

ОРГАНИЗМЫ КАК ИНЖЕНЕРЫ ЭКОСИСТЕМ

Клайв Г. Джонс¹, Джон Х. Лоутон², Моше Шачак³

¹ Institute of Ecosystem Studies (IES), Box AB, Millbrook, NY 12545, USA

² Natural Environment Research Council (NERC) Centre for Population Biology,
Imperial College, Silwood Park, Ascot, Berks, UK, SL5 7PY

³ Mitrani Center for Desert Ecology, Blaustein Institute for Desert Research,
Ben-Gurion University of the Negev, Sede Boqer 84900, Israel

Аннотация. Экосистемные инженеры – это организмы, которые прямо или косвенно модулируют доступность ресурсов для других видов, вызывая изменения физического состояния биотических или абиотических факторов. При этом они модифицируют, поддерживают и создают среду обитания. Автогенные инженеры (например, кораллы или деревья) изменяют окружающую среду с помощью своих собственных физических структур (т. е. своих живых и мертвых тканей). Аллогенные инженеры (например, дятлы, бобры) изменяют окружающую среду, переводя живые или неживые материалы из одного физического состояния в другое с помощью механических или других средств. Непосредственное предоставление ресурсов другим видам в виде живых или мертвых тканей не является инженерией. Организмы действуют как инженеры, когда они модулируют поставку ресурса или ресурсов, отличных от них самих. Мы распознаем и определяем пять типов проектирования и иллюстрируем их примерами. Люди по преимуществу являются аллогенными инженерами, а также имитируют поведение аутогенных инженеров, например, строя оранжереи. Мы исследуем связанные концепции, включая понятия расширенных фенотипов и ключевых видов. Некоторые (но не все) продукты инженерии экосистем представляют собой расширенные фенотипы. Многие воздействия ключевых видов (возможно, большинство) включают не только трофические эффекты, но и инженерно-технические. Инженеры различаются по своему воздействию. Наибольшие последствия связаны с видами с большим воздействием на душу населения, живущими с высокой плотностью на больших территориях в течение длительного времени, порождая структуры, которые сохраняются в течение тысячелетий и которые модулируют многие потоки ресурсов (например, курганы мима, созданные ископаемыми грызунами). Эфемерные гнезда, сооруженные мелкими воробьиными птицами, лежат на другом конце этого континуума. Мы предлагаем предварительную программу исследований для изучения феномена организмов как инженеров экосистем и предполагаем, что все среды обитания на Земле поддерживаются инженерами экосистем и находятся под их влиянием.

Взаимодействия между организмами являются основным фактором, определяющим распространение и численность видов. В учебниках по экологии (например, Ricklefs 1984, Krebs 1985, Begon et al. 1990) эти важные взаимодействия описываются как внутри- и межвидовая конкуренция за абиотические и биотические ресурсы, хищничество, паразитизм и мутуализм. В списке ключевых процессов в большинстве учебников явно отсутствует та роль, которую многие организмы играют в создании, изменении и поддер-

жании среды обитания. Эти действия не связаны с прямыми трофическими взаимодействиями между видами, но тем не менее они важны и распространены. Экологическая литература богата примерами модификации среды обитания организмами, некоторые из которых хорошо изучены (например, Thayer, 1979, Naiman et al., 1988). Однако в целом экология популяций и сообществ не определила, систематически не выявила и не изучила роль организмов в создании и поддержании местообитаний. Нет даже слов (понятий), которые обычно используются для описания процесса. Мы будем называть процесс *инжене-*

Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. 1994. V. 69. P. 373-386. (Перевод с англ. Г.С. Розенберга).

рии экосистемы, а организмы, ответственные за него, *инженерами экосистемы*.

Бобры (*Castor canadensis*) – знакомые примеры организмов, действующих как инженеры экосистемы. «Вырубая» деревья и используя их для строительства плотин, они изменяют гидрологию, создавая заболоченные земли, которые могут сохраняться веками. «Эти действия задерживают отложения и органические вещества в русле, <...> изменяют круговорот питательных веществ и динамику разложения, изменяют структуру и динамику прибрежной зоны, влияют на характер воды и материалов, транспортируемых вниз по течению, и в конечном итоге влияют на растения и животных, состав и разнообразие сообщества» (Naiman et al., 1988).

Однако бобры далеко не единственные инженеры экосистемы. Как мы покажем, широкий спектр видов оказывает фундаментально сходное воздействие, хотя зачастую и в более скромных пространственных и временных масштабах. Тем не менее, нет общего языка для описания того, что делают инженеры экосистемы, нет формальной структуры для моделирования их эффектов и нет общей теории, вокруг которой можно организовать понимание процесса. Примеры, более формально представленные ниже (см. в табл. 1), включают не только бобров и их плотины, но также сусликов, муравьев и термитов, перемещающих почву, дятлов, сверлящих норы, аллигаторов, формирующих валы, камнеядных улиток, деревья, кораллы, заросли морских водорослей и сфагновые покровные болота.

У этой статьи четыре цели: (i) дать определение и привести примеры инженерии экосистем организмами; (ii) разработать концептуальную основу, объясняющую и классифицирующую его последствия; (iii) показать, чем инженерия организмов отличается от родственных концепций (например, «ключевые виды»; Paine, 1969; Krebs, 1985); (iv) и определить вопросы для дальнейшей работы над организмами в качестве инженеров экосистем. Сначала мы определим, что мы подразумеваем под инженером экосистемы, прежде чем предоставим примеры и концептуальную основу для того, что является инженерией экосистемы, а что нет.

Определения

Экосистемные инженеры – это организмы, которые прямо или косвенно модулируют доступность ресурсов (кроме самих себя) для других видов, вызывая изменения физического состояния биотических или абиотических материалов. При этом они модифицируют, поддерживают и/или создают среду обитания.

Непосредственное предоставление организмом ресурсов другим видам в виде живых или мертвых тканей не является инженерией. Скорее, это материал большинства современных экологических исследований, например, во взаимодействии растений и травоядных хищников и жертв, исследования пищевых цепей и процессы разложения.

Аутогенные инженеры изменяют окружающую среду с помощью собственных физических структур, то есть живых и мертвых тканей. Аллогенные инженеры изменяют окружающую среду, переводя живые или неживые материалы из одного физического состояния в другое с помощью механических или других средств.

Вооружившись этими определениями, мы можем перейти к более подробному рассмотрению некоторых примеров. На данном этапе нас не интересует величина или масштаб воздействия инженеров на сообщества и экосистемы. Нас интересует исключительно обнаружение свойств, общих для всех инженеров. Мы обратимся к масштабу и величине их эффектов позже.

Классификация организмов как инженеров

В табл. 1 приведены примеры организмов как инженеров экосистем. Таблица является иллюстративной, но не исчерпывающей. Дополнительные примеры подробно обсуждаются в тексте.

Все известные нам примеры можно отнести к одному из пяти возможных случаев (рис. 1) или к комбинации двух и более таких случаев. Как и во многих других областях экологии, разнообразие биологических процессов приводит к тому, что точная классификация иногда затруднена. Границы между типами инженерии иногда размыты, и в реальном мире отделить инженерию от других экологических процессов также может быть сложно просто потому, что эти нетрофические взаимодействия всегда сосуществуют с трофическими взаимодействиями. По мере продвижения мы обсуждаем некоторые сложные случаи. Однако большинство примеров легко классифицировать. Легенда к рис. 1 поясняет общепринятые обозначения, используемые для их описания. Для ясности проще всего привести аргументы, используя бобров и их плотины.

Бобры соответствуют случаю 4 на рис. 1. То есть они аллогенные инженеры, берущие материалы из окружающей среды (в данном случае деревья, но в более общем случае это может быть любой живой или неживой материал) и превращающие их (проектирование) из физического состояния 1 (живые деревья) в физическое состояние 2

(мертвые деревья в бобровой плотине). Затем этот инженерный акт создает пруд, и именно пруд оказывает глубокое влияние на целую серию потоков ресурсов, используемых другими организмами. Важнейшим шагом в этом процессе является перевод деревьев из состояния 1 (живое) в состояние 2 (плотина). Это преобразование модулирует поступление других ресурсов, особенно воды, а также отложений, питательных веществ и т. д. Важнейшей характеристикой экосистемной инженерии является то, что она должна изменять доступность (качество, количество, распределение) ресурсов, используемых другими таксонами, исключая предоставляемую биомассу непосредственно популяцией аллогенных инженеров. Инженерное дело – это не прямое предоставление ресурсов в виде мяса, фруктов, листьев или трупов. Бобры не являются непосредственными поставщиками воды в том же смысле, в каком добыча является непосредственным ресурсом для хищников, а листья – пищей для гусениц.

Теперь рассмотрим аутогенные эквиваленты бобра (рис. 1, случай 3). Простыми примерами являются рост леса или кораллового рифа. Деревья и кораллы являются непосредственными источниками пищи и жизненного пространства для многочисленных организмов, но производство ветвей, листьев или живой коралловой ткани не является инженерией. Скорее, это соответствует случаю 1 на рис. 1 (прямое предоставление ресурсов). Однако развитие леса или рифа приводит к появлению физических структур, которые изменяют окружающую среду и модулируют распределение и изобилие других ресурсов. Эта модуляция представляет собой аутогенную инженерию. Деревья изменяют гидрологию, круговорот питательных веществ и стабильность почвы, а также влажность, температуру, скорость ветра и уровень освещенности (см. [Holling, 1992]); кораллы модулируют скорость течения, скорость заиливания и так далее. Очевидно, но на удивление редко прямо заявляется, что многочисленные обитатели созданных таким образом мест обитания зависят от физических условий, смоделированных аутогенными инженерами, и от потоков ресурсов, на которые они влияют, но не обеспечивают напрямую; без инженеров большинство этих других организмов исчезло бы.

Еще один пример может помочь прояснить различие между случаем 1 и случаем 3. Рост зарослей морских водорослей модулирует океанские течения, которые, в свою очередь, могут изменять скорость осадконакопления и, следовательно, запасы пищи для других организмов, оказывая существенное влияние на их продук-

тивность (например, рост и выживание у моллюска *Mercenaria mercenaria* [Irlandi, Peterson 1991]). Непосредственное обеспечение пищей или жилым пространством морских водорослей (случай 1) не имеет решающего значения для *Mercenaria*, но, тем не менее, выживание моллюска зависит от этих растений.

Можно утверждать, что рост стволов деревьев, ветвей, рифов или подобных существенных биологических структур (случай 1, рис. 1) сам по себе представляет собой инженерию экосистемы. Включение или исключение является вопросом выбора. Мы решили исключить его (будь то обеспечение пищей или «архитектура» [Southwood et al., 1979; Lawton, 1983]), когда структуры рассматриваются исключительно и непосредственно как ресурсы, потому что это отличается по своему характеру от остальных случаев на рис. 1. Чтобы соответствовать нашему определению инженера экосистемы, организм должен модулировать поставку других ресурсов для других видов, а не быть непосредственным поставщиком ресурсов. Таким образом, рост биологических структур является необходимым, но недостаточным требованием для аутогенной инженерии. Мы можем дополнительно проиллюстрировать наши аргументы, рассмотрев простейший вид аллогенной инженерии (случай 2, рис. 1). Различные организмы проделывают отверстия в стволах и ветвях деревьев, одни быстро (дятлы), другие медленнее (гнилостные грибы). Они превращают древесину без отверстий в древесину с дырками и косвенно обеспечивают ресурсы для других существ, например, гнезда и насесты для птиц и летучих мышей. Дыры – это ресурс, а не организмы, которые их проделывают. Обратите внимание, что если некоторые из отверстий заполняются водой (Kitching, 1983), то небольшие «пруды», созданные таким образом, являются примерами случая 4 и концептуально идентичны бобровым плотинам.

В этой классификации неизбежно есть некоторые серые области, и, рискуя простыть педантами, рассмотрим только одну. Естественные впадины и полости, образующиеся в местах соединения ветвей и основаниях корней по мере роста дерева и которые впоследствии могут заполняться водой («кастрюли» по [Kitching, 1983]), – это не то же самое, что гнили или дятловы норы, и они не относятся к случаю 4; скорее они соответствуют случаю 3 (деревья теперь являются аутогенными инженерами, потому что их биомасса дает начало заполненным водой дуплам). Многочисленные примеры этих «фитотельмат» [небольшая заполненная водой полость в наземном растении] приведены в (Fish, 1983) (табл. 1).

**Таблица 1. Примеры организмов, выступающих в роли инженеров экосистем.
Классификация согласно рис. 1. Дополнительные примеры обсуждаются в тексте**

Организм	Место-обитание	Деятельность	Воздействие	Литература
1	2	3	4	5
Случай 2 (аллогенный)				
Американский аллигатор <i>Alligator mississippiensis</i>	Everglad National Park (Флорида, США)	создает специальные ямы (валы), которые становятся домом для других организмов во время сухого сезона (create wallow)	удерживает воду в засуху; предоставляет убежища для рыб, рыбоядных птиц и т. д.	Finlayson, Moser (1991)
Кролики <i>Orycto-lagus cuniculus</i> , барсуки <i>Meles meles</i>	Европа	роют обширные норы (кроличьи норы, барсучьи поселения)	норы занимаются другими видами, например лисой <i>Vulpes vulpes</i> , и многими беспозвоночными	Southern (1964); Neal, Roper (1991)
Случай 3 (аутогенный)				
Морской фитопланктон	Залив Мэн (Атлантический океан)	фитопланктон рассеивает и поглощает свет в верхних слоях водной толщи	усиливает прогревание поверхностных вод, что может инициировать развитие термоклина	Townsend et al. (1992)
Микроводоросли на морском льду	Антарктика	рассеивают и поглощают свет во льду и ниже лежащей морской воде; уменьшают прочность льда	усиливают таяние и разрушение льда	Buynitskiy (1986); Arrigo et al. (1991)
Фитопланктон пресных вод	Озеро Сент-Джордж (Онтарио, США)	перехватывают свет в верхней толще воды; малые водоросли spp. более эффективны, чем крупные виды	перехват света приводит к меньшей глубине перемешивания, более низким металметическим температурам и меньшей теплоемкости водной толщи	Mazumder et al. (1990)
Цианобактерии и другие несосудистые растения	пустынные и полупустынные почвы	выделяют слизистые органические соединения	склеивание организмов, органики, глины и частиц почвы вместе, образуя микрофитную корку; изменение инфильтрации, просачивания, удержания и испарения воды; уменьшение эрозии почвы; влияет на появление всходов	West (1990)
Болотный мох, <i>Sphagnum</i> spp.	Северная и западная Британия	создают «наносы» и «верховые болота» из скопившегося торфа	серьезные изменения в гидрологии, pH и топографии	Tansley (1949)
Затопленные макрофиты	пресноводные озера, пруды и реки	создают ложе для сорняков	ослабление света; резкость вертикального температурного градиента; замедление потока; усиление седиментации; насыщение кислородом ризосферы	Carpenter, Lodge (1986)
Лесные деревья (широколиственные и хвойные)	Экспериментальный лес Хаббард-Брук, Нью-Гэмпшир (США)	сбрасывают ветки и стволы в ручьи	создание грязевых дамб; изменение морфологии и устойчивости русел рек, накопление и перенос растворенных органических веществ и отложений; разные виды деревьев создают плотины, отличающиеся своей устойчивостью	Likens, Bilby (1982); Hedin et al. (1988)

1	2	3	4	5
Высшие растения	всюду	биоотложение, биотурбация, циркуляция поровой воды и производство фекальных гранул	изменение физических, химических и биологических свойств отложений; изменение направления и величины потоков питательных веществ; увеличение оксигенации осадков	Reichelt (1991)
Наземные растения из 29 семейств, насчитывающих более 1500 видов	всюду	отрастающие структуры (видоизмененные листья, пазухи листьев и т. д.), которые поглощают воду	создание небольших водных сред обитания, поддерживающих узкоспециализированную фауну насекомых	Fish (1983)
Случай 4 (аллогенный)				
Морская мейофауна (простейшие и представители многих типов беспозвоночных)	всюду	биоотложение, биотурбация, циркуляция поровой воды и производство фекальных гранул	изменение физических, химических и биологических свойств отложений; изменение направления и величины потоков питательных веществ; увеличение оксигенации осадков	Reichelt (1991)
Морская роющая макрофауна	всюду	зарываются в отложения и перераспределяют их; биотурбация; нормальная вентиляция	создание динамической мозаики отложений; активный транспорт растворенных веществ в норы; увеличение оксигенации отложений; стимулирование [роста] микрофлоры; увеличение скорости разложения	Anderson, Kristensen (1991); de Wilde (1991); Meadows, Meadows (1991b)
Морской зоопланктон	всюду	отфильтровывают живые, мертвые органические и неорганические (например, глину) частицы и концентрируют их в фекальных гранулах	тонирующие фекальные гранулы, важные для вертикального переноса и обмена элементами и органическими соединениями в океанах	Dunbar, Berger (1981); Wallace et al. (1981); Fowler, Knauer (1986)
Краб-скрипач, <i>Uca pugnax</i>	Солончаки (соленые болота) Новой Англии (США)	копают норы	увеличение дренажа почвы и окислительно-восстановительного потенциала; увеличение скорости разложения; увеличение первичной продукции на промежуточных высотах приливов	Bertness (1985)
Обыкновенная литорина, <i>Littorina littorea</i>	Скалистые пляжи Новой Англии	сгребают отложения с твердых субстратов	предотвращение накопления отложений и, следовательно, роста и образования водорослей; водоросли являются инженерами случая 3 и еще больше увеличивают скорость осаждения; состав фауны заметно различается с моллюсками и без них	Bertness (1984a)
Улитки, <i>Euchondrus</i> spp.	пустыня Негев [Израиль]	поедают эндолитные лишайники и скалы, в которых они растут	увеличение скорости круговорота азота, почвообразования и эрозии горных пород	Shachak et al. (1987); Jones, Shachak (1990)
Гусеницы мешочницы, <i>?Penestoglossa</i> sp.	Нагорье Золотые Ворота (Юж. Африка)	поедают эндолитные лишайники и строят для личинок убежища («мешки») из кварцевого кристалла	небольшое увеличение скорости эрозии, круговорота питательных веществ и почвообразования	Wessels, Wessels (1991)

1	2	3	4	5
Термиты, строящие курганы, Isoptera	тропики и субтропики	строят курганы и подземные галереи; перераспределяют частицы почвы	изменение минерального и органического состава почв; изменение гидрологии и дренажа	Wood, Sands (1978); Lal (1991)
Муравьи, Formicidae	всюду	строят гнезда [муравейники] и подземные галереи; перераспределяют и обогащают почвенные частицы	изменение местной структуры и состава почв; изменение растительности «над гнездом»; создание микросайта [небольшая часть экосистемы, которая заметно отличается от своего непосредственного окружения]	Elmes (1991)
Дождевые черви, Lumbricidae, Megascolecidae	всюду	копают, смешивают и удаляют выкопанный грунт	изменение минерального и органического состава почв; влияние на круговорот питательных веществ; изменение гидрологии и дренажа; влияние на динамику популяции растений и состав сообществ	Lal (1991); Thompson et al. (1993)
Слепыши землекопы, <i>Spalax ehren-bergi</i>	Израиль	копают туннели	перемещение больших объемов почвы; увеличение аэрации; создание своеобразных экосистем	Heth (1991)
Слепыши, Bathyergidae (несколько родов)	Южноафриканский равнинный финбош	копают туннели	создание впечатляющих ландшафтов с кратерами, влияющими на почвообразование, продуктивность растений и видовой состав	Richardson et al. (in press)
Луговые собачки [грызуны из семейства беличьих], <i>Synomys</i> spp.	Североамериканские прерии с коротким разнотравьем	постоянно и интенсивно разрушают почвенный покров путем рытья нор, создания земляных насыпей	изменение физико-химических свойств почвы, сохраняющееся в течение 100-1000 лет	Whicker, Detling (1988)
Карманные суслики, <i>Geomys bursarius</i>	Североамериканские луга и засушливые кустарники	строят туннели и перемещают грунт на насыпи, меняют почвенные характеристики	повышение доступности питательных веществ и изменение микрорельефа; изменение демографии, разнообразия и первичной продуктивности растений; влияние на поведение и численность других травоядных	Huntly, Inouye (1988); Moloney et al. (1992)
Индийский хохлатый дикобраз, <i>Hystrix indica</i>	пустыня Негев [Израиль]	копаются в поисках еды	выкапывание до 2-3 ям м ² ; в раскопах накапливаются органические вещества, сточные воды; создание благоприятных мест для прорастания семян	Yair, Rutin (1981); Guterman (1982)
Слоны, <i>Loxodonta africana</i>	леса и саванны Восточной Африки	физически нарушают и уничтожают деревья и кустарники	обширные изменения растительности; изменение режима огня; воздействие на кормовую базу и динамику популяций других животных; в конечном итоге изменения в почвообразовании, прибрежных зонах и биогеохимическом цикле	Naiman (1988)

1	2	3	4	5
Случай 5 (аутогенный) и случай 6 (аллогенный) (примеры, объединяющие элементы обоих)				
Корковые кораллиновые водоросли, <i>Porolithon</i> , <i>Lithophyllum</i>	коралловые рифы	заращение и цементирование детрита на внешнем водорослевом гребне барьерного рифа	сломить силу воды и защитить кораллы от сильных волн; воздействие через собственные органы (случай 5) и выделение «цемента» (случай 6)	Anderson (1992)
Ребристые мидии, <i>Geukensia demissa</i>	солончаки <i>Spartina</i> Род-Айленда (США)	выделяют биссусные нити и образуют плотные заросли мидий	образование по отмелям плотных зарослей мидий (случай 5) и биссусных нитей (случай 6), связывающих и защищающих отложения и предотвращающих физическую эрозию и нарушения, например, штормами	Bertness (1984b)

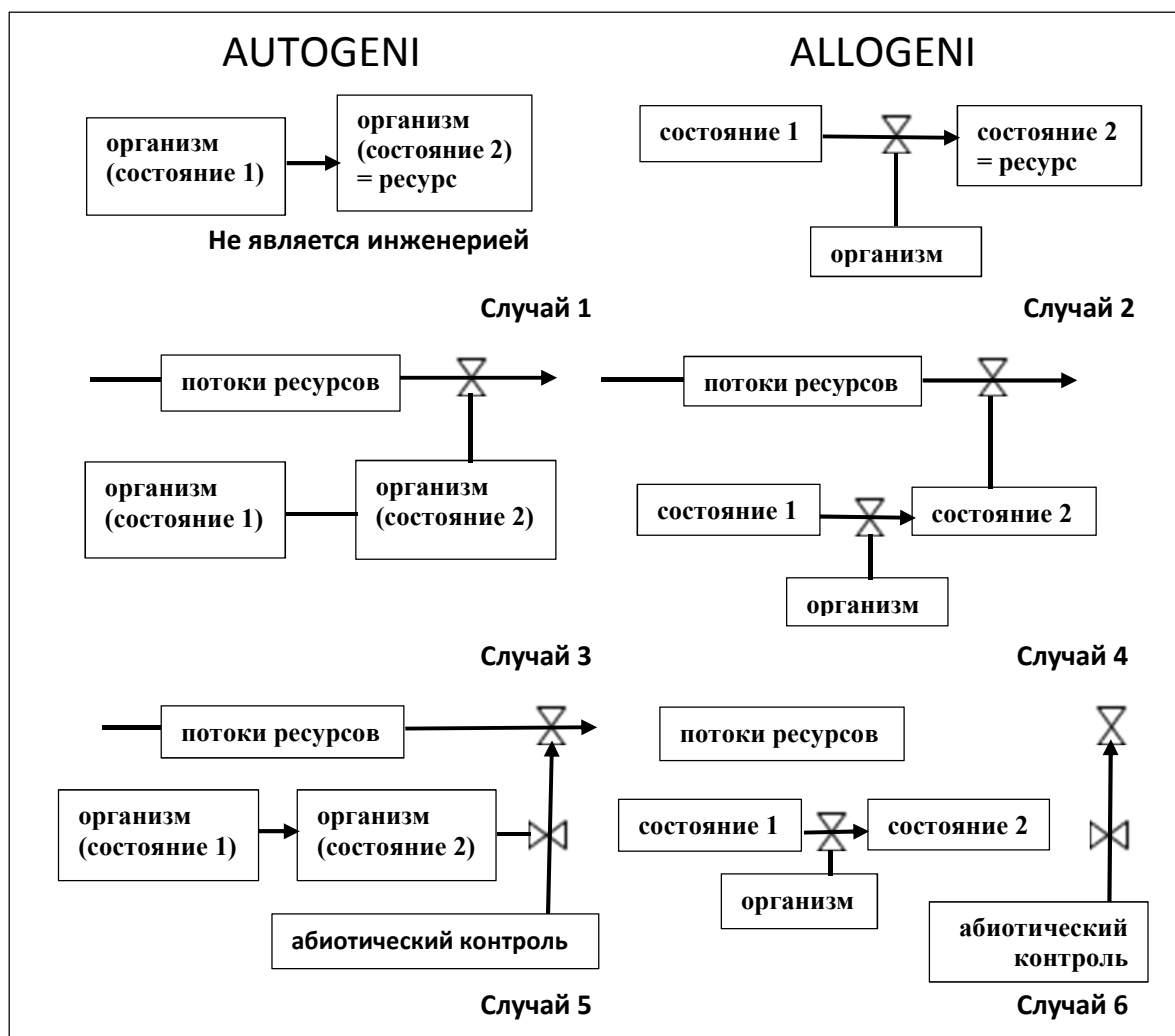


Рис. 1. Концептуальные модели аутогенной и аллогенной инженерии организмов.

Определения и примеры см. в тексте и в табл. 1. Символ \otimes обозначает точки модуляции. Например, аллогенные инженеры переводят живые или неживые материалы из состояния 1 (сырье) в состояние 2 (инженерные объекты и материалы) с помощью механических или других средств. Эквивалентными (случай 2) продуктами аутогенной инженерии являются живая и мертвая ткани инженера. Эти продукты как аутогенной, так и аллогенной инженерии затем модулируют приток одного или нескольких ресурсов к другим видам (случаи 2-4) или модулируют главный абиотический регулятор (например, огонь), который, в свою очередь, модулирует потоки ресурсов (см. случаи 5-6). Случай 1, прямое предоставление ресурсов одним видом другому не является инженерным и не предполагает модуляции потоков ресурсов.

Не всегда растения являются аллогенными, а животные – аутогенными инженерами. Повышенная скорость физического и химического выветривания горных пород в почву водорослями или высшими растениями (Bloom, 1978) представляет собой аллогенную инженерию (случай 4). Растения могут действовать либо как аутогенные, либо как аллогенные инженеры и обеспечивают некоторые из наиболее сложных случаев инженерии экосистем, к которым мы сейчас обратимся.

Аутогенная (случай 5) и аллогенная (случай 6) инженерия находятся на крайних точках континуумов, которые сливаются со случаями 3 и 4, соответственно. Случаи 5 и 6 имеют общее свойство, заключающееся в том, что аутогенные или аллогенные инженеры взаимодействуют и модулируют мощные абиотические силы, например, пожары или ураганы. Примеры в случаях 5 и 6 отличаются от случаев 3 и 4 чрезвычайной величиной процессов, модулируемых инженерами, и тем фактом, что эти основные абиотические силы сами по себе являются фундаментальными модуляторами распределения и изобилия ресурсов.

Огонь представляет собой особенно интересный случай. Логично, хотя и нетрадиционно, рассматривать производство горючей живой и мертвой биомассы как аутогенную инженерию (случай 5). Различные виды растений производят разное качество и количество живого и мертвого топлива, модулируя масштабы, интенсивность и продолжительность пожара и, в свою очередь, существенно изменяя запасы ресурсов для многих других видов (Christensen, 1985). Высокая продуктивность пастбищ в Серенгети-Мара в 1960-х годах заметно увеличила количество пожаров, что привело к преобразованию лесов саванны в альтернативное состояние – пастбища, – которые теперь поддерживаются слонами (Dublin et al., 1990). Эффекты слонов как аллогенных инженеров обобщены в табл. 1.

Растения также действуют как аллогенные инженеры (случай 6). В Пуэрто-Рико [тропические] деревья *Dacryodes excelsa* способны противостоять ураганам, потому что их обширные корни и корневые срастания связывают и стабилизируют коренные и поверхностные породы; поэтому этот вид доминирует в тропических горных лесах, где часто бывают ураганы (Basnet et al., 1992).

Сложные случаи: опылители, желчеобразующие и коровы

Богатство биологических процессов означает, что полностью удовлетворительное, всестороннее, но исключительное определение инженерии экосистемы может оказаться невозможным, хотя

многочисленные примеры легко классифицировать (табл. 1). Учитывая разнообразие взаимодействий видов в природе, попытки классифицировать многие другие экологические явления сталкиваются с аналогичными проблемами «на периферии».

Опылители и галлообразователи представляют интересную проблему для нашего определения инженерии. Оба оказывают глубокое влияние на рост растительной ткани; при этом опылители модулируют поставку ресурсов семенным хищникам, а галлообразующие создают структуры, которые используются не только сами по себе в качестве убежища и пищи, но и инквилинами (inquiline; например, [Askew, 1975]). Оба типа взаимодействия в целом соответствуют случаю 2 (рис. 1). Однако мы не находим полезным рассматривать опылителей как инженеров, не в последнюю очередь потому, что самоопыление является случаем 1, а не инженерным делом. Но можно считать галлообразователей инженерами инквинлайнов; они физически модифицируют ткани растений и создают новые среды обитания и ресурсы для других организмов. Однако различие между опылителями и галлообразователями весьма тонкое.

Наше определение инженерии охватывает и другие, неожиданные экологические явления, например навозные массы, производимые крупными травоядными. Коровы превращают траву в коровьи лепешки, которые затем заселяются богатым сообществом беспозвоночных, зависящих от лепешек в качестве пищи и крова (Mohr, 1943). Физическая структура и окружающая среда, обеспечиваемые пометом, не менее важны для его обитателей, чем концентрация пищевых ресурсов (Elton, 1966). Определение инженерии не слишком расширяется, если рассматривать коров как аллогенных инженеров, превращающих траву в коровьи лепешки (случай 2). Однако мы были бы первыми, кто признал бы, что это нетрадиционная перспектива. Аналогичные замечания относятся к производству фекальных гранул океаническим зоопланктоном (табл. 1). В этих и других пограничных случаях здравый смысл рассматривает проблему, задавая вопрос, улучшается ли понимание экологических взаимодействий за счет признания инженерного аспекта.

Аналоги с человеком

Неудивительно, что параллели между инженерами-экологами и инженерами-людьми очень близки. Люди – это организмы, использующие инструменты, которые специализируются на инженерии. В то время как человек-инженерия часто имеет намерение или цель, вероятно, будет правильным сказать, что основная причина, по которой люди оказывают такое неблагоприятное воздействие на окружающую среду, заключается в непреднамеренных последствиях нашей деятельности в качестве инженеров. Действительно, в настоящее время люди являются главными факторами изменения окружающей среды в большинстве регионов мира (Naiman, 1988, Likens, 1992). Многие виды человеческой деятельности, от строительства плотин и небоскребов до вырубки леса, дноуглубительных работ и канализации водотоков, точно соответствуют случаям на рис. 1, в которых люди являются аллогенными инженерами, изменяющими физическую среду и модулирующими поток ресурсов к другим видам.

Строительство скворечников для птиц и ульев для пчел являются примерами случая 2. Вспашка почвы фермерами и строительство плотин и водохранилищ инженерами-гидротехниками являются примерами случая 4. Строительство гаваней и дамб для уменьшения ущерба от штормов от волн являются примерами случая 6. Люди имитируют аутогенные эффекты, используя инструменты для строительства теплиц и установок для кондиционирования воздуха (имитируя случай 3), а также снося бульдозерами противопожарные барьеры для противодействия огню (имитируя случай 5). Мы классифицируем человеческую инженерную деятельность как тяжелую или легкую, строительство, гражданское строительство, отопление, водопровод и кондиционирование воздуха, и это лишь некоторые из них. Организмы выполняют всю эту работу, и с функциональной точки зрения мы не видим принципиальной разницы между человеческой и нечеловеческой инженерией.

Связанные концепции

Идея о том, что некоторые организмы изменяют физическую структуру окружающей их среды, оказывая влияние на свои собственные и другие популяции, не нова. Но более ранние работы либо сосредоточены на конкретных видах и средах обитания и лишены обобщения, либо придерживаются более общего взгляда, но не могут четко определить экологическую инженерию или отличить ее от других процессов. Например, в важном наборе обзоров, посвященных влиянию животных на динамику экосистемы (Naiman, 1988), инженерные и прямые тро-

фические эффекты переплетаются. В статье (Huntly, Inouye, 1988) прямо описываются карманские суслики *Geomys bursarius* как «почвенные инженеры» из-за их роли землеройных машин. Суслики действительно являются прекрасными примерами аллогенных инженеров (случай 4; табл. 1).

Экологи в целом уделяют на удивление мало внимания тому, как создается и поддерживается окружающая среда; большинство, по-видимому, довольствуется тем (Andrewartha, Birch, 1954), что признают «место для жизни» и «погоду» двумя из четырех основных характеристик среды обитания вида, формально не рассматривая роль инженерии в модификации, создании и поддержании среды обитания.

Биотурбаторы

Известно, что в морской бентической среде деятельность крупных роющих животных играет доминирующую роль в определении физической структуры отложений, изменяя пригодность среды обитания для других видов (Rhoads, Young, 1970; Thayer, 1979; Lopez, Levinton, 1987; Meadows, Meadows, 1991a; см. также табл. 1). Так (Rhoads, Young, 1970), этот процесс называют «трофическим аменсализмом», когда крупные организмы, питающиеся илом, создают неустойчивость донных отложений, ограничивая присутствие питающихся взвесью и прикрепляющихся или малоподвижных (сидячих) видов эпифауны. Термин аменсализм разумен, потому что эффект асимметричен и представляет собой форму конкурентного исключения (Lawton, Hassell, 1981), но механизм не является трофическим и явно отличается от нормальной эксплуатации, конкуренции за пищу. «Трофический аменсализм» на самом деле является еще одним хорошим примером случая 4 аллогенной инженерии, вызванной био-турбацией отложений.

Динамика «заплат»

Многочисленные исследования признают важность участков голого или другого субстрата в закрытых сообществах (например, Dayton, 1971; Wiens, 1976; Paine, 1979; Pickett, White, 1985). Участки могут образовываться в результате физических нарушений (волны, пожары, оползни) или в результате деятельности организмов (выпас скота, хищничество или инженерия), или в результате взаимодействия между инженерными, трофическими и физическими процессами. Для некоторых приложений динамической теории заплат (часть концепции динамики ландшафтов) способ создания заплат может быть менее важным, чем их существование. В целом, однако, мы считаем, что инженерию желательнее рассматривать как один из нескольких

различных способов создания и поддержания участков, особенно потому, что факторы, контролирующие формирование участков инженерами, часто отличаются от факторов, контролирующих образование участков абиотическими факторами.

Артефакты животных и растений

В «Теории окружающей среды» (Andrewartha, Birch, 1984) определена основа для изучения всех процессов, влияющих на популяцию одного вида. Этот целевой вид занимает центральную часть сети прямо и косвенно действующих компонентов, и указывается, что звеном в сети может быть другой живой организм, его артефакт или остаток. Таким образом, *теория среды* явно допускает инженерию, не определяя ее явно как определенный модификатор в сети или как процесс, достойный изучения сам по себе.

В работах (Meadows, Meadows, 1991a; Meadows, 1991) рассматриваются воздействие на окружающую среду нор животных и роющих животных, а в (Hansell, 1993) – экологические последствия от нор и гнезд животных. Многие из этих артефактов (например, норы мейофауны, гнезда мегаподов, термитники и колонии землекопов) имеют эффекты на уровне ландшафта и служат для концентрации и перераспределения ресурсов для других видов, то есть они являются классическими примерами экологической инженерии (табл. 1).

В работе (Meadows, 1991) отмечается, что существует «основное сходство между воздействием [роющих норы] животных из разных наземных и водных мест обитания на изменение и модификацию окружающей среды». Предлагается формальная система для количественной оценки воздействия рытья нор, проводя различие между животными с большими последствиями на душу населения, но географически ограниченными (например, барсуками), и видами с небольшими воздействиями на душу населения, которые, тем не менее, из-за своей численности и распространения оказывают воздействие на целые ландшафты (например, дождевые черви). В другой статье (Hansell, 1993) признается, что «услуги и материалы строителей создают новый диапазон ниш среды обитания, которые могут быть использованы широким кругом специалистов», и предполагается, что «присутствие строителей гнезд и норников может ... значительно способствовать разнообразию видов в местах обитания». Все примеры, приведенные авторами, соответствуют либо случаю 2 (другие виды используют гнезда и норы), либо случаю 4 (виды реагируют на изменения в распределении и изобилии ресур-

сов). Поэтому их работа отличается от нашей только более узкой направленностью.

Расширенные фенотипы

Важность артефактов животных также признается в качестве примера расширенных фенотипов видов (Dawkins, 1982). Докинз пишет (с. 200): «Бобровая плотина строится недалеко от хатки, но эффект плотины может заключаться в затоплении территории площадью в тысячи квадратных метров. Что касается преимущества пруда с точки зрения бобра, кажется, лучше всего предположить, что это увеличивает расстояние, которое бобр может пройти по воде, что безопаснее, чем путешествие по суше, и легче перевозить древесину.» ... Если эта интерпретация верна, озеро можно считать, как огромный расширенный фенотип». Докинз признает, что другие продукты зооинженерии являются продолжением фенотипов видов и, следовательно, подлежат естественному отбору, включая случаи ручейников, термитники и птичьи гнезда.

Он также указывает, что не каждый пример того, что мы сейчас называем аллогенной инженерией, можно рассматривать как расширенный фенотип, потому что воздействия на окружающую среду не имеют никакого значения для приспособленности инженера и, следовательно, не подлежат естественному отбору. Хорошим примером могут служить заполненные водой следы копытных. Различие между инженерией, которая подвергается естественному отбору (поскольку это расширенный фенотип), и инженерией, которая им не является («случайной» инженерией), по-видимому, не имеет значения с точки зрения ее краткосрочных экологических последствий; все виды инженерии модифицируют и модулируют потоки ресурсов для других организмов. Но могут быть интересные долгосрочные различия, особенно в природе петель обратной связи, которые действуют на «расширенный фенотип» по сравнению со «случайными» формами искусственных артефактов. Мы вернемся к этому моменту позже.

Ключевые виды

Ключевые виды (Paine, 1969; Krebs, 1985; Daily et al. 1993) играют решающую роль в определении структуры сообщества. По определению, удаление ключевых видов вызывает массовые изменения в видовом составе и других атрибутах экосистемы. Критические связи обычно рассматриваются как трофические и поэтому входят в сферу традиционного экологического мышления. Например, удаление высших хищников имеет каскадный эффект по всей пищевой цепи, изменяя состав видов и, следовательно, физическую структуру и круговорот питательных веществ на

более низких уровнях (Estes, Palmisano, 1974; Carpenter et al., 1987).

Но критические последствия часто связаны с инженерными разработками, например, через интенсификацию фактора беспокойства (биотурбаторы [Thayer, 1979], случай 4). В часто цитируемом примере морских выдр *Enhydra lutris* удаление выдр приводит к увеличению численности морских ежей (*Strongylocentrotus* sp.) и, следовательно, к исчезновению зарослей ламинарии, что, в свою очередь, меняет действие волн и скорость заиления, что имеет серьезные последствия для другой прибрежной флоры и фауны (Estes, Palmisano, 1974); изменение зарослей ламинарии морскими ежами является, среди прочего, аллогенной инженерией (случай 4). Другими словами, в этом знакомом примере вид, традиционно считающийся краеугольным камнем (морская выдра), оказывает большое влияние,

поскольку изменяет воздействие одного инженера (еж) на другой (ламинарии), с эффектом домино на другие виды в сети взаимодействий. Не менее хорошо известное влияние кенгуровых крыс (*Dipodomys* spp.) на пустынную растительность происходит потому, что грызуны не только едят семена, но и изменяют физические характеристики почвы. Закапывая и перемещая большое количество почвы, они создают множество неглубоких ям и небольших насыпей, которые облегчают разложение и укоренение однолетних растений (инженерный пример 4; [Brown, Heske, 1990]).

Недавно сообщили о прямом воздействии ключевых видов через их роль инженеров (Daily et al., 1993). Красношапочный дятел-сосун *Sphyrapicus nuchalis* действует как ключевой вид двумя способами на субальпийских лугах Колорадо. Их гнездовые дупла, просверленные в осинах *Populus tremuloides*, являются важными местами гнездования для двух видов ласточек (случай 2); ласточки отсутствуют в сообществе из-за отсутствия *Sphyrapicus nuchalis*. Кормовые отверстия, просверленные дятлами в ивах, *Salix* spp., также делают потоки сока доступными для некоторых птиц, млекопитающих и насекомых (прямо изменяя распределение и изобилие этого ресурса для других видов – и, следовательно, снова в соответствии со случаем 2).

Теоретически возможно (хотя мы думаем, что на практике это будет редкостью), чтобы ключевые виды оказывали свои эффекты исключительно трофически, не действуя также в качестве инженера или не изменяя инженерную роль других видов в сети. С другой стороны, многие инженеры являются ключевыми видами, хотя они играют относительно незначительную роль в пищевых сетях сообщества.

Кребс завершает свой учебник по ключевым видам (Krebs, 1985) следующим образом: «Ключевые виды могут быть относительно редкими в естественных сообществах, или они могут быть обычными, но не признанными (курсив наш). В настоящее время считается, что лишь немногие наземные сообщества организованы ключевыми видами, но в водных сообществах ключевые виды могут быть обычным явлением». Мы полагаем, что такие взгляды, вероятно, отражают консенсус среди экологов. Они [взгляды] сохраняются, потому что мы не смогли признать роль инженеров экосистем как ключевых видов. Банально, но верно, что лес является лесом, потому что в нем есть деревья, которые не только обеспечивают пищу и жилым пространством, но и аутогенно формируют лесной климат, а также модулируют потоки многих других ресурсов для лесных обитателей, как наземные и подземные. Многие отдельные виды деревьев в умеренных или бореальных лесах (с низким разнообразием древесных пород) являются одновременно ключевыми видами и важными инженерами экосистем.

Наши взгляды очень близки к *расширенной гипотезе ключевых видов* Холлинга (Holling, 1992), в которой он утверждает, что «все наземные экосистемы контролируются и организуются небольшим набором ключевых растительных, животных и абиотических процессов, которые структурируют ландшафт в разных масштабах». Мы бы добавили два пункта. Во-первых, важнейшим, но не исключительным механизмом контроля является некоторая форма инженерии; и, во-вторых, мы считаем, что инженеры-ключевые виды встречаются практически во всех средах обитания на Земле, а не только в наземных.

«Сверху вниз» и «снизу вверх», асимметричные и косвенные эффекты

Традиционные популяционные модели сосредоточены на взаимно связанных парах взаимодействий, межвидовой конкуренции (-/-), хищнике-жертве (-/+) и т. д. (Williamson, 1972). Крайне асимметричные конкурентные взаимодействия (амениализм; 0/-) обычны и, возможно, являются нормой в некоторых ситуациях (Lawton, Hassell, 1981). Взаимоотношения хищник-жертва также могут быть асимметричными (контролируются донором; 0/+), то есть численность добычи контролирует численность хищника, но не наоборот (Lawton, 1989; Hawkins, 1992), поскольку в экологии разгораются споры об относительной важности такого эффекта «снизу вверх» по сравнению с эффектом «сверху вниз» (Hunter, Price, 1992). Экологическая инженерия

значительно расширяет каталог важных, в высшей степени асимметричных взаимодействий видов, потому что инженеры воздействуют на многие таксоны (положительно или отрицательно), но часто не может быть прямого, взаимного воздействия затронутых видов на популяцию инженеров.

Достаточно одного примера. Бобры благоприятно влияют на численность водной биоты, но не наоборот; то есть они имеют массивные эффекты «снизу вверх» (o/+), которые приносят пользу многим другим водным организмам. Их деятельность также наносит ущерб наземным видам, обитающим вверх по течению (и, возможно, вниз по течению) от плотины (o/-), точно так же, как биотурбаторы исключают неподвижную эпифауну, требующую стабильного субстрата (см. выше). Обычно мы ожидаем, что как положительные, так и отрицательные эффекты инженеров будут в высшей степени асимметричными.

Это не означает, что не может быть никакой обратной связи от организмов в спроектированной среде обитания к инженеру. Несомненно, есть, хотя пути обратной связи, вероятно, часто довольно длинные, не прямые и часто медленные. Они остаются практически неизученными. Некоторым инженерам трудно представить какие-либо обратные эффекты. Например, насекомые, обитающие в брошенных птичьих гнездах (например, некоторые мотыльки из рода *Monopis* и жуки-стафилиниды из рода *Microglotta* [Walsh, Dibb 1954; Emmet, 1979]), вероятно, никогда не сталкиваются со строителем. Суслики, напротив, воздействуют на почву и изменяют состав растительности, биомассу и продуктивность (табл. 1); в свою очередь, популяции кузнечиков становятся более многочисленными вблизи курганов сусликов (Huntly, Inouye, 1988). На сусликов могут действовать две обратные связи. Первый путь достаточно хорошо задокументирован, положительный и относительно прямой, через растения, которые являются пищей для сусликов; нарушение почвы благоприятствует видам растений, которые суслики предпочитают есть. Во-вторых, по крайней мере возможно, но не проверено (D. Tilman, личное сообщение), что кузнечики конкурируют с сусликами за пищу, обеспечивая более длинную отрицательную обратную связь по количеству сусликов.

Мы предсказываем, что, если обратная связь между инженерами и организмами, на которые они влияют, вообще существует, она, как правило, будет косвенной, включающей несколько промежуточных процессов и видов.

Пространственные и временные масштабы

Воздействие инженера-эколога зависит от пространственного и временного масштаба его действий. Заполненные водой норы дятлов и бобровые плотины могут быть примерами случая 4 инженерии, но нет особых сомнений в том, что является более значительным экологическим явлением. Шесть факторов масштабируют влияние инженеров:

(i) Время жизни на душу населения, активность отдельных организмов.

(ii) Плотность населения.

(iii) Пространственное распределение населения как на местном, так и на региональном уровне.

(iv) Длительность присутствия популяции на участке.

(v) Долговечность конструкций, артефактов и ударов в отсутствие оригинального инженера.

(vi) Количество и типы потоков ресурсов, которые модулируются конструкциями и артефактами, а также количество других видов, зависящих от этих потоков.

Таким образом, наиболее очевидная экологическая инженерия относится к видам с большим эффектом на душу населения, живущим с высокой плотностью на больших территориях в течение длительного времени, порождая структуры, которые сохраняются в течение тысячелетий и влияют на многие потоки ресурсов, – например, курганы мима (*Mima mounds*), созданные ископаемыми грызунами, включая сусликов (Cox, Gakahu, 1985, 1986; Cox et al., 1987; Naiman, 1988). Автогенные инженеры также могут иметь огромные эффекты; как лаконично отмечает Холлинг (Holling, 1992): «В какой-то степени ... бореальные леса "самостоятельно определяют погоду", и живущие в них животные подвергаются более умеренным и более медленным изменениям температуры и влажности, чем в противном случае». Деревья бореальных лесов оказывают большое влияние на гидрологический и климатический режимы на душу населения, встречаются с высокой плотностью на больших территориях и живут десятилетиями. Но их влияние как автогенных инженеров может иметь относительно короткую память, если лес вырубается.

Организмы с небольшими индивидуальными воздействиями также могут иметь огромные экологические последствия, при условии, что они встречаются с достаточно высокой плотностью на больших территориях в течение достаточных периодов времени. Хорошими примерами являются роющая мейофауна и болотообразующие сфагновые мхи (табл. 1). Накопленный сфагновый торф может сохраняться от сотен до тысяч лет после гибели живого мха.

Инженеры-экологи могут также улучшить и ускорить крупномасштабные физические процессы, включая геологическую эрозию и выветривание (Yair, Rutin, 1981; Krumbain, Dyer, 1985; Hoskin et al., 1986). Примеры улиток и гусениц, питающихся камнями, перечислены в таблице 1. Во всем мире, но особенно в тропиках, сильно подрезанные прибрежные скалы из осадочных пород, по-видимому, размываются приливами и штормами. На самом деле процесс значительно ускоряется двумя группами инженеров, обе с низким эффектом на душу населения, но очень многочисленными. Цианобактерии (*Hyella* spp.) разносили скалы и служат пищей для хитонов, которые, чтобы добраться до них, счищают скалы, очевидно ускоряя береговую эрозию на порядок или более (Krumbain, Dyer, 1985). Точно так же организмы, чьи раковины, части тела и мертвые ткани помогают формировать осадочные породы, уголь и почву (например, моллюски, диатомовые водоросли и многие высшие растения), создают структуры, воздействие которых на экосистемы сохраняется на протяжении тысячелетий.

Инженерные воздействия часто оказываются наибольшими, когда модулируемые потоки ресурсов используются многими другими видами или когда инженер модулирует абиотические силы, влияющие на многие другие виды. Неудивительно, что техника, воздействующая на почвы, отложения, горные породы, гидрологию, пожары и ураганы, представляет собой одни из самых ярких примеров.

Нам известно очень мало экспериментов с полевыми манипуляциями, предназначенных для количественной оценки воздействия инженеров экосистем путем удаления или добавления видов. Исследования (Bertness, 1984a,b, 1985) являются отличным примером манипулятивных экспериментов как с аллогенными (случай 4 и 6), так и с аутогенными (случай 5) инженерами (табл. 1). Недавнее исследование (Hall et al., 1993) показывает потенциальную силу полевых манипуляций для отделения воздействия на душу населения от воздействия на население (хотя в данном контексте это не идеально, поскольку эффекты хищничества и беспокойства [случай 4] смешиваются). Съедобные крабы (*Cancer pagurus*), охотящиеся за добычей, роют ямы в мелководных сублиторальных районах западного побережья Шотландии. Ямы являются заметными элементами топографии морского дна, однако исключение крабов из участков морского дна в течение двенадцати месяцев не выявило каких-либо эффектов крабовых ям на ландшафтном уровне ни на структуру, ни на состав субстрата (размеры частиц, органический углерод и т. д.) или фаунистическое разнообразие,

состав и численность. Крабы, по-видимому, недостаточно многочисленны, чтобы существенно изменить структуру сообщества либо из-за хищничества, либо из-за инженерного вмешательства, несмотря на значительные и визуально заметные индивидуальные воздействия. Этот пример заметно контрастирует с существенным влиянием крабов-скрипачей (*Uca pugnax*) на продуктивность, разложение, насыщение кислородом и дренаж в солончаке Новой Англии, выявленным при экспериментальном удалении крабов (Bertness, 1985; см. табл. 1).

Еще одна чрезвычайно плохо изученная проблема – это каким образом устойчивость продуктов или эффектов инженерии влияет на популяцию, сообщества и экосистемные процессы. Если инженеры создают долгоживущие артефакты, то и их эффекты обычно тоже будут долгоживущими. Но эфемерные продукты также могут иметь долгосрочные последствия. Например, фекальные гранулы, производимые морским зоопланктоном (табл. 1), разлагаются относительно быстро, но не раньше, чем они погружаются в глубины океана, удаляя питательные вещества из поверхностных вод на тысячелетия.

Полезный мысленный эксперимент состоит в том, чтобы рассмотреть вопрос о том, чтобы убрать инженеров и представить себе последствия. Во многих случаях их воздействие носит эфемерный характер, действуя во временном масштабе короче или аналогично сроку жизни самого организма (например, гнезда мелких воробьиных птиц). Но в других случаях инженеры оставляют памятники с воздействиями, которые на много жизней превышают их собственную жизнь – курганы мима, гнезда термитов, буйволиные валуны, бобровые плотины, торф, осадочные породы и так далее. Эти стойкие эффекты должны значительно замедлить темпы экологических изменений и создать значительную буферность и инерцию для многих экологических систем и процессов. Темпы разложения, «периоды полураспада» продуктов инженеров-экологов и их вклад в стабильность, сопротивляемость и устойчивость популяций, сообществ и экосистем (Pimm, 1984) заслуживают гораздо большего внимания со стороны теоретиков и экологов-экспериментаторов.

Эволюционные эффекты

Ранее мы различали искусственные артефакты, подверженные естественному отбору, как расширенные фенотипы, и «остальные» — побочные продукты какой-то другой деятельности, которые сами по себе не подвергаются непосредственному отбору; в качестве примера были приведены заполненные водой отпечатки копыт ко-

пытных. Расширенная инженерия фенотипа, по определению, создает структуры или эффекты, которые напрямую влияют на индивидуальную приспособленность (или приспособленность колонии социальных насекомых), например бобровую плотину, нору дятла или термитник. Но эволюционные эффекты расширенной инженерии фенотипов, другой «случайной» инженерии и организмов в искусственно созданной среде обитания на инженера далеко не однозначны и, как правило, не изучены. Например, расширенный фенотип может быть предметом отбора из физической среды, что подразумевает отсутствие биотических обратных связей. Или он может быть предметом отбора среди многоядных хищников (например, змей, грабящих гнезда), существование которых никоим образом не зависит от искусственно созданной среды обитания. С другой стороны, инженерия может создать среду обитания с популяциями видов, которые, в конечном итоге, положительно или отрицательно воздействуют на инженеров через хищничество, болезни, конкуренцию или вторжение дополнительных видов инженеров.

Некоторая инженерия, несомненно, оказала эволюционное влияние на другие организмы. Одним из наиболее хорошо задокументированных примеров в летописи окаменелостей является снижение, начиная с девона, разнообразия неподвижных питающихся суспензией, живущих на мягком морском субстрате, по мере диверсификации подвижных таксонов (Thayer, 1979). Эти крупные изменения в структуре морских бентических сообществ связываются с эволюцией «биологических бульдозеров» – биотурбаторов или инженеров, – которые взламывают отложения (см. выше), обрастают, опрокидывают и закапывают неподвижные питательные взвеси, твердые подложки. Также предполагается, что, увеличивая скорость оборота питательных веществ в отложениях континентального шельфа, бульдозеры могли способствовать мезозойской диверсификации фитопланктона (кокколиты, диатомовые водоросли и динофлагелляты) и, посредством трофических связей, диверсификации зоопланктона (радиолярии и фораминиферы).

Интригующая, но редко рассматриваемая проблема заключается в том, в какой степени инженерия других таксонов могла аналогичным образом изменить основные закономерности излучения и вымирания земной биоты. В той мере, в какой инженеры формируют и модифицируют большую часть, а возможно, и все среды обитания на Земле (см. ниже), и учитывая банальное, но верное наблюдение, что все организмы приспособлены к окружающей среде, инженерия в той или иной форме должна была стимулировать

или способствовать, эволюция бесчисленных видов. Но в какой степени основные закономерности эволюции могли бы отличаться, если бы некоторые типы экологической инженерии не развились или приняли другую форму, почти полностью неизвестно.

Вопросы

Мы заканчиваем случайным списком открытых вопросов.

Существуют ли на Земле экосистемы, которые не были в значительной степени физически сконструированы одним или несколькими организмами? Осторожный, предварительный ответ – нет. Первоначально мы думали, что будет трудно выявить доказательство инженерии экосистем в открытых водах океанов или крупных озерах, или, например, в снежных полях и ледяных глыбах. Но примеры в табл. 1 показывают, что это предсказание было неверным. В настоящее время мы не можем идентифицировать какую-либо среду обитания на Земле, которая не была бы каким-то образом сконструирована одним или несколькими видами.

Сколько видов (или какая доля видов) в различных сообществах имеют четко определенное и измеримое влияние в качестве инженеров? Это 10%, 1% или 0,1%? Каковы относительные частоты пяти классов инженерии, обозначенных на рис. 1, скажем, в терминах числа видов, действующих как инженеры? Случаи 5 и 6, по видимому, довольно редки; но насколько они реже других видов техники? Реально ли преобладание примеров с роющими животными в случае 4 (мы легко могли бы включить еще больше примеров) или это потому, что эту форму инженерии особенно легко увидеть?

Являются ли наиболее физически структурированные экосистемы (или подсистемы, например, почва или отложения) теми, в которых инженеры наиболее важны? Какую часть структуры они создали и модифицировали?

На сколько других видов влияют инженеры в любой экосистеме? Что произойдет с разнообразием видов, если мы удалим или добавим инженеров? Какая часть воздействия ключевых видов обусловлена инженерными, а не трофическими эффектами? Ранее мы предположили, что немногие эффекты трапецеидальных искажений являются чисто трофическими; эта гипотеза верна? Как взаимодействуют инженерные и трофические связи?

Должны ли защитники природы и управляющие природными заповедниками уделять больше внимания роли инженеров-экологов в поддержании целостности экосистемы, или же управляющие в значительной степени знают, какие виды

являются важными, не называя идею или не признавая общие темы, указанные в этой статье?

Как мы должны моделировать инженерию? Биологические детали в каждом случае будут сложными, и существует по крайней мере пять видов инженерии; но есть также несколько видов межвидовой конкуренции, различные способы быть травоядными и богатый каталог взаимодействий враг-жертва, ни один из которых не оставил теоретиков от разработки соответствующих семейств относительно простых моделей для понимания и прогнозирования динамики таких взаимодействий. В принципе, нет причин, по которым мы не можем записать уравнение:

$$d\text{mayfly}/d\text{beaver} = F(xy,z),$$

где популяции подёнок реагируют на изменения численности бобра в длительных масштабах времени, и где на реакцию влияют различные ключевые переменные, в том числе обратная связь с бобрами от других компонентов искусственно созданной среды обитания. Интересные теоретические вопросы сосредоточены на времени генерации инженера, периоде полураспада того, что было спроектировано, скорости восстановления неинженерной среды обитания, времени генерации затронутых видов и их различных взаимодействиях. Существуют интригующие проблемы вложенных шкал времени, отсроченных ответов, донорского контроля, длинных цепочек непрямых взаимодействий и т. д., которые можно с пользой исследовать с помощью относительно простых моделей.

Расширяя эти аргументы, нет принципиальной причины, по которой процессы, управляемые инженерией, не должны быть объединены с богатым разнообразием трофических связей для создания не просто описаний и моделей пищевых сетей (например, Pimm et al., 1991), но *сетей взаимодействия (interaction web)*, которые более точно отражают взаимодействия в сообществах и экосистемах. Концептуальная структура, объединенная в (Carpenter, 1988) под названием «сложные взаимодействия», должна явно включать инженерию как один из компонентов.

Интересно, что как только признается необходимость определения и изучения взаимодействующих сетей, также становится очевидным, что экологическая инженерия, как мы ее определили, является лишь частью общей картины. Мы сосредоточились на изменениях физического состояния, вызываемых организмами в биотических и абиотических материалах. Но физическая инженерия – не единственная форма экосистемной инженерии, которую выполняют организмы. Химическая и транспортная инженерия – две очевидные другие формы, которые, как мы считаем, концептуально вписываются в ту же общую классификационную схему. Для краткости мы их здесь не рассматривали.

И последнее, но не менее важное: какие новые идеи инженерная концепция принесет в экологию? В этом обзоре делается попытка определить и классифицировать это явление. Но определение и классификация – это лишь маленькое начало, а не конец. Существуют ли основные закономерности в распределении и численности организмов, которые можно хотя бы частично объяснить инженерией экосистем? Кто они такие? Какие предсказания мы могли бы сделать, которые не были бы сделаны без представленной здесь концептуальной основы или чего-то подобного? В настоящее время мы не знаем ответов на эти вопросы. Но если представление об организмах как об инженерах экосистем приводит просто к накоплению «просто так» историй, оно не будет особенно полезным.

Благодарности. Эта работа была поддержана Благотворительным фондом Мэри Флаглер Кэри, Двойным американо-израильским научным фондом и Центром популяционной биологии NERC, Великобритания. Многочисленные коллеги позволили нам отточить и уточнить наши представления о технике, обсуждая с ними проблемы, и щедро предоставили нам примеры и ссылки; всем им выражаем искреннюю благодарность. Вклад в программу Института экосистемных исследований. Публикация 171 из Центра Митрани

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Reference List¹

Anderson F.O., Kristensen E. 1991. Effects of burrowing macrofauna on organic matter decomposition in coastal marine sediments // Symp. Zool. Soc. Lond. 63: 69-88.

Anderson R.A. 1992. Diversity of eukaryotic algae // Biodiv. Conserv. 1: 267-292.

Andrewartha H.G., Birch L.C. 1954. The distribution and abundance of animals // Univ. Chicago Press, Chicago.

Andrewartha H.G., Birch L.C. 1984. The ecological web. More on the distribution and abundance of Animals // Univ. Chicago Press, Chicago.

¹ Список литературы представлен в том виде, в котором он присутствует в переведенной статье.

- Arrigo K.R., Sullivan C.W., Kremer J.N. 1991. A bio-optical model of Antarctic Sea ice // *J. Geophys. Res.* 96: 10581-10592.
- Askew R.R. 1975. The organisation of chalcid-dominated parasitoid communities centred upon endophytic hosts // Price P.W. (ed.). *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*. N. Y.: Plenum, P. 130-153.
- Basnet K., Likens G.E., Scatena F.N., Lugo A.E. 1992. Hurricane Hugo: damage to a tropical rain forest in Puerto Rico // *J. Trop. Ecol.* 8: 47-55.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. 1990. *Ecology. Individuals, Populations and Communities*, 2nd ed. Blackwell Scientific, Boston.
- Bertness M.D. 1984a. Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail // *Ecology*. 65: 370-381.
- Bertness M.D. 1984b. Ribbed mussels and *Spartina alterniflora* production in a New England salt marsh // *Ecology*. 65: 1794-1807.
- Bertness M.D. 1985. Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production on a New England salt marsh // *Ecology*. 66: 1042-1055.
- Bloom A.L. 1978. *Geomorphology*. Prentice Hall, N. Y.
- Brown J.H., Heske E.J. 1990. Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild // *Science*. 250: 1705-1707.
- Buynitskiy V.K. 1968. The influence of microalgae on the structure and strength of Antarctic Sea ice // *Oceanology*. 8: 771-776.
- Carpenter S.R. (ed.). 1988. *Complex Interactions in Lake Communities*. Springer, New York.
- Carpenter S.R., Lodge D.M. 1986. Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes // *Aquat. Bot.* 26: 341-370.
- Carpenter S.R., Kitchell J.F., Hodgson J.R., Cochran P.A., Elser J.J., Elser M.M., Lodge D.M., Kretzmer D., He X., von Ende C.N. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure // *Ecology*. 68: 1863-1876.
- Christensen N.L. 1985. Shrubland fire regimes and their evolutionary consequences // Pickett S.T.A., White P.S. (eds). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, FL, P. 85-100.
- Cox G.W., Gakahu C.G. 1985. Mima mound microtopography and vegetation pattern in Kenyan savannas // *J. Trop. Ecol.* 1: 23-36.
- Cox G.W., Gakahu C.G. 1986. A latitudinal test of the fossorial rodent hypothesis of Mima mound origin // *Z. Geomorphologie*. 30: 485-501.
- Cox G.W., Lovegrove B.G., Siegfried W.R. 1987. The small stone content of mima-like mounds in the South African Cape region // *Catena*. 14: 165-176.
- Daily G.C., Ehrlich P.R., Haddad N.M. 1993. Double keystone bird in a keystone species complex // *PNAS*. 90: 592-594.
- Dawkins R. 1982. *The Extended Phenotype*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Dayton P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organisation: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community // *Ecol. Monogr.* 41: 351-389.
- Dublin H.T., Sinclair A.R.E., McGlade J. 1990. Elephants and fire as cause of multiple stable states in the Serengeti-Mara woodlands // *J. Anim. Ecol.* 1990: 1147-1164.
- Dunbar R.B., Berger W.H. 1981. Fecal pellet flux to modern bottom sediment of Santa Barbara Basin (California) based on sediment trapping // *Geol. Soc. Amer. Bull.* pt. 1. 92: 212-218.
- Elmes G.W. 1991. Ant colonies and environmental disturbance // *Symp. Zool. Soc. Lond.* 63: 1-13.
- Elton C.S. 1966. *The Pattern of Animal Communities*. Methuen, London.
- Emmet A.M. (ed.). 1979. *A Field Guide to the Smaller British Lepidoptera*. British Entomological and Natural History Society, London.
- Estes J.A., Palmisano J.F. 1974. Sea-otters: their role in structuring nearshore communities // *Science*. 185: 1058-1060.
- Facelli J.M., Pickett S.T.A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure // *Bot. Rev.* 57: 1-32.
- Finlayson M., Moser M. (eds.). 1991. *Wetlands*. Internat. Waterfowl and Wetlands Res. Bureau, Oxford.
- Fish D. 1983. *Phytotelmata: flora and fauna* // Frank J.H., Lounibos L.P. (eds). *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts for Aquatic Insect Communities*. Plexus, Medford, NJ. P. 1-27.
- Fowler S.W., Knauer G.A. 1986. Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column // *Prog. Oceanog.* 16: 147-194.
- Gutterman Y. 1982. Observations on the feeding habits of the Indian crested porcupine (*Hystrix indica*) and the distribution of some hemicyptophytes and geophytes in the Negev desert highlands // *J. Arid. Env.* 5: 261-268.
- Hall S.J., Robertson M.R., Basford D.J., Fryer R. 1993. Pitdigging by the crab *Cancer pagurus*: a test for long-term, large-scale effects on infaunal community structure // *J. Anim. Ecol.* 62: 59-66.
- Hansell M.H. 1993. The ecological impact of animal nests and burrows // *Funct. Ecol.* 7: 5-12.
- Hawkins B.A. 1992. Parasitoid-host food webs and donor control // *Oikos*. 65: 159-162.
- Hedin L.O., Mayer M.S., Likens G.E. 1988. The effect of deforestation on organic debris dams // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 1135-1141.
- Heth G. 1991. The environmental impact of subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi*) and their burrows // *Symp. Zool. Soc. Lond.* 63: 265-280.
- Holling C.S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems // *Ecol. Monogr.* 62: 447-502.
- Hoskin C.M., Reed J.K., Mook D.H. 1986. Production and off-bank transport of carbonate sediment,

- Black Rock, southwest Little Bahama Bank // *Mar. Geol.* 73: 125-144.
- Hunter M.D., Price P.W.* 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities // *Ecology*. 73: 724-732.
- Huntly N., Inouye R.* 1988. Pocket gophers in ecosystems: patterns and mechanisms // *BioScience*. 38: 786-793.
- Irlandi E.A., Peterson C.H.* 1991. Modification of animal habitat by large plants: mechanisms by which sea-grasses influence clam growth // *Oecologia*. 87: 307-318.
- Jones C.G., Shachak M.* 1990. Fertilization of the desert soil by rock-eating snails // *Nature*. 346: 839-841.
- Kitching R.L.* 1983. Community structure in water-filled tree holes in Europe and Australia – comparisons and speculations // Frank J.K., Lounibos L.P. (eds), *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts for Aquatic Insect Communities*. Plexus, Medford, NJ. P. 205-222.
- Krebs C.J.* 1985. *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 3rd ed. Harper and Row, New York.
- Krumbein W.E., Dyer B.D.* 1985. This planet is alive – weathering and biology, a multi-faceted problem // Drever J.I. (ed.). *The Chemistry of Weathering*. D. Reidel Publ. Co. P. 143-160.
- Lal R.* 1991. Soil conservation and biodiversity // Hawksworth D.L. (ed.). *The Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates: its Role in Sustainable Agriculture*. CAB International, Wallingford. P. 89-103.
- Lawton J.H.* 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects // *Ann. Rev. Ent.* 28: 23-39.
- Lawton J.H.* 1989. Food webs // Cherrett J.M. (ed.). *Ecological Concepts*. Blackwell Sci. Publ., Oxford. P. 43-78.
- Lawton J.H., Hassell M.P.* 1981. Asymmetrical competition in insects // *Nature*. 289: 793-795.
- Likens G.E.* 1992. *The Ecosystem Approach: its Use and Abuse*. Ecology Institute, Oldendorf / Luhe.
- Likens G.E., Bilby R.E.* 1982. Development, maintenance, and role of organic-debris dams in New England streams // Swanson F.J., Janda R.J., Dunne T., Swanson D.N. (eds). *Sediment Budgets and Routing in Forest Drainage Basins*. USDA Forest Service General Technical Report PNW 141. USDA FS, Pacific Northwest Forest and Range Experimental Station. P. 122-128.
- Lopez G.R., Levinton J.S.* 1987. Ecology of deposit-feeding animals in marine sediments // *Quart. Rev. Biol.* 62: 235-260.
- Mazumder A., Taylor W.D., McQueen D.J., Lean D.R.S.* 1990. Effects of fish and plankton on lake temperature and mixing depth // *Science*. 247: 312-315.
- Meadows P.S.* 1991. The environmental impact of burrows and burrowing animals – conclusions and a model. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 63: 327-338.
- Meadows P.S., Meadows A.* (eds). 1991a. *The Environmental Impact of Burrowing Animals and Animal Burrows*. Clarendon Press, Oxford.
- Meadows P.S., Meadows A.* 1991b. The geotechnical and geochemical implications of bioturbation in marine sedimentary ecosystems // *Symp. Zool. Soc. Lond.* 63: 157-181.
- Mohr C.O.* 1943. Cattle droppings as ecological units // *Ecol. Monogr.* 13: 276-298.
- Moloney K.A., Levin S.A., Chiariello N.R., Buttel L.* 1992. Pattern and scale in a serpentine grassland // *Theoret. Pop. Biol.* 41: 257-276.
- Naiman R.J.* 1988. Animal influences on ecosystem dynamics // *BioScience*. 38: 750-752.
- Naiman R.J., Johnston C.A., Kelley J.C.* 1988. Alteration of North American streams by beaver // *BioScience*. 38: 753-762.
- Neal E.G., Roper T.J.* 1991. The environmental impact of badgers (*Meles meles*) and their sets // *Symp. Zool. Soc. Lond.* 63: 89-106.
- Paine R.T.* 1969. A note on trophic complexity and community stability // *Am. Nat.* 103: 91-93.
- Paine R.T.* 1979. Disaster, catastrophe, and local persistence of the sea palm *Postelia palmaeformis* // *Science*. 205: 685-687.
- Pickett S.T.A., White P.S.* (eds). 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando.
- Pimm S.L.* 1984. The complexity and stability of ecosystems // *Nature*. 307: 321-326.
- Pimm S.L., Lawton J.H., Cohen J.E.* 1991. Food web patterns and their consequences // *Nature*. 350: 669-674.
- Reichelt A.C.* 1991. Environmental effects of meiofaunal burrowing // *Symp. Zool. Soc. Lond.* 63: 33-52.
- Rhoads D.C., Young D.G.* 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure // *J. Mar. Res.* 28: 150-178.
- Richardson D.M., Cowling R.M., Bond W.J., Stock W.D., Davis G.W.* (in press). Links between biodiversity and ecosystem function: evidence from the Cape Floristic Region // Davis G.W., Richardson D.M. (eds). *Biodiversity and Ecosystem Function in Mediterranean-type Ecosystems*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Ricklefs R.E.* 1984. *Ecology*. 2nd ed. Chiron Press, N. Y.
- Shachak M., Jones C.G., Granot Y.* 1987. Herbivory in rocks and the weathering of a desert // *Science*. 236: 1098-1099.
- Southern H.N.* (ed.). 1964. *The Handbook of British Mammals*. Blackwell Sci., Oxford.
- Southwood T.R.E., Brown V.K., Reader P.M.* 1979. The relationship of plant and insect diversities in succession // *Biol. J. Linn. Soc.* 12: 327-348.
- Tansley A.G.* 1949. *Britain's Green Mantle*. George Allen and Unwin, London.
- Thayer C.W.* 1979. Biological bulldozers and the evolution of marine benthic communities // *Science*. 203: 458-461.

- Thompson L., Thomas C.D., Radley J.M.A., Williamson S., Lawton J.H.* 1993. The effect of earthworms and snails in a simple plant community // *Oecologia*. 95: 171-178.
- Townsend D.W., Keller M.D., Sieracki M.E., Ackleson S.G.* 1992. Spring phytoplankton blooms in the absence of vertical water column stratification // *Nature*. 360: 59-62.
- Wallace G.T., Jr., Mahoney O.M., Dulmage R., Storti F., Dudek N.* 1981. First-order removal of particulate aluminum in oceanic surface water // *Nature*. 293: 729-731.
- Walsh G.B., Dibb J.R.* (eds.). 1954. A coleopterist's Handbook. Amateur Entomologists' Society, London.
- Wessels D.C.J., Wessels L.-A.* 1991. Erosion of biogenically weathered Clarens sandstone by lichenophagous bagworm larvae (Lepidoptera; Pyschidae) // *Lichenol.* 23: 283-291.
- West N.E.* 1990. Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions // *Adv. Ecol. Res.* 20: 180-223.
- Whicker A.D., Detling J.K.* 1988. Ecological consequences of prairie dog disturbances // *BioScience*. 38: 778-785.
- Wiens J.A.* 1976. Population responses to patchy environments // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 7: 81-120.
- de Wilde A.W.J.* 1991. Interactions in burrowing communities and their effects on the structure of marine ecosystems // *Symp. Zool. Soc. Lond.* 63: 107-117.
- Williamson M.* 1972. *The Analysis of Biological Populations*. Edward Arnold, London.
- Wood T.G., Sands W.A.* 1978. The role of termites in ecosystems // Brian M.V. (ed.). *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. P. 245-292.
- Yair A., Rutin J.* 1981. Some aspects of the regional variation in the amount of available sediment produced by isopods and porcupines, northern Negev, Israel // *Earth Surf. Proc. Land.* 6: 221-234.