

УДК 574.21+504.064.2

ИНЖЕНЕРЫ ЭКОСИСТЕМ: “СТАРЫЕ ПЕСНИ О ГЛАВНОМ” ИЛИ КОНЦЕПЦИЯ, КОТОРУЮ У НАС ПРАКТИЧЕСКИ НЕ ЗАМЕТИЛИ (ОБЗОР ПРОБЛЕМЫ)

© 2022 г. Г. С. Розенберг*

*Институт экологии Волжского бассейна РАН
ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003 Россия*

**E-mail: genarozenberg@yandex.ru*

Поступила в редакцию 24.03.2022 г.

После доработки 08.04.2022 г.

Принята к публикации 10.04.2022 г.

Концепция экосистемной инженерии фокусирует свое внимание на том, как организмы физически изменяют абиотическую среду и как это влияет на окружающую их биоту. Авторы концепции свое внимание сосредоточили на том, как временные, пространственные и ценотические масштабы ролей инженеров экосистем могут быть включены в более широкий экологический контекст. Проведено сравнение “новой” терминологии с уже закрепившимися в отечественной экологии представлениями о детерминантах и эдификаторах. Сделан вывод о существенной избыточности взглядов об “инженерах экосистем” в рамках описания процессов средообразования.

DOI: 10.31857/S0044459622030071

*Действие даже самого крохотного
существа приводит к изменениям
во всей вселенной.*

Никола Тесла (Nikola Tesla; 1856–1943),
сербский, американский физик, инженер,
изобретатель (Тесла, 2021, с. 48)

*Инженер – это человек, который может
объяснить, как работает то
или иное устройство, но не может объяснить,
почему оно не работает.*

Маргарет Тэтчер (Margaret Hilda Thatcher;
1925–2013), премьер-министр
Великобритании (1979–1990)

Вместо третьего эпиграфа – небольшая история. В начале 2000-х годов в здании Российской академии наук проходила конференция, организованная Российской экологической академией (общественная организация). С докладом “Блеск и нищета экологического мониторинга”¹ должен был выступить Почетный профессор МГУ В.Д. Федоров. Когда он поднялся на трибуну, я из зала обратился к нему: “Вадим Дмитриевич! Не стоит делать доклад. Любой доклад на эту тему будет хуже его названия...”. Тешу себя надеждой, что и название настоящей статьи шире ее содержания, но все-таки постараюсь дать некоторые

комментарии и обозначить свою позицию по этому вопросу.

Первая публикация об инженерах экосистем появилась почти 30 лет тому назад (Jones et al., 1994), а история развития этой концепции подробно описана Джонсом (Jones, 2010). Инициатором этих исследований стал профессор из университета в Тель-Авиве (Израиль) Шачак, который изучал в пустыне Негев средообразующую деятельность улиток-камнегрызов (*Sphincterochila boissieri*, Charpentier, 1847). “Экосистемные инженеры – это организмы, которые прямо или косвенно модулируют доступность ресурсов для других видов, вызывая изменения физического состояния биотических или абиотических факторов” (Jones et al., 1994, p. 373). И хотя концепция сравнительно молода, ее основу можно найти уже в работах Дарвина о роли дождевых червей в формировании почвы (см., например, Darwin, 1881).

Очевидный постулат: каждый организм в процессе своей жизнедеятельности в той или иной степени преобразует окружающую его среду (организмы преобразуют среду уже тем, что живут, извлекая из своего окружения необходимые вещества и энергию и выделяя продукты метаболизма) (Сукачев, 1928; Абатуров, 1966; Средообразующая деятельность..., 1970; Линдеман, 1981; Миркин и др., 1989; Berryman, Millstein, 1989; Завьялов и др., 2005; Чернова, 2005; Алейников, 2010; Кулаков, Крылов, 2018, и др.). При этом,

¹ Вспомнил. Первая глава нашей монографии (Розенберг и др., 1994) также называлась “Блеск и нищета экологического прогнозирования”. Так что...

естественно, разные виды вносят неодинаковый вклад в структуру и динамику экосистемы. С этой точки зрения (в свете очевидности этого постулата, сразу обозначаю свою позицию) ничего нового в предложенной концепции экосистемной инженерии нет.

В подтверждение этих слов приведу несколько цитат.

- “Я только на ряде примеров постараюсь показать, что растительное сообщество тесно связано с той средой, в которой оно живет; и обратно — эта среда испытывает влияние со стороны растительного сообщества” (Сукачев, 1928, с. 58).

- “Не видовой состав, а преобладание и соотношение тех или иных жизненных форм характеризует сообщество” (Кашкаров, 1933, с. 122).

- “Если какой-то вид или группа видов растений в результате своей жизнедеятельности сильно изменяет в количественном и качественном отношении основные экологические факторы, так что другим видам сообщества приходится жить в условиях, значительно отличающихся от зонального комплекса факторов физической среды, то говорят о средообразующей роли, средообразующем влиянии первого вида по отношению к остальным” (Горышина, 1979, с. 269).

- “Кроме изменения среды продуктами обмена веществ, важнейший путь средообразующей деятельности организмов — накопление мертвых органических остатков (мортмассы)” (Чернова, 2005). В более ранней работе (Чернова, 1966) широко использовались такие понятия, как участие животных в процессах “почвообразования”, “гумусообразования”, “компостообразования” и далее: “высокая биохимическая активность этих организмов дает возможность расценивать их в микробных ценозах в качестве организмов-средообразователей, или эдификаторов” (Чернова, 1966, с. 117).

- Назову и научно-популярную статью энтомолога и зоогеографа Д.В. Панфилова (1971) “Животные — механизмы биосферы”: где механизмы, там должны быть и инженеры...

В западной англоязычной литературе бытует мнение, что понятие “средообразующая роль (влияние, деятельность)” предложил биолог из Оксфорда (Великобритания) Одлинг-Сми (Odling-Smee, 1988; Odling-Smee et al., 2003)²; это явно не так — кроме цитат, приведенных выше, напому лишь название сборника (Средообразующая деятельность..., 1970). Не будем забывать и о том, что в начале 50-х годов прошлого века В.Н. Беклемишевым (1951) и Л.Г. Раменским (1952) почти одновременно и независимо друг от друга было предложено понятие “консорция” — это совокуп-

ность популяций организмов (структурная единица биоценоза), жизнедеятельность которых в пределах одного биоценоза трофически, форически, фабрически или топически связана с центральным видом (Мазинг, 1966). Во многом вид-консорт (детерминант консорции) является видом-средообразователем и, следовательно, инженером экосистемы. Заметим при этом, что теория консортивных связей не так уж и плохо разработана (Мазинг, 1966; Работнов, 1969; Шилов, 1977; Негроров, Хмелев, 2000; Озерский, 2013, 2014, и др.).

ЦЕНОТИПЫ

Одна из основных особенностей любой экосистемы — ее видовой состав и та роль (ценотическая значимость), которую виды играют в формировании структуры этой экосистемы. Первоначально ценотическое значение видов глазомерно оценивали по массе их надземных органов. Так, французский ботаник и фармацевт Лекок (Lecoq, 1844, р. 517), изучавший луга Франции и применявший (следуя немецкому ботанику, энтомологу и палеонтологу Хиру (Heer, 1840)) для оценки участия видов в сообществах 10-балльную шкалу, называл виды, имеющие балл 10, *доминантами* (*espèces dominantes*); баллы от 6 до 9 — *основными* (*essentielles*; переводится и как “ключевой”); от 3 до 5 — *дополнительными*, вспомогательными (*accessoires*) и от 1 до 2 — *случайными* (*accidentelles*). Название “доминант” закрепилось и широко используется в экологии.

Еще в 1864 г. британский философ Спенсер в монографии “Принципы биологии” различал то, что сегодня называют эколого-ценотическими стратегиями видов (Миркин, Наумова, 2005): “If, on the other hand, different kinds of organisms have different kinds of *vital principles*, these must be in some way distinguished from one another. — Если, с другой стороны, разные виды организмов имеют разные виды *жизненных принципов*, то они должны каким-то образом отличаться друг от друга” (Spencer, 1910, р. 116; *выделено мной. — Г.Р.*) и далее: “we find that throughout this class, as throughout the rest, ability to multiply decreases as ability to maintain individual life increases — мы находим, что у всего этого класса (млекопитающих), как и у всех остальных, способность к размножению уменьшается по мере увеличения способности поддерживать индивидуальную жизнь” (Spencer, 1910, р. 584). Иными словами, повышение собственной выживаемости и увеличение количества потомков связаны сильной отрицательной зависимостью.

Учение о *ценотипах* (*ценоэлементах, мероценозах*) — совокупностях видов, занимающих определенное функциональное положение в сообществе, — скорее всего, берет свое начало с работы бельгийского ботаника Мак-Лиода (Маклауда;

² См., например, <https://natworld.info/nauki-o-prirode/sutponjatija-sreodoobrazujushhaja-dejatelnost-organizmov>.

MacLeod, 1884; Hermy, Stieperaete, 1985; Миркин и др., 1989, с. 193), который первым разделил растения по отношению к фактору “роль репродуктивного усилия в выживании” (вот оно влияние марксизма!) “на *“пролетариев”* (растения-малолетники, зимующие в виде семян) и *“капиталистов”* (растения, зимующие с капиталом органического вещества — клубнями, толстыми стеблями, корневищами и пр.)” (Розенберг и др., 1999, с. 187). Потом появилась работа шотландского ботаника Смита (Smith, 1898; Sheail, 1987), который выделил три группы видов: *главные, подчиненные, зависимые*. “В Западной Европе очень интересная классификация видов различного ценотического значения была опубликована Браун-Бланке и Павияром (Braun-Blanquet, Pavillard, 1922) в трех изданиях (еще 1925, 1928) их очень важной работы “Vocabulaire de sociologie vegetale”. Она включает пять типов: *эдификаторы, консерваторы, консолидаторы, нейтральные, деструкторы*. К сожалению, Браун-Бланке и Павияр лишь перечислили выделенные ими группы, но не охарактеризовали их и не привели соответствующие примеры. Можно лишь догадываться о том, какой смысл был вложен ими в установленные категории. Браун-Бланке, очевидно утратив интерес к этому вопросу и не считая его существенным, даже не упоминает о нем в трех изданиях “Pflanzensoziologie” (Braun-Blanquet, 1928, 1951, 1964)” (Работнов, 1995, с. 46). По непонятным причинам эти работы не заинтересовали англоязычных (да и в целом западных (Работнов, 1995, с. 46)) исследователей, но привлекли внимание и стали активно разрабатываться у нас в стране.

Г.Н. Высоцкий (1915а, б) и И.К. Пачоский (1917) при изучении дерновинно-злаковых степей различали две группы видов (см. также Работнов, 1995): *основные*, постоянно существующие виды (“*превалиды*” по Высоцкому или “*компоненты*” по Пачоскому) и *ингредиенты* — растения, временно занимающие промежутки между дерновинами злаков (превалидов, компонентов). Г.И. Поплавская (1924) и В.Н. Сукачев (1928) также выделили две основные группы растений-фитоцено типов — *эдификаторы* — создатели (строители) сообщества и *ассектаторы* — соучастники в построении сообщества, мало влияющие на создание фито-среды. “Все виды, произрастающие совместно, в какой-то степени зависят друг от друга. Но есть виды, зависимость которых от других растений, в первую очередь от доминантов, особенно велика (*эдификаторофилы*, по В.Н. Сукачеву)” (Работнов, 1995, с. 27).

Эколого-ценотические стратегии видов (ЭЦС) как способы выживания популяций в сообществах, начиная с работы Мак-Лиода, претерпели ряд изменений и неоднократно переоткрывались (см. Миркин, 1985; Миркин и др., 1989, с. 174, 193–195), — это системы Мак-Лиода—Пианки,

Макартура—Уилсона, Раменского—Грайма, Уиттекера, Тильмана и др. (табл. 1). ЭЦС широко используются не только в фитоценологических исследованиях (Работнов, 1975; Grime, 1977; Миркин и др., 1999; Ишмуратова, Ишбирдин, 2004, и др.), но и, например, в паразитологии (Шульман и др., 1991; Евланов, 1993; Добровольский и др., 1994) (так как почти все паразиты являются R-стратегами, то рассматривают стратегии такого типа: $R_C, R_S, R_{SK}, R_R, R_{RK}$; см. примечание к табл. 1).

Типология доминантов может быть построена на различных признаках. Так, Б.А. Быков (1970, 1983), исходя из трех основных признаков (доминирования одного или нескольких видов вместе, характера вегетативного размножения и зависящей от него густоты и приуроченности доминантов к разным ярусам), делит доминанты на *коннекторы* (образуют густые группировки благодаря вегетативному размножению), *дензекторы* (не размножаются вегетативно, но создают более или менее сомкнутый покров), *субконнекторы* (коннекторы второстепенных ярусов) и *патуллекторы* (единично стоящие, но благодаря своим крупным размерам господствующие виды). Ограниченное число признаков сделало эту классификацию мало универсальной и представляющей сегодня лишь исторический интерес. Г.И. Дохман (1973), используя покрытие и обилие вида, разделила все доминанты на *доминанты первого порядка* (высокое обилие и покрытие; *фундаментные виды* — foundation species, Soulé et al., 2003), *второго порядка* (высокое обилие и среднее покрытие) и *третьего порядка* (высокое обилие и низкое покрытие; для этих оценок используют шкалу Браун-Бланке).

Х.Х. Трасс (1963) делил все доминанты по шести признакам:

- протяженность площади, покрываемой особью доминирующего вида (*нано-, микро-, мезо-, макро- и мегадоминанты*);
- величина создаваемого ими участка (*нано-, микро-, мезо-, макро- и мегагегидные доминанты*);
- различная сила влияния на другие компоненты фитоценоза (*эдификатор* — частный случай доминанта, так как нет прямой связи между массой и средообразующим влиянием вида);
- доминантный состав сообщества в целом (*моно- и полидоминантные* сообщества: *солодоминанты* образуют чистые заросли, *кондоминанты* встречаются с двумя—тремя другими доминантами, и *миксодоминанты* доминируют с более чем тремя доминантами);
- встречаемость определенного вида в роли доминанта (*облигатные доминанты* — доминируют всегда или преимущественно, *факультативные* — встречаются как в качестве доминантов, так и в качестве сопутствующих видов, и *адвентивные* — до-

Таблица 1. Сравнительная характеристика типов эколого-ценотических стратегий растений (по: Миркин и др., 1989, с. 195, с добавлением)

Признак	Типы стратегий					
	C	S	S _к	R	R _к	
Абиотические условия среды	Хорошие	Плохие	Плохие	Хорошие	Хорошие	Хорошие
Нарушения	–	–	–	+	+	+
Уровень взаимовлияния видов	Высокий	Низкий	Высокий	Высокий	Высокий	Высокий
Жизненная форма	Деревья, кустарники, реже травы (мезоморфного характера, с мощной корневой системой, большой листовой поверхностью, превалированием в про-странстве)	Небольшие растения, деревья, кустарнички, многолетние травы ксеро-морфного характера, сук-куленты, лишайники, мхи	Мезофильные травы, кустарнички мхи	Однолетние (реже много-летние) травы с интенсив-ным вегетативным размножением	Многолетние травы с интенсивным вегетатив-ным размножением, одно-летники	
Регуляция плотности популяции	Зависимость от смертно-сти (А)	Зависимость от абиотиче-ского стресса (Б)	Зависимость от взаимо-влияния видов (В)	Пластичность популяций (А + Б + В)	Пластичность популяций (А + Б + В)	
Возрастной состав популяции	Нормальный (реже инва-зионный и регрессивный)	Нормальный (реже инва-зионный и регрессивный)	Нормальный (реже инва-зионный и регрессивный)	Инвазионный	Ложноинвазионный	
Тип реагирования на стресс	Морфологический	Физиолого-биохимиче-ский	Физиолого-биохимиче-ский	Морфологический	Морфологический	
Характер экологической ниши	$V_{\text{фунд}} \approx V_{\text{реализ}}$	$V_{\text{фунд}} > V_{\text{реализ}}$	$V_{\text{фунд}} > V_{\text{реализ}}$	$V_{\text{фунд}} \gg V_{\text{реализ}}$	$V_{\text{фунд}} \gg V_{\text{реализ}}$	$V_{\text{фунд}} \gg V_{\text{реализ}}$
Банк семян	–	–	–	+	+	+
Устойчивость	Высокая	Средняя	Средняя	Низкая	Низкая	Низкая
Примеры	Тростник (<i>Phragmites aus-tralis</i>) в дельтах рек	Копытень <i>Asarum euro-раит</i> под сомкнутым пологом широколиствен-ных деревьев	Растения напочвенного покрова лесов	Марь белая (<i>Chenopodium album</i>) – бурно прорастает после нарушений место-обитания	Весенние эфемериды в лесах	

Примечание. Типы стратегий соответствуют системе Раменского–Грайма: С – конкуренты (виоленты, лвы), S – стресс-толеранты (патипенты экологические, верболо-ды), R – рудералы (эксплеренты истинные, шакалы); вторичные стратегии: S_к – патипенты фитоценологические, R_к – эксплеренты ложные (Миркин, 1985). V – объем ниши.

минируют случайно при наличии подходящих условий);

- сезонность (*темпоральдоминанты* – встречаются только в определенные периоды вегетационного сезона, *консерводоминанты* – доминируют весь вегетационный период).

Ю.А. Злобин (1989, с. 131) и ряд англоязычных авторов (Beard, 1973; Whittaker, 1973, и др.) различают доминанты по принадлежности к климатическим и серийным сообществам (*доминанты климатические* и *серийные*). “Виды, представленные в биоценозе наибольшим числом особей и биомассой, называются доминантными, лидирующими или видами-эдификаторами... Оценка значения вида в биоценозе зависит от выбора показателя количественной представленности... В последнее время все чаще степень доминантности вида оценивают по той роли, какую он играет в трансформации вещества или энергии” (Константинов, 1979, с. 290).

Наконец, назову очень содержательный обзор А.И. Баканова (1987), в котором подробно обсуждаются терминология, количественная оценка степени доминирования (индексы индивидуального доминирования, индексы структуры доминирования), связь доминирования с другими структурами сообщества и прочие вопросы доминирования; отмечу и обширный список литературы (166 наименований) по этой проблеме.

Этот экскурс в историю развития представлений о ценотипах и ЭЦС полностью опровергает следующий тезис Джонса с соавторами (Jones et al., 1994, p. 373): “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”.

ЭДИФИКАТОРЫ (ДЕТЕРМИНАНТЫ)

“Эдификаторы – это виды, которые создают основу экосистемы, определяют ее структуру и играют важнейшую роль в создании ее внутренней среды” (Карпачевский и др., 2014, с. 25). “Все виды, произрастающие совместно, в какой-то степени зависят друг от друга. Но есть виды, зависимость которых от других растений, в первую очередь от доминантов, особенно велика (эдификаторы, по В.Н. Сукачеву)” (Работнов, 1995, с. 27).

Как уже отмечалось выше, представления об эдификаторах (лат. *aedificator* – строитель) в русскоязычной экологической литературе впервые появились в работах Г.И. Поплавской (1924)³ и В.Н. Сукачева (1928). В широком смысле это организмы, деятельность которых создает или серьезно изменяет окружающую среду (чем не “эко-

системные инженеры?”). “Быть или не быть” эдификатором – это не облигатный признак определенного вида. Эдификатором вид становится в конкретной обстановке в конкретном ценозе. Например, эфемероиды весеннего леса – доминанты, но не эдификаторы, а, например, ель (*Picea*), обладая мощным средообразующим воздействием на большинство элементов среды, практически всегда выступает в качестве эдификатора (одиночная особь ели на лугу способна существенно менять среду и формировать специфическое сообщество; не доминант, но эдификатор).

Выше говорилось, что видом-средообразователем является вид-консорциант (детерминант консорции). Причем в контексте обсуждения концепции “экосистемных инженеров” следует принять точку зрения В.Н. Беклемишева (1951), поддержанную и другими исследователями (Быков, 1970; Василевич, 1983; Негроров, Хмелев, 2000), – в качестве центрального члена, ядра, детерминанта консорции “может быть не только автотрофное растение (фитоконсорция), но и животный организм-гетеротроф... Являясь центральным организмом консорции, детерминант служит источником специфических ресурсов для связанных с ним консортов” (Негроров, Хмелев, 2000, с. 118–119). В этом смысле детерминанты даже в незначительном количестве проявляют эдификаторные функции.

КЛЮЧЕВЫЕ ВИДЫ И НЕКОТОРЫЕ БЛИЗКИЕ К НИМ ПОНЯТИЯ

Ключевые виды (key species)

Представления о “ключевых видах” ввел в экологию в короткой заметке американский эколог Пейн (Paine, 1969). Опираясь на свои наблюдения о пищевых сетях литоральных морских сообществ в Калифорнийском заливе и на открытом побережье Вашингтона, он предположил, что некоторые плотоядные виды (в частности, пурпурная или охряная морская звезда *Pisaster ochraceus* Brandt, 1835) даже находясь в сообществе в небольших количествах, сохраняют его целостность и устойчивость; они-то и были названы “ключевыми видами”. Если их изъять из экосистемы, другие виды (объект их питания – калифорнийская мидия *Mytilus californianus* Conrad, 1837) получают конкурентное преимущество и начинают резко доминировать в ней, понижая ее биоразнообразие; фактически возникает новое сообщество с иными структурно-функциональными характеристиками. Аналогичные эксперименты с морскими звездами в Новой Зеландии

³ Этот термин, как подчеркивает Г.И. Поплавская (1924, с. 143), близок к предложенному Браун-Бланке и Павильаром (Braun-Blanquet, Pavillard, 1922, p. 5).

дали сходные результаты (Paine, 1971) и подтвердили идею о том, что хищник на вершине пищевой пирамиды контролирует структуру и функции сообщества. Все это позволяет сделать вывод о том, что Пейн в определение “ключевых видов” закладывал в первую очередь трофические взаимодействия, что и отличает их от “экосистемных инженеров”, основа выделения которых связана с их пространственной средообразующей деятельностью. Сходная картина отмечалась и в триаде “морские выдры – морские ежи – ламинария” (Estes, Palmisano, 1974).

Однако термин оказался метафорически очень удачным, что привело к его расширению (The Mosaic-cycle..., 1991; Heywood, 1995; Meffe, Carroll, 1997; Simberloff, 1998; Begon et al., 2006; Rodrigues, Brooks, 2007; Clucas et al., 2008; Завьялов, 2008; Caro, 2010; Barua, 2011; Смирнова и др., 2015; Hale, Koprowski, 2018, и др.)⁴. Сегодня “ключевой вид” воспринимается как вид, который позволяет определить всю экосистему.

Флагманские виды (*flagships species*)

“Флагманские виды” были определены как “популярные, харизматичные виды, которые служат символами и объединяющими точками для стимулирования осведомленности [населения] о действиях по охране природы” (Mittermeier, 1986; Heywood, 1995, p. 81); это виды, которые обладают способностью “захватывать воображение” общественности и побуждать людей жертвовать средства и поддерживать действия по охране экологически-уникальных территорий (Walpole, Leader-Williams, 2002; Verissimo et al., 2011).

Флагманскими видами могут быть исполинские морские черепахи (*Aldabrachelys gigantea* Schweigger, 1812) для стимуляции защиты экосистем Большого Карибского региона (Eckert, Hemphill, 2005), златоголовый лангур (*golden-headed langur*; *Trachypithecus poliocephalus* Pousargues, 1898) из лесов северного Вьетнама (Schneider et al., 2010) или слоны (*Loxodonta africana* Blumenbach, 1797) и черные носороги (*Diceros bicornis* Linnaeus, 1758) в Африке (Western, 1987).

“Виды-зонтики” (*umbrella species*)

В условиях ограниченного финансирования, недостатка знаний и времени для оптимальных усилий по охране природы часто выбирают кратчайший путь для поддержания биоразнообразия – это привлекающая в последнее время все большее внимание концепция зонтичных видов. “Вид-зонтик” определяется как вид, сохранение которого, как ожидается, обеспечит защи-

ту большего числа встречающихся в его среде обитания видов. Эта концепция (Launer, Murphy, 1994; Lambeck, 1997; Caro, 2010) была предложена в качестве инструмента для определения минимального размера охраняемых территорий, выбора участков для включения в природоохранный экологический каркас и установления минимальных стандартов для состава, структуры и процессов такого рода экосистем.

Среди видов, предлагаемых в качестве потенциальных “видов-зонтиков”, большинство составляют крупные млекопитающие и птицы (например, гигантская панда *Ailuropoda melanoleuca* David, 1869; см. Pimm, Li, 2015), но все чаще рассматриваются беспозвоночные (например, крупная бабочка *Euphydryas editha bayensis* Sternitsky, 1937 (Eilperin, 2006) эндемичная для залива Сан-Франциско в США).

Сравнение определений этих видов отображено в табл. 2.

В этой таблице представлены некоторые определения видов, “появившихся” в конце XX в. Степень перекрытия понятия “зонтичные виды” с ключевыми и тем более с флагманскими – очень велика; многие специалисты рассматривают их как синонимы. Следует подчеркнуть и тот факт, что определения всех этих понятий и терминов (включая и “доминант”, “эдификатор”, “детерминант” и прочие виды) весьма расплывчаты. “Термин “эдификатор” в англоязычной литературе соответствует термину “ключевой вид”, и многие специалисты рассматривают эти термины как синонимы” (Карпачевский и др., 2014, с. 38).

Индикаторные виды

Наконец, несколько особняком в этом списке стоят индикаторные виды – виды, чутко реагирующие на малейшие изменения условий окружающей среды. В той или иной мере многие виды могут служить индикаторами состояния экосистем. Такие виды используются в биоиндикации и биомониторинге для оценки (по их наличию и состоянию) качества окружающей среды.

Биоиндикация – активно развивающаяся в современной экологии область научных исследований (Шуберт, 1988; Биоиндикация: теория..., 1994; Каплин, 2001; Биоиндикация экологического..., 2007; Розенберг и др., 2010). И хотя истоки наблюдений за индикаторными свойствами биологических объектов можно найти в трудах естествоиспытателей самой глубокой древности, до завершения этих работ (создания стройной теории и адекватных методов биоиндикации) – “дистанция огромного масштаба”. Основная часть достижений в этой области относится к растительным и водным экосистемам. Следует признать, что в индикации главенствующее значение

⁴ Особо, в контексте данной работы, выделю монографию британского эколога и зоолога Каро (Caro, 2010).

Таблица 2. Определения ключевых, флагманских и зонтичных видов (по: Varga, 2011, p. 1429, с дополнениями)

Виды	Neuwood, 1995	Meffe, Carroll, 1997	Simberloff, 1998	Sago, 2010	Примеры
Ключевые	Вид, воздействие которого на сообщество или экосистему велико и будет еще больше, чем можно было бы ожидать, исходя из его относительной численности (p. 290).	Вид, чье влияние на сообщество или экосистему велико и даже непропорционально велико по сравнению с его численностью (p. 238).	Вид, оказывающий влияние на многие другие, часто далеко превосходящее то, что можно было бы ожидать, учитывая их биомассу или численность (p. 254).	Экологическая теория признает сильно взаимодействующие виды, присутствие или отсутствие которых влияет на распространение и численность многих других; наиболее заметными из них являются ключевые виды (p. 127).	Бобры, строящие плотины и хатки, роющие норы и каналы, влияющие на гидрологический режим водоемов и близлежащие экосистемы.
Флагманские	Харизматичные виды, которые служат символами и объединяющими точками для стимулирования знаний и действий по охране экосистем (p. 491).	За эти "популярные", или "харизматичные", виды намного легче получить финансовую поддержку, чем за охрану неприметных моллюсков или насекомых; они выступают в качестве "зонтиков", защищающих местообитания и другие виды, поскольку требуют для себя обширных территорий с разнообразными условиями (p. 80).	Вид, который стал символом и ведущим элементом всей кампании по охране конкретной территории (p. 250).	Флагманскими видами обычно являются гомойотермные животные — крупные, находящиеся под угрозой исчезновения, хищные млекопитающие, а также рыбоядные или всеядные крупные птицы (p. 245).	Медведь-призрак (spirit bear) или кермодский медведь (<i>Ursus americanus kermodei</i> Notaday, 1905) — белый подвид американского черного медведя; символ Британской Колумбии, Канада.
"Зонтики"	Виды, чья территория обитания достаточно велика, а требования к среде обитания — широки; если им предоставить достаточно большую территорию для их охраны, другие виды попали бы под их защиту (p. 490).	Виды, требующие больших территорий относительно естественной или неизменной среды обитания, для поддержания жизнеспособных популяций (p. 69).	Вид с такими требованиями к среде обитания большой площади, что его сохранение автоматически спасет многие другие виды (p. 249).	Расположение, размер и форма территории, занимаемая жизнеспособной популяцией одного "зонтичного вида", охватывает достаточные ареалы обитания особых других видов, так что они тоже будут иметь жизнеспособные популяции. <...> Зонтичные виды менее требовательны к среде обитания (p. 99).	Медведь гризли <i>Ursus arctos horribilis</i> (Linnaeus, 1758) в экосистеме Большого Йеллоустона. Большая панда, или бамбуковый медведь (<i>Ailuropoda melanoleuca</i> David, 1869) из горных регионов Центрального Китая.

приобретает проблема “физиономичности индикаторов”, их характерного “облика”, легко доступного для обнаружения и наблюдений. Необходимо учитывать и тот факт, что большей “индикационной силой” обладают не отдельные виды-индикаторы, а сообщества индикаторных видов (Миркин, Розенберг, 1978; Викторов, 1994; Попченко, 1994).

Интересный обзор использования и оценки эффективности видов-индикаторов был выполнен по работам, опубликованным в журнале “Ecological Indicators” (Elsevier Sci. Publ. Co., Inc.) в период с января 2001 г. по декабрь 2014 г., с упором на количество используемых индикаторов (один или несколько), используемых таксонов, терминологии, применения и обоснования критериев выбора и методов оценки эффективности (Siddig et al., 2016). За этот период было опубликовано 1914 научных статей, описывающих исследования, проведенные в 53 странах на 6 континентах; в 20% публикаций в качестве индикатора использовался только один вид (остальные использовали группы видов). Почти 50% таксонов, используемых в качестве индикаторов, были представлены животными, 70% из которых были беспозвоночными. Виды-индикаторы чаще всего выбирались на основе ранее цитируемых исследований (40%), местной численности (5%), экологической значимости и/или природоохранного статуса (13%) или комбинации двух или более из этих причин (25%); при этом удивительно, но 17% проанализированных статей не привели четкого обоснования выбора индикатора. Подавляющее большинство (99%) публикаций использовали статистические методы для оценки эффективности выбранных показателей.

Сравнение видов-индикаторов и качества биоиндикации тех или иных факторов (в первую очередь, антропогенных) можно провести и на одном объекте-экосистеме экспертным путем (см., например, Биоиндикация экологического..., 2007, с. 370–380). Так, для р. Чапаевка (левый приток Саратовского водохранилища на р. Волге), отнесенной к разряду территорий экологического кризиса и экологического бедствия (Экологическое состояние..., 1997), сравнение проводилось с использованием следующей простой эмпирико-статистической процедуры (Биоиндикация экологического..., 2007). Если показатель или параметр биоиндикатора существенно различается для “крайних” вариантов (например, “контроль – сильное загрязнение”), то он считается очень хорошим. При оценке “существенности” принято считать, что различие параметров более чем в 2 раза как раз и свидетельствует о высоком качестве биоиндикатора:

- 5 баллов (высокое качество биоиндикатора) – параметры различаются более чем в 2 раза;

- 4 балла (хороший индикатор) – параметры отличаются в 1.5–2 раза;

- 3 балла (удовлетворительное качество биоиндикатора) – параметры различаются в 1.2–1.4 раза;

- 2 балла (слабый индикатор) – параметры различаются менее чем в 1.2 раза;

- 1 балл (плохой индикатор) – параметры не различаются.

Такой вариант оценки качества биоиндикации позволяет в обобщенном виде представить полученные данные, использованные для целей индикации планктонных и донных сообществ при биомониторинге р. Чапаевка. Представленная обобщенная характеристика оценки индикаторной способности различных параметров гидрэкосистемы р. Чапаевка свидетельствует о том, что все исследованные виды, несмотря на существенные различия между ними, демонстрируют определенную реакцию на воздействие; причем эти изменения оказываются сходными не только по направлению, но и по степени отклика. Балльная оценка наглядно показывает индикаторную ценность различных компонент и параметров экосистемы реки и выявляет наиболее работоспособные индикаторы.

ЭКОСИСТЕМНАЯ ИНЖЕНЕРИЯ ИЛИ ИНЖЕНЕРЫ ЭКОСИСТЕМ

Вернемся к концепции экосистемной инженерии. Ее основной посыл фокусируется на том, как организмы физически изменяют абиотическую среду и как это влияет на биоту (Jones et al., 1994; Pollock et al., 1995; Reichman, Seabloom, 2002; Berkenbusch, Rowden, 2003; Berke, 2012, и др.). Последователи этой концепции (Hastings et al., 2007, p. 153) утверждают, что “формальное применение этой идеи позволяет по-новому взглянуть на роль видов в экосистемах и во многих других областях фундаментальной и прикладной экологии. (...) Две особые отличительные черты инженеров экосистем заключаются в том, что они влияют на физическое пространство, в котором живут другие виды, и их прямое воздействие может длиться дольше, чем время жизни организма – инженерия может, по сути, пережить инженера”.

Во II в. до н. э. *инженерами* называли создателей и “операторов” осадных машин; понятие *гражданский инженер* появилось в XVI в. в Голландии (строители мостов и дорог), затем пришло и в Россию (Негодаев, 1997). Инженер – это специалист, который создает новые технические устройства или технологические процессы либо совершенствует уже имеющиеся для повышения качества жизни человека. С этой точки зрения *инженеры экосистем* ближе всего к *инженерам*

строителям, так как и те и другие стремятся преобразовать окружающую среду. Средообразование — совокупность совершаемых организмами биоценозов (всей биотой) метаболических процессов, ведущих к образованию биоценологических сред, к поддержанию их в устойчивом состоянии (Быков, 1983). Зададим такой вопрос: может ли “экосистемная инженерия” повышать устойчивость экосистем? И да, и нет, так как признаки устойчивости определяются многими факторами, а “инженеры экосистем” воздействуют, могут “работать” только с отдельными факторами.

Как справедливо отмечают некоторые критики концепции экосистемной инженерии (например, Reichman, Seabloom, 2002), все организмы воздействуют (и находятся под влиянием) своей физической среды (и здесь прав Тесла, см. эпиграф). Таким образом, полезность этой концепции зависит от знания того, когда изменение окружающей среды организмом должно рассматриваться явно, а не просто учитываться как часть описания прямых взаимодействий между организмами. Иными словами, все зависит от временных и пространственных масштабов инженерных воздействий в процессе взаимодействия с абиотической средой и непосредственных взаимодействий организмов. Этот, фактически, операционный, а не концептуальный взгляд, свидетельствует о том, что не все взаимодействия, классифицируемые как экосистемная инженерия, соответствуют этому масштабному тесту. Если окажется, например, что большинство видов в процессе инженерии экосистемы взаимодействует с другими видами, то ярлык “инженер экосистемы” становится тривиальным, в то время как инженерные процессы — определенно нет. В самом деле, концентрируясь на идентификации инженеров экосистем, а не на процессах, которые они контролируют, мы рискуем “за деревьями не увидеть леса”. Таким образом, *кроме временных и пространственных масштабов инженерных воздействий важную роль в этом случае играет и сила таких эффектов.*

Возможно, именно в этом и следует искать причину того, что концепцию экосистемной инженерии у нас практически не заметили, — в том или ином виде ее лишь упоминают специалисты по бобрам (Завьялов, 2008, 2015; Алейников, 2010; Речной бобр..., 2012) или лесным экосистемам (Смирнова, 2009, 2011; Смирнова и др., 2015); в работах по другим группам растений и животных это понятие встречается разово (птицы — Кулаков, Крылов, 2018; сложный ценоз обрастания на разделе твердого технического субстрата и воды — Протасов, 2013; калифорнийские черви — Бутовский, 2009, и др.).

Интересный (познавательный) факт. Петербургский поэт и драматург В.А. Соснора (2011, с. 190–191) еще в 1961 г. в пьесе театра абсурда

“Манек N ищет зеленую палочку” говорит устами *Ученого (выдающегося)*:

*“я занят нижеследующей проблемой:
зачем мы роём почву тракторами?”*

Ведь существуют дождевые черви!..

⟨...⟩

*И если с миллиона самолетов
на землю сбросить триллион червей,
то эти черви почву разрыхлят
за два часа и двадцать три минуты.*

Какая экономия машин!

Нефтепродуктов!

Человеко-дней!”.

Итак, некоторые организмы-инженеры способны вызвать большие, структурно опосредованные физические изменения в окружающей среде, которые сохраняются и во времени, превышающем их индивидуальную жизнь, и в пространстве в масштабах, гораздо больших, чем сам организм. Естественно, взаимодействия в более коротких и меньших масштабах также имеют место, и их нельзя игнорировать. Отсюда следует, что не стоит недооценивать то значение, которое оказывает на интерпретацию процессов правильно выбранный масштаб. Но о проблемах масштабирования в экологии (безотносительно к инженерам экосистем) в Макартуровской лекции 1989 г. говорил еще Левин (Levin, 1992); есть и более ранние публикации (Menge, Olson, 1990; Nee, May, 1992, и др.). Иными словами, и этот посыл Джонса с соавторами (Jones et al., 1994) не оригинален.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ ИНЖЕНЕРИИ ЭКОСИСТЕМ

Как и любая концепция, претендующая на роль важной составляющей теоретической экологии, концепция инженерии экосистем предпринимает попытки “одеться” в формализованные модели. Уже через два года, после того как появились представления об инженерах экосистем, вышла статья с описанием их динамики с использованием модели с непрерывным временем (Gurney, Lawton, 1996; Wright et al., 2004); версия с дискретным временем была рассмотрена гораздо позже — через 20 лет (Franco, Fontanari, 2017; Fontanari, 2018; Lopes, Fontanari, 2019). В этой же идеологии (на пять лет раньше, чем модели группы бразильского биофизика Фонтанари) построена модель динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне малой реки (Петросян и др., 2012). Особенностью этих подходов является учет “пространственной составляющей” для объяснения динамики видов-инженеров и закономерностей разнообразия. С математической точки зрения явное включение взаимодействий между организмами и абио-

тическими компонентами окружающей среды меняет динамику их популяций, что обеспечивает очень богатое модельно-динамическое поведение.

Начиная с последней монографии Макарура (MacArthur, 1972; Rosenzweig, 1995), “взаимоотношения” между видом и территорией, на которой он распространен, — одна из самых интересных закономерностей в экологии. Модельное описание такого рода взаимодействия возможно с использованием двух подходов.

Первый (его использовали все процитированные выше модельеры) — “привязать” пространство через некоторый ресурс $R = R_1 + R_2 + \dots + R_n$, который находится в n разных (дискретных) состояниях деградации (например, для бобров это доступность и разная степень возобновления кормов, что ведет к периодической смене их местообитаний) под воздействием вида-инженера (например, численность X). Тогда модель в момент времени $(k + 1)$ принимает следующий обобщенный вид:

$$X_{k+1} = X_k F(R_{i,k}),$$

$$R_{i,k+1} = f_i(R_{1,k}, R_{2,k}, \dots, R_{n,k}; X_k),$$

где $F(R_{i,k})$ — некоторая функция изменения численности вида-инженера, воздействующего на ресурс $R_{i,k}$; $f_i(\dots)$ — функция изменения i -го ресурса. При этом если $F(\dots) > 1$ (имеет место рост численности X), то вид этой функции может быть задан несколькими способами — функция Мальтуса (Gurney, Lawton, 1996), Рикера (Fontanari, 2018) или Бивертонна и Холта (Lopes, Fontanari, 2019). Далее — по стандартной программе: определение собственных значений, устойчивости этой системы и т.д.

Второй путь — это учет в моделях с непрерывным временем диффузии ресурса по пространству (модели с распределенными параметрами; обзор такого рода моделей экосистем см. Okubo, 1980; Розенберг, 2013). Заключение в такие модели механизм отличается от принятого в экологии (в основном, только через воздействие биогенов) в сторону большей “реалистичности”, что делает модели с распределенными параметрами полезными как для целей объяснения наблюдаемых феноменов, так и для синтеза на их основе прогнозирующих имитационных моделей.

И еще один момент. Несколько удивляет тот факт, что математические модели в рамках концепции экосистемной инженерии все еще весьма ограничены и практически ни одна модель не вышла за рамки одного вида. Безусловно, в дальнейшем потребуются более сложные многовидовые модели, явно включающие временные и пространственные масштабы для объяснения и прогнозирования средообразовательной функции видов. Здесь можно указать на широкий спектр моделей анализа пространственного распределе-

ния видов (SDM — Species Distribution Models) — пакеты программ BIOCLIM, MaxEnt, SSDM, JSMD, SDFA и др. (Лисовский и др., 2020; Шитиков и др., 2021) — с использованием статистической среды R.

Таким образом, и формализация экосистемной инженерии не несет ничего принципиально нового.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Завершая обзор концепции экосистемной инженерии, можно констатировать, что многие ее положения (в других терминах) были известны отечественным экологами задолго до появления этой концепции. Представления об эдификаторах известны и англоязычным экологам. Правда, в основном среди специалистов по экологии растений (Cao, Liu, 1991; Glogov, Georgieva, 2020, и др.); об этом прямо пишет канадский эколог Фридман (Freedman, 1995, p. 228): “Все виды имеют некую внутреннюю ценность, но виды могут различаться по вкладу, который они вносят в структуру и функции своего экологического сообщества. Например, экологи-зоологи называют виды, играющие решающую роль в поддержании структуры своего сообщества, “ключевыми видами”, а экологи-ботаники иногда называют “видами-эдификаторами”. Ясно, что существенные изменения в численности этих видов можно считать относительно важными по сравнению с изменениями у кажущихся менее значимыми видами”. Не будем забывать, что и понятие “эдификатор” было предложено Браун-Бланке и Павияром (Braun-Blanquet, Pavillard, 1922).

Возможно, само понятие “инженер экосистемы”, как уже отмечалось, метафорически выглядит привлекательным (Vagua, 2011); однако и здесь есть “подводный камень”. В определении понятия “профессиональный инженер”, которое было дано на Конференции инженерных обществ Западной Европы и США в 1960 г. (цит. по: Grimson, Murphy, 2015, p. 170), есть такие слова: “His/her work is predominantly intellectual and varied — Его/ее работа носит преимущественно интеллектуальный и разнообразный характер”. Трудно представить интеллектуальной и разнообразной средообразующую деятельность улиток-камегрывоз (*Sphincterochila boissieri*)...

Выполненный обзор показал, что доминанты, детерминанты, эдификаторы, виды-консорты, ключевые и флагманские виды, виды-зонтики и виды-инженеры экосистем (Каро (Cao, 2010), как мне кажется, не очень удачно называет все эти виды суррогатными (surrogate species)) фактически являются синонимами достаточно заметных видов-средообразователей (когда исследователь не различает значения этих терминов, он говорит

о средообразователях в широком смысле слова; разумеется, один и тот же вид может являться одновременно доминантным, эдификатором, ключевым видом и др., но так бывает не всегда), и что концепция экосистемной инженерии может в некоторых деталях способствовать лучшему пониманию функционирования экосистем как в фундаментальной, так и в прикладной сферах. Было подчеркнуто, что эта концепция переплетается с проблемами пространственного, временного и организационного масштабов, которые являются центральными для современной экологии. По сути, все виды в той или иной степени взаимодействуют с другими видами через физическую среду, но очевидно, что степень этого взаимодействия и его последствия варьируют от вида к виду и зависят от состояния окружающей среды. Виды влияют на другие виды различными способами и в непрерывном диапазоне (градиенте) от биотических взаимодействий, которые могут быть прямыми или косвенными, до абiotических опосредованных взаимодействий, которые всегда косвенны, виды-инженеры экосистем находятся в последнем конце этого континуума.

Что касается групп видов, сообществ, то они играют, главным образом, индикаторную роль. Например, синтаксоны сегетальных сообществ служат хорошей основой для оценки по растительности эдафоклиматических условий, обеспеченности почв элементами минерального питания, влагой и пр. (Миркин и др., 1989, с. 170). А вот понятия зонтичные или флагманские экосистемы (например, коралловые рифы или тропические леса) встречаются редко и являются таковыми лишь из-за их общественной известности.

Завершая обзор и возвращаясь к названию статьи, замечу, что экология предоставляет огромное поле для использования “модных слов” (см., например, выше классификации доминантов Б.А. Быкова или Х.Х. Трасса) и избыточные жаргонные выражения. Среди них и неологизм “инженеры экосистем” (Reichman, Seabloom, 2002; Розенберг, 2021); фактически речь идет о мутуалистических отношениях, для которых вполне достаточно устоявшегося за столетие понятия “эдификатор” (с латыни это, все-таки, *строитель*). Синонимичность этих понятий подтверждает и тот косвенный факт, что при переходе в Википедии от статьи на русском языке “эдификатор” к ее аналогу на английском, попадаем на статью “ecosystem engineer”...

Не будем, в соответствии с максимой, приписываемой английскому логик Оккаму (William of Ockham; 1285–1347), “множить сущности без необходимости”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д., 1966. Влияние роющей деятельности крота (*Talpa europaea* L.) на круговорот веществ в лесном биогеоценозе // ДАН СССР. Т. 168. № 4. С. 935–937.
- Алейников А.А., 2010. Состояние популяции и средообразующая деятельность бобра европейского на территории заповедника “Брянский лес” и его охранной зоны. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН. 22 с.
- Баканов А.И., 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Рукопись деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593-В87. 63 с. (Баканов А.И., 2005. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии / Отв. ред. Г.С. Розенберг. Тольятти: Самар. НЦ РАН. С. 37–67).
- Беклемишев В.Н., 1951. О классификации биоэкологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 56. № 5. С. 3–30.
- Биоиндикация: теория, методы, приложения, 1994. Тольятти: ИЭВБ РАН. 266 с.
- Биоиндикация экологического состояния равнинных рек, 2007 / Отв. ред. О.В. Бухарин, Г.С. Розенберг. М.: Наука. 403 с.
- Бутовский Р.О., 2009. Экотоксикология почвенных беспозвоночных животных: курс лекций. Тула: Изд-во Тул. гос. пед. ун-та им. Л.Н. Толстого. 80 с.
- Быков Б.А., 1970. Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука. 231 с.
- Быков Б.А., 1983. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука. 216 с.
- Василевич В.И., 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука. 248 с.
- Викторов С.В., 1994. Ландшафтно-физиономическое направление в индикационной геоботанике // Биоиндикация: теория, методы, приложения. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 6–16.
- Высоцкий Г.Н., 1915а. Природные растительные условия и результаты лесоразведения на Ергенях // Ежегодник лесного департамента. Т. 1. С. 1–98.
- Высоцкий Г.Н., 1915б. Ергеня, культурно-фитологический очерк // Труды Бюро по прикладной ботанике. Т. 8. № 10–11. С. 1113–1443.
- Горышина Т.К., 1979. Экология растений. М.: Высш. шк. 368 с.
- Добровольский А.А., Евланов И.А., Шульман С.С., 1994. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющих их устойчивость // Экологическая паразитология. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 5–45.
- Дохман Г.И., 1973. История геоботаники в России. М.: Наука. 286 с.

- Евланов И.А., 1993. Экологические аспекты устойчивости паразитарных систем (на примере паразитов рыб). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ. 41 с.
- Завьялов Н.А., 2008. Бобры — ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докладов I Всерос. школы-конф. Борок; Ярославль: Изд-во “Ярославский печатный двор”. С. 4–24.
- Завьялов Н.А., 2015. Средаобразующая деятельность обыкновенного бобра *Castor fiber* L. в лесной зоне европейской части России. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 42 с.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю., 2005. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука. 186 с.
- Злобин Ю.А., 1989. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Изд-во КазГУ. 147 с.
- Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р., 2004. Об онтогенетических аспектах эколого-ценологических стратегий травянистых растений // Мат-лы докл. VII Всерос. популяционного семинара. Ч. 1. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН. С. 98–99.
- Каплин В.Г., 2001. Биоиндикация состояния экосистем: Учебное пособие для студентов биологических специальностей университетов и сельскохозяйственных вузов. Самара: Самар. ГСХА. 143 с.
- Карпачевский М.Л., Тепляков В.К., Яницкая Т.О., Ярошенко А.Ю., 2014. Основы устойчивого лесопользования: учеб. пособие для вузов. 2-е изд. М.: WWF России. 266 с.
- Кашкаров Д.Н., 1933. Среда и сообщество (Основы синэкологии). М.: Медгиз. 383 с.
- Константинов А.С., 1979. Общая гидробиология. М.: Высш. шк. 480 с.
- Кулаков Д., Крылов А., 2018. Влияние птиц на среду обитания // Природа. № 5 (1233). С. 22–31.
- Линдеман Г.К., 1981. О средаобразующей роли птиц в искусственных лесных насаждениях полупустынной зоны // Экология и охрана птиц. Всесоюз. орнитол. конф. Кишинев: Штиинца. С. 137–138.
- Лисовский А.А., Дудов С.В., Оболенская Е.В., 2020. Преимущества и ограничения использования методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 2. С. 123–134.
- Мазинг В.В., 1966. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов // Естественные кормовые угодья СССР. Тр. МОИП. Т. 27. М.: Наука. С. 117–127.
- Миркин Б.М., 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 137 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2005. Основы общей экологии. М.: Университетская книга. 240 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., 1978. Фитоценология: принципы и методы. М.: Наука. 212 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г., 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука. 223 с.
- Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г., 1999. Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 6. С. 581–594.
- Негодаев И.А., 1997. Философия техники: учеб. пособие. Ростов-на-Дону: Центр ДГТУ. 562 с.
- Негробов В.В., Хмелев К.Ф., 2000. Современные концепции консорциологии // Вестн. ВГУ. Сер. Химия. Биология. Фармация. № 2. С. 118–121.
- Озерский П.В., 2013. Многообразие симбиотических отношений и возможный подход к их классификации // Общество. Среда. Развитие. № 4. С. 277–281.
- Озерский П.В., 2014. Консорция как фрактал // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 14. № 1. С. 20–26.
- Панфилов Д.В., 1971. Животные — механизм биосферы // Химия и жизнь. № 9. С. 61–65.
- Пачоский И.К., 1917. Описание растительности Херсонской губернии. Т. 2: Степи. Херсон: Паровая типо-литография С.Н. Ольховикова и С.А. Ходушина. 366 с.
- Петросян В.Г., Голубков В.В., Горяйнова З.И., Завьялов Н.А., Альбов С.А. и др., 2012. Опыт моделирования динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне малой реки Таденки притока Оки (Приокско-Террасный заповедник) // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 44–60.
- Поплавская Г.И., 1924. Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи “Аскания-Нова” // Журн. Русск. бот. об-ва. Т. 9. № 4. С. 125–146.
- Попченко В.И., 1994. Экологические модификации сообществ зообентоса как индикаторы загрязнения водных экосистем // Биоиндикация: теория, методы, приложения. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 38–51.
- Протасов А.А., 2013. О водных техноэкосистемах и их месте в биосфере // J. Sib. Fed. Univ. Biol. V. 4. № 6. Р. 405–423.
- Работнов Т.А., 1969. О консорциях // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. № 4. С. 109–116.
- Работнов Т.А., 1975. Изучение ценологических популяций в целях выяснения “стратегий жизни” видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. № 2. С. 5–17.
- Работнов Т.А., 1995. История фитоценологии: учеб. пособие. М.: Аргус. 158 с.
- Раменский Л.Г., 1952. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. Т. 37. № 2. С. 181–201.
- Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника), 2012 / Под ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялова Н.А., Петросяна В.Г. М.: Т-во науч. изд. КМК. 150 с.
- Розенберг Г.С., 2013. Введение в теоретическую экологию. В 2-х т.; изд. 2-е, исправ. и допол. Тольятти: Кассандра. Т. 1. 565 с. Т. 2. 445 с.
- Розенберг Г.С., 2021. Техноценозы, бизнес-экосистемы, популяции всего, что есть, или еще раз про “чистоту рядов” // Акценты. Новое в массовой

- коммуникации (Альманах). Вып. 1–2 (176–177). С. 58–62.
- Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Брусиловский П.М., 1994. Экологическое прогнозирование (Функциональные предикторы временных рядов). Тольятти: ИЭВБ РАН. 182 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б., 1999. Элементы теоретических конструкций современной экологии: учеб. пособие. Самара: Самар. НЦ РАН. 396 с.
- Розенберг Г.С., Евланов И.А., Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Бухарин О.В. и др., 2010. Разработка научных основ и внедрение комплекса методов биомониторинга для устойчивого эколого-экономического развития территорий Волжского бассейна. Тольятти: Кассандра. 20 с.
- Смирнова О.В., 2009. Роль популяционной парадигмы в познании экосистемных процессов // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. Биол. Науки о Земле. Вып. 1. С. 80–86.
- Смирнова О.В., 2011. Методология исследования экосистем с популяционных позиций // Изв. Пенз. ГПУ им. В.Г. Белинского. № 25. С. 15–21.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Коротков В.Н., 2015. Теоретические основы оптимизации функции биоразнообразия лесного покрова // Лесоведение. № 4. С. 277–288.
- Соснора В.А., 2011. Манек N ищет зеленую палочку (пьеса) // Соснора Виктор. Стихотворения. СПб.: Амфора. С. 186–218.
- Средообразующая деятельность животных, 1970. Матлы к совещанию 17–18 декабря 1970 г. М.: Изд-во МГУ. 101 с.
- Сукачев В.Н., 1928. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). М.; Л.: Книга. 232 с.
- Тесла Н., 2021. Власть над миром. М.: Родина. 208 с.
- Трасс Х.Х., 1963. О типологии доминантов растительных сообществ // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 48. № 15. С. 29–36.
- Чернова Н.М., 1966. Зоологическая характеристика компостов. М.: Наука. 154 с.
- Чернова Н.М., 2005. Курс “Учителю биологии об основах экологии”. Лекция 4. Средообразующая роль организмов // Биология. № 20 (795). <https://bio.1sept.ru/article.php?ID=200502009>
- Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 262 с.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., 2021. Модели совместного распределения видов на примере донных сообществ малых рек волжского бассейна // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 2. С. 143–154.
- Шуберт Р., 1988. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. М.: Мир. 346 с.
- Шульман С.С., Добровольский А.А., Куперман Б.И., Галлактионов К.В., Нигматуллин Ч.М., 1991. Эволюция жизненных циклов у паразитов позвоночных // Эволюция паразитов: мат-лы I Всесоюз. симпоз., 16–19 окт. 1991 г., Тольятти. Тольятти: ИЭВБ АН СССР. С. 50–58.
- Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация), 1997 / Под ред. Зинченко Т.Д., Розенберга Г.С. Тольятти: ИЭВБ РАН. 337 с.
- Barua M., 2011. Mobilizing metaphors: the popular use of keystone, flagship and umbrella species concepts // Biodivers. Conserv. V. 20. № 7. P. 1427–1440.
- Beard J.S., 1973. The physiognomic approach // Handbook of Vegetation Science. Part 5. Ordination and Classification of Vegetation / Ed. Whittaker R.H. Hague: Dr. W. Junk B.V. P. 355–386.
- Begon M., Townsend C.R., Harper J.L., 2006. Ecology: from Individuals to Ecosystems. 4th ed. Oxford: Blackwell Publ. Ltd. 738 p. (Бегон М., Харпер Д., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. М.: Мир. Т. 1. 667 с. Т. 2. 477 с.).
- Berke S.K., 2012. Functional groups of ecosystem engineers: A proposed classification with comments on current issues // Integr. Comp. Biol. V. 50. № 2. P. 147–157. <https://doi.org/10.1093/icb/icq077>
- Berkenbusch K., Rowden A.A., 2003. Ecosystem engineering – moving away from ‘just-so’ stories // N. Z. J. Ecol. V. 27. № 1. P. 67–73.
- Berryman A.A., Millstein J.A., 1989. Are ecological systems chaotic – and if not, why not? // Trends Ecol. Evol. V. 4. № 1. P. 26–88. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90014-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90014-1)
- Braun-Blanquet J., Pavillard J., 1922. Vocabulaire de Sociologie Végétale. Montpellier: Roumégous et Déhan. 16 p.
- Cao G., Liu Zh., 1991. A studies on population dynamics of edificators dominance in spruce-fir forest // Chin. J. Plant Ecol. V. 15. № 3. P. 207–215.
- Caro T., 2010. Conservation by Proxy: Indicator, Umbrella, Keystone, Flagship, and Other Surrogate Species. 2nd ed. Washington: Island Press. 400 p.
- Clucas B., McHugh K., Caro T., 2008. Flagship species on covers of US conservation and nature magazines // Biodivers. Conserv. V. 17. P. 1517–1528.
- Darwin Ch., 1881. The Formation of Vegetable Mould, through the Action of Worms, with Observations on their Habits. L.: John Murray Publ. 326 p.
- Eckert K.L., Hemphill A.H., 2005. Sea turtles as flagships for protection of the Wider Caribbean Region // Marit. Stud. V. 3. P. 119–143.
- Eilperin J., 2006. The Checkerspot mystery: An ecological whodunit. https://www.washingtonpost.com/wp-dyn/content/article/2006/05/21/AR2006052100725_pf.html
- Estes J.A., Palmisano J.F., 1974. Sea otters: Their role in structuring nearshore communities // Science. V. 185. P. 1058–1060.
- Fontanari J.F., 2018. The collapse of ecosystem engineer populations // Mathematics. V. 6. № 1. P. 1–12.
- Franco C., Fontanari J.F., 2017. The spatial dynamics of ecosystem engineers // Math. Biosci. V. 292. P. 76–85.
- Freedman B., 1995. Environmental Ecology: The Ecological Effects of Pollution, Disturbance, and other Stresses. 2nd ed. San Diego: Acad. Press. 606 p.

- Glogov P., Georgieva M.L.*, 2020. Ecological-phyto-geographic characteristics of the main edificatory species in the forests of Lodzinski Mountain // *Ecol. Eng. Environ. Prot.* № 2. P. 45–51.
<https://doi.org/10.32006/eeep.2020.2.4551>
- Grime J.P.*, 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // *Am. Nat.* V. 111. P. 1169–1194.
- Grimson W., Murphy M.*, 2015. The epistemological basis of engineering, and its reflection in the modern engineering curriculum // *Engineering Identities, Epistemologies and Values: Engineering Education and Practice in Context. V. 2* / Eds Christensen S.H., Didier C., Jamison A. et al. N.-Y.: Springer. P. 161–178.
- Gurney W.S.C., Lawton J.H.*, 1996. The population dynamics of ecosystem engineers // *Oikos*. V. 76. № 2. P. 273–283.
- Hale S.L., Koprowski J.L.*, 2018. Ecosystem-level effects of keystone species reintroduction: A literature review // *Restor. Ecol.* V. 26. № 3. P. 439–445.
<https://doi.org/10.1111/rec.12684>
- Hastings A., Byers J., Crooks J., Cuddington K., Jones C. et al.*, 2007. Ecosystem engineering in space and time // *Ecol. Lett.* V. 10. P. 153–164.
- Heer O.*, 1840. Analytische Tabellen zu Bestimmung der phanerogamischen Pflanzengattungen der Schweiz // Hegetschweiler J. Die Flora der Schweiz. Zürich: Druck und Verlag von Fr. Schulthess. S. 1013–1135.
- Hermly M., Stieperaete H.*, 1985. Capitalists and proletarians (MacLeod, 1884): An early theory of plant strategies // *Oikos*. V. 44. № 2. P. 364–366.
- Heywood V.H.*, 1995. Global Biodiversity Assessment. Cambridge: Univ. Press. 1140 p.
- Jones C.G.*, 2010. Out of the desert toward the promised land: Moshe Shachak and the past, present and future of ecosystem engineering.
https://www.researchgate.net/publication/258339520_Out_of_the_desert_toward_the_Promised_Land_Mosh_e_Shachak_and_the_past_present_and_future_of_ecosystem_engineering
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M.*, 1994. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. V. 69. P. 373–386.
- Lambeck R.J.*, 1997. Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation // *Conserv. Biol.* V. 11. P. 849–856.
- Launer A.E., Murphy D.D.*, 1994. Umbrella species and the conservation of habitat fragments: A case of a threatened butterfly and a vanishing grassland ecosystem // *Biol. Conserv.* V. 69. P. 145–153.
- Lecoq H.*, 1844. Traité des plantes fourragères, ou flore des prairies naturelles et artificielles de la France; Ouvrage contenant. La description, les usages et qualités de toutes les plantes herbacées ou ligneuses qui peuvent servir à la nourriture des animaux, et les détails relatifs à leur culture, à la création et à l'entretien des prairies permanentes et temporaires, etc. Paris: H. Cousin. 620 p.
- Levin S.A.*, 1992. The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur Award lecture // *Ecology*. V. 73. P. 1943–1967.
- Lopes G.M., Fontanari J.F.*, 2019. Influence of technological progress and renewability on the sustainability of ecosystem engineers populations // *Math. Biosci. Eng.* V. 16. № 5. P. 3450–3464.
- MacArthur R.H.*, 1972. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. Princeton: Princeton Univ. Press. 269 p.
- MacLeod J.*, 1884. Leiddraad bij het Onderwijzen en Aanleeren der Plantenkunde: Algemeene Plantenkunde. Gand: Natuurwetenschappelijk Genootschap van Gent. 135 p.
- Meffe G., Carroll C.R.*, 1997. Principles of Conservation Biology. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates. 729 p. (*Мэффи Г., Карролл Р.*, 2004. Основы природоохранной биологии. Новосибирск: Сиб. экол. центр. 690 с.)
- Menge B.A., Olson A.M.*, 1990. Role of scale and environmental factors in the regulation of community structure // *Trends Ecol. Evol.* V. 5. P. 52–57.
- Mittermeier R.A.*, 1986. Primate conservation priorities in the Neotropical region // *Primates: The Road to Self-Sustaining Populations* / Ed. Benirschke K. N.-Y.: Springer-Verlag. P. 221–240.
- Nee S., May R.M.*, 1992. Dynamics of metapopulations: Habitat destruction and competitive coexistence // *J. Anim. Ecol.* V. 6. № 1. P. 37–40.
- Odling-Smee F.J.*, 1988. Niche constructing phenotypes // *The Role of Behavior in Evolution* / Ed. Plotkin H.C. Cambridge: MIT Press. P. 73–132.
- Odling-Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W.*, 2003. Niche Construction: The Neglected Process in Evolution. Princeton: Princeton Univ. Press. 488 p.
- Okubo A.*, 1980. Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models. Berlin: Springer-Verlag. 254 p.
- Paine R.T.*, 1969. A note on trophic complexity and community stability // *Am. Nat.* V. 103. № 929. P. 91–93.
<https://doi.org/10.1086/282586>
- Paine R.T.*, 1971. A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat // *Ecology*. V. 52. P. 1096–1106.
- Pimm S.L., Li B.V.*, 2015. China's endemic vertebrates sheltering under the protective umbrella of the giant panda // *Conserv. Biol.* V. 30. № 2. P. 329–339.
<https://doi.org/10.1111/cobi.12618>
- Pollock M.M., Naiman R.J., Erickson H.E., Johnstone C.A., Pastor J., Pinay G.*, 1995. Beaver as engineers: Influences on biotic and abiotic characteristics of drainage basins // *Linking Species and Ecosystems* / Eds Jones C.G., Lawton J.H. N.-Y.: Chapman and Hall. P. 117–126.
- Reichman O.J., Seabloom E.W.*, 2002. Ecosystem engineering: a trivialized concept? Response from Reichman and Seabloom // *Trends Ecol. Evol.* V. 17. № 7. P. 308.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02512-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02512-0)
- Rodrigues A.S.L., Brooks T.M.*, 2007. Shortcuts for biodiversity conservation planning: The effectiveness of surrogates // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* V. 38. P. 713–737.
- Rosenzweig M.L.*, 1995. Species Diversity in Space & Time. N.-Y.: Cambridge Univ. Press. 436 p.
- Schneider I., Tielen I.H.M., Rode J., Levelink P., Schrudde D.*, 2010. Behavioral observations and notes on the vertical ranging pattern of the critically endangered Cat Ba Langur (*Trachypitecus poliocephalus poliocephalus*) in

- Vietnam // *Primate Conserv.* V. 25. P. 111–117.
<https://doi.org/10.1896/052.025.0104>
- Sheail J.*, 1987. *Seventy-Five Years in Ecology: The British Ecological Society.* Oxford: Blackwell Sci. Publ. 301 p.
- Siddig A.A.H., Ellison A.M., Ochs A., Villar-Leeman C., Lau M.K.*, 2016. How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in *Ecological Indicators* // *Ecol. Indic.* V. 60. P. 223–230.
- Simberloff D.*, 1998. Flagships, umbrellas and keystones: Is single species management passé in the land-scape era? // *Biol. Conserv.* V. 83. P. 247–257.
- Smith R.*, 1898. Plant associations of the Tay basin // *Proc. Perthshire Soc. Nat. Sci.* V. 2. P. 200–217.
- Soulé M.E., Estes J.A., Berger J., Del Rios C.M.*, 2003. Ecological effectiveness: Conservation goals for interactive species // *Conserv. Biol.* V. 17. № 5. P. 1238–1250.
- Spencer H.*, 1910. *Principles of Biology.* V. 1. N.-Y.; L.: D. Appleton and Co. 707 p.
- The Mosaic-cycle Concept of Ecosystems, 1991 / Ed. Remmert H. Berlin; N.-Y.: Springer-Verlag. 168 p.
- Verissimo D., MacMillan D.C., Smith R.J.*, 2011. Toward a systematic approach for identifying conservation flagships // *Conserv. Lett.* V. 4. № 1. P. 1–8.
- Walpole M.J., Leader-Williams N.*, 2002. Tourism and flagship species in conservation // *Biodivers. Conserv.* V. 11. P. 543–547.
- Western D.*, 1987. Africa's elephants and rhinos: flagships in crisis // *Trends Ecol. Evol.* V. 2. № 11. P. 343–346.
- Whittaker R.H.*, 1973. Dominance-types // *Handbook of Vegetation Science. Part 5. Ordination and Classification of Vegetation* / Ed. Whittaker R.H. Hague: Dr. W. Junk B.V. P. 387–402.
- Wright J.P., Gurney W.C.S., Jones C.G.*, 2004. Patch dynamics in landscape modified by ecosystem engineers // *Oikos.* № 105. P. 336–348.

Ecosystem engineers: “Old songs about the first things” or the concept we have never noticed (overview of the problem)

G. S. Rozenberg*

Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS

Komzina, 10, Togliatti, 445003 Russia

**e-mail: genarozenberg@yandex.ru*

The concept of ecosystem engineering focuses on how organisms physically change the abiotic environment and how this affects the biota around them. The authors of the concept focused their attention on how the temporal, spatial and coenotic scales of the roles of ecosystem engineers can be included in a broader ecological context. A comparison of the “new” terminology with the notions of determinants and edificators already entrenched in domestic ecology is carried out. The conclusion is made about the significant redundancy of views on “ecosystem engineers” in the framework of the description of environmental formation processes.