

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
«Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»  
Биологический факультет

«УТВЕРЖДАЮ»

Декан биологического факультета,  
академик РАН



/М.П. Кирпичников/

\_\_\_\_\_ 2022 г.

## **ПРОГРАММА ВСТУПИТЕЛЬНОГО ЭКЗАМЕНА**

**(для осуществления приема на обучение по образовательным программам высшего образования - программам подготовки научных и научно-педагогических кадров в аспирантуре)**

### **1.5.15. Экология**

**кафедра экологии и географии растений биологического факультета МГУ**

Программа рассмотрена и одобрена  
Ученым советом факультета  
(протокол № 6 от 26 мая 2022 г.)

# **I. ОПИСАНИЕ ПРОГРАММЫ**

Настоящая программа предназначена для организации приема вступительного экзамена в аспирантуру по экологии и содержит основные темы и вопросы к экзамену, список основной и дополнительной литературы и критерии оценивания. (все темы и вопросы должны быть не выше ФГОС ВО магистратуры и специалитета)

## **II. ОСНОВНЫЕ РАЗДЕЛЫ И ВОПРОСЫ К ЭКЗАМЕНУ**

### **Предмет, задачи и методы современной экологии**

Множественность корней современной экологии. Развитие экологии в 20-м столетии. Уровни организации живой материи, изучаемые экологией (организм, популяция, сообщество, экосистема, биосфера). Две группы задач и соответствующие им подходы в современной экологии. Возможности и ограничения каждого из подходов. Объяснительное начало современной экологии. Роль теоретических моделей (гипотез), экспериментов и полевых наблюдений.

### **Экология особи**

Организм как дискретная самовоспроизводящаяся структура, связанная обменом веществ с окружающей средой. Два типа экологических факторов: условия и ресурсы. Диапазон условий (температуры, влажности, солевого состава и др.), в пределах которого возможно существование и размножение организмов. Кривая толерантности. Многомерная модель экологической ниши. Взаимодействие факторов. Переживание неблагоприятных условий в покоем состоянии.

Обменные процессы, связывающие организмы со средой. Биогенные элементы. Зависимость организмов от разных источников энергии (фототрофы и хемотрофы) и разных источников углерода (автотрофы и гетеротрофы). Первичная продукция - чистая и валовая. Дыхание растений. Заменяемые и незаменимые ресурсы. Лимитирующая концентрация необходимого ресурса. "Закон Ю.Либиха". Гетеротрофы. Поступление энергии с пищей и её дальнейшая трансформация. Рацион, ассимиляция, траты на обмен, рост и размножение. Потребление кислорода как показатель скорости обмена. Зависимость общего обмена и его интенсивности от массы тела. Влияние температуры на организмы. Экзотермы и эндотермы. Зависимость интенсивности обмена и скорости развития от температуры. Правило "суммы температур".

Жизненные циклы. Полициклические (размножающиеся многократно) и моноциклические (размножающиеся однократно) организмы. Конкуренция за ресурсы между разными функциями. Представление о r- и K-отборе.

### **Экология популяций**

Определение популяции в экологии и генетике. Генетическая неоднородность популяции. Иерархическая структура популяций. Локальные популяции и метапопуляции.

Статические характеристики популяции: общая численность, плотность, структура (размерная, возрастная, половая). Связь между размерами организмов и плотностью популяции. Популяция в пространстве: случайное, агрегированное (пятнистое) и регулярное размещение особей. Территориальное поведение.

Соотношение затрат на охрану территории и получаемых при этом выгод.

Динамические характеристики популяции: скорость роста численности, рождаемость, смертность, интенсивность иммиграции и эмиграции. Динамика популяции как баланс протекающих в ней процессов. Распределение смертности по возрастам. Когортные (динамические) и статические таблицы выживания (дожития): способы их построения. Расчет ожидаемой продолжительности дальнейшей жизни для разных возрастов. Основные типы кривых выживания организмов. Демографические таблицы, учитывающие интенсивность размножения. Определение коэффициента воспроизводства  $R_0$ . Время генерации и способы его оценки.

Экспоненциальный рост популяции. Скорость экспоненциального роста: её зависимость от характеристик организма (размера и др.), обеспеченности ресурсами и условий среды. Стабильное возрастное распределение. Расчет скорости экспоненциального роста по демографическим таблицам. Репродуктивная структура популяции. Разные типы возрастной структуры популяций и их связь с динамикой численности. Динамика биомассы популяции.

Проблема динамики численности популяций. Логистическая модель регуляции роста численности: предпосылки и следствия. Эффект запаздывания и автоколебания численности. Воспроизведение автоколебательного режима в лабораторных экспериментах. Факторы зависимые и независимые от плотности. Минимальный размер популяции, необходимый для её благополучного существования. Проблема охраны редких и исчезающих видов. Красные книги.

Разнообразие типов динамики популяций. Циклические колебания численности грызунов, зайцеобразных и хищных. Смена механизмов регуляции в зависимости от достигнутого уровня численности. Преобладающий способ регуляции численности и положение организмов в цепях питания. Виды-вредители и их происхождение. Ограничение численности видов-вредителей: истребительные и регулирующие меры. Пестициды. Последствия применения хлорорганических пестицидов: накопление в высших звеньях трофической цепи. Современные требования к пестицидам. Поддержание численности видов-вредителей на экономически оправданном уровне. Использование естественных врагов для контролирования видов-вредителей.

#### **Взаимодействия популяций**

Разные типы взаимодействий популяций и способы их выявления.

Отношения "ресурс - потребитель" (хищник - жертва). Функциональная реакция потребителя на увеличение количества ресурса (числа жертв). Численная реакция потребителя на возрастание количества ресурса. "Пороговая концентрация" ресурса - минимальное содержание ресурса, допускающее поддержание стационарной (постоянной) численности. Изоклина "нулевого прироста" популяции в пространстве двух ресурсов (взаимозаменяемых и незаменимых).

Конкуренция. Эксплуатация и интерференция. Соотношение внутривидовой и межвидовой конкуренции. Теоретический подход к изучению конкуренции. Модель Вольтерры - Лотки - Гаузе и ее ограничения. Лабораторные опыты по конкуренции. Модели взаимодействия видов через потребление общих ресурсов. "Пороговая концентрация" ресурса и конкурентное преимущество. Конкуренция за два ресурса: графическая модель Д.Тильмана. Принцип

конкурентного исключения (закон Гаузе) и его современная трактовка. Связь между числом устойчиво сосуществующих видов и числом плотностно-зависимых факторов. Сосуществование конкурирующих видов. Степень допустимого перекрытия экологических ниш. Определение конкуренции и ресурсов. Типы ресурсов. Стационарная среда. Конкуренция за 1 ресурс. Конкуренция за 2 незаменимых ресурса. Конкуренция в посевах. Правило и эффект Сукачева. Закон  $-3/2$ . Стандартная схема изучения конкуренции De Wit. Влияние условий среды на исход конкуренции. Эколого-ценотические стратегии и конкурентоспособность. Основные типы эколого-ценотических стратегий по Л.Г.Раменскому и Ф.Грайму: виоленты (компетиторы), пациенты (стресс-толеранты) и эксплеренты (рудералы). Противоречия Grime-Tilman. Взгляды Ю.Э.Романовского. Прямая и "кажущаяся" конкуренция. Представления об ауто- и синэкологических ареалах и оптимумах. Эксперименты по удалению отдельных видов. Представления Р.А.Keddy о конкурентной иерархии. Роль аллелопатии в фитоценозах.

Мутуализм. Актинориза. Консортивные связи с цианеями. Ассоциативная азотфиксация. Несимбиотическая азотфиксация. Микосимбиотрофизм. Основные типы микориз. Методы изучения в природе. Зависимость микориз от экологических факторов. Немикоризные растения. Развитие микориз. Микоризы и конкурентоспособность растений. "Сапротрофные" растения. Грибы-эндофиты. Фитопатогенные грибы. Сапротрофные грибы. Хищные растения. Лишайники. Типы взаимоотношений растений в фитоценозах. Паразитные цветковые растения. Полупаразиты. Эпифиты. Лианы. Другие контактные отношения. Экспериментальное изучение аллелопатии. Фитогенное поле.

Симбиотическая азотфиксация. Бобовые и клубеньковые бактерии. Типы воздействия животных на растения. Защитные адаптации растений от поедания. Токсины растений. Пищевые детерrentы. Фитофагия и изъятие первичной продукции. Фитофаги и смены растительных сообществ. Фитофагия и флористическое богатство. Роющая деятельность животных. Животные и опыление растений. Зоохория. Выпас. Стравливание. Вытаптывание. Отложение экскрементов. Пастбищная дигрессия. Примеры мутуализма животных с растениями. Опылители.

### **Сообщества**

Определение сообщества. Различные подходы к выделению и описанию сообществ. Структура сообществ. Видовое разнообразие как интегральная характеристика сообщества. Индексы видового разнообразия, их зависимость от числа видов и соотношения их численностей. Роль конкуренции и хищничества в формировании и поддержании структуры сообществ. Островные сообщества: соотношение случайности заселения и биотических взаимодействий в формировании видового состава. Расхождение экологических ниш в сообществе.

Фитоценоз. Определения фитоценоза. Смена парадигм в фитоценологии. Представление о консорциях и консортивных связях. Консорции. Водоросли, лишайники и мохообразные в составе наземных фитоценозов. Флористическая насыщенность и флористическая неполночленность сообществ. Факторы поддержания флористического разнообразия. Исторические факторы. Расхождение по ресурсам и абиотическая гетерогенность среды. Влияние нарушений. Влияние фитофагов. Положительные взаимодействия между

растениями. Сбалансированная конкуренция. Отбор на редкость и массовость. Вертикальная структура (ярусность). Горизонтальная структура сообществ. "Gap"-парадигма в лесной экологии. Пространственно-временная мозаичность сообществ как механизм их устойчивости. Запасы и структура фитомассы сообществ. Продукция фитоценозов и факторы, ее лимитирующие. Крупнотравье как система с максимальной продукцией. Энергосодержание фитомассы и аккумуляция энергии в фитоценозах.

Динамика сообществ во времени. Первичные и вторичные сукцессии. Климаксные сообщества. Изменения видового разнообразия в ходе сукцессии. Связь между продуктивностью и разнообразием. Устойчивость сообществ. Локальная и общая устойчивость. Нарушение структуры сообществ под влиянием антропогенных воздействий. Разработка мер по охране биоразнообразия.

### **Экосистемы**

Экосистема как функциональная и структурная единица биосферы. Круговорот биогенных элементов. Трудности определения границ экосистемы: несовпадение пространственно-временных масштабов круговоротов разных элементов. Ограниченное число биогеохимических функций. Возможность интегральной оценки физиологической активности больших групп организмов.

Основные функциональные группы организмов в экосистеме. Продуценты, консументы и редуценты. Условность границы между консументами и редуцентами. Биотрофы и сапротрофы. Биомасса и продукция. Лимитирование первичной продукции различными факторами (освещенностью, температурой, влажностью, концентрацией биогенных элементов). Утилизация первичной продукции в трофических цепях. Пастбищная и детритная пищевые цепи. Трофическая сеть и трофические уровни. Пирамида продукций. Регуляция отдельных уровней "снизу" и "сверху".

Наземные экосистемы. Особенности их организации, отличия от экосистем водных. Определяющая роль высших растений. Важность детритных пищевых цепей. Почва и происходящие в ней процессы трансформации вещества. Принципиальные отличия трофической организации наземных экосистем от пелагических. Основные типы растительных формаций Земного шара. Их распределение в зависимости от климатических условий. Первичная продукция в наземных экосистемах разного типа.

## **VII. БИОСФЕРА И МЕСТО В НЕЙ ЧЕЛОВЕКА**

Биосфера как охваченная жизнью область планеты Земля. Наличие воды и атмосферы. Их роль в поддержании определенного температурного режима. Атмосфера Земли в сравнении с атмосферами других планет. Особая роль организмов. Биосфера как гигантская система жизнеобеспечения. Концепция биосферы В.И.Вернадского и концепция Геи Дж.Лавлока.

Биосферный цикл углерода. Содержание углерода в разных формах в литосфере, атмосфере, гидросфере и биоте. Многолетние, сезонные и широтные изменения концентрации CO<sub>2</sub> в атмосфере. Увеличение концентрации диоксида углерода в атмосфере в течение последнего столетия. Парниковый эффект: механизм возникновения и возможные последствия. Другие газы, способствующие развитию парникового эффекта. Образование метана: роль естественных экосистем и антропогенных источников. Рост концентрации метана

в атмосфере. Процессы противостоящие накоплению CO<sub>2</sub> и CH<sub>4</sub> в атмосфере. Опасность глобального потепления.

Биосферный цикл азота. Азотфиксация в океане и на суше. Роль различных групп микроорганизмов. Значение азота как ресурса, лимитирующего первичную продукцию в океане. Ограничение азотфиксации нехваткой других биогенных элементов. Нитрификация и денитрификация. Азотфиксация на суше. Особая роль азотфиксирующих симбионтов высших растений. Производство и применение азотных удобрений.

Биосферный цикл серы. Решающая роль микроорганизмов. Образование сероводорода в водоемах как результат восстановления сульфатов сульфатредуцирующими бактериями. Сероводородная зона Черного моря. Загрязнение атмосферы диоксидом серы, выбрасываемым промышленными предприятиями. Кислотные дожди и их воздействие на озера, реки и леса.

Биосферный цикл фосфора. Ведущая роль геохимических процессов. Отсутствие в атмосфере газообразных соединений фосфора. Лимитирование фосфором первичной продукции в континентальных водоемах. Евтрофирование водоемов. Фосфорные удобрения.

Биосферный цикл кислорода и его сопряженность с циклом углерода. Свободный кислород атмосферы и его происхождение. Озоновый слой и опасность его разрушения.

Эволюция биосферы. Определяющая роль прокариот в становлении и поддержании основных биогеохимических циклов. Начало формирования кислородной атмосферы (2 млрд. лет тому назад), распространение эукариот (1 млрд. лет назад), выход жизни на сушу и развитие высших растений (0,4 млрд. лет назад), становление современной биосферы. Осознание человеком своей ответственности перед остальной биосферой. Причины, побуждающие охранять природу. Переход от антропоцентризма к биоцентризму.

### **III. РЕФЕРАТ ПО ИЗБРАННОЙ СПЕЦИАЛЬНОСТИ ПОДГОТОВКИ**

Реферат по избранной специальности подготовки представляет собой обзор литературы по теме будущего научного исследования и позволяет понять основные задачи и перспективы развития темы будущей диссертационной работы. Реферат включает титульный лист, содержательную часть, выводы и список литературных источников. Объем реферата 10-15 страниц машинописного текста. В отзыве к реферату предполагаемый научный руководитель дает характеристику работы и рекомендуемую оценку, входящую в общий экзаменационный балл.

### **IV. ПРИМЕРЫ ЭКЗАМЕНАЦИОННЫХ БИЛЕТОВ**

Билет №1

Вопрос 1. Функциональные признаки растений.

Вопрос 2. Биосферный цикл фосфора

Вопрос 3. Содержание реферата по теме диссертационного исследования

(с приложением реферата и отзыва на реферат с отметкой предполагаемого научного руководителя).

Билет №2

Вопрос 1. Азотфиксация и ее влияние на состав и структуру сообществ.

Вопрос 2. Спектральный состав света как экологический фактор.

Вопрос 3. Содержание реферата по теме диссертационного исследования (с приложением реферата и отзыва на реферат с отметкой предполагаемого научного руководителя).

## **V. РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА**

### **1. ОСНОВНАЯ**

Онипченко В.Г. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. - М., 2014.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. - Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1974.

Марков М.В. Популяционная биология растений. – М.: КМК, 2012

Гиляров А.М. Популяционная экология. Учеб. пособие. —М.: Изд-во МГУ, 1990.2.

### **ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ**

Алехин В.В. География растений.- 3- издание, М., 1950.

Вальтер Г. Растительность Земного шара.- Т. 1-3. М.: Прогресс, 1968, 1974, 1975.

Вульф Е.В. Историческая география растений. История флор Земного шара. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1944.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений.- М.: Мир, 1967.

Мазинг В.В. Консорции как элемент функциональной структуры биогеоценозов // Тр. МОИП, 1966, т. 27, с. 117-127.

Павлов Н.В. Ботаническая география СССР. Алма-Ата, 1948.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Тт. 1-3. М.-Л.: Наука, 1972-1975.

Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза.- Новосибирск: Наука, 1986.

Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития.- Л.: Наука, 1976.

Уиттекер Р.Х. Сообщества и экосистемы.- М.: Прогресс, 1980.

Шмитхюзен И. Общая география растительности.- М.: Прогресс, 1966.

Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991.

Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. - Chichester e.a.:J.Wiley and Sons, 1979. - 371 p.

Keddy P.A. Competition. - London: Chapman and Hall, 1989. - 198 p.

Tilman D. Resource competition and community structure. - Princeton: Princeton Univ. Press, 1982. - 297 p.

Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton: Princeton Univ. Press, 1988. - 362 p.

## **V. КРИТЕРИИ ОЦЕНИВАНИЯ**

Уровень знаний поступающих в аспирантуру МГУ оценивается по десятибалльной шкале. При отсутствии поступающего на вступительном экзамене в качестве оценки проставляется неявка. Результаты сдачи вступительных экзаменов сообщаются поступающим в течение трех дней со дня экзамена путем их размещения на сайте и информационном стенде структурного подразделения. Вступительное испытание считается пройденным, если абитуриент получил семь баллов и выше.

## **VI. АВТОРЫ**

Онипченко Владимир Гертулович, д.б.н., профессор, зав. кафедрой  
Федосов Владимир Эрнстович, д.б.н., в.н.с.

