

ПРОГРАММА
вступительного экзамена в аспирантуру
по специальности 03.00.16 - Экология

1. Предмет и задачи экологии

Различные определения экологии как науки. Краткая история и основные этапы развития экологии. Организменный, популяционный и экосистемный подходы в экологии: аутоэкология, демэкология и синэкология. Описательный, функциональный и эволюционный подходы и их значение в экологии. Основные методы экологических исследований: наблюдение, эксперимент и моделирование. Основные направления и разделы экологии. Место экологии среди других наук. Значение экологии в современном обществе. Важнейшие прикладные проблемы экологии: механизмы адаптации организмов к среде, контроль численности вредных и полезных видов, управление продуктивностью естественных и искусственных биоценозов, устойчивость природных и антропогенных экосистем, экологическая индикация.

2. Экология особей

2.1. Среда обитания и экологические факторы

Экологическая среда организма. Прямое и косвенное влияние элементов среды. Понятие экологического фактора. Различные классификации экологических факторов. Антропогенные факторы.

Ограничивающее действие экологических факторов. Закон минимума Либиха. Закон толерантности Шелфорда; пределы выносливости, оптимум и пессимум. Распределение видов по градиентам условий среды. Градиентный анализ. Экологические ряды. Преферендум. Совместное действие экологических факторов. Ограничивающее действие абиотических и биотических факторов.

Регулирующее действие экологических факторов. Зависимость скорости фотосинтеза от интенсивности света у С-3- и С-4-растений. Влияние фотопериода на скорость роста и развития. Влияние температуры на метаболизм, движение, рост, развитие, размеры, размножение, плодовитость и продолжительность жизни. Правило суммы эффективных температур. Регулирующее действие пищи.

Сигнальное действие экологических факторов: света, температуры, пищи и др. Значение сигнальных факторов в регуляции жизненных и сезонных циклов организмов.

2.2. Адаптации организмов к среде обитания

Видовые экологические адаптации. Адаптивный комплекс вида. Жизненные формы организмов (экобиоморфы). Экологические группы организмов, выделяемые по комплексу адаптаций к среде обитания (в воде и почве) и по отношению к определенным факторам среды (свету, температуре, влажности, солености).

Популяционные экологические адаптации. Генетический полиморфизм популяций. Экотипы и экологические расы. Внутривидовая географическая изменчивость: дискретная и непрерывная (клинальная). Экогеографические правила Бергмана, Аллена и Глоджера.

Фенотипическая пластичность как адаптация. Непрерывная и дискретная норма реакции; полифенизм. Четыре стратегии адаптации: избегание, конформизм, регуляция, активное изменение среды. Примеры конформизма и регуляции. Терморегуляция: пойкилотермные и гомойотермные, эктотермные, эндотермные и гетеротермные организмы. Водный баланс организмов: пойкилогидричность и гомойогидричность. Поведенческие адаптации. Выбор местообитаний у животных. Принцип зональной смены стадий Бей-Биенко. Адаптивные движения и рост растений. Суточные, лунные и годовые ритмы поведения. Физиологические адаптации. Акклимация и акклиматизация. Физиологические адаптации к низким и высоким температурам. Спячка, диапауза и другие сезонные

физиологические адаптации. Морфогенетические адаптации. Адаптации растений к изменениям освещенности; световые и теневые листья. Полифенизм как защита от хищников, связанный с питанием, миграциями, сезонный полифенизм. Социальный полифенизм у общественных насекомых.

2.3. Экологическая ниша

Различные подходы к определению понятия "экологическая ниша". Концепция многомерной (гиперпространственной) ниши Хатчинсона. Градиенты условий и ресурсов среды как измерения ниши. Границы ниши: диапазоны толерантности и кривые благоприятности (приспособленности). Основные параметры ниши: положение, ширина, расстояние и степень перекрытия между нишами. Фундаментальная и реализованная ниши. Ниша особи, популяции и вида. Ниши видов-генералистов и специалистов. Способы описания ресурсных измерений ниши. Непрерывные и дискретные измерения ниши; индексы Симпсона и Шэннона-Уивера. Классификация ресурсов по Тилману и форма ниши. Преимущества и недостатки концепции многомерной ниши.

3. Экология популяций и внутривидовые отношения

3.1. Разнообразие и структура популяций

Различные подходы к определению понятия "популяция". Причины разнообразия биологических свойств популяций. Иерархия популяционных систем: географические, местные, элементарные популяции (демы), парцеллы, семейные группы. Гемипопуляции. Временные и постоянные популяции. Сезонные популяции. Независимые и зависимые популяции. Метапопуляции. Сходства и различия популяций унитарных и модулярных организмов. Основные статические характеристики популяции: численность, биомасса и плотность. Зависимость средней плотности популяций от размера организмов. Правило энергетической эквивалентности видов. Основные методы оценки численности популяций. Три типа распределения особей в пространстве – случайное, равномерное и агрегированное; их причины и экологическое значение. Пространственная структура популяций и ее динамика во времени.

3.2. Динамика популяций

Неограниченный (независимый от плотности) рост популяции. Геометрическая модель; коэффициент геометрического роста популяции. Экспоненциальная модель: динамика популяции с непрерывным размножением. Удельная мгновенная скорость роста популяции (мальтузианский параметр r). Возможности неограниченного роста популяций в природе.

Динамика популяции, обладающей возрастной структурой. Основные параметры таблицы выживания. Коэффициент и интенсивность смертности. Когортные и статические таблицы выживания. Три основных типа кривых выживания. Возрастная таблица размножения. Валовая рождаемость и чистая скорость размножения (воспроизводства) R_0 . Когортное время генерации. Зависимость времени генерации от размера организмов.

Ограниченный (зависимый от плотности) рост популяции. Логистическое уравнение роста популяции Ферхюльста-Пёрла. Предельная плотность популяции (K) – потенциальная емкость среды. Преимущества и недостатки логистического уравнения. Другие модели ограниченного роста популяции.

3.3. Внутривидовая конкуренция

Определение понятия "конкуренция". Прямая (интерференционная) и косвенная (эксплуатационная) конкуренция. Основные последствия конкуренции. Влияние конкуренции на скорость роста, размеры, выживаемость и плодовитость особей. Закон постоянства конечного урожая. Асимметричность внутривидовой конкуренции. Самоизреживание популяций растений: закон степени $-3/2$. Территориальность у животных. Два типа плотностно-зависимых эффектов при конкуренции; неполная, полная и избыточная компенсация. Состязательная (упорядоченная) и подавительная (беспорядочная) конкуренция. Количественная оценка интенсивности внутривидовой конкуренции:

универсальный экспоненциальный показатель k . Внутривидовая конкуренция как механизм самоограничения роста и регуляции численности популяций. Чистое пополнение и его зависимость от плотности популяции.

3.4. Миграции и расселение организмов

Основные типы, экологические причины и адаптивное значение миграций. Многократные и однократные миграции. Основные формы и механизмы расселения организмов. Пассивное и активное расселение. Расселение с помощью живого переносчика: зоохория, мирмекохория. Расселительные стадии жизненного цикла – проагулы. Выгоды и издержки расселения. Расселение как эволюционно-стабильная стратегия. Причины широкой изменчивости интенсивности расселения организмов. Генетический контроль склонности к расселению. Полиморфизм и полифенизм по способности к расселению. Роль расселения в динамике популяций. Экологические "нашествия" организмов. Виды-вселенцы и их значение в природе и для человека.

3.5. Жизненные циклы и жизненные стратегии

Многообразие жизненных циклов организмов. Простые и сложные жизненные циклы. Однолетние, двулетние и многолетние жизненные циклы. Полициклики и моноциклики. Эфемеры.

Жизненная стратегия вида как комплексная адаптация. Основные параметры жизненной стратегии. Монокарпичность и поликарпичность. Структура и альтернативность распределения затрат на основные жизненные функции организма. Соматические и репродуктивные затраты и их компоненты. Компромиссность жизненного цикла. Основные типы компенсаций (*trade-offs*), их причины и последствия. Репродуктивная ценность особи, репродуктивное усилие и стоимость размножения. Оптимизация жизненного цикла естественным отбором. Оптимальная величина кладки и выводка. Эволюция однолетних и многолетних жизненных циклов. Стратегия распределения риска. Эволюция продолжительности жизни и старения.

Среда обитания и жизненные стратегии организмов. Основные особенности r - и K -стратегий, их связь со средой обитания. Концепция r - и K -отбора, ее применимость на межвидовом и внутривидовом уровнях, преимущества и недостатки. Классификация ценоципов растений Раменского: виоленты, пациенты и эксплеренты. Три типа жизненных стратегий растений по Грайму – конкурентная, стресс-толерантная и рудеральная.

3.4. Кооперация и социальное поведение

Значение кооперации во внутривидовых отношениях организмов. Широкое и узкое определение социального поведения. Разнообразие форм социальной организации у животных. Простые агрегации. Семьи и семейные группы. Забота о потомстве и родительское поведение. Пять критериев высокоорганизованного социального поведения. Эусоциальность у членистоногих и позвоночных. Три критерия эусоциальности. Преимущества и недостатки социального образа жизни. Социальное поведение и динамика популяций. Эффект массы и эффект группы. Явление фазовой изменчивости у насекомых. Принцип оптимальной плотности популяций Олли.

4. Взаимодействие популяций и межвидовые отношения

4.1. Основные типы взаимоотношений между популяциями разных видов

Взаимное подавление: конкуренция и антагонизм. Одностороннее подавление: аменсализм и эксплуатация (биотрофия, инквилинизм, агрессивная и бейтсовская мимикрия). Односторонняя выгода: некро- и детритофагия, комменсализм. Мутуализм – взаимовыгодная кооперация: факультативный и облигатный. Мюллеровская мимикрия как форма мутуализма. Мутуализм, основанный на поведении, при питании и пищеварении, симбиозе, опылении растений и распространении семян. Симбиотическое усвоение целлюлозы и его роль в биосфере. Тканевые и внутриклеточ-

ные симбионты. Микориза, ее типы и экологическое значение. Мутуалистическая фиксация азота растениями и животными. Значение мутуализма в экосистемах и биосфере.

4.2. Межвидовая конкуренция

Прямая и косвенная конкуренция. Асимметричность межвидовой конкуренции. Аменсализм. Аллелопатия у растений, грибов и микроорганизмов. Антагонизм у животных. Конкурентное вытеснение и сосуществование видов. Логистическая модель межвидовой конкуренции Лотки-Вольтерры. Принцип конкурентного исключения Гаузе; подтверждающие его наблюдения, модели и эксперименты. Межвидовая конкуренция и экологическая ниша. Преконкурентная и постконкурентная ниши. Диффузная конкуренция. Основные способы разделения (дифференциации) ниш конкурирующих видов. Смещение признаков как следствие межвидовой конкуренции. Особенности межвидовой конкуренции у растений: дифференциальное использование одинаковых ресурсов (модель Тилмана). Сосуществование конкурирующих видов в неоднородной и флуктуирующей среде.

4.3. Биотрофия

Разнообразие форм биотрофии. Хищники, мерофаги, паразиты и паразитоиды. Хищничество в широком и узком понимании. Ширина спектра питания: полифагия, олигофагия и монофагия. Преимущества и недостатки универсализма и специализации. Выбор пищи у полифагов: ранжированное и сбалансированное предпочтение. Выгодность (пищевая ценность) жертвы и предпочтение хищника. Переключение.

Коэволюция биотрофов и их жертв. Адаптации для эффективного добывания и усвоения пищи. Питательная ценность различных видов пищи. Пища как ограничивающий фактор. Значение макро- и микрокомпонентов пищи. Основные способы защиты от биотрофии у животных и растений: поведение, мутуализм и симбиоз, покровительственная окраска и мимикрия, механическая защита, химическая защита. Пассивная и активная ядовитость у животных. Две стратегии химической защиты у растений: качественные и количественные защитные вещества. Компенсаторные и защитные реакции животных и растений на хищничество. Перенос фитопатогенов и его значение.

4.4. Динамика популяций хищника и жертвы

Эффективные и неэффективные хищники. Функциональный ответ хищника – три типа зависимости скорости потребления жертвы от плотности ее популяции. Численный и агрегирующий ответы хищника. Графическое и математическое моделирование системы хищник-жертва. Модель Лотки-Вольтерры. Фазово-плоскостной анализ системы "хищник-жертва". Условия сосуществования хищника и жертвы. Сопряженные колебания численности в системе "хищник-жертва".

4.5. Паразитизм

Трудности и разногласия в определении понятия "паразитизм". Формы паразитизма: микро- и макропаразиты, экто- и эндопаразиты, геми- и голопаразиты, биотрофные и некротрофные паразиты, паразитоиды, сверхпаразиты. Способы распространения паразитов. Интенсивность заражения и частота встречаемости. Агрегированность распределения паразитов и его причины. Хозяин как местообитание паразита. Специфичность экологических ниш паразитов. Закон постоянства конечного урожая у паразитов. Молекулярные, физиологические, морфогенетические и поведенческие механизмы устойчивости к паразитизму. Специфические и неспецифические защитные реакции хозяина. Фитоалексины растений. Антимикробные пептиды животных. Иммуитет и его экологическое значение. Благоприятные для паразита "запрограммированные" реакции хозяина. Галлообразователи. Формы ущерба от паразитизма. Роль паразитов в динамике популяций их хозяев. Основные особенности коэволюции паразитов и хозяев. Коадаптация паразита и хозяина и ее последствия.

4.6. Регуляция численности популяций

Регуляционизм и стохастизм в популяционной экологии. Контролирующие (модифицирующие) и регулирующие, не зависящие и зависящие от плотности популяции факторы. Аргументация Дж. Холдейна и компромиссный подход к проблеме регуляции численности популяций. Различия в динамике численности популяций r - и K -стратегов. Ограниченность стохастизма. Необоснованность абсолютизации значения регуляции и равновесия в динамике популяций. Основные факторы, ограничивающие и регулирующие рост популяций – внутренние и внешние для популяции. Циклические колебания величины популяций и вспышки численности отдельных видов, их распространенность и возможные причины.

5. Сообщества и экосистемы

5.1. Сообщества, биоценозы и экосистемы

Определение понятий “сообщество” и “биоценоз”; сходство и различия между ними. Природа сообщества и биоценоза. Организмизм и континуализм в экологии. Градиентный анализ и проблема границ и дискретности сообществ. Сочетание непрерывности (континуальности) и дискретности в структуре растительного покрова. Экотоны и краевые эффекты. Различия между понятиями "экосистема" (Тэнсли) и "биогеоценоз" (Сукачев). Биогеоценозы – хронологические единицы биосферы. Основные компоненты экосистемы. Автотрофы и гетеротрофы. Продуценты, консументы и редуценты. Макроконсументы (фаготрофы) и микроконсументы (осмотрофы). Автотрофы, биотрофы и сапротрофы (детритофаги). Общая схема потока энергии и круговорота веществ в экосистеме. Функциональное определение экосистемы. Границы экосистемы; учет среды на входе и выходе. Формы взаимосвязей между экосистемами. Автохтонное и аллохтонное органическое вещество в наземных и водных экосистемах. Автотрофные и гетеротрофные экосистемы. Второе начало термодинамики и природа экосистемы.

5.2. Состав и разнообразие сообществ

Три уровня биологического разнообразия: альфа-, бета- и гамма-разнообразие. Два основных компонента разнообразия сообщества: видовое богатство и выравненность. Структурное разнообразие сообщества. Видовое богатство как мера разнообразия сообществ. Зависимость числа видов от количества собранных особей и обследованной площади. Индексы видового богатства Симпсона. Показатели значимости видов в сообществе: встречаемость, обилие и доля вида (степень доминирования). Типичное распределение видов по обилию. Логнормальное распределение. Доминанты и эдификаторы. Количественная оценка разнообразия и выравненности сообществ: индексы Симпсона и Шеннона. Диаграммы рангового распределения обилия. Глобальные тенденции и градиенты в биологическом разнообразии. Основные факторы, влияющие на разнообразие сообществ. Роль ключевых хищников в формировании структуры и поддержании разнообразия сообществ. Проблема насыщенности сообщества видами; насыщенные и ненасыщенные биоценозы.

5.3. Структура и организация сообществ

Пространственная структура: ярусность и мозаичность. Сезонная изменчивость структуры и разнообразия сообществ. Функциональная структура биоценоза. Ассамблеи и гильдии. Нишевая структура сообщества. Принцип дифференциального перекрытия ниш. Принцип ограничивающего сходства: сосуществование видов при оптимальном перекрытии ниш. Правило Хатчинсона. Эволюционная конвергенция сообществ. Консорции. Структура автотрофных и гетеротрофных консорций. Средообразующая роль организмов в биоценозах. Механизмы интеграции организмов в сообществе. Пищевые цепи и пищевые сети. Цепи хищников и паразитов. Пастбищные и детритные пищевые цепи. Экологическая диверсификация – результат эволюции сообществ. Возможные механизмы дифференциации ниш без участия конкуренции. Кажущаяся конкуренция. Ординация и классификация сообществ. Различные системы классификации биоценозов.

5.4. Продуктивность экосистем

Первичная и вторичная продукция и способы их измерения. Продуктивность. Первичная продуктивность экосистемы: валовая и чистая. Схема потока энергии через трофический уровень продуцентов. Зависимость скорости фотосинтеза от интенсивности света; точка компенсации. Эффективность фотосинтеза у С-3- и С-4-растений. Эффективность использования света растениями в многоярусном сообществе. Средняя эффективность фотосинтеза. Методы измерения первичной продуктивности. Урожай на корню. Биомасса и некромасса. Отношение продуктивности к биомассе у продуцентов наземных и водных экосистем. Факторы, ограничивающие продуктивность наземных и водных экосистем. Формы нахождения биогенных веществ в почве, количество и доступность этих ресурсов для растений. Основные способы поглощения минеральных веществ корнями растений; значение микоризы. Широтные и высотные градиенты продуктивности экосистем. Первичная продуктивность основных биомов Земли.

5.5. Динамика вещества и энергии в экосистеме

Трофическая структура экосистемы. Трофические уровни. Экологические пирамиды численностей, биомасс и продуктивностей. Полная модель трофической структуры экосистемы. Пастбищная (консументная) и детритная (редуцентная) системы пищевых цепей и взаимоотношения между ними. Схема потока энергии через трофический уровень гетеротрофов. Методы измерения вторичной продуктивности. Показатели эффективности переноса энергии через трофический уровень гетеротрофов (эффективность потребления, ассимиляции, чистой и общей продукции, экологическая эффективность). Экологическая эффективность и возможное число трофических уровней в экосистеме.

Детритный путь вещества и энергии в экосистеме. Основные этапы разрушения мертвого органического вещества в наземных и водных экосистемах. Аэробные и анаэробные деструкторы. Животные-детритофаги. Значение взаимодействия между микрофлорой и детритофагами. Значение почвы и процессов почвообразования в экосистемах. Обитающие в почве организмы и их роль в биологическом круговороте и в процессах почвообразования.

5.6. Развитие и эволюция экосистем

Сукцессии – смены сообществ во времени. Автогенные и аллогенные сукцессии. Гетеротрофные (деградационные) сукцессии. Автотрофные сукцессии – первичные и вторичные; их основные этапы. Сериальные и климаксовые сообщества. Флористическая и фаунистическая эстафета. Изменение состава и структуры сообщества в течение сукцессии. Механизмы автогенных сукцессий. Модели облегчения, толерантности и ингибирования. Место *r*- и *K*-стратегов во вторичных сукцессиях. Концепция климакса. Климакс как состояние динамического равновесия сообщества и конечная стадия сукцессии. Циклический климакс и циклические сукцессии. Аллогенные сукцессии и их основные причины. Экологическая роль пожаров: пирогенные сообщества. Антропогенные сукцессии и антропогенный дисклимакс.

5.7. Баланс вещества и энергии в экосистеме

Динамика продуктивности, дыхания и биомассы сообщества на различных этапах автотрофных сукцессий. Чистая первичная продуктивность сообщества – скорость накопления органического вещества, не потребленного гетеротрофами. Баланс между первичной продуктивностью и суммарным дыханием организмов в сериальных и климаксовых сообществах. Основные пути превращения органических веществ в неорганические в экосистемах: дыхание живых организмов, анаэробное разложение, автолиз, небиологическое разложение. Методы оценки времени переноса вещества и энергии в экосистеме по биомассе и детриту. Методы прямого измерения скоростей потоков энергии и вещества. Оценка числа трофических уровней по энергетическим параметрам.

Основная литература

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989, т. 1 - 667 с., т. 2 - 477 с.
- Гиляров А. М. Популяционная экология. М.: Изд. МГУ, 1990, 191 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1988, т.1 - 328 с., т.2 - 376 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981, 400 с.

Дополнительная литература

- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: 1988, 184 с.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб, Изд-во СПбГУ, 1997.
- Кипятков, В.Е., 2002. Практикум по математическому моделированию в популяционной экологии. (Учебное пособие). Изд-во Санкт-Петербургского университета, СПб, 62 с.
(http://window.edu.ru/window/library?p_rid=30000&p_rubr=2.2.74.2.23)
- Небел Б. Наука об окружающей среде. Как устроен мир. М.: Мир, 1993, т. 1 - 421 с., т. 2 - 330 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975, 744 с.
- Радкевич В. А. Экология. Краткий курс. Минск: Вышэйшая школа, 1977, 302 с., 4-е издание: 1998, 159 с.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979, 424 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980, 328 с.
- Шилов И. А. Экология. М.: Высшая школа, 1997, 512 с.