трофических уровней (хищные беспозвоночные и рыбы) играет дрейф.

Емкость системы для бентоядных рыб определяется 10% изъятием совокупной биомассы (энергии) дрейфа и бентоса. При превышении этого уровня происходит перераспределение рыб по реке, переход на другие типы питания (вневодными беспозвоночными с поверхности воды, хищничество).

**TROPHODYNAMICS OF RHITRAL ECOSYSTEM
OF «SALMON» RIVER OF SOUTHERN SAKHALIN
ON THE EXAMPLE OF LYUTOGA RIVER**

**V. S. Labay¹, L. A. Zhivoglyadova², V. D. Nikitin³,
N. V. Konovalova³, I. V. Motylkova³**

¹Sakhalin state university, Lenina str., 290, Yuzhno-Sakhalinsk, 693008. E-mail: v.labaj@yandex.ru

²Azov Research Institute for fisheries, Bregovaya str., 21/2, Rostov-on-the Don, 344007.
E-mail: l.zhivoglyadova@mail.ru

³Sakhalin Research Institute of Marine Fishery & Oceanography (SakhNIRO), 196 Komsomolskaja Street, Yuzhno-Sakhalinsk 693023. E-mail: nik-vitus@yandex.ru

Trophic interactions, energy flows and their seasonal variability for ecosystems of tributaries and rhitral of “salmon” river at Lyutoga River example were described. Ecosystems of rhitral (upper

tributaries, grass-roots tributaries and middle flow) are characterized by a negative balance of energy, their being is determined by the predominant receipt of the finished organic matter from outside.

The development of the trophic chain of the upper tributaries proceeds in various ways throughout the year. Summer development occurs mainly by the grazing way, in the cold season - by detrital way. In downstream tributaries, the flow of energy throughout the year passes mainly along the way of consumption of precipitated organic matter and plant detritus. In the middle flow the main role is played by the path of energy transfer from plankton to bottom filter feeders.

Downstream tributaries in some months are characterized by a shortage of a production of aquatic biota and exist not only due to the introduction of organic matter from outside, but also due to constant replenishment from the outside by consumers I, which causes the predominance of consumers II.

The role of benthos in the transition of energy to higher trophic levels (to fish) is much lower than previously thought. A drift is playing a decisive role in the existence and production of higher trophic levels (predatory invertebrates and fish).

The capacity of the system for benthic fish is determined by 10% removal of the total biomass (energy) of drift and benthos. If this level is exceeded, the fish are redistributed along the river, switching to other types of food (consumption of invertebrates from the water surface, predation).

Введение

Функционирование экосистемы – динамическое взаимодействие потоков энергии, вещества, информации, обеспечивающее ее стабильность в конкретных условиях. Экосистема поддерживает целостность благодаря многообразным взаимосвязям между ее компонентами, реализуемым через потоки энергии, вещества и информации (Алимов, 2000).

Речные экосистемы и особенно экосистемы предгорных и горных «лососевых» рек представляют собой примеры одних из самых открытых и сложных для изучения типов экосистем. В них присутствует множество путей поступления энергии и вещества, так же как и значительный обмен веществом и энергией с сопредельными акваториями и территориями.

Оценка потоков энергии для «лососевых» рек Дальнего Востока, да и России в целом, производилась только для отдельных компонент экосистемы (Кочарина, 1990; Тесленко, 2006; Тиунова, 2003). Обобщения по продукционно-энергетическим характеристикам многих амфибиотических насекомых выполнены С.М. Голубковым (1986, 1987, 2000).

Более крупные обобщения энергетических потоков (на уровне всего сообщества макрозообентоса) проведены А.Ю. Комендантовым и М.И. Орловой для эстуариев рек Южного Приморья (1990, 2003).

Однако на основании перечисленных работ нельзя полноценно оценить емкость среды и определить сезонную изменчивость потоков энергии и вещества для рек Дальнего Востока.

Цель работы – изучение сезонной изменчивости потока энергии между компонентами водной биоты на различных участках ритрала р. Лютога (о-в Сахалин) для описания баланса энергии «лососевой» реки.

Материалы и методы

Работы выполнялись в эпириртрали и мезоритрала р. Лютога в 2011–2012 гг.: р. Фрикена – верховой приток, не имеет нерестовой значимости, р. Партизанка – низовой приток, один из основных нерестовых притоков р. Лютога, среднее течение р. Лютога ниже с. Бамбучки (мезоритраль) (рис. 1).

Данные по отбору и обработке проб и описания фитопланктона, фитоперифитона, бентоса, дрефта и ихтиофауны изложены в опубликованных работах (Живоглядова и др., 2016; Лабай и др., 2015), поэтому в данной статье они опускаются.

Изучение проб содержимого пищеварительных трактов рыб проводилась по принятым в российской науке методикам (Методическое пособие..., 1974). Данные о количестве

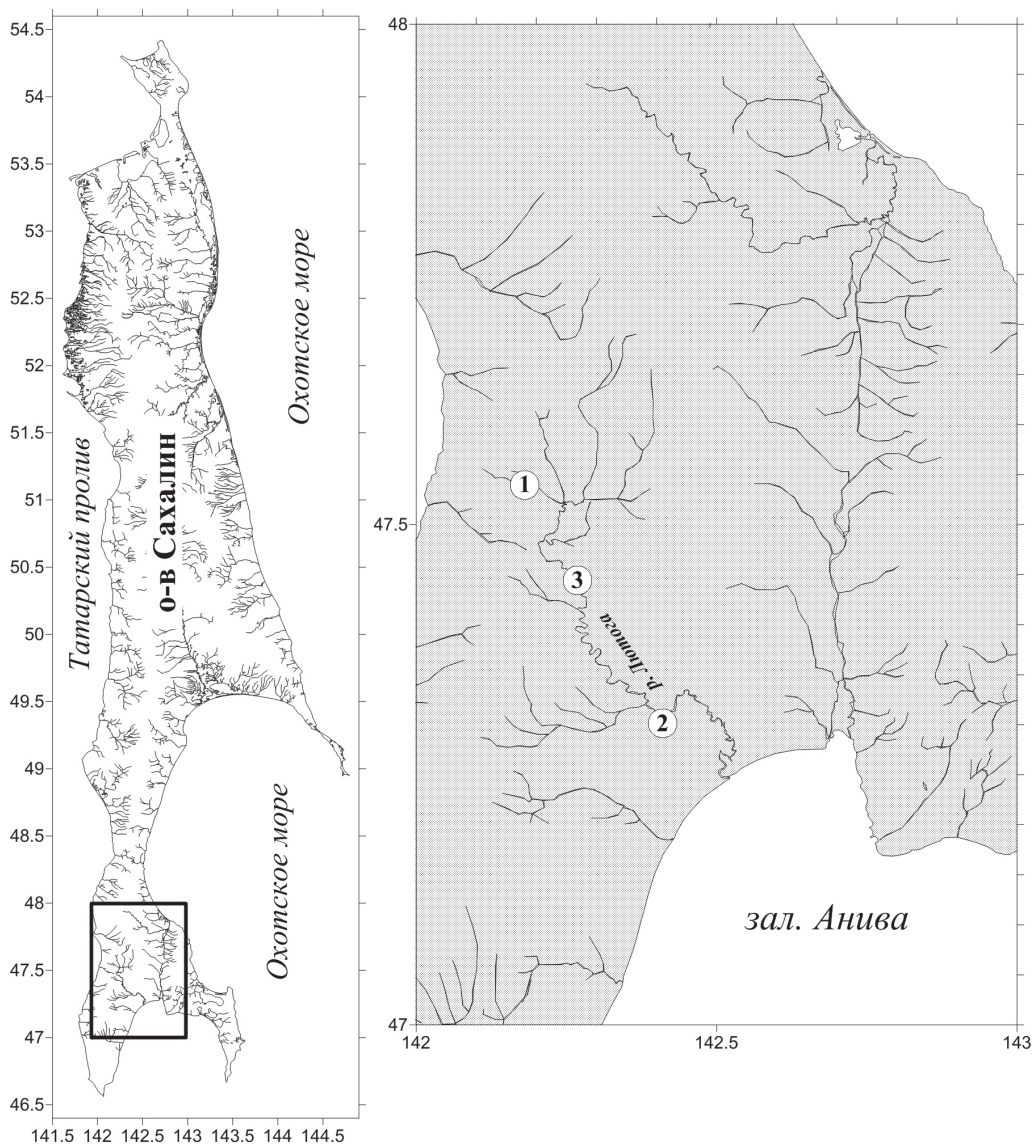


Рис. 1. Карта-схема района исследований: 1) створ на р. Фрикена, 2) створ на р. Партизанка, 3) створ в среднем течении р. Лютога

обработанных желудков для различных видов рыб на разных участках бассейна р. Лютога показаны в таблице 1.

Для расчета суточного рациона использовалась методика, разработанная Чучукало и Напазаковым (1999).

Для расчета продукции фитопланктона применялись зависимости, полученные А.Б. Зотовым и Е.М. Руснак (2005) между индексом поверхности сообществ (ИПС) и биомассой и продукцией.

Для расчета продукции фитоперифитона применялась зависимость, полученная Н.Ю. Метелёвой (2013).

Для расчета годовой продукции донных гидробионтов использовался метод расчета для гомотопных бентических животных (Методы определения..., 1968). Физиологический рацион, или количество потребленной пищи (С), определялся по балансовому уравнению Г.Г. Винберга (1956). При оценке физиологического рациона использовали u равный 0,6

Таблица 1

Объем обработанного материала по питанию рыб в р. Лютога

Вид	Участок	Месяц	Количество, шт.		
Сима <i>Oncorhynchus masou</i> (Brevoort, 1856), молодь	р. Фрикена	Апрель	36		
		Май	25		
		Июнь	24		
		Август, 1-я половина	50		
		Август, 2-я половина	25		
		Сентябрь	25		
		Ноябрь	26		
Сима <i>Oncorhynchus masou</i> (Brevoort, 1856), молодь	р. Партизанка	Апрель	17		
		Май	51		
		Июнь	24		
		Июль	30		
		Август, 1-я половина	25		
		Август, 2-я половина	21		
		Сентябрь	19		
		Октябрь	14		
Сима <i>Oncorhynchus masou</i> (Brevoort, 1856), молодь	среднее течение р. Лютога	Апрель	59		
		Май	25		
		Июнь	50		
		Август, 2-я половина	18		
		Сентябрь	23		
		Октябрь	25		
		Ноябрь	19		
		Сибирский усатый голец <i>Barbatula toni</i> (Dybowski, 1869)	среднее течение р. Лютога	Апрель	16
				Август, 2-я половина	13
		Сахалинская красноперка <i>Tribolodon ezoe</i> Okada et Ikeda, 1937	среднее течение р. Лютога	Май	18
Июнь	31				
Август, 2-я половина	11				
		Октябрь	46		

для нехищного зообентоса, для облигатных хищников – 0,8 (Комендантов, Орлова, 1990, 2003).

Для перевода единиц кислорода и массы в единицы энергии использовали переходные коэффициенты: 3,48 ккал/ГО₂, 3,15 мгО₂/мгС, 44,77 Дж/мгС (Алимов, 1989).

Продукция (P) приближенно оценивалась физиологическим методом: $P = R \frac{K_2}{1 - K_2}$, где

K_2 – коэффициент утилизации пищи на рост (Алимов, 1989; Методические рекомендации..., 1984). Для изопод и амфипод коэффициент использования пищи на рост принимался равным 0,5 (Хмелева, 1973); для мизид и креветок – 0,44 (Пастернак, 1972); для водных насекомых – 0,5 (Алимов и др., 2013; Балушкина, 1987; Голубков, 2000; Тиунова, 1993; Тодераш, 1984). Для всех остальных организмов брали среднюю величину для бентосных организмов – 0,26 (Методические рекомендации..., 1984; Умнов, Алимов, 1979).

Продукцию биоценоза (Pб) рассчитывали по равенству: $Pб = Pм + Pх - Сх$, где Pм – суммарная продукция популяций нехищных животных; Pх – суммарная продукция популяций хищников; Сх – суммарный рацион популяций хищников (Методы определения..., 1968).

Стандартной ошибкой при описании энергетических процессов в водных биоценозах является недоучет биомассы бентоса, ушедшей на питание рыб, т. к. отбор проб бентоса и ихтиологические исследования обычно разобщены во времени и пространстве. При исследованиях на р. Лютога гидробиологические исследования были совмещены с отбором проб ихтиофауны (активными орудиями лова), что позволило учесть извлеченную на питание рыб кормовую биомассу.

При оценке изъятых рыбами кормовой биомассы фитоперифитона, бентоса и дрефты использовались не абсолютные значения рациона, а относительный (%) рацион на массу рыб, который потом, исходя из средней биомассы рыб над 1 м² русла, пересчитывался. Если для отдельных месяцев рацион рыб был не известен, он рассчитывался как среднее (% от массы рыбы) между двумя сопредельными месяцами.

Результаты

Питание рыб. Сезонная изменчивость питания и суточного рациона массовых видов рыб представлены в таблице 2.

В верховых притоках (р. Фрикена) основу питания молоди симы в течение почти всего безледного периода составляют водные стадии развития амфибиотических насекомых (веснянки, поденки и ручейники), только в сентябре значительную долю пищевого комка формируют вневодные организмы (питание с поверхности).

В низовых притоках (р. Партизанка) и в среднем течении р. Лютога питание водными амфибиотическими насекомыми характеризует молодь симы весной и в первой половине лета. Во второй половине лета и осенью рыбы питаются преимущественно вневодными беспозвоночными.

Сибирский усатый голец весной питается преимущественно личинками веснянок и поденок, а летом – личинками комаров-звонцов.

Для сахалинской красноперки в среднем течении реки характерен переход к питанию фитоперифитоном в летний период.

Расчет продукции и элементов баланса энергии отдельных компонент водной биоты.

Продукция фитопланктона. Рассчитанные по месяцам биомасса и продукция фитопланктона над 1 м² акватории русла отражены в таблице 3.

В верховом притоке в среднем за год биомасса фитопланктона над 1 м² акватории русла составляет 34,5 кал; за сутки в среднем проходит 1630 ккал, за год аналогичная величина составляет 530878 ккал/м². В целом за год продукция фитопланктона составляет 36,7 ккал/м². Следовательно, годовой Р/В коэффициент равен 1064; среднесуточный Р/В коэффициент – 2,9.

В низовом притоке среднегодовая биомасса фитопланктона составляет 26 ккал/м², за сутки над означенной акваторией проходит 1623 ккал, за год – 554000 ккал/м². Годовая продукция составляет 30,3 ккал/м². Годовой Р/В коэффициент равен 1165; среднесуточный – 3,2.

В среднем течении р. Лютога биомасса в среднем за год биомасса фитоперифитона составляет 353 ккал/м², за сутки над означенной акваторией проходит 26696 ккал, за год – 8670668 ккал. Продукция фитопланктона за год составляет 366,5 ккал/м². Годовой Р/В коэффициент – 1038; среднесуточный – 2,8.

Продукция фитоперифитона. В среднем за год биомасса фитоперифитона в верховом притоке составляет 13,6 ккал/м² (табл. 4). В целом за год фитоперифитон формирует 3040 ккал/м² продукции. Годовой Р/В коэффициент равен 220; среднесуточный – 0,61.

В низовом притоке среднегодовая биомасса фитоперифитона равна 49,9 ккал/м² (см. табл. 4). За год продукция фитоперифитона составляет 12000 ккал/м². Годовой Р/В коэффициент равен 240; среднесуточный – 0,66.

В среднем течении р. Лютога в среднем за год составляет 345 ккал/м² (см. табл. 4). За год формируется 118850 ккал/м². Годовой Р/В коэффициент равен 344; среднесуточный – 0,94.

Сезонная динамика макрозообентоса. В годовой динамике общей биомассы в верховом притоке (р. Фрикена) выделяется три периода: первая половина лета (июль – первая половина августа), когда основу биомассы формируют ручейники и двукрылые; вторая половина лета (сентябрь–октябрь) с превалированием по биомассе веснянок; зимний (де-

Таблица 2

Сезонная изменчивость питания и рациона (С) массовых видов рыб в р. Лютога

Группа	Месяц								
Молодь симы: р. Фрикена									
Месяц	IV	V	VI	VII	VIII (1-я декада)	VIII (3-я декада)	IX	X	XI
Nematoda	0,3	0,1	0,1	Нет данных	0,3	0,3	–	Нет данных	0,1
Collembola	0,9	0,4	0,1		2,8	9	0,3		0,3
Oligochaeta	–	2,4	–		–	–	15,8		4,6
Plecoptera	25,5	37,2	4,0		13,9	26,6	16,8		24,4
Ephemeroptera	3,9	15,3	33,7		21,4	22,9	26		11,1
Trichoptera	2,8	3,4	24		6,2	19,4	3,6		56,8
Diptera (Chironomidae)	26,6	35,0	20,1		5,9	9,9	1,5		1,5
Diptera (Прочие)	30,9	2,9	2,3		2,2	1,2	1,2		0,7
Arachnida	–	–	0,4		0,6	0,2	6,8		0,1
Amphipoda	0,8	–	1,0		0,4	0,1	0,1		0,1
Insecta indet.	5,8	0,6	11,9		22,1	1,7	1		–
Вневодные насекомые	0,1	2,7	0,1		7,9	8,7	26,7		0,3
Pisces	2,4	–	2,3		16,3	–	0,2		–
Всего, г/желудок	0,0391	0,0193	0,0399		0,0431	0,0488	0,0706		0,1076
С, г/сут.	0,2	0,12	0,22	0,6	0,76	0,6	0,4		
Молодь симы: р. Партизанка									
Месяц	IV	V	VI	VII	VIII (1-я декада)	VIII (3-я декада)	IX	X	XI
Amphipoda	6,2	2,7	0,1	0,1	–	–	–	–	0,2
Hydrachnidia	–	<0,1	0,1	–	–	<0,1	0,1	–	<0,1
Ephemeroptera	34,5	11,6	16,6	62,7	16,6	0,6	1,4	0,6	4,7
Plecoptera	7,0	4,8	0,3	8,7	6,6	0,8	1,9	8,7	6,7
Trichoptera	0,4	10,4	6,5	1,6	23,7	0,5	11,7	5,4	0,9
Hemiptera	–	<0,1	–	–	–	–	–	–	–
Diptera (Chironomidae)	3,9	12,7	39,6	13,8	8,8	–	–	–	–
Diptera (Прочие)	11,3	23,7	21,3	3,0	7,8	3,2	7,3	7,8	20,2
Coleoptera	0,9	0,1	0,3	0,1	–	–	–	–	–
Collembola	<0,1	0,2	<0,1	<0,1	0,9	<0,1	0,5	–	0,2
Вневодные формы	35,6	27,8	8,8	9,9	32,6	94,7	76,8	77,4	60,9
Прочие	0,3	1,7	1,4	0,1	2,9	<0,1	0,1	–	–
Pisces	–	4,1	–	–	–	–	0,3	–	6,1
Макрофиты	–	0,2	4,9	–	–	0,3	–	0,1	0,1
Всего, г/желудок	0,020	0,064	0,053	0,038	0,052	0,055	0,056	0,084	0,054
С, г/сут.	0,18	0,35	0,43	0,64	1,01	0,84	0,64	0,41	0,24

Группа	Месяц									
Молодь сима: среднее течение р. Лугога										
Месяц	IV	V	VI	VII	VIII (1-я декада)	VIII (3-я декада)	IX	X	XI	
Nematoda	0,1	0,1	1,9	Нет данных	–	0,4	–	–	1,5	
Plecoptera	27,9	8,2	1,9			–	0,5	7,7		
Ephemeroptera	17,2	69,3	53,3			–	1,7	45,2		
Trichoptera	42,6	2,8	2,9			14,7	–	2,9	11,5	
Diptera (Chironomidae)	1,7	2,1	17,2			39,7	–	3,4	16,3	
Diptera (Прочие)	4,5	7,3	13			11	0,4	14,3	11,5	
Collembola	–	–	0,3			0,1	–	–	–	
Arachnida	1,7	–	3,1			–	1,8	23,1	3,5	–
Insecta indet.	0,3	–	1,7			15,4	–	–	–	
Вневодные формы	2,3	8,8	1			16,9	0,5	–	<0,1	
Pisces	1,7	1,4	3,7			–	76	73,7	6,3	
Всего, г/желудок	0,0111	0,1232	0,0185			0,0372	–	0,0740	0,0319	0,0133
С, г/сут.	0,07	0,56	0,28	0,76	–	0,53	0,34	0,12		
Сибирский усатый голец: среднее течение р. Лугога										
Месяц	IV	V	VI	VII	VIII (1-я декада)	VIII (3-я декада)	IX	X	XI	
Oligochaeta	6,0	Нет данных	–	–	–	–	–	–	–	
Plecoptera	34,2									
Ephemeroptera	42,2									
Trichoptera	8,9									
Diptera-Chironomidae	4,0									
Diptera (прочие)	3,6									
Прочие	1,1									
Всего, г/желудок	0,0276									
С, г/сут.	0,20									
Сахалинская красноперка: среднее течение р. Лугога										
Месяц	IV	V	VI	VII	VIII (1-я декада)	VIII (3-я декада)	IX	X	XI	
Diptera (Chironomidae)	Нет данных	1,3	–	Нет данных	–	0,2	Нет данных	29,6	Нет данных	
Diptera (Прочие)		1,2	1,8							
Ephemeroptera		8,9	12,9							
Trichoptera		5,8	5,5							
Plecoptera		21,9	0,1							
Pisces		5,1	78,4							
Прочие		0,7	1,3							
Фитоперифитон		36,4	–							
Растения, детрит		18,7	–							
Всего, г/желудок		0,9348	0,4546							
С, г/сут.		5,7	3,7							

Таблица 3

Биомасса и продукция фитопланктона над 1 м² акватории русла

Параметр	Месяц											
	I	II-III	IV	V	VI	VII	VIII (1-я половина)	VIII (2-я половина)	IX	X	XI	XII
	Верховой приток – р. Фрикена											
Калорийность, ккал/м ²	0,003	0,007	0,026	0,042	0,261	0,017	0,015	0,030	0,004	0,004	0,0021	0,0033
Количество за сутки, ккал/м ²	24,4	54,3	1740,2	3319,9	13000,3	406,1	187,9	451,5	88,7	150,2	71,7	63,0
P, ккал/сут.	0,012	0,024	0,087	0,141	0,870	0,053	0,045	0,094	0,011	0,014	0,007	0,012
	Низовой приток – р. Паргизанка											
Калорийность, ккал/м ²	0,002	0,007	0,108	0,114	0,0013	0,016	0,016	0,012	0,0029	0,0005	0,0017	0,028
Количество за сутки, ккал/м ²	9,1	62,7	11494,9	6411,7	45,6	523,6	185,4	294,1	106,7	17,0	55,8	271,3
P, ккал/сут.	7,4	25,5	383	388,8	4,0	48,4	46,5	35,1	8,7	1,5	5,8	99
	Среднее течение р. Лугога											
Калорийность, ккал/м ²	0,010	0,048	0,349	0,391	0,900	0,893	0,473	0,064	0,214	0,470	0,415	0,004
Количество за сутки, ккал/м ²	275,6	765,7	47739,8	36242,4	104395,7	52946,6	14414,0	1772,0	16461,6	31378,8	13854,1	102,7
P, ккал/сут.	37	170	1190	1292	2943	2663	1374	193	670	1543	1466	15

Таблица 4

Биомасса и продукция фитоперифитона под 1 м² акватории русла

Параметр	Месяц											
	I	II-III	IV	V	VI	VII	VIII (1-я половина)	VIII (2-я половина)	IX	X	XI	XII
	Верховой приток – р. Фрикена											
Калорийность, ккал/м ²	1,346	0,629	1,810	1,806	4,289	80,476	5,395	28,164	29,594	5,708	1,491	0,380
P, ккал/сут.	3,16	2,76	3,42	3,41	4,79	46,92	5,40	17,99	18,78	5,57	3,24	2,62
	Низовой приток – р. Паргизанка											
Калорийность, ккал/м ²	0,479	4,585	0,521	107,801	103,202	8,548	15,439	47,438	0,347	210,212	79,935	20,845
P, ккал/сут.	31,0	31,1	31,0	35,3	35,1	31,3	31,6	32,9	31,0	39,4	34,2	31,8
	Среднее течение р. Лугога											
Калорийность, ккал/м ² (без учета рациона рыб)	528,7	302,8	34,2	330,2	91,8	272,4	28,5	20,8	455,4	370,8	1607,8	117,9
P, ккал/сут. (без учета рациона рыб)	351,3	305,6	251,2	311,1	262,9	299,4	250,1	248,5	336,5	319,3	569,6	268,2
Калорийность, ккал/м ² (с учетом рациона рыб)	528,7	302,8	34,2	330,2	91,8	272,4	28,5	20,8	455,4	370,8	1607,8	117,9
P, ккал/сут. (с учетом рациона рыб)	351,3	305,6	251,2	311,1	262,9	299,4	250,1	248,5	336,5	319,3	569,6	268,2

кабрь–апрель), в начале которого наиболее значимы поденки и веснянки, в середине – веснянки, в конце – двукрылые, поденки и веснянки (Лабай и др., 2015).

Веснянки определяли ход общей биомассы макрозообентоса в осенний период (сентябрь–октябрь), когда ее основу формировали личинки *Arcynopteryx dichroa*, и в зимний период (декабрь–март), когда основной вклад характеризовал *Megarctys indet.* Ключевые виды поденок: *Rhithrogena grandifolia* и *Leptophlebia chocolata* в летний период; *Ephemerella aculea* и *Ephemerella aurivilli* – в зимний. Ручейники определяли биомассу макрозообентоса в первую половину лета (июль – начало августа) с одним ключевым видом – *Neophylax aff. ussuriensis*. В другие периоды значимы также личинки *Hydatophylax indet.*, *Stenopsyche marmorata* и различных видов рода *Rhyacophila*. Двукрылые играют большую роль только в безледный период, когда формируют три пика: в апреле, летом (июль–август) и в октябре. Во все эти периоды основу биомассы этой группы создают крупные, но немногочисленные личинки *Tipula* (Лабай и др., 2015).

В низовых притоках р. Лютога (на примере р. Партизанка) наиболее заметное влияние на динамику водной биоты оказывает весеннее половодье, которое приводит к резкому снижению плотности донных гидробионтов. Сразу после окончания половодья, в мае, с падением уровня воды и осушением пойменного русла начинается восстановление плотности гидробионтов, а по биомассе наблюдается резкий скачок, достигающий внутригодового максимума. Ранней весной, до паводка, происходит вылет некоторых видов амфибиотических насекомых, в частности веснянок *Capnia* sp. и хирономид *Diamesa* gr. *insignipes*. Резкий скачок в динамике биомассы на 68,4% обеспечивают крупные, готовые к метаморфозу личинки комаров-долгоножек *Tipula* sp. и некоторых веснянок: *Pteronarcys sachalina*, *Kamimuria* sp., *Sweltsa* sp. Сразу после их вылета биомасса зообентоса снижается в два раза. В апреле в сообществах донных беспозвоночных лидируют личинки *Tipula* sp. и личинки *A. dichroa*. В мае на смену видовому комплексу *A. dichroa*, после вылета доминанты, приходит сообщество *Hexatoma* sp. + *Rhithrogena* sp. (Лабай и др., 2015).

Летний период в сообществах донных беспозвоночных наиболее динамичный. Наиболее значимыми группами в начале летнего периода по плотности являются поденки и двукрылые. В июле с массовым появлением в пробах молодежи от вылетевших в апреле – мае веснянок заметна становится роль этих насекомых, а с середины августа – и ручейников. В первые летние месяцы увеличивается биомасса донных беспозвоночных. При этом, отмечающийся в июле-августе вылет ряда крупных видов поденок (*Ephemerella cryptomeria*, *Ephemerella triacantha*, *Ecdyonurus aspersus* и др.), существенно на динамике биомассы не отражается, в то время как с приходом лососей отмечается ее двукратное снижение (Лабай и др., 2015).

Начало осени характеризуется ростом количественных показателей. Во многом этот рост определялся увеличением биомассы личинок *Hexatoma* sp. и *Tipula* sp. Последние осенние месяцы и начало зимы характеризуются наиболее низкими показателями плотности и биомассы макрозообентоса. Неблагоприятные условия (сокращение площади речного русла, промерзание прибрежных участков, недостаток кислорода) увеличивают элиминацию донных беспозвоночных. За первый зимний месяц на обследованном участке плотность и биомасса бентоса сокращаются в два–три раза. По биомассе в январе отмечается внутригодовой минимум (Лабай и др., 2015).

В годовой динамике численности и биомассы макрозообентоса в ритрале основного русла р. Лютога заметно выделяются периоды относительной стабильности (конец лета – поздняя осень) и период наиболее значительных флуктуаций (весенне-летний). Изменения численности и биомассы происходят достаточно синхронно, пики количественных показателей отмечаются в январе–феврале, мае, июле, конце августа – сентябре и в декабре. Динамику показателей определяют как внешние факторы (изменения температуры, паводки, ледостав и др.), так и жизненные циклы донных беспозвоночных, в особенности амфибиотических насекомых, имеющих фазу массового вылета имаго (Лабай и др., 2015).

Зимние месяцы на водотоке характеризуются сравнительно высокими показателями обилия. По численности в бентосе в зимние месяцы преобладают двукрылые и поденки, по биомассе наиболее значимы ручейники. С таянием снежного покрова, расход воды в реке многократно увеличивается, показатели обилия макрозообентоса в апреле сокращаются. Уже к маю с окончанием половодья, показатели обилия возрастают, чему способствует начавшийся прогрев воды. В апреле, наряду с двукрылыми и поденками, значимую роль в сообществах играют веснянки, преимущественно за счет одного массового вида – *A. dichroa*, личинки которого, готовые к метаморфозу, концентрируются в прибрежных зонах. По биомассе в бентосе в мае значимы личинки миног *Lethenteron* sp. (Лабай и др., 2015).

Начало летнего периода (июнь) характеризуется провалом количественных характеристик макрозообентоса. В этот период на динамику численности и биомассы значительно влияет вылет амфибиотических насекомых: веснянок *Suwalia teleckojensis* и *Alloperla mediate*, некоторых поденок и двукрылых. В июле количественные показатели макрозообентоса продолжают варьироваться в широком диапазоне. По биомассе доминируют ручейники *S. marmorata*. Относительно стабильный период – с конца августа до октября. К концу осени показатели обилия снижаются, особенно резкое падение отмечено к ноябрю, и возможно связано с прохождением в конце октября 2011 г. во время съемки мощного циклона, принесшего на юг Сахалина ливневые дожди (Лабай и др., 2015).

Продукция и элементы баланса энергии макрозообентоса. Расчет элементов баланса энергии макрозообентоса показан в таблицах Приложения. В верховом притоке в среднем за год биомасса (кал/м²) измельчителей детрита (макроизмельчители и микроизмельчители) составляет 1745 кал/м²; микроизмельчителей-эврифагов (преимущественно веснянок) – 2765 кал/м²; подбирающих коллекторов – 916 кал/м²; соскребателей – 3332 кал/м²; фильтрующих коллекторов – 893 кал/м²; хищников – 3080 кал/м². Таким образом, основную роль в макрозообентосе играют соскребатели перифитона (пастбищный путь) и собиратели оседающей органики.

Суммарная продукция макрозообентоса за год составила 30115 кал/м² при средней за год биомассе 12731 кал/м². Годовой Р/В в целом равен 2,37. По трофическим группам среднегодовой Р/В составляет: соскребатели – 5,00, фильтрующие коллекторы – 3,8, подбирающие коллекторы – 8,6, микроизмельчители-эврифаги – 3,1, измельчители детрита – 2,5, хищники – 1,5.

В низовом притоке среднегодовая биомасса измельчителей детрита (макроизмельчители и микроизмельчители) равна 738 кал/м²; микроизмельчителей-эврифагов – 529 кал/м²; подбирающих коллекторов – 905 кал/м²; соскребателей – 464 кал/м²; фильтрующих коллекторов – 454 кал/м²; хищников – 897 кал/м². Основную роль в макробентосе играют хищники и собиратели оседающей органики.

Суммарная продукция за год была равна 11047 кал/м². Средняя за год биомасса составила 3986 кал/м². Годовой Р/В макрозообентоса в целом равен 2,8. По трофическим группам среднегодовой Р/В варьировался в пределах: соскребатели – 7,9, фильтрующие коллекторы – 8,9, подбирающие коллекторы – 8,9, микроизмельчители-эврифаги – 7,7, измельчители детрита – 3,1, хищники – 5,3.

Значительно меняется картина в среднем течении реки. Здесь основную роль в макробентосе играют потребители оседающей и взвешенной в воде органики – фильтрующие коллекторы и подбирающие коллекторы. В среднем за год биомасса измельчителей детрита составляет 222 кал/м²; микроизмельчителей-эврифагов – 266 кал/м²; подбирающих коллекторов – 2155 кал/м²; соскребателей – 345 кал/м²; фильтрующих коллекторов – 5247 кал/м², из них 2917 кал/м² приходится на двусторчатых моллюсков (жемчужниц), еще 2330 кал/м² – на личинок амфибиотических насекомых; хищников – 613 кал/м².

Суммарная продукция макрозообентоса без учета жемчужниц за год была равна 25316 кал/м². Средняя за год биомасса без учета жемчужниц составила 5989 кал/м². Годовой Р/В макрозообентоса в целом равен 4,2. По трофическим группам среднегодовой Р/В составляет: соскребатели – 4,3, фильтрующие коллекторы – 4,3, подбирающие коллекто-

ры – 7,9, микроизмельчители-эврифаги – 4,3, измельчители детрита – 2,5, хищники – 3,4. Для жемчужниц годовая продукция составила 590 кал/м², что обусловило довольно низкий Р/В коэффициент – 0,20.

Распределение потоков энергии на различных участках речной системы р. Лютога.

Схема распределения потоков энергии в биоценозе верхового притока – р. Фрикена – представлена на рисунке 2.

Совокупная продукция автотрофов (перифитон + фитопланктон) на этом участке варьируется от 0,02 до 2% от суточной суммы солнечной радиации. Минимальные показатели (0,02–0,1%) характерны для зимнего периода. Весной, когда велико эрозионное действие водного потока во время паводка относительная продукция продуцентов также невелика – 0,05%. Максимум относительного продуцирования – 1,96% – характеризует июль, когда отмечена вспышка биомассы перифитона. В целом за год на первичную продукцию автотрофов переходит 0,29% годовой суммы солнечной радиации.

От автотрофов к консументам I порядка первичная продукция переходит двумя путями. Первый путь является пастбищным, когда продукцию фитоперифитона потребляют обитающие на дне соскребатели (представлены, преимущественно, ручейниками *Neophilarx* aff. *ussuriensis* и некоторыми видами поделенок). На питание соскребателей переходит от 0,03 до 15,6% продукции перифитона, минимальное относительное питание наблюдается в январе, когда обмен веществ у водных беспозвоночных снижен, максимальное – в первой половине августа – и следует сразу за июльской вспышкой перифитона. В среднем за год на питание соскребателей переходит только 1,8% перифитона. Остальная

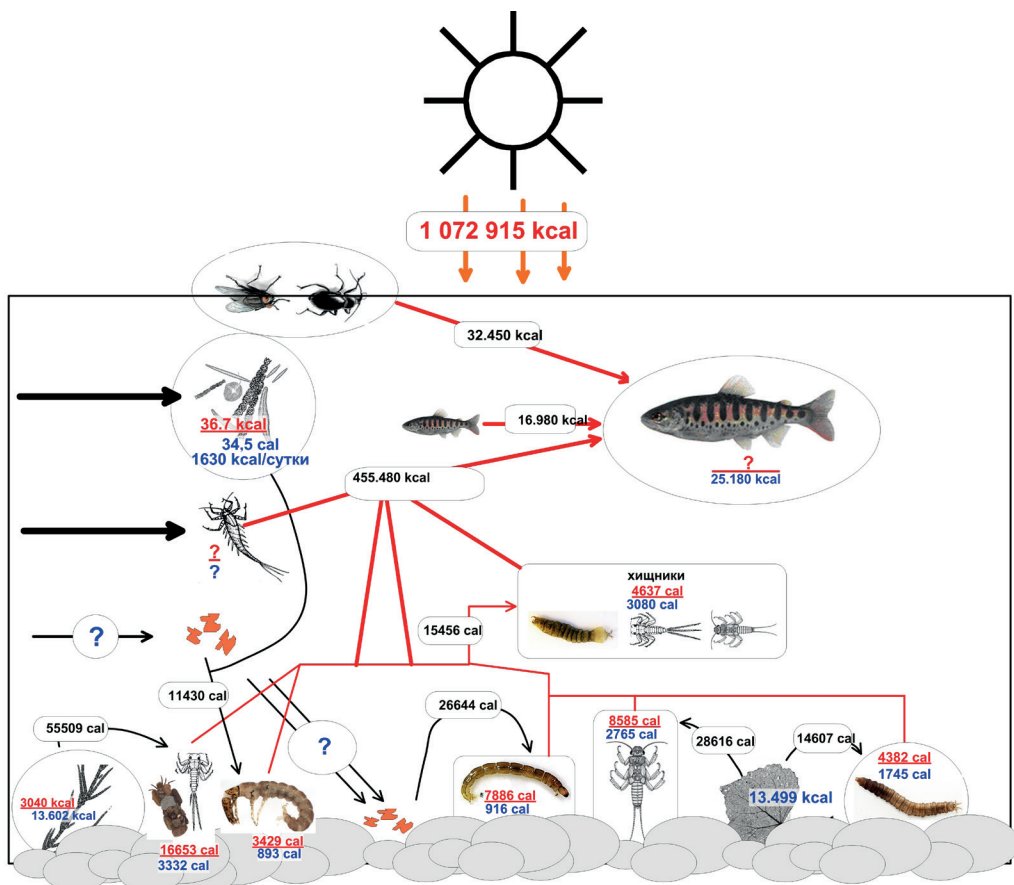


Рис. 2. Суммарный за год баланс энергии водной биоты верхового притока р. Лютога – р. Фрикена в сезон 2011–2012 гг.: здесь и далее красным цветом обозначена суточная продукция, синим – биомасса компонента водной биоты

продукция переходит в фитопланктон при отрыве водорослей перифитона от субстрата и на бактериальное потребление.

Второй путь – через фильтрацию – реализуется на данном участке некоторыми видами ручейников и поденок. Данными видами потребляется до 0,21% суммарной биомассы фитопланктона, проходящего за сутки над 1 м² дна. Но потребляемая доля продукции фитопланктона варьируется от 0,06 до 858%. Значительное превышение продукции фитопланктона наблюдается в летние месяцы и в первой половине осени. Такое положение возможно только при постоянном пополнении фитопланктона за счет срыва перифитонных водорослей со дна и дополнительном питании за счет взвешенного органического вещества, которое, по известным причинам, оказалось неучтенным. В целом за год фильтраторы потребляют 31,1% общей продукции фитопланктона, что также свидетельствует о дополнительном питании органической взвесью.

На питание осаждаемым органическим веществом ориентирована еще одна группа донных беспозвоночных – подбирающие коллекторы (различные виды хирономид, поденок, некоторые ручейники). Этой группой потребляется в разные месяцы от 0,16 до 445 кал осаждаемой органики. Минимальное потребление (0,15–1,14 кал) характеризует зимние месяцы; наибольшее (120–445 кал) – летние месяцы. Максимум отмечен в первой половине августа. В целом за год к подбирающим коллекторам переходит 26,644 ккал осажденной органической взвеси.

Еще одним немаловажным источником энергии в речных экосистемах является осаждаемый растительный детрит. Общее поступление его на 1 м² поверхности нами не оценивалось, но на дне в разные месяцы находилось от 4,5 до 27 ккал растительного детрита. На питание измельчителей детрита (микроизмельчители, макроизмельчители, микроизмельчители-эврифаги: личинки комаров-долгоножек, некоторых поденок, веснянки) переходит от 0,42 до 68,3% энергии детрита. Минимальное потребление характеризует зимние месяцы; наибольшее – летние месяцы. Максимум отмечен в июле. В среднем за год на питание измельчителей переходит только 0,9% энергии растительного детрита; остальное используется на бактериальное питание или смывается со дна течением.

Суточная продукция нехищного зообентоса (консументы I порядка) варьируется по месяцам в пределах 0,8–665 кал. Минимум отмечен в январе; максимум – в первой половине августа. Общая за год продукция нехищного зообентоса равна 40935 кал.

Из общей продукции нехищного зообентоса на питание хищного (веснянки, ручейники рода *Rhyacophila*, личинки хищных двукрылых, в основном – болотниц, и др.) переходит 37,8%. При ассимиляции этой энергии образуется 4637 кал продукции хищных беспозвоночных (консументы II порядка).

Суммарная за год продукция водных беспозвоночных (консументы I и II порядка) равна 30115 кал. В разные месяцы суммарная продукция водных беспозвоночных изменялась от 0,4 до 508,4 кал. Минимум наблюдался в январе, максимум – в первой половине августа.

Рыбами, преимущественно молодью симы, потребляется от 260 до 3780 кал организмов зообентоса, что составляет в разные месяцы 2–51% биомассы бентоса и значительно превосходит его продукцию. Такие высокие рационы невозможны без участия в питании рыб организмов дрейфа. Следовательно, без учета дрейфующих гидробионтов определение емкости среды в водотоках невозможно.

В целом за год с 1 м² акватории на питание рыб переходит 455,5 ккал донных гидробионтов, что почти в 15 раз (!) превосходит продукцию макрозообентоса.

Значительное потребление вневодных беспозвоночных (насекомые и пауки), упавших в реку, отмечается в начале осени (сентябрь и октябрь: 574 и 289 кал, соответственно) и, видимо, обусловлено снижением концентрации донных беспозвоночных в бентосе и дрейфе. В целом за год с 1 м² акватории на питание рыб переходит 32,45 ккал вневодных гидробионтов, что почти в 14 раз ниже, чем потребление водных беспозвоночных.

Хищничество, как способ питания, было малозначимо. Доля рыб в рационе молодежи симы в разные месяцы в 6–500 раз была ниже доли водных беспозвоночных. В большин-

стве случаев, зависимости доли рыб в питании от каких-либо внешних причин не установлено. В сентябре и октябре, когда рыбы в значительной мере переходят на питание вневодными беспозвоночными, хищничество слабое. В целом за год через хищничество на питание рыб переходит 16,98 ккал, что в 27 раз ниже, чем потребление водных беспозвоночных и в 2 раза ниже потребления вневодных беспозвоночных с поверхности воды.

Следовательно, рыбы в верховьях рек ориентированы на преимущественное питание водными беспозвоночными.

На рисунке 3 показана схема распределения потоков энергии в биоценозе низовых притоков на примере р. Партизанка.

Совокупная продукция автотрофов (перифитон + фитопланктон) на этом участке варьируется от 0,2 до 2,9% от суточной суммы солнечной радиации. Какой-либо зависимости от сезона года, как это отмечалось для верхового притока, здесь не наблюдается. Максимальная относительная продукция характеризует декабрь, а минимальная – январь. В целом за год на первичную продукцию автотрофов переходит 1,1% годовой суммы солнечной радиации, что почти в 4 раза выше, чем в верховых притоках.

На питание соскребателей тратится до 0,84% продукции фитоперифитона, минимальное относительное питание наблюдается зимой, когда обмен веществ у водных беспозвоночных снижен, максимальное – в июле. В среднем за год на питание соскребателей переходит только 0,10% продукции водорослей обрастания. Остальная продукция переносится в фитопланктон и на бактериальное потребление.

Фильтраторами потребляется до 0,24% суммарной биомассы фитопланктона, проходящего за сутки над 1 м² дна. Но потребляемая доля продукции фитопланктона варьи-

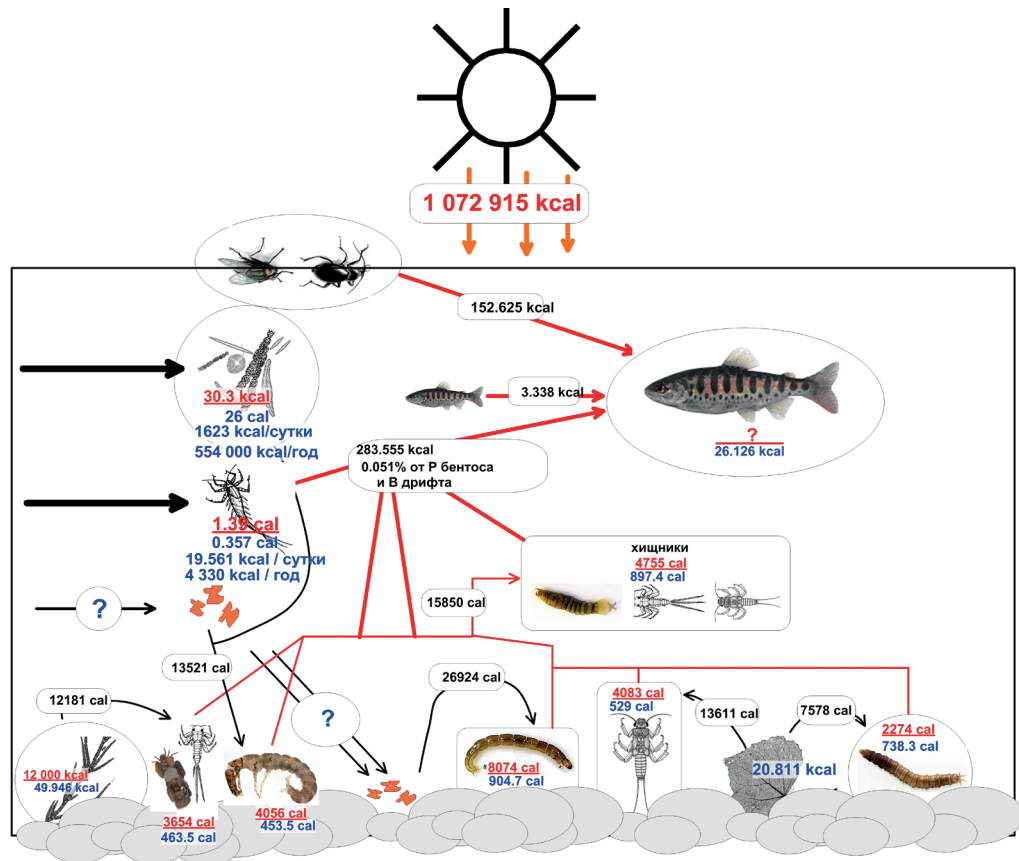


Рис. 3. Суммарный за год баланс энергии водной биоты низового притока р. Лютога – р. Партизанка в сезон 2011–2012 гг.

руется от 0,02 до 3000%. Значительное превышение продукции фитопланктона наблюдается во второй половине лета – начале осени. Такое положение возможно только при постоянном пополнении фитопланктона за счет срыва перифитонных водорослей со дна и дополнительном питании за счет неучтенного взвешенного органического вещества. В целом за год фильтраторы потребляют 44,6% общей продукции фитопланктона, что также свидетельствует о дополнительном питании органической взвесью.

Подбирающими коллекторами потребляется в разные месяцы от 0,044 до 450 ккал осаждаемого органического вещества. Наименьшее потребление (0,044–0,223 ккал) характеризует зимние месяцы; наибольшее (120–450 ккал) – летние месяцы. Максимум отмечен в первой половине августа. В целом за год к подбирающим коллекторам переходит 26,9 ккал осажденной органической взвеси.

На дне в разные месяцы находилось от 2,5 до 48,9 ккал растительного детрита. На питание измельчителей детрита переходит от 0,13 до 15,16% энергии детрита. Наименьшее потребление (0,13–0,62%) характеризует зимние месяцы; наибольшее (15,6; 10,6–13,5%) – апрель, июль и август. Максимум отмечен в апреле. В среднем за год на питание измельчителей переносится только 0,28% энергии растительного детрита; остальное используется на бактериальное питание или смывается со дна течением.

Суточная продукция консументов I порядка варьируется по месяцам в пределах 0,051–402 ккал. Минимум отмечен в январе; максимум – в первой половине августа. Общая за год продукция нехищного зообентоса равна 22142 ккал.

Из общей продукции нехищного зообентоса на питание консументов II порядка переходит 15850 ккал. В отдельные месяцы рацион хищных беспозвоночных превышает совокупную продукцию нехищного бентоса. Следовательно, хищный макрозообентос существует в значительной мере за счет оседающих организмов из дрефты. При ассимиляции этой энергии образуется 4755 ккал продукции хищных беспозвоночных.

Суммарная за год продукция водных беспозвоночных (консументы I и II порядка) равна 11047 ккал. Максимум (228,6 ккал) наблюдался в первой половине августа.

Дрифтом в разные месяцы переносится от 2,7 до 80,4 ккал/сут. За год количество перенесенной в дрефте энергии беспозвоночных составляет 4330 ккал. Следовательно, рацион хищных беспозвоночных за год составляет всего около 0,24% от совокупной переносимой биомассы дрефты.

Рыбами, преимущественно молодью симы, потребляется от 447 до 3840 ккал организмов зообентоса, что составляет в разные месяцы 11–51% биомассы бентоса и значительно превосходит его продукцию. При учете биомассы дрефты изъятие составляет 2,2–32%. При этом наблюдается закономерность: как только совокупное изъятие биомассы бентоса и дрефты превышает 10%, рыбы переходят на преимущественное питание вневодными беспозвоночными с поверхности воды и с прибрежных камней (*Collembola*). Таким образом, 10% порог изъятия биомассы бентоса и дрефты совокупно определяет емкость среды данного участка водотока для рыб.

В целом за год с 1 м² акватории на питание рыб переходит 283,555 ккал водных гидробионтов, что составляет 0,05% от общей биомассы проходящего дрефты и продукции зообентоса.

Потребление вневодных беспозвоночных, упавших в реку варьируется в безледный период от 6,6 до 3132 ккал, наибольшее потребление вневодной пищи отмечается во второй половине лета и в начале осени, когда потребление упавших в воду беспозвоночных в 2–3 раза превышает потребление водных беспозвоночных. Максимум наблюдается во второй половине августа, когда показатели обилия бентоса и дрефты находятся в минимуме. В целом за год с 1 м² акватории на питание рыб переходит 152,6 ккал вневодных гидробионтов, что немного ниже потребления водных беспозвоночных.

Хищничество, как способ питания, было слабо развито. Значимое потребление рыб отмечено только в мае, когда отмечался скат покатников горбуши (54,2 ккал) и в ноябре (45,2 ккал). Во всех случаях доля хищнического питания составляла 6–7% от изъятия водных беспозвоночных. При питании вневодными беспозвоночными рыбы не занимают-

ся хищничеством вовсе. В целом за год через хищничество на питание рыб переходит 3,34 ккал, что в 85 раз ниже, чем потребление водных беспозвоночных и в 46 раз ниже потребления вневодных беспозвоночных с поверхности воды.

Следовательно, рыбы в низовых притоках рек ориентированы на преимущественное питание водными и вневодными (падающими на поверхность) беспозвоночными.

Распределение потоков энергии в водной экосистеме среднего течения р. Лютюга отражено на рисунке 4.

Совокупная продукция автотрофов (перифитон + фитопланктон) на этом участке варьируется от 5,8 до 42,6% от суточной суммы солнечной радиации, что является необычайно высокой величиной, значительно превышающей разумные пределы. Высокая относительная продукция автотрофов отмечается в холодные месяцы года – с октября по март (10,7–42,6%). Зимнее «цветение» микроводорослей под ледяным покровом описано многими исследователями для северных морей (Могильникова и др., 2009; Морозова, Орлова, 2005; Теренько и Теренько, 2008; Pishchalnik et al., 2006), такое же явление известно и для пресноводных водоемов и водотоков (Бульон, 1983; Ермолаев, 1965; Качаева, 1971; Поповская и др., 2011; Сорокикина и др., 2006; Щур и др., 1995). Большинство авторов сходится во мнении, что причина повышенной продуктивности кроется в высачивании богатых биогенными веществами растворов на границе замерзания льда. Однако это предположение не объясняет факта нехватки солнечной радиации для обеспечения массового продуцирования микроводорослей. На наш взгляд, в холодный период года микроводоросли переходят на гетеротрофный путь потребления, используя накопленную за осень органику детритного происхождения и продукты ее распада при деятельности микробных сообществ.

Наименьшая относительная продукция автотрофов характеризует теплый период (5,8–10,9%), но даже в этом случае КПД при использовании солнечной энергии очень высок. В целом за год на первичную продукцию автотрофов переходит 11,1% годовой суммы солнечной радиации, что почти в 10 раз выше, чем в низовых притоках и в 39 раз более чем в верховых притоках. Следовательно, при переходе от реокренов к верхней и

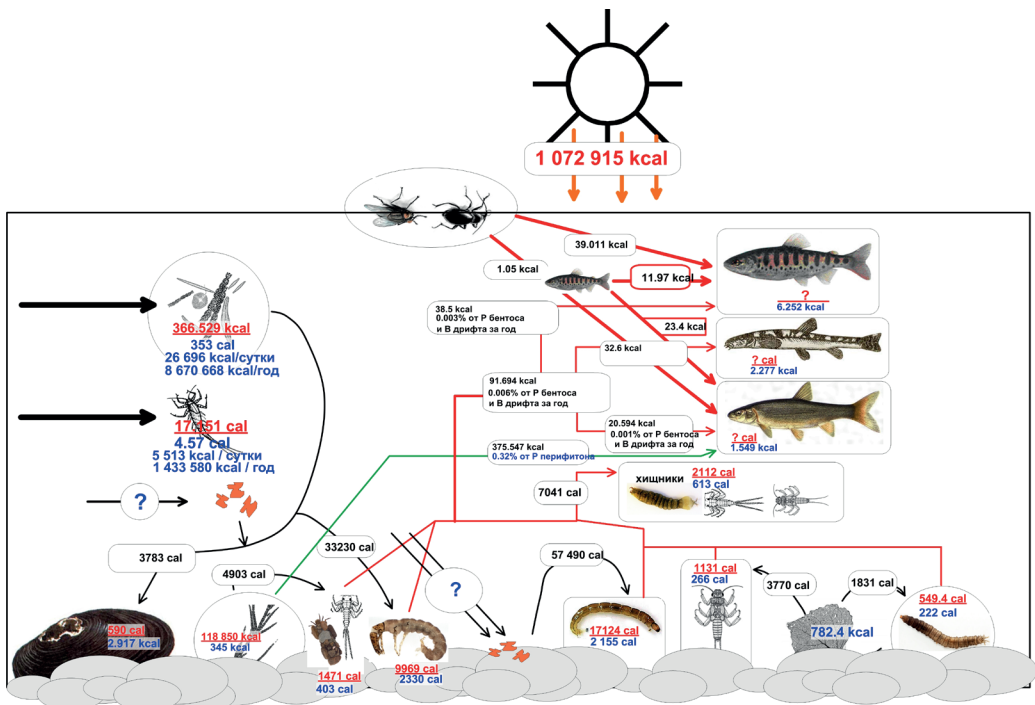


Рис. 4. Суммарный за год баланс энергии водной биоты в среднем течении р. Лютюга в сезон 2011–2012 гг.

средней ритрала и далее – к нижней ритрала – возрастает продуктивность автотрофной составляющей водных экосистем.

На питание соскребателей используется до 0,023% продукции фитоперифитона, минимальное относительное питание наблюдается зимой, когда обмен веществ у водных беспозвоночных снижен, максимальное – в июле. В целом за год на питание соскребателей переходит только 0,004% продукции фитоперифитона. Остальная часть переходит на питание рыб (см. ниже), в фитопланктон и на бактериальное потребление.

Фильтраторами потребляется до 0,024% суммарной биомассы фитопланктона. Потребляемая доля продукции фитопланктона варьируется от 0,24 до 224%. Значительное превышение рациона над продукцией фитопланктона наблюдается во второй половине августа. Такое положение возможно только при постоянном пополнении фитопланктона за счет срыва перифитонных водорослей со дна и дополнительном питании за счет неучтенного взвешенного органического вещества. В целом за год фильтраторы потребляют 10,1% общей продукции фитопланктона. Из этой величины только около 1% переходит к двустворчатым моллюскам – жемчужницам, остальное потребляют различные амфибиотические насекомые – фильтраторы, главным образом, личинки ручейников *Stenopsyche marmorata*.

Подбирающими коллекторами потребляется в разные месяцы от 0,65 до 605 ккал осаждаемого органического вещества. Минимальное потребление (0,65–2,3 ккал) характеризует зимние месяцы; наибольшее (387–605 ккал) – осень, когда отмечается значительное поступление органического вещества в воду с детритом (листовой опад) и при разложении снетков лососей. Максимум отмечен в октябре. В целом за год к подбирающим коллекторам переходит 57,5 ккал осажденной органической взвеси.

На дне в разные месяцы отмечалось от 15 до 5840 ккал растительного детрита. На питание измельчителей детрита используется до 0,024% энергии детрита. Минимальное потребление (0%) характеризует зимние месяцы; наибольшее (0,01–0,024%) – август. Максимум отмечен во второй половине августа. В среднем за год на питание измельчителей переходит только 0,02% энергии растительного детрита.

Суточная продукция нехищного зообентоса варьируется в течение года в пределах 0,5–219 ккал. Минимум отмечен в декабре; максимум – в октябре. Общая за год продукция нехищного зообентоса равна 30244 ккал.

Из общей продукции нехищного зообентоса на питание хищного зообентоса переходит 7041 ккал или 23,3% продукции нехищного зообентоса. При ассимиляции этой энергии образуется 2112 ккал продукции хищных беспозвоночных.

Суммарная за год продукция водных беспозвоночных (консументы I и II порядка) равна 25316 ккал. Весь период мониторинга суммарная продукция водных беспозвоночных была положительной. Наименьшие значения (0,45–0,85 ккал) характеризуют зимний период, наибольшие (98–199 ккал) – лето и начало осени. Следовательно, в среднем течении реки экосистема, в известной мере, является самодостаточной.

Дрифтом в разные месяцы переносится до 104396 ккал/сут. За год количество перенесенной энергии составляет 7253158 ккал.

Рыбами потребляется от 7 до 1400 ккал организмов макрозообентоса или 0,11–27% биомассы бентоса. При учете биомассы дрефта изъятие составляет 0,03–0,6%. В целом за год с 1 м² акватории на питание рыб переходит 91,694 ккал водных гидробионтов (всего 0,0013% от общей биомассы проходящего дрефта и продукции зообентоса).

Низкое изъятие совокупной биомассы бентоса и дрефта объясняется тем, что во второй половине лета и начале осени (с июля по октябрь) один из наиболее значимых компонентов ихтиофауны – сахалинская красноперка – переходит на преимущественное питание микроводорослями обрастающих. В этот период сахалинская красноперка потребляет энергии фитоперифитона в 1,4–61 раз больше, чем вся ихтиофауна совокупно потребляет организмов бентоса и дрефта. Потребление рыбами продукции фитоперифитона варьируется в пределах 0–3%.

Снижение потребления бентоса и дреффта во второй половине лета и осенью обусловлено также частичным переходом молоди симы на питание вневодными насекомыми. Потребление вневодных беспозвоночных варьируется в безледный период от 6,6 до 591 кал, наибольшее изъятие отмечается во второй половине лета и в начале осени, когда потребление упавших в воду беспозвоночных в 2–3 раза превышает таковое для водных беспозвоночных. Максимум наблюдается в октябре. В целом за год с 1 м² акватории на питание рыб переходит 40,1 ккал вневодных гидробионтов, что в два раза ниже потребления водных беспозвоночных. Здесь потребление вневодных беспозвоночных почти в 4 раза меньше, чем в низовом притоке. Это обусловлено меньшей относительной площадью покрытия акватории прибрежной растительностью.

Использование в пищу рыб и продуктов их нереста большую часть года было незначительным. Значимое потребление рыб было отмечено только в июне, когда на данном участке отмечался скат покатников горбуши и красноперки (850 кал) и в сентябре, когда часть молоди симы переходит на питание икрой (522 кал). В эти месяцы питание рыбами и продуктами нереста в 3–4 раза превышает питание водными беспозвоночными. В целом за год через хищничество на питание рыб переходит 35,4 ккал, что в 2,5 раза ниже, чем потребление водных беспозвоночных и почти сопоставимо с питанием вневодными беспозвоночными с поверхности воды.

Следовательно, рыбы в нижних притоках рек ориентированы на комплексное питание водными и вневодными (падающими на поверхность) беспозвоночными, перифитоном, рыбами и продуктами нереста. Во время снижения биомассы бентоса и дреффта, рыбы легко переходят на альтернативные источники питания, что снижает конкуренцию. Следовательно, экосистема среднего течения более сбалансирована и устойчива, по сравнению с притоками, и обладает большей емкостью среды. Исходя из доли изъятия перифитона, бентоса и дреффта, можно уверенно сказать, что этот участок реки недоиспользуется рыбами.

Выводы

Экосистемы ритрала (верховые притоки, низовые притоки и среднее течение) характеризуются отрицательным балансом энергии, и их существование определяется преимущественным поступлением готового органического вещества извне.

Развитие трофической цепи верховых притоков проходит в разные сезоны года различными путями. Летом преимущественно по пастбищному пути, в холодное время года – по детритному. В низовых притоках поток энергии в течение всего года преимущественно проходит по пути потребления осажденного органического вещества и растительного детрита. В среднем течении основную роль начинает играть путь перехода энергии от планктона к донным фильтраторам.

Верхняя ритраль (низовые притоки) в отдельные месяцы характеризуется недостатком продукции водной биоты и существует не только за счет привноса органического вещества извне, но и за счет постоянного пополнения извне консументами I порядка, что обуславливает преобладание консументов II порядка.

Роль бентоса в переходе энергии на высшие трофические уровни (к рыбам) гораздо ниже, чем предполагалось ранее. Определяющее значение в существовании и продуцировании высших трофических уровней (хищные беспозвоночные и рыбы) играет дреффт.

Емкость системы для бентоядных рыб определяется 10% изъятием совокупной биомассы (энергии) дреффта и бентоса. При превышении этого уровня происходит перераспределение рыб по реке, переход на другие типы питания (вневодными беспозвоночными с поверхности воды, хищничество).

Снижение конкуренции между рыбами в вегетативный сезон происходит путем перехода рыб-эврифагов (сахалинская красноперка) на преимущественное питание водорослевым перифитоном.

Экотон среднего течения р. Лютога обладает большой емкостью среды и недоиспользуется рыбами.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность всем сотрудникам бывших лабораторий гидробиологии и пресноводных и прибрежных рыб Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, принимавшим участие в отборе и обработке проб.

Литература

- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат. 152 с.
- Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука. 147 с.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб: Наука. 342 с.
- Балушкина Е.В. 1987. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука. 180 с.
- Бульон В.В. 1983. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука. – 148 с.
- Винберг Г.Г. 1956. О зависимости обмена у членистоногих от величины тела // Учен. Записки Белорусского университета. Вып. 26, сер. биол. С. 25–31.
- Голубков С.М. 1986. Зависимость скорости потребления кислорода водными личинками насекомых от массы их тела // Гидробиол. журн. Т. 22, № 4. С. 78–87.
- Голубков С.М. 1987. Динамика индивидуальной продукции и типы роста у беспозвоночных животных // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука. С. 199–211.
- Голубков С.М. 2000. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 294 с.
- Ермолаев В.И. 1965. О зимнем фитопланктоне оз. Кривого системы реки Карасук // Водоросли и грибы Западной Сибири. Ч. II. СО АН СССР. Новосибирск. С. 45–49.
- Живоглядова Л.А., Лабай В.С., Данрова Д.С., Мотылькова И.В. и др. 2016. Структура донных сообществ малых рек южного Сахалина в летне-осенний период на примере притоков р. Лютога // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 178–185.
- Зотов А.Б., Руснак Е.М. 2005. Связь индексов поверхности сообществ с валовой первичной продукцией, концентрацией хлорофилла «а», численностью, биомассой и поверхностью сообществ фитопланктона // Экологічна безпека прибережної та шельфової зон та комплексне використання ресурсів шельфу: Зб. наук. пр. Севастополь. Вип. 12. С. 554–564.
- Качаева М.И. 1971. О подледном (зимне-весеннем) развитии обрастаний реки Ингоды у города Читы // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья. Чита: Изд-во заб. Отд. Бот. О-ва АН СССР. С. 30–35.
- Комендантов А.Ю., Орлова М.И. 1990. Дальнейшее изучение макрозообентоса реки Гладкой (залив Посыета, Японское море) // Систематика и экология беспозвоночных дальневосточных морей и эстуариев. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 218. С. 161–174.
- Комендантов А.Ю., Орлова М.И. 2003. Экология эстуарных двусторчатых моллюсков и полихет южного Приморья. Исследования фауны морей. Вып. 52 (60). СПб. 164 с.
- Кочарина С.Л. 1990. Функциональная экология ручейников малой лососевой реки юга Приморского края (на примере р. Кедровая): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 24 с.
- Лабай В.С., Живоглядова Л.А., Полтева А.В., Мотылькова И.В. и др. 2015. Водотоки острова Сахалин: жизнь в текущей воде. Южно-Сахалинск: Сахалинский обл. краеведческий музей. 236 с.
- Метелева Н.Ю. 2013. Структура и продуктивность фитоперифитона водоемов бассейна верхней Волги. Автореф. дисс. на соискание уч. степени кандидата биол. наук. Борок. 22 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. 1984. Л.: ГОСНИОРХ. 33 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- Методы определения продукции водных животных (методическое руководство и материалы). 1968. Минск: «Вышэйша школа». 248 с.
- Могильникова Т.А., Полтева А.В., Латковская Е.М. и др. 2009. Микроводоросли и гетеротрофные бактерии льда и подледной воды: условия их развития в прибрежных акваториях острова Сахалин // Сборник статей РЭА. № 1. С. 129–145.
- Морозова Т.В., Орлова Т.Ю. 2005. Мониторинг фитопланктона в районе хозяйства марикультуры в заливе Восток Японского моря // Биология моря. Т. 31, № 1. С. 11–16.
- Пастернак А.Ф. 1972. Усвояемость пищи и коэффициент использования усвояемой пищи на рост япономорской мизиды *Neomysis mirabilis* (Czerniavsky) // Энергетические аспекты роста и обмена водных животных: Тез. Докл. Киев. С. 169.

- Поповская Г.И., Сороковикова Л.М., Томберг И.В. и др. 2011.** Особенности химического состава воды и развитие фитопланктона в озере Заверьяиха // География и природ. ресурсы. № 4. С. 68–74.
- Сороковикова Л.М., Поповская Г.И., Синукович В.Н. и др. 2006.** Химический состав воды и фитопланктон водных объектов дельты р. Селенги в подледный период // Вод. ресурсы. Т. 33, № 3. С. 349–356.
- Теренько Л.М., Теренько Г.В. 2008.** Многолетняя динамика «цветений» микроводорослей в прибрежной зоне Одесского залива (Черное море) // Морский экологичный журнал. Т. 7, № 2. С. 76–86.
- Тесленко В.А. 2006.** Веснянки (Plesoptera) в экосистемах рек Дальнего Востока России: фауна, биология, экология. Владивосток. 332 с. Дисс. на соискание ученой степени доктора биол. наук.
- Тиунова Т.М. 1993.** Поденки реки Кедровая и их эколого-физиологические характеристики. Владивосток: Дальнаука. 194 с.
- Тиунова Т.М. 2003.** Поденки (Ephemeroptera) юга Дальнего Востока: Фауна, биология, функциональная экология. Владивосток. 408 с. Дисс. на соискание ученой степени доктора биол. наук.
- Тодераш И.К. 1984.** Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца. 172 с.
- Умнов А.А., Алимов А.Ф. 1979.** Соотношение продукции с общим потоком энергии через популяцию // Общие основы изучения водных экосистем. Л. С. 33–38.
- Хмелева Н.Н. 1973.** Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных. Киев. 183 с.
- Чучукало В.И., Назипаков В.В. 1999.** К методике определения суточных рационов питания и скорости переваривания пищи у хищных и бентосоядных рыб // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 160–171.
- Щур Л.А., Апонасенко А.Д., Лопатин В.Н., Филимонов В.С. 1995.** К характеристике фитопланктона бассейна озера Ханка (Приморский край, Россия) // Альгология. Т 5, № 2. С. 166–173.
- Pishchalnik V.M., Leonov A.V., Mogilnikova T.A., Zenkin O.V. 2006.** Winter development of diatom microalgae in the Sea of Okhotsk // Proceedings of the 21st International Symposium on Okhotsk Sea and Sea Ice. Mombetsu, Hokkaido, Japan, 19–24 February 2006. P. 212–215.

Трофическая группа	Апрель			Май			Июнь		
	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²
	Микроизмельчитель эврифаг	4.030	8.060	13.434	0.700	1.401	2.334	0.974	1.948
Хищник	5.103	10.206	17.010	0.675	1.350	2.250	1.105	2.209	3.682
Хищник-соскребатель	0.000	0.000	0.000	0.076	0.152	0.254	0.120	0.240	0.400
Всего хищных	9.133		30.444	1.451		4.837	2.198		7.328
Р <small>совместно</small>	37.150			17.294			9.695		

Приложение 3

Энергетический баланс макрозообентоса р. Фрикена (верховой приток) в летний период 2011 г.

Трофическая группа	Июль			Август, 1-я половина			Август, 2-я половина		
	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²
	Микроизмельчитель-эврифаг	32.398	64.795	107.992	74.027	148.054	246.757	29.184	58.369
Микроизмельчитель	20.964	41.927	69.879	0.000	0.000	0.000	7.375	14.749	24.582
Микроизмельчитель эврифаг	33.633	67.266	112.109	66.388	132.775	221.292	37.529	75.057	125.095
Подбирающий коллектор	31.544	63.088	105.147	31.910	63.820	106.366	9.699	19.397	32.328
Соскребатель-коллектор	304.916	609.832	1016.387	202.821	405.641	676.069	65.047	130.093	216.822
Фильтрующий коллектор	8.595	17.190	28.650	43.265	86.531	144.218	29.130	58.260	97.100
Хищник-соскребатель	8.057	16.115	26.858	8.485	16.971	28.285	5.173	10.347	17.244
Прочие	2.874	5.748	11.496	8.793	17.586	35.174	2.291	4.582	9.180
Всего мирных	442.362	884.724	1475.571	435.069	870.138	1451.264	185.400	370.812	618.045
Макроизмельчитель эврифаг	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Макроизмельчитель эврифаг	8.408	16.816	28.027	16.597	33.194	55.323	9.382	18.764	31.274
Хищник	7.215	14.430	24.050	7.637	15.274	25.456	22.022	44.044	73.407
Хищник-соскребатель	2.014	4.029	6.715	2.121	4.243	7.071	1.293	2.587	4.311
Всего хищных	17.637	35.274	58.792	26.355	52.714	87.850	32.698	65.222	108.992
Р <small>совместно</small>	401.207	802.416	1272.363	373.574	747.152	1169.114	109.105	216.036	417.037

Трофическая группа	Декабрь			Январь			Февраль – март			С, кал/м ²
	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	
Микроизмельчитель эврифаг	0.018	0.018	0.037	0.005	0.011	0.018	0.029	0.057	0.095	
Хищник	0.038	0.038	0.075	0.031	0.062	0.103	0.041	0.082	0.137	
Хищник-соскребатель	0.001	0.001	0.002	0.001	0.002	0.004	0.002	0.003	0.005	
Всего хищных				0.037		0.124		0.071	0.238	
Р_{собщих}				-0.036				0.112		

Приложение 6

Энергетический баланс макрозообентоса р. Партизанка (низовой приток) в весенний период 2011 г.

Трофическая группа	Апрель			Май			Июнь			С, кал/м ²
	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	
Микроизмельчитель-эврифаг	4.882	4.882	9.763	17.352	34.704	57.840	11.054	22.109	36.848	
Микроизмельчитель	0.487	0.487	0.975	0.043	0.086	0.143	0.000	0.000	0.000	
Микроизмельчитель эврифаг	5.593	5.593	11.185	2.233	4.466	7.443	0.151	0.301	0.502	
Подбирающий коллектор	2.281	2.281	4.561	9.257	18.514	30.857	27.317	54.635	91.058	
Соскребатель-коллектор	4.773	4.773	9.546	0.839	1.677	2.795	2.811	5.622	9.370	
Фильтрующей коллектор	0.000	0.000	0.000	0.398	0.796	1.327	0.436	0.873	1.455	
Хищник-соскребатель	0.260	0.260	0.520	0.026	0.053	0.088	4.776	9.553	15.921	
Прочие	0.185	0.185	0.370	0.922	1.820	3.033	1.197	2.394	3.990	
Всего мирных		18.460		31.045		103.525		47.743	159.144	
Макроизмельчитель эврифаг	0.000	0.000	0.000	0.880	1.761	2.935	0.000	0.000	0.000	
Микроизмельчитель эврифаг	1.398	1.398	2.796	0.558	1.116	1.861	0.038	0.075	0.126	
Хищник	1.320	1.320	2.640	8.025	16.049	26.748	7.999	15.999	26.665	
Хищник-соскребатель	0.065	0.065	0.130	0.007	0.013	0.022	1.194	2.388	3.980	
Всего хищных		2.783		9.470		31.566		9.231	30.770	
Р_{собщих}		11.965		8.949				26.204		

Приложение 7

Энергетический баланс макрозообентоса р. Партизанка (низовой приток) в летний период 2011 г.

Трофическая группа	Июль			Август, 1-я половина			Август, 2-я половина					
	R, кал/м ²	P, кал/м ²	A, кал/м ²	S, кал/м ²	R, кал/м ²	P, кал/м ²	A, кал/м ²	S, кал/м ²	R, кал/м ²	P, кал/м ²	A, кал/м ²	S, кал/м ²
	Макроизмельчитель-эврифаг	20.627	20.627	41.255	68.758	20.630	20.630	41.261	68.768	8.318	8.318	16.637
Микроизмельчитель	0.297	0.297	0.593	0.988	4.801	4.801	9.602	16.003	1.669	1.669	3.338	5.564
Микроизмельчитель эврифаг	14.845	14.845	29.690	49.483	62.009	62.009	124.018	206.696	27.966	27.966	55.931	93.219
Подбирающий коллектор	24.160	24.160	48.320	80.534	39.684	39.684	79.367	132.278	10.673	10.673	21.346	35.576
Соскребатель-коллектор	30.682	30.682	61.363	102.272	11.872	11.872	23.743	39.572	2.461	2.461	4.921	8.202
Фильтрующий коллектор	0.000	0.000	0.000	0.000	29.117	29.117	58.234	97.056	13.984	13.984	27.968	46.613
Хищник-соскребатель	19.590	19.590	39.180	65.301	1.096	1.096	2.192	3.653	1.062	1.062	2.124	3.540
Прочие	2.094	2.094	4.188	6.980	2.453	2.453	4.891	8.152	1.465	1.465	2.896	4.827
Всего мирных		112.295		374.316		171.646		572.179		67.564		225.270
Макроизмельчитель эврифаг	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Микроизмельчитель эврифаг	3.711	3.711	7.423	12.371	15.502	15.502	31.004	51.674	6.991	6.991	13.983	23.305
Хищник	11.341	11.341	22.682	37.803	17.609	17.609	35.219	58.698	21.491	21.491	42.983	71.638
Хищник-соскребатель	4.898	4.898	9.795	16.325	0.274	0.274	0.548	0.913	0.265	0.265	0.531	0.885
Всего хищных		19.950		66.499		33.385		111.285		28.748		95.828
R сообщества		65.746				93.747				0.485		

Приложение 8

Энергетический баланс макрозообентоса р. Партизанка (низовой приток) в осенний период 2011 г.

Трофическая группа	Сентябрь			Октябрь			Ноябрь					
	R, кал/м ²	P, кал/м ²	A, кал/м ²	S, кал/м ²	R, кал/м ²	P, кал/м ²	A, кал/м ²	S, кал/м ²	R, кал/м ²	P, кал/м ²	A, кал/м ²	S, кал/м ²
	Макроизмельчитель-эврифаг	3.319	3.319	6.638	11.064	5.080	5.080	10.160	16.933	1.281	1.281	2.563
Микроизмельчитель	1.301	1.301	2.602	4.337	1.393	1.393	2.786	4.643	0.543	0.543	1.086	1.810
Микроизмельчитель эврифаг	18.445	18.445	36.891	61.485	8.835	8.835	17.670	29.450	1.845	1.845	3.691	6.151

Энергетический баланс макрозообентоса р. Лугога в весенний период 2011 г.

Трофическая группа	Апрель			Май			Июнь		
	R, кал/м ²	A, кал/м ²	C, кал/м ²	R, кал/м ²	A, кал/м ²	C, кал/м ²	R, кал/м ²	A, кал/м ²	C, кал/м ²
	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²
Макроизмельчитель-эврифаг	1.023	2.047	3.411	6.753	6.753	13.506	0.264	0.264	0.528
Микроизмельчитель	0.292	0.585	0.974	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Микроизмельчитель эврифаг	10.237	20.474	34.124	8.843	8.843	17.687	0.537	0.537	1.074
Подбирающий коллектор	4.854	9.707	16.179	19.532	19.532	39.065	6.260	6.260	12.521
Соскребающий-коллектор	1.727	3.454	5.756	11.485	11.485	22.969	0.505	0.505	1.010
Фильтрующий коллектор	16.531	33.062	55.103	5.504	5.504	11.008	0.153	0.153	0.307
Хищник-соскребающий	0.144	0.289	0.481	1.117	1.117	2.235	0.000	0.000	0.000
Прочие	1.109	0.627	1.736	7.372	3.318	10.691	1.364	1.364	2.603
Всего мирных	35.435		118.922	56.553		195.267	8.959		30.070
Макроизмельчитель эврифаг	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Микроизмельчитель эврифаг	2.559	5.119	8.531	2.211	4.422	7.369	0.134	0.134	0.268
Хищник	0.933	1.866	3.110	9.033	9.033	18.065	1.506	1.506	3.012
Хищник-соскребающий	0.036	0.072	0.120	0.279	0.279	0.559	0.000	0.000	0.000
Всего хищных	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
R	3.529		11.762	11.523		38.410	1.640		5.468

Энергетический баланс макрозообентоса р. Лугога в летний период 2011 г.

Трофическая группа	Июль			Август, 1-я половина			Август, 2-я половина		
	R, кал/м ²	A, кал/м ²	C, кал/м ²	R, кал/м ²	A, кал/м ²	C, кал/м ²	R, кал/м ²	A, кал/м ²	C, кал/м ²
	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²	R, кал/м ²
Макроизмельчитель-эврифаг	1.448	2.897	4.828	6.616	6.616	13.232	3.842	3.842	7.683
Микроизмельчитель	0.000	0.000	0.000	1.610	1.610	3.220	4.024	4.024	8.048
Микроизмельчитель эврифаг	2.221	4.442	7.403	0.677	0.677	1.354	8.499	8.499	16.999
Подбирающий коллектор	31.078	62.156	103.594	24.758	24.758	49.516	36.590	36.590	73.181
Соскребающий-коллектор	7.812	15.624	26.040	5.684	5.684	11.367	4.242	4.242	8.484
Фильтрующий коллектор	144.061	288.121	480.202	46.119	46.119	92.238	109.453	109.453	218.907
Хищник-соскребающий	11.048	22.096	36.827	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Прочие	4.630	4.140	8.769	3.843	3.843	9.320	2.837	2.837	4.863
Всего мирных	201.808		673.509	89.306		300.413	168.676		563.605

Трофическая группа	Июль			Август, 1-я половина			Август, 2-я половина			С, кал/м ²
	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
Макроизмельчитель эврифаг	0.555	1.110	1.851	0.169	0.339	0.564	2.125	4.250	7.083	
Микроизмельчитель эврифаг	5.649	11.298	18.830	5.351	10.702	17.837	24.902	49.805	83.008	
Хищник	6.004	12.008	20.014	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
Хищник-соскребатель	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
Всего хищных	12.208	24.416	40.014	5.520	11.040	18.401	27.027	54.040	90.000	
Р_{совместива}			40.695			18.401			90.091	

Приложение 12

Энергетический баланс макрозообентоса р. Лугога в осенний период 2011 г.

Трофическая группа	Сентябрь			Октябрь			Ноябрь			С, кал/м ²
	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	Р, кал/м ²	А, кал/м ²	С, кал/м ²	
	0.399	0.799	1.331	0.643	1.286	2.143	0.691	1.382	2.304	
Макроизмельчитель-эврифаг	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.066	0.132	0.221	
Микроизмельчитель эврифаг	2.008	4.017	6.694	2.111	4.222	7.036	0.196	0.392	0.653	
Подбирающий коллектор	22.964	45.928	76.547	17.567	35.134	58.556	1.334	2.667	4.446	
Соскребатель-коллектор	0.709	1.417	2.362	0.544	1.088	1.814	0.120	0.240	0.400	
Фильтрующей коллектор	66.123	132.247	220.411	32.974	65.947	109.912	1.054	2.108	3.514	
Хищник-соскребатель	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
Прочие	4.339	8.678	14.614	1.577	3.154	5.231	0.126	0.240	0.401	
Всего мирных	94.671	189.343	318.689	54.767	109.912	183.638	3.575	7.114	11.937	
Макроизмельчитель эврифаг	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
Микроизмельчитель эврифаг	0.502	1.004	1.674	0.528	1.055	1.759	0.049	0.098	0.163	
Хищник	13.493	26.985	44.976	5.645	11.289	18.815	0.102	0.204	0.340	
Хищник-соскребатель	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
Всего хищных	13.995	28.000	46.649	6.172	12.289	20.574	0.151	0.304	0.503	
Р_{совместива}			46.649			20.574			0.503	