

ПОЛОЖИТЕЛЬНОЕ И ОТРИЦАТЕЛЬНОЕ ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ИНЖИНИРИНГА: СРАВНЕНИЕ ПАРАДИГМ

Пахомов А. Е., Жуков А. В.

В последние годы в качестве самостоятельного научного направления в нашей стране активно развивается функциональная зоология [1; 2; 3; 4; 5]. Сама идея важности функциональных проявлений существования живых организмов для формирования специфики окружающей среды не нова. В качестве сведений разного уровня обобщения мы можем найти упоминания у многих авторов, включая античных. Понимание необходимости синтеза сведений на основе теоретических обобщений возникла как у нас, так и среди учёных других стран. Однако этот синтез происходит в русле несколько отличных концептуальных направлений. Различия не являются принципиальными, а возникли вследствие параллельного развития процесса изучения функционирования экосистем. Для выяснения точек соприкосновения различных парадигм и формирования новой, более общей и в большей степени отражающей реалии происходящих в природе процессов, пр. стоящая работа.

В лесной экосистеме деревья выполняют различные функции. Безусловно, живые и мёртвые ткани растения поедаются множеством животных и микроорганизмов, дерево конкурирует с другими растениями за свет, воду и питательные вещества. Однако функции дерева гораздо большие, чем обеспечение пищей и непосредственное конкурентное взаимодействие за ресурсы [15]. Ветви, кора, корни, поверхность живых и мёртвых листьев способны защищать, давать место для отдыха и жизни. Маленькие водоёмы, которые образуются в развилках ветвей деревьев, полны различными формами живых организмов [18]. Почвенные полости, образованные в результате роста корней, дают место животным для жизни и запаса пищи [11]. Листья и ветви создают тень, уменьшают воздействие дождя и ветра, сглаживают температурные колебания, увеличивают влажность и создают благоприятные условия для животных в древостое и почве под деревом [9; 13]. Рост корней способствует аэрации почвы, изменяет её текстуру и влияет на скорость инфильтрации [7; 17; 20; 21]. Мёртвые листья формируют лесную подстилку, уменьшая эрозионное воздействие выпадающих осадков, улучшают дренаж, стабилизируют тепловой и газовый режим, создают барьер для семян, проростков, животных и микроорганизмов [9; 10]. Ствол, ветви и листья могут, упав, оказаться в лесном ручье и создать дамбу, вследствие чего образуется водоём с живущими в нём организмами [14]. Корни могут обвиваться вокруг камней, стабилизируя субстрат [6].

Множество других видов взаимодействуют и влияют на окружающую среду в гораздо больших пределах, чем это ограничено трофическими взаимодействиями и прямой конкуренцией за ресурсы. Разнообразные экологические эффекты не являются только трофическими. Многие растения, животные и микроорганизмы приводят к экологически существенным

физическим изменениям в своём окружении [16]. Дятел или грибок могут делать отверстия в дереве, которыми в дальнейшем пользуются другие виды живых организмов [8; 18]. Бобёр из деревьев делает дамбу, за которой образуется водоем, в котором живут сотни видов. Все эти эффекты связаны с изменением среды, что может иметь как положительные, так и отрицательные последствия для видов, которые жили в среде до изменения, либо живут в среде после ее изменения. Все эти действия представляют собой проявление средопреобразующей деятельности живых организмов («physical ecosystem engineering») - физический инжиниринг экосистем. Определение организмов, которые оказывают средопреобразующее воздействие («Physical ecosystem engineers) может быть следующим: «Организмы, которые прямо или косвенно контролируют доступность ресурсов для других организмов путём воздействия на физические изменения состояния биотических и абиотических материалов. Средопреобразующая деятельность - это физическая модификация, поддержание или создание местообитаний. Экологическое воздействие инжиниринга на другие виды возникает вследствие изменений физического состояния ресурсов, которые они используют» [15]

Понимание экологического инжиниринга может быть улучшено при сравнении его с другими важными экологическими процессами. Очевидно, что потребление живых или мёртвых листьев консументами или деструкторами, или прямое использование абиотических ресурсов (свет, вода, питательные вещества) организмами инжинирингом не является. Несмотря на то, что трофические и конкурентные взаимодействия могут привести к физическим изменениям местообитаний, эти изменения не являются обязательными и неизбежными следствиями таких взаимодействий, кроме того, они не являются обязательными для возникновения инжиниринга. Соответственно, погодные явления и экологический инжиниринг имеют общие черты, однако инжиниринг далеко не всегда является следствием погодных явлений (например, рост деревьев), и не все погодные явления есть экологический инжиниринг (например, ураган). Многие из «ключевых видов» («keystone species») являются агентами экологического инжиниринга (например, бобёр), однако некоторые другие «ключевые виды» (например, морская выдра), агентами экологического инжиниринга не являются. Некоторые виды-средообразователи оказывают значительный эффект на другие виды (пруды, которые возникают в результате деятельности бобров), в то время как действие других может быть относительно тривиальным (след животного) [15].

Экологический инжиниринг осуществляет изменение среды в двух направлениях. Автогенный экологический инжиниринг непосредственно трансформирует среду вблизи эндогенного процесса (рост, развитие), который изменяет структуру самого агента инжиниринга, а сам агент остаётся частью изменяющейся среды. В противоположность, аллогенный экологический инжиниринг изменяет среду путём трансформации живой и

неживой материи из одного физического состояния в другое, и сам агент инжиниринга не является необходимой постоянной частью структуры (например, бобёр). Как растения, так и животные могут быть агентами как автогенного, так и аллогенного инжиниринга. Существует множество примеров, когда животные действуют как автогенные агенты (например, кораллы), а растения – как аллогенные агенты экологического инжиниринга (эффект полога растительного подроста, который не содержит крупных представителей видов-эдификаторов). Деревья часто оказывают смешанное автогенно-аллогенное воздействие.

Обратная связь с экологическим инжинирингом возникает тогда, когда изменения среды обитания в свою очередь влияют на агентов инжиниринга либо положительным, либо отрицательным образом. Однако обратного эффекта может и не быть. Например, образование водоемов в результате перекрывания течения ручьев ветками деревьев может не иметь значительного положительного либо отрицательного влияния на само дерево. Это событие может повлиять на другие виды организмов. Таким образом, сам инжиниринг может оказывать влияние на агентов инжиниринга, либо не оказывать, в то время как трофические или конкурентные связи всегда влияют на участников взаимодействия.

Экологический инжиниринг контролирует доступность ресурсов для других видов прямым или непрямым способом. Ресурсы, используемые другими видами и контролируемые или модулируемые при экологическом инжиниринге, могут быть энергетическими, материальными, пространственными, пищевыми организмами, либо комбинацией этих ресурсов.

С первого взгляда может показаться, что экологический инжиниринг имеет значительное положительное влияние на многие виды организмов. Прежде всего, если возникают новые местообитания, то многие виды организмов получают возможность для существования. В действительности влияние экологического инжиниринга па обилие видов и их число может изменяться от незначительного воздействия до огромного, и не всегда это влияние является позитивным. Во многих случаях трансформация местообитаний достаточна для элиминации ряда видов и того, чтобы многие виды стали редкими. Только некоторые виды получают преимущества от изменений [15].

Рассматривая ситуацию в масштабах того места, где экологический инжиниринг происходит, совершенно нет рациональных предпосылок для того, чтобы с уверенностью предположить, как изменится видовое богатство местообитания - увеличится, уменьшится или останется без изменений. Изначально сложно предполагать, какой из видов станет более обычным или более редким в результате активности средообразующих влияний. Результат будет зависеть от величины и типа изменений, которые происходят, от ресурсов, которые контролируются, от числа видов, которые зависят от этих ресурсов и пределов, которые необходимы для поддержания устойчивости в новом местообитании.

С другой стороны, если временной и пространственный масштабы включают промежутки, большие, чем время и место, которые охватывают процесс экологического инжиниринга, то возникает совершенно другая картина. На ландшафтном уровне увеличивается число типов местообитаний и ресурсов для различных видов. Следовательно, при достаточно большом масштабе, который охватывает немодифицированные местообитания, модифицированные под действием экологического инжиниринга местообитания и территории с высокой плотностью активных видов, способных осуществлять средообразующую деятельность, эффект экологического инжиниринга всегда будет увеличивать региональное видовое богатство путем увеличения разнообразия биотопов [15].

Gurney W. S. C. и Lawton J. H. [12] сформулировали вариацию простой и очень общей дифференциальной модели в форме Локти - Вольтера для популяционной динамики агентов экосистемного инжиниринга. В этом семействе моделей агенты инжиниринга (аллогенного и автогенного) должны физически модифицировать местообитание для того, чтобы выжить. В простейшем случае агенты экологического инжиниринга работают самостоятельно. В другой версии модели они должны сотрудничать с другими видами для успешной трансформации местообитания. Ключевой особенностью обеих версий модели есть то, что трансформируемое местообитание разрушается, и в конечном счёте становится неподходящим для жизни популяции-агента экологического инжиниринга. Требуется период восстановления перед тем, как деградированное местообитание вернется в исходное девственное состояние и снова станет пригодным для повторной колонизации и использования агентами инжиниринга. Третья модель рассматривает последствия для популяционной динамики в зависимости от времени активности экологическою инжиниринга. Возникает интересный результат, который свидетельствует о том, что информации об отдельно взятом виде-агенте экологического инжиниринга недостаточно для полной параметризации любой версии модели. Несмотря на то, что рассмотренные модели весьма просты и не отражают всего многообразия взаимодействий в действительности, они дают ряд интересных обобщений, которые могут быть проверены в полевых условиях. Например, там, где популяции агентов экологического инжиниринга не кооперируют в значительном масштабе и где распределение времени пребывания местообитания в деградированном состоянии является весьма широким (очень изменчивая скорость восстановления в различных точках ландшафта), то тогда равновесие местообитание-агент всегда является локально устойчивым. Поэтому можно констатировать, что многие агенты экологического инжиниринга создают весьма стабильные и предсказуемые условия.

Необходимыми условиями того, что средообразующая деятельность является фактором нестабильности есть следующие: (1) сильно кооперирующие виды используют короткоживущее местообитание, либо медленно восстанавливающееся местообитание; или (2) местообитание, в котором распределение времени восстановления из деградированного

состояния изменяется очень мало (т.е. дисперсия времени восстановления мала в сравнении со средним временем восстановления). Например, короеды *Dendroctonus* периодически дают вспышки численности и при гибели хозяев - хвойных растений - на значительных территориях, со значительным эффектом для остальных видов [15].

Многие виды оказывают физическое воздействие на окружающую среду, но не всякое из этих воздействий имеет важные (положительное или отрицательное) экологические последствия. Некоторые агенты экологического инжиниринга оказывают тривиальный эффект, точно также, как некоторые трофические взаимодействия имеют тривиальные последствия для популяционной динамики и некоторые межвидовые конкурентные взаимодействия являются очень слабыми. В работе Jones et al. [16] указаны шесть факторов, которые определяют масштаб воздействия агентов экологического инжиниринга: (1) время жизни отдельного организма, который относится к популяции агентов инжиниринга; (2) плотность популяции; (3) локальное и региональное пространственное распределение популяции; (4) продолжительность времени, в течение которого популяция находилась в местообитании; (5) тип и скорость формирования конструкций, артефактов, или воздействий и их длительность в отсутствие агентов инжиниринга; (6) число и тип ресурсов, которые прямым или косвенным образом контролируются, способ, которым они контролируются, и число других организмов, которые зависят от этих ресурсов. Факторы 1-5 могут быть легко измерены для многих видов-участников экологического инжиниринга. Выявление фактора 6 - более сложная задача, но её решение приводит к самой сути понимания средообразующего воздействия, Сравнение естественных местообитаний в условиях средообразующего воздействия и без него (с искусственной манипуляцией окружающей средой в отсутствие участников экологического инжиниринга) может быть весьма полезным. В трофических взаимодействиях, которые являются частью прямого потока энергии и вещества, необходимым условием является участие в пищевой цепи. Ввиду того, что законы термодинамики не разрешают энергии и веществу находиться в более чем одном месте одновременно, при трофических взаимодействиях организм должен получать пользу (положительное действие), а другой – нести граты (отрицательное действие). В отношении экологического инжиниринга, однако, трудно определить, какое предварительное условие определяет участие в «цепи инжиниринга». Можно также утверждать, что категория принципов, которая используется для понимания трофической динамики в пищевых цепях и теории экосистем, не имеет большого значения в понимании инжиниринга. Трофические отношения должны подтверждать принципы потока вещества и сохранения энергии. Потребленная масса, за вычетом затрат, составляет прирост массы консументом. Инжиниринг не подтверждает этот принцип баланса. Трофические взаимодействия также должны соответствовать стехиометрическим требованиям. Хищник имеет элементарный состав своей жертвы, за вычетом элементарного состава своих отходов. В случае

экологического инжиниринга это требование не выполняется. Возможно, что фундаментальная причина того, что энергия, масса и стехиометрия имеют малое значение для понимания экологического инжиниринга, состоит в том, что агенты инжиниринга не должны быть частью энергетического и вещественного потока среди трофически взаимосвязанных организмов. Они контролируют эти потоки, но не являются их участниками.

В различных экосистемах значимость экологического инжиниринга не одинакова - в одних она выше, в других ниже. Прогнозирование типа экосистем, где инжиниринг играет наиболее важную роль, составляет предмет как фундаментального интереса, так и большое прагматическое значение для охраны и управления. Продолжительный рост и персистентность доминирующих организмов на протяжении длительного периода времени должны изменить системы, в которых входит много других видов, в зависимости от автогенного образования площади поверхности для жизненного пространства и аллогенной модуляции ресурсов, контролируемой этими структурами. Леса, сфагнумовые болота, коралловые рифы имеют множество количественно подобных эффектов экологического инжиниринга. Присутствие растений влияет на физическую структуру и, следовательно, на функционирование экосистем [15].

Библиографические ссылки

1. Булахов В. Л., ТТахомов А. Е., Рева А. А., Бобылев Ю. П. Относительное воздействие мелких млекопитающих и земноводных на микробиологическую деструкцию органического вещества в лесных биогеоценозах степной зоны УССР // Микробиологическая деструкция органических остатков в биогеоценозе. - М., 1987. - С. 16-19.
2. Пахомов А. Е. Роющая деятельность грызунов как средообразующий фактор в степных лесах // Грызуны. Мат. 6 Всес. совещ. - Л.: Наука, 1983. - С. 495-496.
3. Пахомов А. Е., Жуков А. В. Формирование почвенной мезофауны под влиянием педотурбационной активности микромам мал ни // Вестник Днепропетровского университета. - Д., 1998. - Вып. 4. - С. 72-77.
4. Пахомов А. Е., Пилипенко А. Ф., Булахов В. Л. О возможномTM использовании роющей деятельности млекопитающих для целенаправленного формирования почвенной мезофауны на участках лесной рекультивации земель // Биогеоценотические исследования лесов техногенных ландшафтов степной зоны Украины. - Д., 1989. - С. 167-175.
5. Пахомов А. Е. Влияние роющей деятельности слепыша на состав почвенных животных в байрачных лесах и искусственных плакорных насаждениях Присамарья // Вопросы степного лесоведения, биогеоценологии и охраны природы. - Д., 1979. - С. 79-86.
6. Basnet, K., Likens G. E., Scatena F. N., Lugo A. E. Hurricane Hugo: damage to a tropical rain forest in Puerto Rico // Journal of Tropical Ecology. - 1992. - X« 8. - P. 47-55.
7. Bouma J., Anderson J. L. Relationships between soil structure characteristics and hydraulic conductivity. P. 77-105 in M. Steely, R. C. Dinauer, and J. M. Hach. editors. Field soil water regime. Soil Science Society of America Special Publication. 1973. Number 5. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, USA.
8. Brarishaw W. E., Hotzapfe) C. M. Resource limitation, habitat segregation, and species interactions of British tree-hole mosquitoes in nature // Oecologia. - 1992. - Vol. 90. - P. 227-237.

9. Callaway R. M., Walker L. R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities // *Ecology*. - 1997. - Vol. 78. - P. 1958-1965.
10. Facelli J. M., Pickett S. T. A. Plant litter: its dynamics and effects on plant community Structure // *Botanical Review*. - 1991. - Vol, 57. - P. 1-32.
11. Foster R. C Microenvironments of soil microorganisms // *Biology and Fertility of Soils*. - 1988.-N6.-P. 189-203.
12. Gurney W. S. C, Lawton J. H. The population dynamics of ecosystem engineers // *Oikos*. - 1996. - Vol. 76. - P. 273-283.
13. Holling C S. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems // *Ecological Monographs*. - 1992. - Vol. 62. - P. 447-502.
14. Johnston C A., Naimati R. J. Aquatic patch creation in relation to beaver population trends // *Ecology*. - 1990, -Vol. 71. -P. 1617-1621.
15. Jones C G-, Lawton J. EL, Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers // *Ecology*. - 1997. - Vol. 78 (7). - P. 1946-1957.
16. Jones C. G., Lawton, L H\, Shachak M. Organisms as ecosystem engineers. // *Oikos*. - 1994. - Vol. 69. - P. 373-386.
17. Juma N, G. Interrelationships between soil structure/texture, soil biota/soil organic matter and crop production // *Geoderma*. - 1993. - Vol. 57. - P. 3-30.
18. Kitching R. L. An ecological study of water-filled tree-holes and their position in the woodland ecosystem// *Journal of Animal Ecology*. - 1971. - Vol. 40. - P. 281-302.
19. Raffa K. F., Berryman A. A. Interacting selective pressures in conifer-bark beetle systems: a basis for reciprocal adaptations? // *American Naturalist*. - 1987. - Vol. 129. - P. 234 -262.
20. Smiles 1>. E. Aspects of the physical environment of soil organisms // *Biology and Fertility of Soils*. - 1988. - Vol. 6. - P. 204-215.
21. Tisdall J. M., Oades J. M. Organic matter and water-stable aggregates in soils // *Journal of Soil Science*. - 1982. - Vol. 33. - P. 141-163.
22. Walker B. H. Biodiversity and ecological redundancy // *Cons. Biol*. - 1992. - N 6. - P. 18-23.